DERLEYENLER

James L. Gould
Carol Grant Gould

Olağandışı Yaşamlar



11. Basım

TÜBİTAK

OLAĞANDIŞI YAŞAMLAR

James L. Gould - Carol Grant Gould

TÜBİTAK
POPÜLER BİLİM KİTAPLARI

Olağandışı Yaşamlar / Life at the Edge
Derleyenler: James L. Gould - Carol Grant Gould

Çeviri: Feryal Halatçı
Türkçe metnin bilimsel danışmanı: Prof. Dr. Ali Demirsoy

First published in the United States
by W.H. FREEMAN AND COMPANY, New York, New York and Basingstoke.

İlk olarak ABD'de W.H. FREEMAN AND COMPANY
(New York, New York ve Basingstoke) tarafından basılmıştır.

© 1989, W.H. Freeman and Company
© Türkiye Bilimsel ve Teknik Araştırma Kurumu, 1996

Bu yapıtın bütün hakları saklıdır. Yazılar ve görsel malzemeler,
izin alınmadan tümüyle veya kısmen yayımlanamaz.
Türkçe yayın hakları Nurcihan Kesim Telif Ajansı aracılığı ile alınmıştır.

TÜBİTAK Popüler Bilim Kitapları'nın seçimi ve değerlendirilmesi
TÜBİTAK Yayın Komisyonu tarafından yapılmaktadır.

ISBN 975 - 403 - 062 - 6

İlk basımı Aralık 1996'da yapılan
Olağandışı Yaşamlar
bugüne kadar 25.000 adet basılmıştır.

11. Basım Mayıs 2005 (5000 adet)

Yayına Hazırlayan: Özlem Özbal
Grafik Tasarım: Ödül Evren Töngür

TÜBİTAK
Popüler Bilim Kitapları İşletme Müdürlüğü
Atatürk Bulvarı No: 221 Kavaklıdere 06100 Ankara
Tel: (312) 467 72 11 Faks: (312) 427 09 84
e-posta: kitap@tubitak.gov.tr
İnternet: kitap.tubitak.gov.tr

Sistem Ofset - Ankara

DERLEME
James L. Gould
Carol Grant Gould

Olağandışı Yaşamlar

ÇEVİRİ
Feryal Halatçı

TÜBİTAK POPÜLER BİLİM KİTAPLARI

İçindekiler

Önsöz 1

I. İlk Yaşam 1
Giriş 3

1. İlk Hücrelerin Evrimi 11
J. William Schopf

2. Hayvanların Ortaya Çıkışı 37
Mark A. S. McMenamin

II. Meydan Okuyanlar 55
Giriş 57

3. Denizin Derinliklerinde Ortakyaşam 61
James J. Childress, Horst Felbeck ve George N. Somero

4. Antarktik Balıkları 75
Joseph T. Eastman ve Arthur L. DeVries

5. Medcezir Balıkları 91
Michael H. Horn ve Robin N. Gibson

III. Güçlükleri Yenmek *105*
Giriş *107*

6. Kış Güvelerinde Isıl Düzenleme *111*
Bernd Heinrich

7. Koalanın Fizyolojisi *129*
Robert Degabriele

8. Etçil Bitkiler *141*
Yolande Heslop-Harrison

IV. Asalaklığın Tehlikeleri *161*
Giriş *163*

9. Karıncalar ve Misafirleri Arasındaki İletişim *169*
Bert Hölldobler

10. Karıncalarda Kölelik *183*
Edward O. Wilson

11. Tripanozom Kılıfını Nasıl Değiştiriyor? *193*
John E. Donelson ve Mervyn J. Turner

12. Viroidler *211*
T. O. Diener

Yazarlar *231*

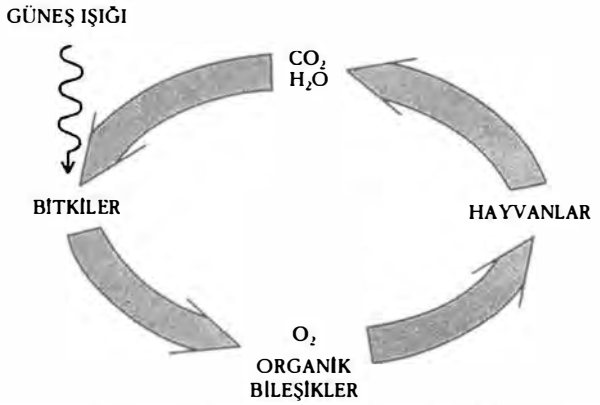
Kaynakça *235*

Önsöz

İster üç dört milyar yıl öncesinin eşlenebilen ilk basit varlıkları olsun, ister bugün dünyamızı paylaştığımız ustalıkla evrilmiş milyonlarca tür olsun, yaşam, enerjiye ve enerjiyi kullanabilmek için gerekli kimyasal maddelere bağımlıdır. Yaşam için temel nitelikteki elementlerin listesi oldukça kısadır. Hiç kuşkusuz, bunlardan biri oksijendir; karbon da tüm organik bileşiklerin moleküler iskeletidir. Azot ise bütün aminoasitlerde ve nükleotidlerde kullanılır; aminoasitler proteinlerin, nükleotidler nükleik asitlerin yapıtaşıdır. Fosfor da her nükleotidde ve enerji aktarımı ile ilgili bütün moleküllerde vardır. Metabolizmada birkaç başka element de eser miktarlarda kullanılır. Hemen hemen tüm organizmalar su moleküllerine gereksinim duyar. Çoğu organizma moleküler oksijen, tüm bitkiler de karbon dioksit kullanır.

Gerçek bitkiler, organik bileşikler yapmak ve atık olarak oksijen üretmek için karbon dioksit ve su (topraktan aldıkları azot ve fosfor ile birlikte) kullanırlar. Bitki, depolamış olduğu enerjiye gereksinim duyduğunda, oksijen kullanarak yakıtını "yakar". Bu işlemin yan ürünleri olarak su ve karbon dioksit oluşur. Hayvanlarsa bitkilerin depoladığı enerjiden faydalanmak için, ya doğrudan bitkileri yer ya da bu işi zaten yapmış hayvanları mideye indirir. Tıpkı bitkiler gibi, hayvanlar da metabolizma süreçlerinde oksijen kullanır ve suyla karbon dioksit üretirler. Hem hayvanlar hem de bitkiler, birçok değişik işlev için suya gereksinim duyarlar: Örneğin, besini kökten yukarı taşıyan güç, yapraklardaki suyun buharlaşmasıdır; hayvanlar atık ürünlerden kurtulmak için su kullanırlar ve vücut sıcaklıklarını ayarlama amacıyla su buharlaştırarak serinlerler. İşte bu nedenlerle, günümüz bitki ve hayvanları, aynı sınırlı malzemeleri durmaksızın çevrimleyen bir döngüde kısılıp kalmışlardır.*

* Bkz. Jules Janick, Carl. H. Noller ve Charles L. Rhykerd, *The Cycles of Plant and Animal Nutrition* (Bitki ve Hayvan Beslenmesindeki Döngüler), *Scientific American*, Eylül 1976.

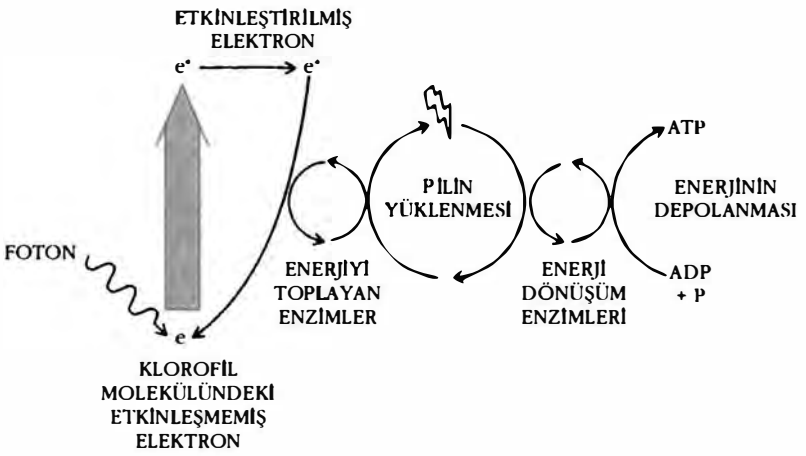


BİTKİLER VE HAYVANLAR ARASINDAKİ ENERJİ VE BESİN AKIŞI. Bitkiler organik bileşikleri sentezlemek için karbon dioksit, su ve foton kullanırlar (azot ve fosfor da kullanırlar; ancak bu, şekilde gösterilmemiştir) ve yan ürün olarak oksijen üretirler. Otçullar bitkileri tüketir ve bu besini oksijenle "yakarak" atık maddeler olarak su ve karbon dioksit oluştururlar. Bitkiler, hayvanlardan kurtulabilirlerse, büyümek ve üremek için aynı kimyasal besin maddelerini -oksijenle- yakarlar; avcılarsa (şekilde gösterilmemiştir) sağ tarafa bir başka döngü daha eklerler. Bazı basit organizmalar (dünya üzerindeki canlıların çok ufak bir kısmı) oksijensiz solunum yapar ya da inorganik kimyasal enerji kullanırlar, bu yüzden de şekildeki döngüde yerleri yoktur.

Kuşkusuz, tüm canlı sistemlere enerji sağlayan asıl kaynak güneştir. Yaşamı işler kılan o müthiş enerji akışının atomik kökeni son derece basittir: Fotonlar çarpıştıkları elektronlara enerji verirler; bitkiler de, klorofil moleküllerindeki etkinleştirilmiş elektronların ışığı gerisin geri dışarı verip enerjiyi yitirmelerini önleyecek bir yol evrimleştirmişlerdir. Etkinleştirilmiş elektronlar kapana kıstırılır ve ufacık alt-hücresel pilleri doldurmakta kullanılır. Bu yolla pillerde depolanan enerji, adenozin trifosfat (ATP) gibi enerji taşıyıcı kimyasalları harekete geçirir. Bu kimyasallar, hücre içinde dolaşarak kemosentez, büyüme, devinim için veya gereksinimden fazla ATP varsa, şekerler veya yağlar gibi enerji deposu bileşiklerin yapımı için gerekli gücü sağlarlar.

Enerji içeriği zengin moleküllerin yakılması, fotosenteze benzeyen bir süreç içerir: Şekerlerde ve yağlarda depolanmış yüksek enerjili elektronlar farklı bir alt-hücresel piller grubunu yüklemek için kullanılır; sonra da bu piller tekrar ATP yaparlar. Bu süreçte, saniyeler, günler ve belki de yıllar önce fotonlar tarafından etkinleştirilmiş olan elektronlar enerjilerini yitirirler ve enerji açısından fakir bir bileşik olan karbon dioksitin yapısı içerisinde dışarı atılırlar.

Tıkır tıkır işleyen bu madde ve enerji kullanım sistemi, yaşamın basit, tehlikesiz, sakin bir süreç olduğunu düşünmemize yol açabilir: Elektronlar görevlerini yapar; enerji kazanımları kolayca ve güvenle elde edilir; yaşam gelişir... Bu, Darwin öncesinde neredeyse evrensel kabul görmüş "olabileceklerin en iyisi bir dünya" görüşüdür ve hiç de umut verici olmayan koşullarda ilk yaşamın ortaya çıkışına yol açan milyarlarca yıllık mücadeleyi göz ardı eder. O zamanlar, dünya yüzeyindeki olumsuz koşullar yalnızca solunacak hava olmaması ve zehirleyici radyasyon düzeyi değildi; her organizma, sürekli bir afetler krizi ile karşı karşıyaydı; bu krizlerin bir kısmı da kendi çevrelerini zehirlemelerinin sonucuydu. Eğer her gün etrafımızda gördüğümüz bitkilerin ve hayvanların bir norm oluşturduğunu varsayarsak, dünyanın bugüne kadar taşıdığı bütün türlerin % 99,9'unun soyunun tükendiğini ve her başarılı tür için rekabet, avcılık ve asalaklıkla -elbette yaşamortamındaki bir değişim daha önce davranmazsa- başarısını çalmak isteyen bir düzine tür ortaya çıktığını unutabiliriz. Bu yüzden de madde döngüsü için yaptığımız genellemeler yalnızca genelleme olarak kalır. Anlattığım denge evrensel değildir; gerçek anlamda ya da metafor olarak çöl olan yaşamortamları vardır; kritik bir bileşen eksiktir veya başka bir bileşen çok fazla olduğu için zehirleyicidir.



BİTKİLERDE ENERJİ DÖNGÜSÜ. Güneş ışığındaki enerji, elektronları etkinleştirir. Etkinleştirilmiş elektronlar bu enerjiyi dışarı salmadan klorofilden uzaklaştırılırlar. Bu "uyarılmış" elektronlar, enerji aktarıcı bileşik adenozin trifosfatın (ATP) yapımında kullanılan bir zar pilini yükler.

Bu kitap, yaşamın zor bir doğumla dünyaya gelişini ve ilk bakışta canlılar için konuksever olmayan nişleri işgal etmesini anlatıyor. Antarktik'in karanlık ve buz gibi sularında balıkların yaşamlarını nasıl sürdürebildiklerini, kuzey kışlarında kelebeklerin karlar arasında nasıl beslenip, uçup, çiftleşebildiklerini göreceğiz. Fotosentez için gereken ışığın sızamadığı ve hidrojen sülfür derişiminin hücresel metabolizmanın pil yükleyicileri için zehirleyicilik sınırlarının çok üstünde olduğu derin denizlerdeki kaynar volkanik ağızlarda yaşamın nasıl sürdürüldüğünü keşfedeceğiz. Bazı hayvanların nasıl olup da zehirli bitkilerle beslenebildiğini ve bazı bitkilerin azotça ve fosforca fakir ortamlarda nasıl rolleri tersine çevirip hayvanları yediklerini göreceğiz. Son olarak da, en tehlikeli ve korkutucu dünyaya göz atacağız: Yaşamını sürdürebilmek için tümüyle konakçısına bağlı, tüm savunmaları yenebilen ve hatta kendi çıkarına kullanabilen asalağın dünyası. Bu örnekler yalnızca enerjinin, yapıtaşı elementlerin ve sayısız etkinleştirilmiş gezgin elektronların yaşam çevrimindeki rollerini anlamamıza yardım etmekle kalmayacak, aynı zamanda, doğal seçilimin kör, pragmatik ve olağanüstü yaratıcı doğasını görebilmemize olanak tanıyacak.

James L. Gould
Carol Grant Gould

I

İlk Yaşam

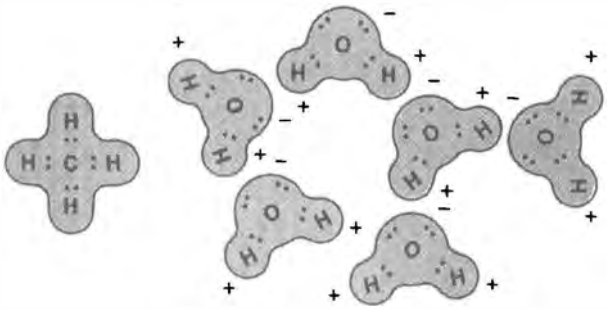
Giriş

İlk yaşamın evrilmesi çağdaş biyolojinin en zorlu gizemlerinden biridir, fakat artık sabırla yoğrulmuş araştırmalar sonucunda yavaş yavaş kendini ele veriyor. Yapbozun bazı parçaları eksik, ancak bazılarını yerine yerleştirmeyi başarabildik. Yerini en iyi bulmuş parçalardan biri de, yaşamın evrildiği koyu organik "çorba"da ilk koruyucu kılıfların nasıl oluştuğudur.

Tıpkı enerji akışında olduğu gibi, ilk ve günümüz zarlarının anahtarı da elektronların doğasında saklıdır. Bir elektron, genellikle, belirli bir atomla bağlantı halindedir, çünkü eksi yüklüdür ve atom çekirdeğindeki artı yük tarafından çekilir. Bununla birlikte, tüm çekirdeklerin çekiciliği aynı değildir: Örneğin, oksijenin çekimi (ya da eksiçekerliği*) karbondan ya da hidrojenden daha güçlüdür. Öyle ki, oksijen bir molekül oluşturmak üzere karbonla veya hidrojenle birleştiğinde (su molekülünde olduğu gibi), kimyasal bağın paylaşılan elektronları, oksijen çekirdeğine ortağınınkinden daha yakındır. Bu yüzden moleküllerde orantısız bir polarite vardır; bir taraf hafifçe artı, diğer tarafsa hafifçe eksidir. Eksiçekerliği benzer olan atomlardan (örneğin, karbon ve hidrojen) oluşan başka moleküller ise apolardır.

Elektronların ve çekirdeklerin zıt yükleri nedeniyle birbirlerini çekmeleri gibi, polar moleküllerin zıt yüklü uçları da birbirlerine zayıf bağlarla bağlanırlar. "Hidrojen bağları" olarak bilinen bu önemli çekim biçimi, DNA'yı bir arada tutar; proteinlerin şekli ve biyolojik etkinliği büyük oranda buna bağlıdır; suya yeterince türdeş-yapışma** özelliği vererek, birçok yüzeyde yuvarlak damlacıklar oluşturmasını sağlar; hücre zarlarının oluşmasına ve yenilenmesine neden olur. Zarın kararlılığının arkasındaki hile, zardaki moleküllerin (fosfolipidlerin) ikili bir özelliğe sahip olmasıdır: Bir uç oksijen atomları içerir ve polardır, diğeri ise karbon ve hidrojen atom-

* Eksiçekerlik: Elektronegatiflik. (ç.n.)
** Türdeş-yapışma: Kohezyon. (ç.n.)

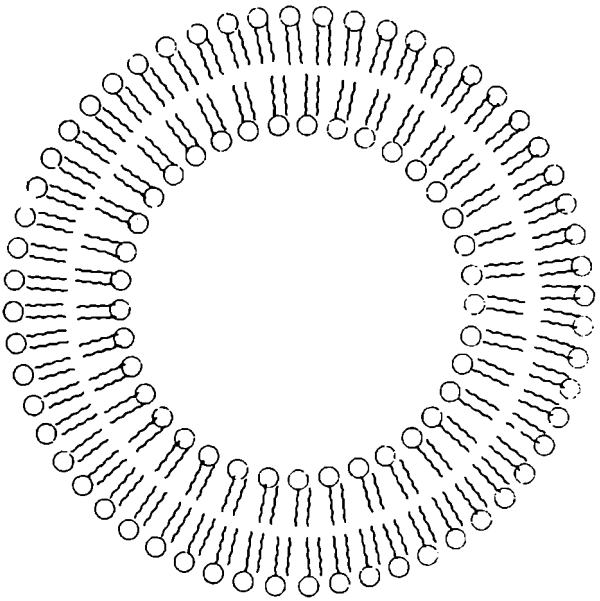


Şekil 1. POLAR VE APOLAR MOLEKÜLLER. Oksijen, yüksek eksiçekerliği nedeniyle, diğer atomlarla paylaştığı elektronları kendi çekirdeğine yaklaştırır. Sonuç olarak, su molekülünün oksijen "köşesi", hafifçe artı yüklü hidrojen köşelerinden daha eksidir. Karbon ve hidrojenin eksiçekerlikleri hemen hemen eşit olduğu için, metan benzeri hidrokarbonlar apolardır (Bu konuda molekül geometrisi de önemli bir rol oynar). Hafifçe yüklü olduklarından, su benzeri polar moleküller zayıf elektrostatik bağlantılar (hidrojen bağları) kurmaya eğilimlidir.

larından oluşur ve apolardır. Sonuç olarak polar uçlar su moleküllerine elektrostatik olarak bağlanır; apolar uçlarsa, polar uçlarla bunları çevreleyen su arasındaki çekimin itmesiyle yüksüz bir ortamda bir araya gelirler. Yeterince fosfolipid molekülü suyla tutuklandığında, apolar uçlar kümesi kararlılığını koruyamayacak kadar büyür ve kendiliğinden iki katmanlı bir küre (bir lipozom) oluşur; zar molekülleri bu yapının içine girdikçe lipozom büyür.

Bu esnek, kendini tamir edebilen, polar bağları ile yapısını koruyan iki katmanlı yapı, içsel ve dışsal suyuyla dışarıdaki dünyadan çok farklı olabilen kılıf içine alınmış bir ortam yaratır. Örneğin, içeri giren küçük kimyasallar geri kaçmayı beceremeyen büyük moleküllerin yapımında kullanılabilir. Çağdaş hücreler kendilerini çevreye karşı, molekül trafiğini denetlemeye yardımcı kimyasal kapılar ve pompalar eklenmiş iki katmanlı zarlarla korurlar.* Bunlara ek olarak, günümüz hücrelerinin içi zarlarla çevrili özel bölmelere ayrılmıştır: Örneğin, çekirdek (kromozomları içerir), mitokondriler (bir mitokondri de içsel bir zarla bölmelere ayrılmıştır ve metabolizma süreçlerinin çoğu burada olur), endoplazmik retikulum (moleküllerin düzenlemesi yapılır), Golgi aygıtı (burada da düzenleme yapılır) ve bitkilerde kloroplastlar.

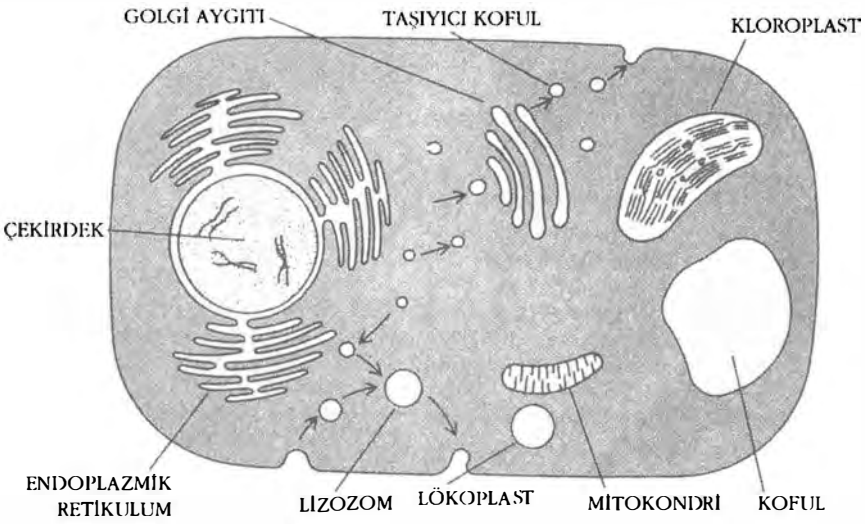
* Bkz. Harvey F. Lodish ve James E. Rothman, *The Assembly of Cell Membranes* (Hücre Zarlarının Düzeni); *Scientific American*, Ocak 1979; ve Mark S. Bretscher, *Molecules of the Cell Membrane* (Hücre Zarının Molekülleri); *Scientific American*, Ekim 1985.



Şekil 2. BİR LİPOZOM. Biyolojik zarlardaki fosfolipidlerin oksijence zengin, polar başları (çemberler) ve bir çift apolar hidrokarbon kuyrukları vardır. Suda, polar başlarla su arasındaki elektrostatik etkileşimler, kuyrukların küme halinde bir araya gelip, iki katmanlı bir küre oluşturmasına neden olur.

Şu andaki kestirimlerimiz, yıldırımın ve iyonlaştırıcı ışınımın dünyanın o zamanki atmosferinde bol bol bulunan kimyasal maddeleri etkileyerek, enerji içeriği zengin besin maddelerinin yoğun olduğu noktalar oluşturduğu ve bu noktaların etrafında da ilk lipozomların yapılandığı yönündedir. Örneğin, hidrojen siyanür, amonyak ve metan kullanılarak kolaylıkla üretilebilir ve ATP'nin iskeletini oluşturan bir nükleotide (adenine) dönüştürülebilir. Bu koşulların laboratuvarda yeniden yaratılmasıyla yapılan araştırmaların gösterdiği üzere, benzer tepkimelerle aminoasitler ve başka tanıdık organik moleküller su havuzcuklarında üretilmiş olmalı.* Gerçekten de birçok göktaşı ve kuyrukluyıldızda inorganik yollardan oluşmuş organik bileşiklerden bolca bulunmuştur. Doğal seçilim en yararlı kimyaya sahip, en yararlı yapıtaşlarını etkin biçimde yoğunlaştırabilen, zehirli olan kimyasalları dışarıda tutabilen ve büyürken aynı zamanda bölünebilen (laboratuvarda yaratılanların da yapabildiği gibi) ve hatta elekt-

* Bkz. Richard E. Dickerson, *Chemical Evolution and the Origin of Life* (Kimyasal Evrim ve Yaşamın Kökeni); *Scientific American*, Eylül 1978.



Şekil 3. BİR ÖKARYOT BİTKİ HÜCRESİNİN ŞEMASI. Ökaryotlarda, dış zarlara ek olarak kimyasal açıdan farklı bölümleri birbirinden yalıtmak için, iki katlı zarla çevrili çeşitli yapılar vardır.

rik yükünü koruyabilen -ki, bu çağdaş hücrelerin tipik bir özelliğidir- lipozomların yararına çalışarak, ta en başından beri işe koyulmuş olmalı... İlk enzimlerin ve genlerin gelişimi ise henüz sırlarla dolu, ancak aracı makromolekül RNA'nın başlangıçta hem enzim hem de gen olarak işlev gördüğüne hemen hemen kesin gözüyle bakıyoruz (bugün bile ender durumlarda RNA'nın bu ikili işlevini yürüttüğünü gözleyebiliyoruz). Ancak, günümüzde bilgi akışı genellikle DNA'dan RNA'ya doğru yönlenmiş ve RNA'nın çoğu, protein sentezleme bölgelerine aminoasit dizilerinin yapısına ilişkin talimat taşıma görevi yapıyor. Artık, enzimlerin hemen hemen tümü proteinlerden oluşuyor.

Genlerle yönetilen yaşam evrildikten ve gelişmeye başladıktan sonra, serbest organik besin maddeleri havuzunda hızla bir azalma görülmüş olmalı. 1. Bölüm, J. William Schopf'un yazdığı *İlk Hücrelerin Evrimi*, bu dönüm noktasından sonra yaşamın gelişmesinin izlerini araştırıyor. Erken bir enerji krizi ile karşılaşan ilkel yaşam, yokluk dönemlerinde ayakta kalabilmek için enerji depolama yolları geliştirmek zorunda kaldı; "armut piş, ağzıma düş" günleri bitmişti. Yağlar ve şekerler gibi enerji depolayan moleküller yapmak ve depolanan bu enerjiyi gerektiğinde kullanabilmek

için kimyasal süreçler geliştirilmeliydi. Bu süreçlerin en eskisi glikolizdir. Glikolizde, glukoz pirüvik aside, pirüvik asit ise laktik asit, aset aldehit veya etanole dönüştürülür (mayalanma*). Elde edilen net enerji kazancı iki ATP molekülüdür ve bunlar hücreye enerji sağlamakta kullanılır. Glikoliz verimsiz bir mekanizmadır, çünkü mayalanma ürünleri içinde kullanılamamış çok miktarda enerji saklı kalır, fakat o günlerde açlıktan ölme karşısındaki tek seçenek buydu (Bazı günümüz canlıları için hâlâ tek seçenek olmaya devam ediyor).

Yaşam tarihinin bu noktasında canlıların çoğu kendibeslekti (Kendibeslek yaratıklar gereken enerjiyi veya enerjice zengin malzemeyi çevrelerindeki cansız dünyadan alırlar. Öte yandan, karşıbeslekler** çevrelerindeki diğer canlıları yer). Kendibesleklerin kullandıkları enerji, temelde ışınım ve yıldırım ile birleştirilmiş kimyasalların gittikçe azalan stokundan gelmekteydi; bu yüzden de onlara kimyasal kendibeslekler diyoruz. Günümüzde bu stratejiyi sürdüren birkaç tür hâlâ yaşamaktadır.*** Enerjiyi depolayabilme ve daha sonra kullanabilme yeteneği ile yaşam, besin maddelerinin inorganik yollardan sentezlenmesine uyarlanabilmiş ve milyonlarca yıl boyunca yerküremiz üzerinde görece küçük bir olgu olarak varlığını sürdürebilmiştir. Varoluşunun ilk çağları boyunca, canlılık yaşamkalımın kıyılarında gezinmiştir.

Canlıların evrilmesindeki ikinci önemli adım döngülü fotosentezin gelişmesiydi; döngülüydü, çünkü güneşten gelen fotonun uyardığı elektron ait olduğu klorofil molekülüne geri dönüyordu. Döngülü fotosentez bir zar olgusudur: Klorofil, uyarılmış elektronu çalan ve enerjisini kullanan enzimlerle birlikte bir zara gömülüdür. Enzimlerin çaldığı enerji zarda elektrik yükü oluşturmak ve yaratılan elektrostatik gerilim daha sonra ATP yapmak için kullanılır.**** Tek bir ATP yapımında zarın yeterince yüklenebilmesi için yaklaşık iki foton gerekir ve fotonlar serbest oldukları için, yaşam bir anda inorganik besin sentezine bağımlı olmaktan kurtulmuştur. Fotosentez işin içine girince, besin maddelerini karbon dioksit

* Mayalanma: Fermantasyon. (ç.n.)

** Karşıbeslek: Heterotrof. (ç.n.)

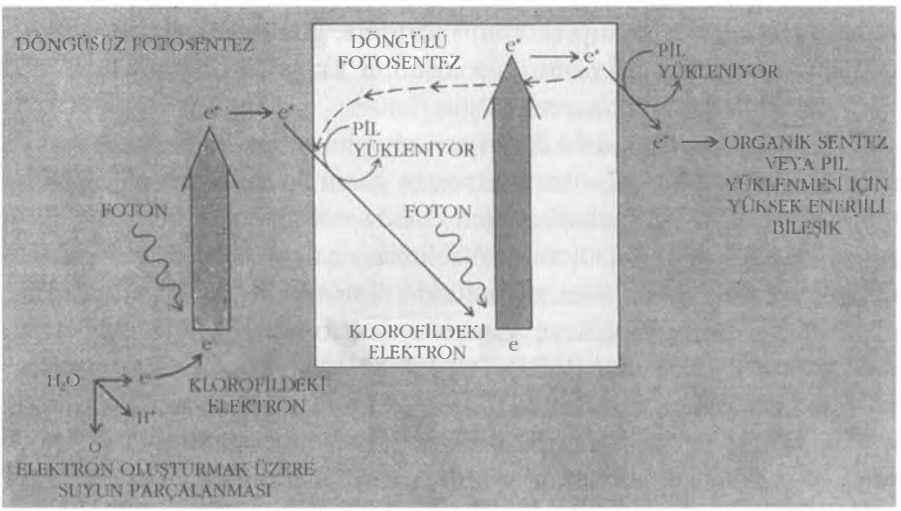
*** Bkz. Carl R. Woese, *Archaebacteria* (Arkebakteriler); *Scientific American*, Haziran 1981.

**** Bkz. Kenneth R. Miller, *The Photosynthetic Membrane* (Fotosentetik Zar); *Scientific American*, Ekim 1979; ve Douglas C. Youvan ve Barry L. Marrs, *Molecular Mechanisms of Photosynthesis* (Fotosentezin Moleküler Mekanizmaları); *Scientific American*, Haziran 1987.

CO_2) ve amonyak (NH_3) gibi basit kimyasallardan oluşturmaya yetecek ATP yapılabiliyordu.

Yalnızca döngülü fotosentez kullanan bakteriler hâlâ var, ancak güneş ışığını kullanan kendibesleklerin çoğu (tüm gerçek bitkiler dahil) daha verimli olan döngüsüz biçimi kullanır. Döngüsüz fotosentez sürecinde elektronun enerjisi iki basamakta alınır. Böylelikle, zarda daha fazla gerilim oluşturulabilir ve glikolize kıyasla daha çok iş yapılabilir. Sonuç olarak, etkinleştirilmiş iki elektrondan tam sekiz ATP yapılır, böylece verim sekiz katına çıkmış olur. Bu süreç döngüsüzdür, çünkü elektron klorofile geri verilmez; bunun yerine, enerji taşıyıcı bir moleküle devredilir. Klorofilin eksik elektronu suyun parçalanması ile elde edilir ve bu tepkime sonucunda atık ürün olarak oksijen oluşur.

Kısa zamanda, doğal seçilim çok verimli döngüsüz fotosentezcilerin lehine çalışmaya başladı; öyle ki, büyük miktarlarda oksijen oluştu. Başlangıçta bu bir sorun oluşturmadı; okyanusta, serbest oksijenle tepkime verip, ona bağlanacak bol bol iyon vardı. İlk yaşam biçimlerinden kalıtılan



kil 4. DÖNGÜLÜ VE DÖNGÜSÜZ FOTOSENTEZ. Döngülü fotosentezde (kutu ve noktalı çizgi), etkinleşilmiş bir elektron klorofil molekülünden uzaklaştırılır, zarı elektrik yüklemek için kullanılır ve klorofile geverilir. Döngüsüz fotosentezde, süreç farklı bir klorofilde başlar ve ikinci bir uyarılma daha gerçekleşir. ektron sonunda çok amaçlı bir enerji bileşiğine verilir; bu bileşik doğrudan doğruya karbon sabitlemesi pmakta veya ATP üretmek üzere zarın elektrikle yüklenmesinde kullanılabilir. İlk klorofilin eksik elektnu yerine de oksijen üreten bir süreçten, suyun parçalanmasından elde edilen elektron konur.

oksijensiz metabolizma uzun süre etkilenmeksizin sürmüş olmalı. Ancak oksijen yavaş yavaş birikmeye başlamıştı; ortaya çıkışı hem bir lanetti hem de bir nimet... İşin olumlu tarafı şuydu: Oksijenin varlığı, glikolizdeki piruvatın yapısında saklı kalan atık enerjiden yararlanılabilecek fotosentez enzimlerinde oldukça basit bir düzenleme yapılabilmesine olanak tanıyordu. Oksijen var olduğu sürece, yeni bir kimyasal yol -sitrik asit döngüsü- ATP oluşturacak zar pilini yüklemek için kullanılabiliyordu.* İnanılmaz ama, bu süreç mayalanmadan on sekiz kat daha verimlidir.

Oksijen, ayrıca, enerji depolayıcı bileşikleri çabucak ve ucuz bir biçimde yapabilen (Kalvin döngüsü gibi) verimli sentez yollarının evrilmesine de olanak tanıdı. Ancak, bir sorun vardı: Atmosferdeki oksijen birikimi, organizmaların doğrudan kullanamadıkları azotu amonyağa çeviren ve böylece de protein ve nükleik asit yapımı için gereken azotu sağlayan yüksek enerjili morötesi ışınların yolunu kesiyordu. Ansızın, bir azot krizi oluşuverdi; artık bir karşıbeslek olmak ve kendibeslekleri yiyerek azot elde etmek daha kârlıydı. Sınırlı azot miktarı yaşamı bir kez daha tehlikeye atmıştı.

Gereksinim evrimin anasıdır. Doğal seçilim tekrar araya girdi ve pahalı azot sabitleme işlemini yarattı. 30 ATP karşılığında (bir glukoz molekülündeki tüm enerji) bir azot molekülü, iki amonyak molekülüne dönüşüyordu.** Fakat bu yalnızca geçici bir çözümdü. Atmosferdeki oksijen derişimi artmaya devam etti ve azot sabitleme mekanizması zehirlendi; günümüzde sabitleme yalnızca oksijensiz koşullarda olabiliyor ve azot sınırlı bir besin maddesi olma özelliğini koruyor (gittikçe gelişen azot endüstrisi bunun bir göstergesi). Bugün bile, yeni oluşmuş volkanik adalarda ya da tuğla verandalarda, bunları yiyerek yaşayan bir grup bakteri var: Siyanobakteriler. Bu canlılar döngüsüz fotosentez yapıyorlar; okyanuslardaki şilte-benzeri oluşumlarda, kayalık sahillerde ya da başka nemli azot çöllerinde yaşıyorlar. Siyanobakteriler, oksijenin dışarıda tutulduğu, özel "heterokist" hücrelerde azot sabitleyebiliyorlar. Bununla birlikte, bu bakterilerin başarısı yokoluşlarının tohumlarını atıyor: İnce bir siyanobakteri tabakası bile öylesine besleyici bir ortam oluşturuyor ki, daha yüksek

* Bkz. Richard E. Dickerson, *Cytchrome C and the Evolution of Energy Metabolism* (Sitokrom C ve Enerji Metabolizmasının Evrimi); *Scientific American*, Mart 1980.

** Bkz. Winston J. Brill, *Biological Nitrogen Fixation* (Biyolojik Azot Sabitlemesi); *Scientific American*, Mart 1977.

canlı biçimleri hemen azotça zengin bu ortama yerleşiyor ve siyanobakterileri yemeye başlıyorlar.

Sonunda, oksijen oluşumunun (ve oksijen atomlarının morötesi ışığın sağladığı enerjiyi kullanarak ürettikleri ozonun) artışı, dünyanın yüzeyini öldürücü radyasyondan koruyacak bir kalkan oluşturuyor ve yaşam, suyun korumasından çıkarak karada evrilmeye başlıyor. Bir bilanço yaparsak oksijenin canlılara net kazanç sağladığını söyleyebiliriz, ancak oksijen devriminden önce var olan hemen hemen tüm yaşam biçimlerini ortadan kaldırdığı da kesindir.

Oksijenin bollaşmasının bir başka sonucu da daha yüksek hücrelerin evrilmesidir. Yaşam, tek bir zarı olan bakterilerden ve zarla çevrili iç yapıları olan ökaryotlardan ("gerçek hücreler") oluşur. Ökaryotlar, bakteriler arasındaki görevdeşlik ilişkileri sonucu evrilmiştir; günümüz hücrelerindeki mitokondriler, yaşamak için oksijene ve pillerin yüklenmesine bağımlı karşıbesleklerin ardıllarıdır. Kloroplastlarsa, bir zamanlar özgür yaşayan döngüsüz fotosentezcilerdi; çağdaş ardılları siyanobakteri olan fotosentezciler... Her ne kadar ökaryotları oluşturan ortakyaşam birlikteliklerı artık zorunlu hale gelmişse de (mitokondriler ve kloroplastlar kendi başlarına yaşayamazlar, çünkü genlerinin çoğu hücre çekirdeğine aktarılmıştır) ara birliktelik aşamalarına ilişkin pek çok örnek hâlâ vardır. Bu örneklerden en sık görüleni, belki de, mantarlarla algler veya fotosentez yapan bakteriler (türüne bağlı) arasındaki ortakyaşam ilişkileri olan likenlerdir. Ökaryotların evrimleşmesiyle gerçek bir çekirdek gelişmiş ve mitoz, mayoz ya da genetik yeniden-birleşim (rekombinasyon) gibi, genetik iletinin bütünlüğünü koruyarak organizmaların değişen koşullara uyum sağlamasına yardımcı olacak süreçler ortaya çıkmıştır.

Karmaşık çokhücreli ökaryotlar bir kez ortaya çıktıktan sonra da, ilk büyük, özgün avcılar evrilmiştir. 2. Bölüm'de, *Hayvanların Ortaya Çıkışı*'nda göreceğimiz gibi, ökaryotların başarısı önce kendibesleklerle -üreticilerle- beslenen asalakların ve avcıların, sonra da diğer avcılar üzerinde yoğunlaşan avcıların ve asalakların gelişimine yol açmıştır. Başarı yeni nişler yaratır; yaşamını sürdürebilmek için üç milyar yıldır sürüp giden yaşamkalım mücadelesinde doğal seçilimin hazırladığı tuzaklar, karşımanevralar bize değişimin kaçınılmaz olduğunu hatırlatır.

İlk Hücrelerin Evrimi



Hemen hemen üç milyar yıl boyunca yeryüzündeki tek canlılar ilkel mikroorganizmalar oldu. Bu ilk hücreler, günümüz yaşamının bağımlı olduğu biyokimyasal sistemleri ve oksijence zengin atmosferi ortaya çıkardı.

• • •

J. William Schopf
Eylül 1978

1859'da, *On the Origin of Species* (Türlerin Kökeni) ortaya çıktığında, yaşamın geçmişi Kambriyen dönemin başına, ilk bulunan fosillere dek izlenebiliyordu. Bugün bu fosillerin 500 milyon yıldan daha uzun bir süre önce yaşamış olduğunu biliyoruz. 1859'dan bu yana yaşamın çok daha uzun bir geçmişi olduğunu bulduk: Yaşamın başlangıcı üç milyar yıl daha geriye gidiyor; yani günümüzden üç buçuk milyar yıl öncesine... Kambriyen-öncesi (Prekambriyen) dönem boyunca dünyadaki tek canlılar basit mikroorganizmalar oldu; bunların çoğunun boyutları ve karmaşıklığı günümüz bakterilerine benziyordu. Bu organizmaların içinde yaşadığı koşullar bugünkülerden çok farklıydı kuşkusuz, ancak evrim mekanizmaları aynıydı. Genetik çeşitlemeler, belirli bir çevrede, bazı bireylerin yaşamlarını sürdürebilmeye ve üremeye daha uygun olmasına yol açtı. Böylece de, daha iyi uyum sağlamış organizmaların kalıtılabilir özellikleri, sonraki nesillerde daha sık gözlenebilir hale geldi. Bu doğal seçilim ilkesiyle yeni yaşam biçimlerinin ortaya çıkışı, fiziksel çevre üzerinde büyük değişikliklere neden oldu ve evrim koşullarının farklılaşmasını getirdi.

Kambriyen-öncesi evrimin önemli olaylarından biri, oksijen üreten fotosentez mekanizmasının biyokimyasal avadanlıklarının gelişmesiydi.

Fotosentezin bir yan ürünü olarak atmosferde biriken oksijen, yeni bir biyolojik uyum döngüsü başlattı. Bu çevre değişikliğine tepki olarak evrilen ilk organizmalar, oksijene ancak tahammül edebiliyorlardı; daha sonra da oksijeni metabolizmalarında etkin olarak kullanabilen ve böylece de besin maddelerinden daha fazla enerji üretebilen hücreler ortaya çıktı.

Kambriyen-öncesi tarihte ikinci önemli perde, genetik malzemenin ayrı bir çekirdek bölgede toplandığı ve zarla çevrelendiği yeni bir çeşit hücrenin ortaya çıkışıydı. Çekirdekli hücreler, çekirdeksizlerden daha ileri bir örgütlenme aşaması sergiler. En önemlisi de, yalnızca çekirdekli hücrelerin eşeyli üreme yapabilmesidir: Anababanın genetik çeşitlemelerinin döllerine yeni bileşimlerle aktarılabileceği işlemler dizisi... Eşeyli üreme, bir popülasyonda yeni uyum biçimlerinin daha hızlı yayılabilmesini sağlar. Bu yüzden de, eşeyli üremenin gelişimi evrimsel değişimin adımlarını hızlandırdı. Kambriyen dönemin başlamasıyla ortaya çıkan ve hızla çeşitlenen büyük, karmaşık, çokhücreli yaşam biçimleri, istisnasız, çekirdekli hücrelerden yapılmıştı.

Kambriyen-öncesi ve Kambriyen arasındaki sınıra hep keskin bir süreksizlik olarak bakılmıştır. Kambriyen katmanlarında deniz bitkileri ve hayvanlarına ait bolca fosil bulunur: Deniz otları, solucanlar, süngerler, yumuşakçalar, kandil kabuklular ve dönemin belki de en ilginç özelliği olarak, trilobitler adı verilen ilk eklembacaklılar. Yıllarca alttaki Kambriyen-öncesi katmanlarda hiç fosil olmadığı düşünüldü. Kambriyen faunası bir anda var olmuştu sanki ve bilinen hiçbir atası yoktu...

Yaşam, trilobitler kadar karmaşık canlılarla başlamış olamaz. *Türlerin Kökeni*'nde Darwin şöyle der: "Kambriyen sistemi öncesindeki (.....) dönemlerine ilişkin fosil birikimlerinin neden bulunamadığı sorusuna gelince, tatmin edici bir yanıtım yok. (.....) Şu anda bu soru yanıtsız kalmak zorunda ve bu durum kitapta öne sürdüğüm görüşlere karşı gerçekten de geçerli bir argüman olarak ele alınabilir." Bu argüman artık geçerli değil; sorunun yanıtı bundan yirmi sene kadar önce bulundu.

Yanıtın bir parçası, en erken Kambriyen katmanlarının altındaki kayaçlarda bulunan ilkel fosillerden geldi. Bu fosiller arasında denizanalarının, çeşitli solucan cinslerinin ve büyük olasılıkla, süngerlerin kalıntıları vardı, yani Kambriyen dönemin büyük çoğunluğu kabuklu olan hayvanların-



Şekil 5. CANLI STROMATOLİTLER. Bu fotoğraf Avustralya'da Köpekbalığı Koyu'nda çekilmiştir. Başka yerde, stromatolitler bunları yiyen omurgasızlar nedeniyle ender görülür. Burada ise, omurgasızlar yaşayamazlar, çünkü deniz çok tuzludur. Kambriyen-öncesi dönemdeyse omurgasızlar gelişmemişti. Boyut ve biçim açısından, günümüz stromatolitleri fosil stromatolitlere çok benzerler ve siyanobakterilerle diğer prokaryotların şilte-benzeri topluluklar halinde büyümesiyle oluşurlar. Avustralya'daki canlı stromatolitlerin keşfi, fosil stromatolitlerin biyolojik kökenini doğrulamıştır.

dan epey farklı bir fauna oluşturuyorlardı. Bununla birlikte, bu buluntular fosil kayıtlarını yalnızca 100 milyon yıl daha uzatıyor, ancak bu süre Kambriyen-öncesi dönemin % 4'ünden daha azdır. Hâlâ yanıtlanmamış bir soru var: Daha öncesinde ne vardı?

1950'lerden bu yana, çok daha ötelere uzanan bir açıklama ortaya çıktı. Fosil içeren birçok Kambriyen-öncesi kayacının yanı sıra bilinen en eski tortul çökellerde bile Kambriyen-öncesine ait fosiller bulundu. Bu fosiller, yalnızca mikroskopla görülebilen yaşam biçimlerinin kalıntıları oldukları için şimdiye dek gözden kaçmıştı. Bu kalıntılar stromatolit adı verilen yapılarda bulunuyordu. (Yunancada, şilte ya da örtü anlamına gelen *stroma* ve taş anlamına gelen *lithos*).

Bir mikroorganizmanın fosil kalıntılarından şaşırtıcı çoklukta bilgi edinilebilir. Boyutlar, biçim ve bu biçimin karmaşıklık derecesi en kolay görülebilen özelliklerdir, fakat uygun koşullarda hücrelerin içsel yapılarının detayları bile anlaşılabilir. Ancak, Kambriyen-öncesi evrimin yolunu izlerken tümüyle fosil kayıtlarına dayanmak gibi bir zorunluluğumuz yok. Günümüzdeki canlı hücrelerin metabolizmasında ve biyokimyasal mekanizmalarında tamamen bağımsız bir belgeler dizisi vardır. Biyokimyasal açıdan Kambriyen-öncesi atalarıyla aynı olan canlı bir organizma yoktur, fakat eski biyokimyaların uzantıları korunmuştur. Bazen, biyokimyasal mekanizmaların günümüzde yaşayan canlılarda gözlenen dağılımını inceleyerek, evrimsel tarih sürecinde ilk kez ne zaman doğduklarını çıkartabilmek mümkün olmaktadır.

İlk evrim gelişmeleri konusunda bir başka bağımsız bilgi kaynağı da, inorganik jeolojik kayıtlardır. Jeolojik katmanlarda bulunan minerallerin doğası bu minerallerin çökeldiği zamanlardaki fiziksel koşulları, biyolojik yeniliklerin etkilemiş olabileceği koşulları yansıtır. Örneğin, ilk atmosfere oksijenin nasıl girdiğini anlayabilmek için, tüm bu üç çalışma alanı tanıklığa çağrılmalıdır. Mineral kayıtları değişimin ne zaman olduğunu söyler; fosil kayıtları değişimden sorumlu mikroorganizmaları ortaya koyar; biyokimyasal yeteneklerin günümüz organizmaları arasındaki dağılımı ise gelişimi, doğru evrimsel bağlama yerleştirir.

1960'lardan sonra, canlı organizmalar arasındaki en büyük ayrımın hayvanlar ve bitkiler arasında değil, çekirdekli ve çekirdeksiz hücreleri olan organizmalar arasında olduğu anlaşıldı. Bitkiler ve hayvanlar, biyokimya, metabolizma, genetik ve hücre-içi örgütlenme açılarından birbirlerine çok benzerler; ancak bu özellikler söz konusu olduğunda yüksek organizmaların hepsi bakterilerden ve mavi-yeşil alglerden yani çekirdeksiz yaşamın temel tiplerinden oldukça farklıdır. Bu süreksizliğin fark edilmesi, biyolojik tarihin ilk aşamalarının anlaşılmasında çok önemli olmuştur.

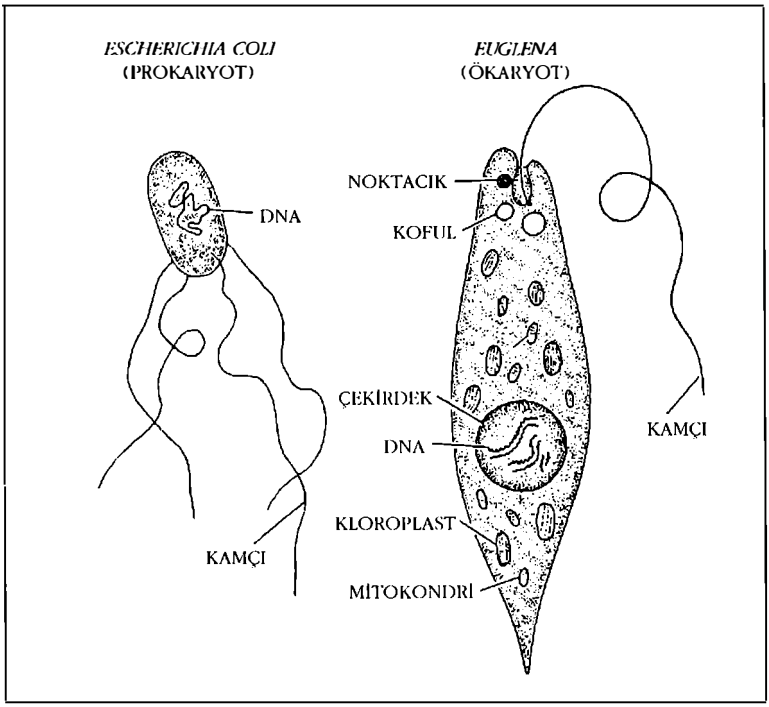
Hücrelerinde çekirdek olan organizmalara ökaryot diyoruz: Yunancada gerçek ya da iyi anlamına gelen *eu-* ve kabuk anlamına gelen *karyon*. Çekirdeği olmayan hücreler ise prokaryottur; *pro-* öneki, önce anlamına gelir. Tüm yeşil bitkiler ve tüm hayvanlar ökaryottur. Ayrıca, küfler ve mayalar dahil tüm mantarlar, kamçılı hayvan (*Euglena*) ve terliksi hayvan (Paramesyum) gibi protistler de ökaryottur. Prokaryotlar ise iki grup or-

ganizma içerir: Bakteriler ve mavi-yeşil algler. Bu ikincisi, diğer algler ve yüksek bitkiler gibi fotosentez yoluyla oksijen üretir, ancak gerçek bakteriler olduklarını biliyoruz. Bu yüzden de mavi-yeşil algler yerine daha tanımlayıcı olan siyanobakteri ismini kullanacağım bundan sonra.

Ökaryotları prokaryotlardan ayıran birçok önemli özellik vardır. Bir ökaryot hücrenin çekirdeğinde, kromozomlar halinde örgütlenmiş olan DNA hücre-içi bir zarla çevrilmiştir; birçok prokaryotta ise, hücre sitoplazmasında tek bir DNA halkası vardır. Prokaryotlar eşeysiz olarak, görece basit bir işlem olan ikiye bölünme ile çoğalırlar. Bunun tersine, ökaryot hücrelerde eşeysiz üreme, karmaşık bir süreç olan mitoz ile gerçekleşir. Ayrıca çoğu ökaryot, mayoz ve bundan sonra da eşey hücrelerinin birleşmesi yoluyla da birleşebilir (Bazı prokaryotların eşey-benzeri* üremesi, ileri ökaryot eşeyselliğinden belirgin biçimde farklıdır). Ökaryot hücreler, genellikle, prokaryotlardan daha büyüktür ve prokaryotların hemen hemen hepsi tekhücreli canlılardır. Halbuki ökaryotların çoğunluğu büyük, karmaşık ve çokhücrelidir. Örneğin, memeli bir hayvan, hem yapıları hem de işlevleri büyük oranda farklılaşmış milyarlarca hücreden yapılmış olabilir.

Ökaryot hücrelerin merak uyandıran bir özelliği ise, bu hücrelerin içinde daha küçük, zarlarla çevrili altbirimler (organcıklar**) olmasıdır; örneğin, mitokondriler ve kloroplastlar. Mitokondriler tüm ökaryotlarda vardır ve hücrenin enerji üretiminde merkezi bir rol oynar. Bazı protistlerde ve tüm yeşil bitkilerde bulunan kloroplastlar bu canlıların fotosentez etkinliklerinden sorumludur. Mitokondrilerin ve kloroplastların bir zamanlar serbest yaşayan mikroorganizmaların evrimsel türevleri olduğu öne sürülmüştür. Özellikle, Boston Üniversitesi'nden Lynn Margulis bu düşünceyi savunmuştur. Örneğin, bugünkü kloroplast, başka bir hücre tarafından "yutulmuş", sonra da kendini yutan hücreyle bir ortakyaşam ilişkisi kurmuş bir siyanobakteriden türemiş olabilir. Kloroplast ve mitokondrilerde, örgütlenme biçimi prokaryot DNA'sına bir parça benzeyen küçük DNA parçalarının varlığı bu tezi destekler görünmektedir. Geçen yıllar boyunca, bu tezin denenmesi günümüz mikroorganizmalarının kıyaslamalı biyokimyasına ilişkin geniş bir veriler topluluğu oluş-

* Eşey-benzeri: Paraseksüel. (ç.n.)
** Organcık: Organel. (ç.n.)



Şekil 6. Organizmalar arasındaki en büyük gruplandırma, çekirdeği olan (ökaryot) ve çekirdeği olmayan (prokaryot) hücreler ayrımıdır. Yalnızca bakteriler ve siyanobakteriler prokaryottur ve şekilde *Escherichia coli* bakterisi ile temsil edilmişlerdir (*solda*). Tüm diğer organizmalar, yüksek bitkiler ve hayvanlar, gerçek mantarlar ve *Euglena* (*sağda*) gibi protistler de dahil olmak üzere ökaryottur. Ökaryot hücreler daha karmaşıktır ve içerdikleri bazı organcıklar (mitokondri ve kloroplast gibi), konakçı hücresiyle bir ortakyaşam ilişkisi kuran prokaryotlardan türeyebilirler. Prokaryotların oksijeni kullanma ya da gereksinme biçimleri çok değişkendir. Diğer taraftan, tüm ökaryotların metabolizmaları ve çeşitli maddelerin sentezi için oksijene gereksinimleri vardır.

turmuştur; Kambriyen-öncesinde yaşamın evrimine ilişkin ipuçları sağlayan veriler...

Prokaryotlar ve ökaryotlar arasındaki bir başka farklılık, bunların evrimlerinin araştırılmasında özellikle önemli olmaktadır: Bu iki tip organizmanın oksijen kullanma ya da oksijene hoşgörü dereceleri. Prokaryotlar arasında, oksijen gereksinimi oldukça değişkendir. Bazı bakteriler ortamda oksijen varken büyüyemez ya da üreyemezler; bunlar zorunlu olarak oksijensiz solunum yapan canlılardır. Bazıları ise oksijene katlanabilirler, ancak oksijen olmadığında da yaşamlarına devam edebilirler; bunlar isteğe bağlı oksijensiz solunum yaparlar. En iyi biçimde düşük derişimlerde-

	PROKARYOT	ÖKARYOT
ORGANİZMA	BAKTERİLER VE SİYANOBAKTERİLER	PROTİSTLER, GERÇEK MANTARLAR, BİTKİLER VE HAYVANLAR
HÜCRE BOYUTLARI	KÜÇÜK, GENELLİKLE 1 İLA 10 MİKROMETRE	BÜYÜK, GENELLİKLE 10 İLA 100 MİKROMETRE
METABOLİZMA VE FOTOSENTEZ	OKSİJENSİZ VEYA OKSİJENLİ	OKSİJENLİ
DEVİNİM	DEVİNİMSİZ VEYA PROTEİNDEN YAPILMA KAMÇILARLA	GENELDE DEVİNİMLİ, MİKROTÜPÇÜKLERDEN OLUŞAN SİL VEYA KAMÇILARLA
HÜCRE DUVARLARI	ÖZEL ŞEKER VE PEPTİDLERDEN	SELÜLOZ VEYA KİTİNDEN, ANCAK HAYVANLARDA YOK
ORGANCIKLAR	ZARLA ÇEVRİLİ ORGANCIKLAR YOK	MİTOKONDRİ VE KLOROPLASTLAR
GENETİK ÖRGÜTLENME	STOPLAZMADA DNA HALKASI	DNA KROMOZOMLAR HALİNDE ÖRGÜTLENMİŞ VE ÇEKİRDEK ZARIYLA ÇEVRELENMİŞ
ÜREME	İKİYE BÖLÜNME İLE	MİTOZ VEYA MAYOZLA
HÜCRESEL ÖRGÜTLENME	ÇOĞUNLUKLA TEKHÜCRELİ	GENELLİKLE ÇOKHÜCRELİ, HÜCRE FARKLILAŞMASI GÖZLENİR

ki oksijen -bugünkü atmosferimizdeki oksijen derişiminin çok altında- içeren ortamlarda büyüyen prokaryotlar da vardır. Son olarak da, oksijensiz yaşamını sürdüremeyen, tümüyle oksijenli solunum yapan prokaryotlar vardır.

Bu uyum çeşitliliğinin tersine, ökaryotlar çok tutarlı bir görünüm sergilerler; birkaç istisna dışında, oksijene mutlak bağımlıdırlar. Bu istisnalar bile oksijene bağımlı organizmaların evrimsel türevleri gibi görünmektedir. Bu gözlem bizi yalın bir hipoteze götürüyor: Prokaryotlar, çevredeki oksijen derişiminin değişmekte olduğu bir dönemde evrildiler, ancak ökaryotlar ortaya çıkana kadar atmosferin oksijen içeriği oldukça yüksek ve kararlı bir düzeye gelmişti.

Ökaryot hücrelerin öteden beri oksijene gereksinim duyan canlılar olduklarının bir işareti mitoz hücre bölünmesinde gözlenir; bu süreç ökaryotlar grubunun belirgin bir özelliğidir. Birçok ökaryot hücre, geçici bir

oksijen azalması durumunda yaşamına devam edebilir ve hatta bazı metabolizma işlevlerini yerine getirebilir. Bununla birlikte, ortamda oksijen yoksa, hiçbir hücre mitoz bölünme yapamaz. Çok düşük derişimlerde de olsa, oksijen gereklidir.

Metabolizmanın izlediği yollar -bir canlının besin maddelerinden enerji elde etmesine yarayan biyokimyasal mekanizmalar- çok daha ayrıntılı kanıtlar sağlar. Ökaryotlarda, ana metabolizma süreci solunumdur. Toplam olarak tanımladığımızda, solunum, glukozun (bir şeker) oksijenle yakılarak karbon dioksit, su ve enerji vermesidir. Bazı prokaryotlar (oksijensiz veya isteğe bağlı olan gruplar) ise solunum da yapabilirler, ancak prokaryotların çoğu enerjilerini sadece daha basit bir süreç olan mayalanma yoluyla elde eder. Bakterilerin gerçekleştirdiği mayalanma olayında glukoz oksijenle (ya da hücre dışından alınacak başka bir maddeyle) birleşmez; yalnızca daha küçük moleküllere ayrıştırılır. Hem solunumda hem de mayalanmada, glukozun bozunmasından elde edilen enerjinin bir kısmı, genellikle adenozin trifosfat (ATP) moleküllerindeki yüksek enerjili fosfat bağları biçiminde depolanır. Bu şekilde yakalanamayan enerji ise ısı olarak yitirilir.

Solunum metabolizmasının iki temel bileşeni vardır: Topluca glikoliz adı verilen kısa bir kimyasal tepkimeler dizisi ve sitrik asit döngüsü adı verilen daha uzun bir dizi. Glikolizde, altı karbonlu bir glukoz molekülü bozunarak, her biri üç karbon atomuna sahip iki piruvat molekülüne ayrılır. Glikoliz süreci için oksijen gerekli değildir, ancak bu yolla çok az enerji üretilebilir; net kazanç yalnızca iki ATP molekülüdür.

Sitrik asit döngüsünün yakıtı, glikoliz sonucu oluşan piruvattır. Enzimlerle denetlenen bir dizi tepkimeyle, piruvatın karbon atomları yükseltgenir. Bu yükseltgenmelere ATP sentezine neden olacak başka tepkimeler eklenir. İki piruvat molekülü için (yani tepkimeler dizisine başlayan her glukoz molekülü için) 34 ek ATP molekülü daha oluşur. Görüldüğü gibi, tam bir solunum tepkimeleri dizisi, yalnızca glikolizle kıyaslandığında çok daha verimlidir. Solunum, glukozu basit inorganik moleküllere (karbon dioksit ve su) parçalayarak, şekerin kimyasal bağlarında depolanmış olan biyolojik olarak kullanılabilir enerjinin hemen hepsini açığa çıkartır.

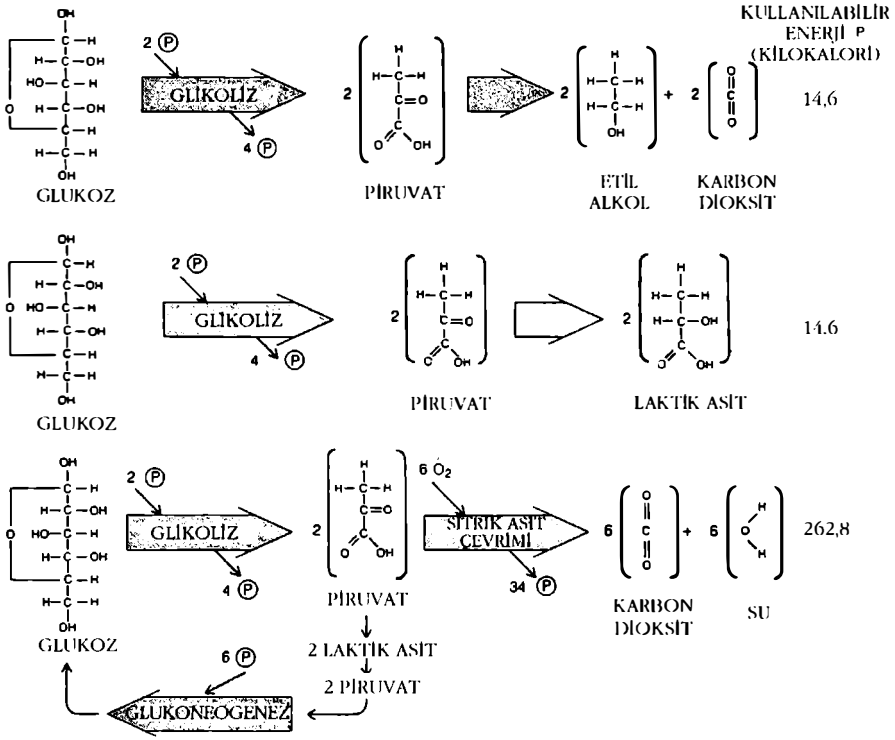
Prokaryotların metabolizmasına bakıldığında, ökaryotlarla aralarında evrimsel bir ilişki olduğu hemen göze çarpıyor: Belirli bir noktaya kadar

mayalanma ile glikoliz birbirinin tamamen aynısıdır, ayırt edilemezler. Bakteri mayalanmasında, bir glukoz molekülü iki piruvat molekülüne ayrılır ve net iki ATP molekülü verir; glikolizde olduğu gibi, bu süreç için oksijen gerekmez. Ancak, oksijensiz prokaryotlarda, metabolik yol piruvatta son bulur. Bundan sonraki tek tepkime, piruvatı, laktik asit, etil alkol veya karbon dioksit gibi atık olarak hücreden dışarı atılacak olan bileşiklere dönüştürme tepkimesidir.

Prokaryotlardaki mayalanma ile ökaryotlardaki glikoliz arasındaki benzerlik, rastlantısal olamayacak kadar fazladır. Bu iki grup arasında evrimsel bir ilişki olduğu varsayımı, benzerliği kolayca açıklayabiliyor. Oksijensiz mayalanma, büyük olasılıkla, yaşam tarihinin ilk evrelerinde enerji üretme süreci olarak ortaya çıkmıştır. Atmosferdeki oksijenin birikmesi ve metabolizma için kullanılabilir hale gelmesiyle, bir karbonhidrattan elde edilen enerjinin 18 katını elde edebilme olanağı doğmuştur: Yalnızca iki yerine 36 net ATP molekülü. Bununla birlikte, oksijene bağımlı tepkimeler, oksijensiz tepkimelerin yerini almamış, var olan tepkimeler dizisine ek olarak ortaya çıkmıştır.

Önerilen bu evrimsel adıma ilişkin başka kanıtlara, oksijen kıtlığında kalan bazı ökaryot hücrelerin davranışlarında da rastlanır. Örneğin, memelilerin kas hücrelerinde uzun süren bir çalışma sonucu akciğerlerin ve kanın taşıyabileceğinden daha fazla oksijen talebi ortaya çıkar. Oksijen yeterli olmadığında ise sitrik asit döngüsü işlevini yerine getiremez, fakat hücreler yalnızca glikoliz yaparak, verimleri düşmesine karşın çalışmaya devam ederler. Böylesi durumlarda, piruvat hücre içersinde tüketilmez; karaciğerde glukoza dönüştürülür (6 ATP'lik bir bedel karşılığında). Burada önemli bir nokta, karaciğere taşınan molekülün doğrudan piruvat olmamasıdır. Kas hücrelerinde piruvat laktik aside çevrilir; laktik asit karaciğere taşınır ve gerisin geri piruvata dönüştürülür. Laktik asidin bu biçimde kullanılışı, oksijenli koşullarda bastırılmış olan eski bakteri mekanizmasının bir kalıntısını temsil ediyor olabilir. Gerçekten de, oksijen kıtlığındaki kas hücreleri daha ilkel, tümüyle oksijensiz bir metabolizma biçimine dönüş yaparlar.

Oksijene bağımlı bir biyokimyanın gelişimi, çeşitli biyolojik moleküllerin sentezindeki tepkime dizileri ele alınarak da izlenebilir. Bir kez daha, sentez tepkimeleri dizisinin erken Kambriyen-öncesi dönemde orta-



Şekil 7. METABOLİK DİZİLER. Hücrelerin besin maddelerinden enerji elde etmek için kullandığı bu dizilerin serbest oksijen miktarının artmasına bir yanıt olarak ortaya çıktığı çok açıktır. Oksijensiz yaşayan organizmalarda glukoz mayalanma tepkimeleri yoluyla parçalanır. Her glukoz molekülü iki piruvat molekülüne ayrılır. Net kazanç iki fosfat bağıdır. Bu sürece glikoliz adı verilir. Bakteri mayalanmasında piruvat, laktik asit, etil alkol ve karbon dioksit gibi ürünlere dönüştürülerek hücre dışına atılır. Oksijen gereksinimi olan organizmalarda metabolik sistem solunumdur. Solunum glikoliz ile başlar fakat piruvat atık olarak işlem görmek yerine, sitrik asit çevrimini oluşturan bir başka tepkimeler dizisine giren bir madde halini alır. Bu süreç, mayalanmadan çok daha fazla enerji açığa çıkartır; sonuçta iki yerine 36 fosfat bağı yapılmış olur.

ya çıkan aşamalarının oksijen yokluğunda ilerlemesini bekleyebiliriz. Tepkime dizisinin son ürününe yakın basamakları ise (daha sonraki bir dönemde eklendiği varsayılabilir), gittikçe artan bir sıklıkla oksijen gerektirecektir. Farklı çeşitlerden olan organizmalar arasında oksijen gerektiren basamakların dağılımının evrimsel bir önemi olabilir. Bir biyokimyasal maddeler sınıfının sentezi için tek bir yol evrilmişse, o zaman ilkel yaşam biçimlerinde yalnızca oksijen gerektirmeyen başlangıç basamaklarının sergilenmesini bekleyebiliriz. Daha sonra ortaya çıkan orga-

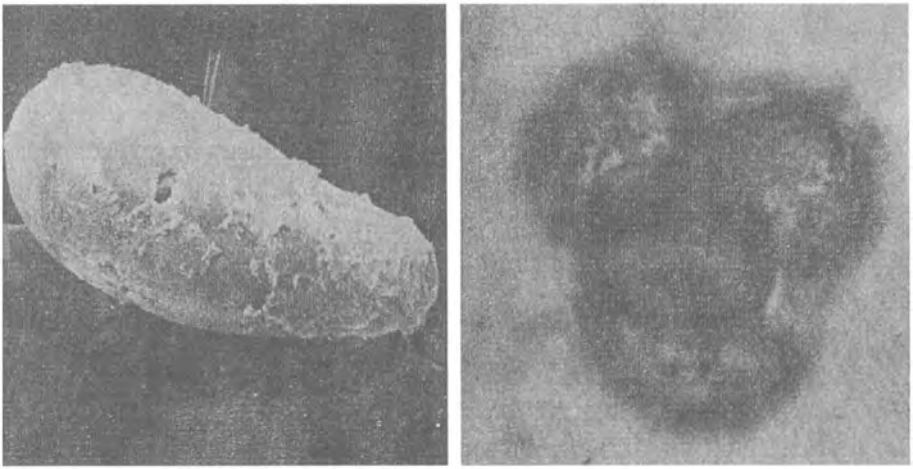
nizmalarda ise gittikçe uzayan, oksijene bağlı sentez dizileri gözlenecektir.

Gerçekten de, bu sentezlerin bazılarında yapısal bir oksijen gereksinimi vardır. Örneğin, omurgalılarda safra pigmentlerinin, yüksek bitkilerde klorofil a'nın ve hidroksiprolinin, hayvanlarda tirozinin sentezinde oksijen gereklidir. Özellikle de iki sentez dizisinin oksijen bağımlılığı ayrıntılı olarak saptanmıştır. Bu dizilerden biri, sterolleri ve karotenoidleri de içeren bir bileşikler sınıfının yapımını denetler; diğeri ise, yağ asitlerinin sentezine ilişkindir.

Bu biyolojik sentez tepkimeleri dizilerinin evrimi konusunda iki doğru gözlem vardır. Uzun zamandır oksijene bağımlı olan canlı gruplarında bile, sentezin ilk aşamaları oksijen miktarından bağımsızdır; moleküler oksijen, tepkimeler dizisine sonraki aşamalarda girer. Benzer biçimde, en ilkel canlılar olan oksijensiz solunum yapan bakteriler bu tepkimeler dizisinin yalnızca ilk bölümlerini, oksijensiz bölümlerini yürütebilirler. Daha karmaşık oksijenli solunum bakterilerinin ve fotosentez yapan siyanobakterilerin sentez tepkimeleri dizisi daha uzundur ve bazı basamaklarında da oksijen gereklidir. Omurgalı hayvanlar ve yüksek bitkiler gibi ileri ökaryotlarda uzun, dallanmış tepkime dizileri vardır ve bu kapsanan tepkimelerin pek çok basamağında oksijen gereklidir.

Prokaryotlarla ökaryotların metabolizmalarının ve biyokimyalarının kıyaslanması, bu ikinci grubun ancak atmosferde önemli miktarda oksijen birikmesinden sonra ortaya çıkabildiği konusunda güçlü kanıtlar sağlıyor. Böylece de, ilk ökaryot hücrelerin ne zaman oluştuğu sorusunu sorabiliriz. Oksijence zengin bir atmosferin, evrimsel bir dönüm noktası oluşturan bu işaretten daha sonra olamayacağı çok açık.

Ökaryotların kökenine ilişkin bir tarih saptayabilmek için fosil kayıtlarına bakmalıyız. Ancak, bu çalışma alanı çok yeni olduğundan elimizdeki bilgi eksiktir ve yorumlanması da genellikle çok zor olmaktadır. Mikroskobik tekhücreli bir organizmanın fosil kayıtlarına bakıp da ökaryot olup olmadığını saptamanın dümdüz bir işlem olarak karşımıza çıkması çok enderdir. Bir fosil kesin bir biçimde ökaryot olarak tanımlandıktan sonra bile, elimizdeki radyoaktif izotopla tarih belirleme yöntemleriyle çok ender olarak kesin bir tarih saptayabiliriz. Böylesi yöntemlerde, en iyi olasılıkla, artı ya da eksi % 5'lik bir yanılma payı vardır. Bunun da ötesin-



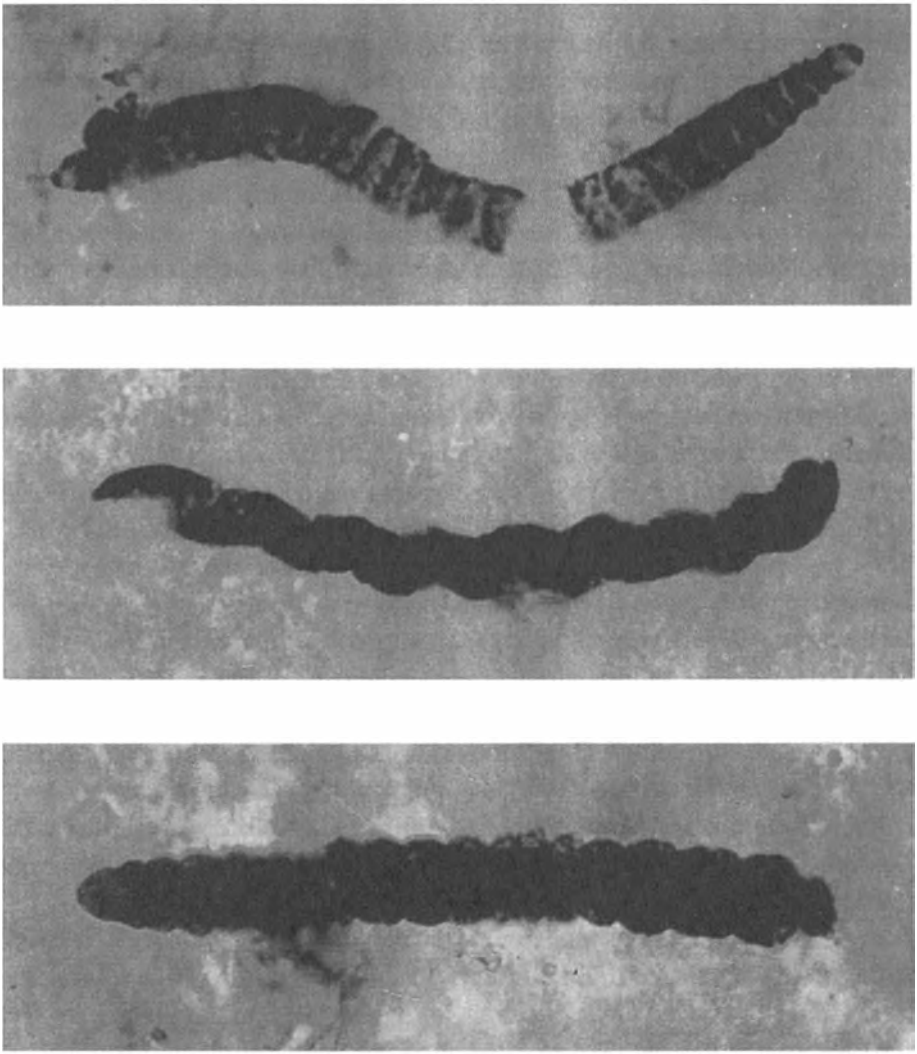
Şekil 8. İlk ökaryot hücreler, Kambriyen-öncesi mikrofosiller arasında görülebilir. Soldaki, kabak biçimindeki hücre, 800 milyon yaşlarında olduğu düşünülen Büyük Kanyon şeyllerinde bulunmuştur ve biçimi bilinen tüm prokaryotlardan daha karmaşıktır; ayrıca büyüktür de, uzunluğu 100 mikrometre civarındadır. Sağdaki hücre kümesi ise, 850 milyon yaşlarında olduğu düşünülen orta Avustralya çökellerinde bulunmuştur. Bu hücrelerin karşıdan karşıya uzunluğu yalnızca 10 mikrometredir fakat dörtyüzlü biçiminde düzenlenmiş olmaları, yalnızca ökaryotlarda bilinen hücre bölünmesi mekanizmaları olan mitoz sonucu ya da muhtemelen mayoz sonucu oluştuklarını akla getiriyor.

de, yaş saptamaları genellikle bir zamanlar erimiş haldeki, volkanik lav benzeri kayaçlarda yapılır; halbuki fosiller tortul çökellerde bulunur. Sonuç olarak, fosilin bulunduğu katmanın yaşı saptanamaz; yalnızca bu katmanın en yakınındaki, tarihi belirlenebilen alt ve üst kayaç birimlerinin yaşları arasında bir yaşa sahip olduğu düşünülür.

Tüm bu zorluklara karşın, elimizde en erken Fanerozoik katmanlardan milyonlarca yıl daha yaşlı kayaçlarda ökaryot fosillerinin varlığına ilişkin yeterince kanıt bulunmaktadır. Bu kanıtlar iki türlüdür: Ökaryot özellikleri olduğuna karar verilen biçimsel ve örgütsel karmaşıklık sergileyen mikrofosiller ve yalnızca ökaryotlara özgü boyutları olan fosil hücrelerin varlığı.

Görece karmaşık mikroskobik fosillerden gelen kanıtlar şunları içerir: (1) Sibirya'da, 725 milyon yaşlarında olduğu düşünülen (680 milyon ile 800 milyon yıl arasında olduğu bilinen) Olkhin oluşumunda bir çökelde bulunmuş, günümüz mantarlarını veya yeşil alglerini andıran ve belirgin enine duvarları olan hücrelerden yapılmış, dallanmış ipliksi yapılar*; (2) Büyük

* İpliksi yapı: Filamento. (ç.n.)



Şekil 9. MİKROSKOBİK FOSİLLER. Orta Avustralya'da 850 milyon yıl önce veya geç Kambriyen-öncesi zamanda çökelmiş olan Bitter Springs oluşumlarında silisyum oksitçe zengin kayaçlarda bulunan mikrofosiller. Bu kayaçların yapısı, stromatolitlerin tabakalı yapısına benzer, Kambriyen-öncesi fosiller arasında, bunlar oldukça iyi korunmuş örnekler olarak göze çarparlar. Taşlaşmış hücre duvarları, organik maddelerden oluşur ve üçboyutlu şekillerini korumuşlardır. Boyutları, yapıları ve ekolojik yerleşimleri, canlı siyanobakterileri ya da mavi-yeşil algleri andırır. Büyük olasılıkla, bugünkü karşılıkları gibi, bu fosiller de fotosentez yapabiliyorlardı ve milyarlarca yıl önce dünyanın atmosferinde oksijen birikiminin sorumlularıydılar. Bu fotoğraflardaki organizmalar yaklaşık 60 mikrometre uzunluğundadır.

Kanyon'un doğusunda, 800 milyon yaşlarında olduğu düşünülen (650 milyon ile 1,15 milyar yıl arası) Kwagunt oluşumunda bulunmuş, karmaşık, huni biçimli fosiller; (3) Orta Avustralya'da, yaklaşık 850 milyon yıllık (740 milyon ile 950 milyon yıl arası) Bitter Springs oluşumlarında bulunmuş, korunmuş organcıklar olduğu düşünülen küçük yoğun cisimler ve hücre-içi zarlar içeren tekhücreli alg fosilleri; (4) yine Bitter Springs kayaçlarında bulunmuş, mitozla ya da muhtemelen mayozla oluştukları düşünülen dörtyüzlü biçimindeki dört hücreden oluşan bir grup; (5) 950 milyon yıllık olduğu bildirilen (750 milyon ile 1,05 milyar arası) Sibirya şeyllerinde bulunmuş, çapı yüzlerce mikrometre uzunluğunda olan ve tartışmasız bir biçimde ökaryot canlılara benzeyen dikenli hücreler veya alg-benzeri kistler; (6) güney Avustralya'da Skillogalee dolomitlerinde (850 milyon yıllık ya da 740 milyon ile 867 milyon yıl arası yaşlarda) ve güneydoğu Kaliforniya'da Beck Spring dolomitlerinde (1,3 milyar yıllık ya da 1,2 milyar ile 1,4 milyar yıl arası yaşlarda) bulunmuş, bazı yönlerden yeşil ve sarı-yeşil ökaryot alglere benzeyen, geniş çapı ve ender bulunan enine duvarları olan, çok dallı ipliksi yapılar; (7) kuzey Avustralya'da McMinn oluşumlarında 1,4 milyar yıllık (1,28 milyar ile 1,45 milyar yıl arası) şeyllerde bulunmuş, iki katlı cidarları ve yüzeylerinde "orta ayrımları" olduğu bildirilen, ökaryot bir algin kist oluşum aşamasını temsil eden, küresel mikrofosiller; (8) kuzey Avustralya'da, yaşı 1,5 milyar yıla yaklaşan (1,39 milyar ile 1,575 milyar yıl arası) Amelia dolomitlerinde bulunmuş, birtakım yeşil alglerin mitoz bölünmesi ile oluşmuş sporlara benzeyen, dörtyüzlü biçiminde dört hücreli bir grup; (9) Amelia dolomitiyle aynı bölgede bulunmuş ve aynı yaşlardaki Bungle-Bungle dolomitlerinde saptanan, organcık kalıntıları olabilecek, küçük, zarla çevrili yapılar içerdiği bildirilen, olağanüstü iyi korunmuş tekhücreli fosiller.

Böylece, bu ökaryot benzeri fosillerin en eskisinin, büyük olasılıkla, 1,5 milyar yıldan biraz daha az yaşlı olduğu ortaya çıkıyor. Daha eski çökellerde, sayısız mikrofosil çeşidi bulunmuştur, ancak bunların hiçbiri ökaryot hücre olarak tanımlanmaya aday olamıyor. Örneğin, yaklaşık iki milyar yıl yaşındaki Kanada, Gunflint ve Belcher Adası demir oluşumlarındaki fosiller çok iyi incelenmiş ve hepsinin prokaryot olduğuna karar verilmiştir. Bu ender bulunan, olağandışı örneklerin tanıklığı, bilinen Kambriyen-öncesi mikrofosillerin boyutları ile de doğrulanabilir. Prokar-

yotlarla ökaryotların boyutları zaman zaman çakışabilir. Bu nedenle de, bir fosil yalnızca boyutlarına bakılarak sınıflandırılamaz. Bununla birlikte, geniş bir fosiller havuzunda ölçülen boyutları kataloglayarak, ökaryot hücrelerin var olup olmadığını saptamak mümkün olabilir.

Tekhücreli fosillerin boyutları üzerinde yapılan çalışmalar, 1,4 milyar yıl öncesi ile 1,5 milyar yıl öncesi arasında fosil kayıtlarında bir kopma olduğuna işaret ediyor. Bu çizginin altında, ökaryot-benzeri özellikleri olan hücreler çok azdır ya da hiç yoktur; bu çizginin üstünde ise, gittikçe bollaşırlar. Bunun da ötesinde, veriler, ökaryotların çeşitlenmesinin bu hücre çeşidinin ilk kez ortaya çıkışının hemen ertesinde, birkaç yüz milyon yıl içerisinde başladığını gösteriyor. Bir milyar yıl sonrasında ise, hücre boyutlarında, biçimsel karmaşıklıkta ve tür çeşitliliğinde çok önemli artışlar olmuştu. Kuşkusuz tüm bu göstergeler, en ilkel ökaryotlarda bile yüksek gelişim düzeyinde olan oksijene bağımlı metabolizmanın da 1,5 milyar yıl önce tümüyle benimsenmiş olduğu anlamına geliyor.

Ökaryot hücrelerin gelişiminden önce, gezegenimizde hüküm sürmekte olan prokaryotların biçimleri daha az çeşit içermiş olmalı, ancak metabolizmaları ve biyokimyaları, büyük olasılıkla, ökaryot ardıllarından çok daha çeşitliydi. Eski türlerin oksijen kullanımları da, tıpkı günümüz prokaryotları gibi, mutlak bir oksijen bağımlılığından oksijenle yaşamamaya değin geniş bir yelpazede değişmekteydi. Bu açıdan bakıldığında, bir grup prokaryot -siyanobakteriler- özellikle ilginçtir, çünkü oksijence zengin bir atmosferin oluşumundan sorumludurlar.

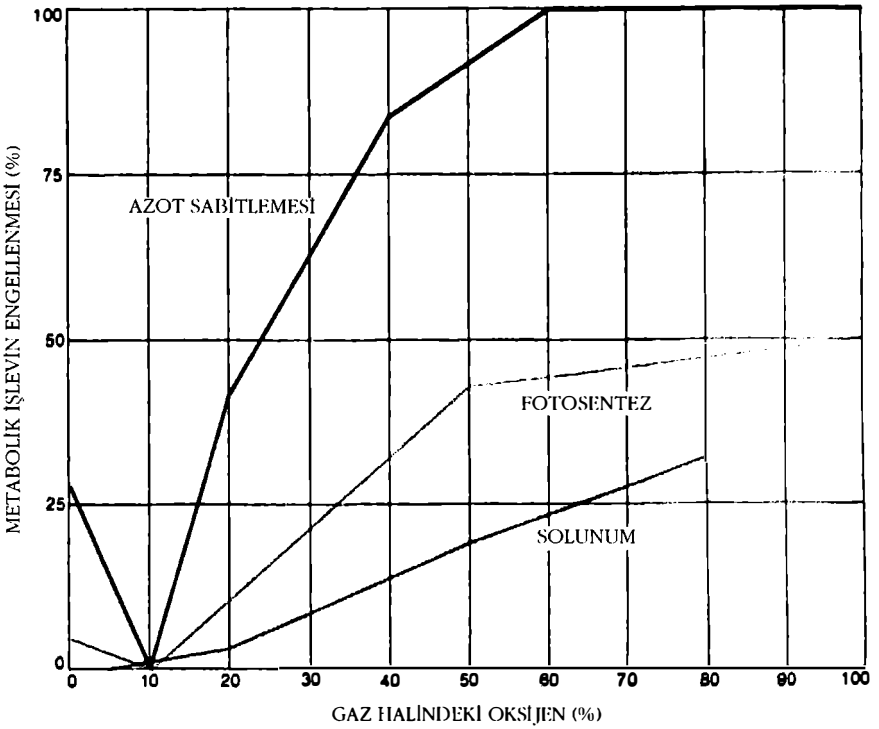
Tıpkı yüksek bitkiler gibi, siyanobakteriler de oksijenli fotosentez yapabilirler: Toplam etkisi solunumun tam tersi olan (mekanizması olmasa da) bir süreç. Güneş ışığının enerjisi, su ve karbon dioksitten karbonhidrat yapmak için kullanılır ve moleküler oksijen yan ürün olarak açığa çıkar. Siyanobakteriler ürettikleri oksijen içerisinde yaşayabilirler ve hem metabolizma süreçlerinde (oksijenli solunumda) hem de oksijene bağımlıymış gibi görünen sentez süreçlerinde bu oksijeni kullanabilirler (klorofil a'nın sentezinde olduğu gibi). Yine de, siyanobakterilerin biyokimyası, ökaryot bitkilerin biyokimyasından farklıdır ve bu grubun, oksijen derişiminin dalgalanmakta olduğu bir zamanda ortaya çıktığına işaret etmektedir. Örneğin, birçok siyanobakterinin yükseltgenme yoluyla doymamış yağ asitleri yapabilmesine karşın, bazıları ayrıca, yağ asidi zincirinin uzaması sırasın-

da bir çift-bağ ekleyen oksijensiz bir mekanizma da kullanabilirler. Benzer bir biçimde, bazı bakteriler de belirli sterolleri oksijene bağımlı bir mekanizmayla yapabilirler, ancak bu yolla yapılan sterol miktarı, ökaryotlara özgü miktarlarla kıyaslandığında çok çok azdır. Başka siyanobakterilerde steroller bulunmaz bile; biyolojik sentez süreci son oksijensiz basamaktan sonra sona erer. Bu nedenlerle siyanobakterilerin biyokimyası, oksijensiz solunum yapanlarla ökaryotlar arasında, orta bir yerde bulunur.

Siyanobakterilerin metabolizmaları da ara bir konumdadır. Bugün, oksijenli çevrelerde çoğalıyorlar, fakat yapılan fizyolojik deneyler, birçok tür için optimum büyümenin yaklaşık % 10'luk bir oksijen derişiminde gerçekleştiğini gösteriyor; bu değer şu andaki atmosferimizdeki değerin yalnızca yarısıdır. Oksijen derişimi bu optimum düzeyi aştığında hem solunum hem de fotosentez gittikçe artan oranlarda engellenir. Yakın zamanlarda, bazı siyanobakterilerin, çevrelerindeki oksijen oranına göre hücrelerindeki oksijenli metabolizma mekanizmasını açıp kapatabildikleri bulundu. Oksijensiz koşullarda, bu türler yalnızca solunumu durdurmayı değil, oksijensiz bir fotosentez biçimi benimsemeyi de başarabiliyor ve su yerine hidrojen sülfür (H_2S) kullanıp oksijen yerine kükürt üretebiliyorlar. Oksijensiz metabolizmanın bu yeteneği, büyük olasılıkla, bu grubun evrimsel gelişiminde daha erken bir aşamanın anısı...

Bazı siyanobakterilerde gözlenen ve oksijensiz koşulların benimsenmesi için oluşmuş daha erken bir uyum olduğunu yansıtan olay, azot sabitlemesidir. Azot, yaşamın ana elementlerinden biridir, fakat yalnızca sabit biçimdeyken -örneğin, amonyakta (NH_3) hidrojen ile birleşmiş haldeyken- biyolojik olarak kullanılabilir. Yalnızca prokaryotlar azot sabitlemesi yapabilirler (azot sabitlemesini genellikle yüksek bitkilerle ortakyaşam ilişkisi içindeyken yürütürler). Sabitleme için gerekli olan enzim kompleksleri -nitrogenazlar- oksijene karşı oldukça duyarlıdır. Hücre özetlerinde, % 0,1'lik bir oksijen derişimi bile nitrogenazları engeller; bu enzimler yalnızca % 5'lik bir oksijen derişimi ile karşılaştıklarında birkaç dakika içerisinde, tersinmez bir biçimde etkinliklerini kaybederler.

Böylesi bir enzim kompleksi yalnızca oksijensiz koşullarda ortaya çıkmış olabilir ve bugün bile, ancak atmosferde temastan korundukları sürece işlev görebilirler. Birçok azot sabitleyici bakteri, bu korumayı oksijensiz bir yaşamortamı benimseyerek sağlar, ancak siyanobakteriler ara-



Şekil 10. OKSİJEN ENGELLEMESİ. Siyanobakterilerde oksijenin metabolik işlevi engellemesi, bu oksijen metabolizmalı prokaryotların % 10 dolaylarındaki bir oksijen derişimine uyum sağlamış olduklarına işaret ediyor (dünyanın bugünkü atmosferindeki oksijen derişiminin kabaca yarısı). Yüksek oksijen düzeyleri azot sabitlemesini tümüyle durduruyor. Oksijen gerektiren solunum bile kısmen engellenebiliyor. Veriler, heteroksit oluşturabilen siyanobakteri *Anabaena flos-aquae* içindir.

sında başka bir strateji gelişmiştir: Nitrogenaz enzimleri, iç ortamı oksijen içermeyen özelleşmiş hücrelerde -heterokistlerde- korunurlar. Heterokistlerde fotosentez için gerekli bazı pigmentler yoktur ve bu nedenle de oksijen üretemezler. Kalın hücre duvarları vardır ve oksijen yayılımını engelleyen yapışkan bir zarfla çevrelenmişlerdir. Son olarak, içeri sızabilecek serbest oksijeni hızla tüketecek solunum enzimleri ile donatılmışlardır.

Kalın hücre duvarları nedeniyle, fosillerde heterokistleri tanımak nispeten kolay olmalıdır. Gerçekten de, birçok Kambriyen-öncesi kayaç birimlerinde olası heterokistler saptandığı bildirilmiştir; bu kayaç birimlerinin en eskisi yaklaşık 2,2 milyar yaşındadır. Bu hücreler gerçekten hete-

rokistse, o zamanlar serbest oksijen olduğuna ilişkin -en azından düşük derişimlerde- bir işaret olarak ele alınabilirler.

Azot sabitlenmesinin enerji bedeli yüksektir. Bu yüzden de, bu yetenek yalnızca sabit azotun kıt olması durumunda canlıya seçilim avantajı sağlayacaktır. Günümüzde ana sabit azot kaynakları biyolojik ve endüstriyeldir, fakat biyolojik olarak kullanılabilir nitrat (NO_3^-) atmosfer azotuyla oksijenin tepkimesi sonucu elde edilir. Kambriyen-öncesinin oksijensiz atmosferinde bu ikinci mekanizmanın gerçekleşemeyeceği çok açık. Atmosferde oksijenin olmaması, ayrıca, dolaylı olarak amonyak derişimini çok düşük düzeylere indirecekti. Morötesi ışınımı amonyağın hidrojen ve azota ayrışmasına yol açar; günümüzde ise bu ışınımın çoğu atmosferin üst katmanlarındaki ozon (O_3) tabakası tarafından süzülmektedir. Atmosferde serbest oksijen olmayınca, ozon da oluşamazdı ve bu koruyucu tabaka olmayınca atmosferdeki amonyak da çabucak ortadan kalkardı.

Azot sabitleme yeteneği, büyük olasılıkla, erken Kambriyen-öncesinde, ilkel prokaryot organizmalar arasında ve sabit azotun kıt olduğu bir çevrede gelişmiştir. O zamanlar, nitrogenaz enzimlerinin yükseltgenmeye açık oluşu önemli değildi, çünkü atmosferde oksijen yoktu. Daha sonraları, siyanobakterilerin fotosentez etkinlikleri atmosferde oksijen artışına neden olunca, bazı azot sabitleyiciler oksijensiz bir yaşamortamı benimsedi; bazıları da heterokistler oluşturdu. Beş yüz milyon yıl sonra ökaryotlar ortaya çıktığında, oksijen bollaşmıştı ve sabit azot (hem NH_3, hem de NO_3^-) daha az kıt hale gelmişti. Böylece de, ökaryotlar azot sabitlemesi için gereken enzimleri asla geliştirmediler.

Günümüzde, yeşil bitkilerin, siyanobakterilerin ve bazı protistlerin yürüttüğü oksijen açığa çıkartan fotosentez, dünyadaki organik maddenin çoğunun sentezinden sorumludur. Bununla birlikte, bu süreç tek fotosentez mekanizması değildir. Alternatif sistemler, bugün küresel ölçekte ele alındığında çok önemsiz birkaç bakteri grubuyla sınırlıdır, ancak jeolojik geçmişte bu grupların çok daha önemli olduğu söylenebilir.

Fotosentez yapan çeşitli bakteri grupları pigmentleri açısından birbirlerinden farklıdır, fakat benzer oldukları önemli bir nokta vardır: Siyanobakterilerdeki ve ökaryotlardaki fotosentezin tersine, bakterilerdeki fotosentez tümüyle oksijensiz bir süreçtir. Tepkimenin yan ürünü olarak ok-

sijen açığa çıkmaz ve ortamda oksijen olduğunda fotosentez ilerleyemez. Yeşil bitkilerde klorofil a'nın yapılabilmesi için oksijen gerekliyken, bakteri klorofillerinin sentezi oksijen tarafından engellenir.

Bakterilerdeki fotosentezin oksijensiz doğası bir paradoks oluşturuyormuş gibi görünüyor: Fotosentez yapan canlılar ışığın bol olduğu ortamlara yerleşirler; ancak bu ortamlar, aynı zamanda, oksijen derişiminin yüksek olduğu ve bakteri fotosentezini zehirleyebilecek ortamlardır. Eğer oksijensiz fotosentezin Kambriyen-öncesinin başlarında, atmosferin oksijensiz olduğu zamanlarda ilkel bakteriler arasında evrildiğini varsayarsak, bu çelişkili gereksinimleri açıklayabiliriz. Böylece, fotosentez yapan canlılar sığ sularda, şilte-benzeri topluluklar halinde ve tümüyle güneş ışığında yaşayabilmişlerdir.

Bir süre sonra, bu bakterilerden, oksijenli fotosentez yapabilen ilk organizmalar doğdu: Günümüz siyanobakterilerinin ataları. Oksijensiz fotosentez yapan bakteriler için, mutasyon geçirmiş bu suşun* açığa çıkarttığı moleküler oksijen bir zehirdi ve sonunda, oksijenli fotosentez yapan canlılar şilte topluluklarının üst bölümlerini oksijensiz fotosentez yapan canlıların elinden aldılar. Oksijensiz türler, şiltenin daha az ışık ve daha az oksijen alan alt kısımlarına uyum sağladılar. Günümüzde, fotosentez yapan birçok bakteri benzer yaşamortamlarında yaşıyor.

Kuşkusuz, fotosentez yapan bakteriler ilk canlılar değildi, ancak yaşam tarihinin onların ortaya çıkışından önceki dönemi hâlâ çok bulanıktır. Bununla birlikte, bu erken dönem hakkında bilebildiklerimiz, o zamanlar çevrenin büyük oranda oksijensiz olduğu düşüncesiyle uyumludur. Bir dizi deneysel kanıt, bugün yaşamakta olan organizmalar arasında yapısal ve biyokimyasal olarak en basit olanların, ilk yaşam biçimlerine en yakın organizmalar olduğu varsayımına dayanır. Bu en basit organizmalar *Clostridium* ve metan bakterilerindendir ve hepsi de oksijensiz süreçlere bağımlıdır.

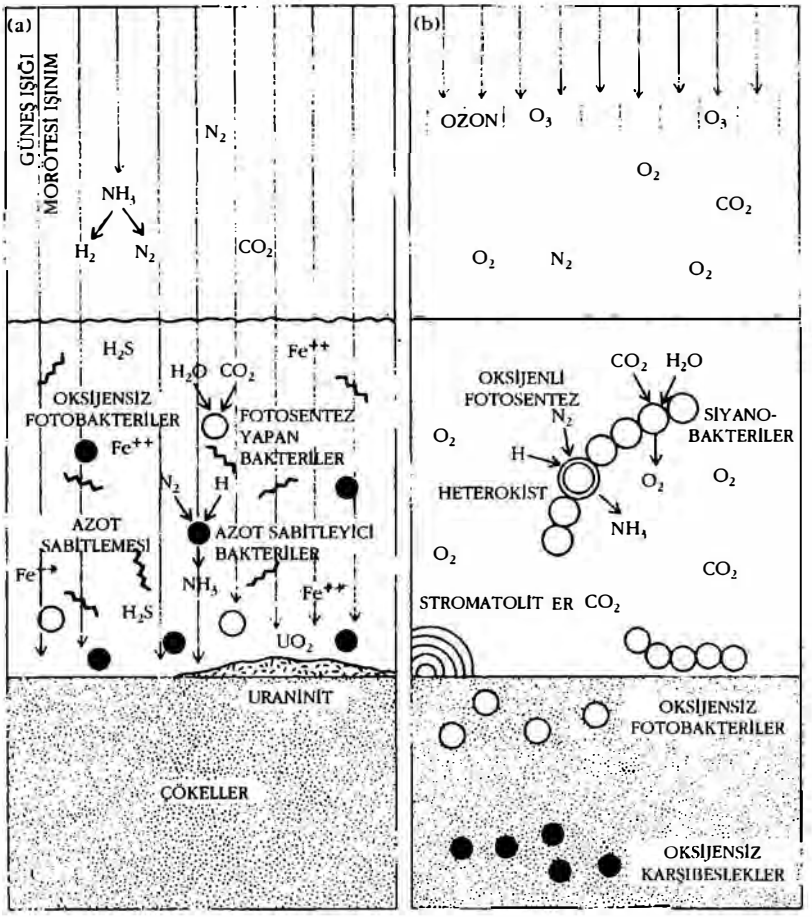
Dünya üzerinde yaşamın ilk ortaya çıktığı zamanlarda da oksijensiz koşulların hüküm sürmekte olduğunu düşünmemiz için nedenler var. Bu düşünce gezegenimizin ilk koşullarına benzetilen koşullarda organik bileşiklerin sentezini gösteren birçok laboratuvar deneyi üzerine temellen-

* Suş: Bir tür içerisinde bir veya birkaç küçük özellik açısından birbirinden ayrılan organizma gruplarının her biri. (ç.n.)

PROKARYOTLAR

FOTOSENTEZ YAPAN BAKTERİLER | SİYANOBAKTERİLER

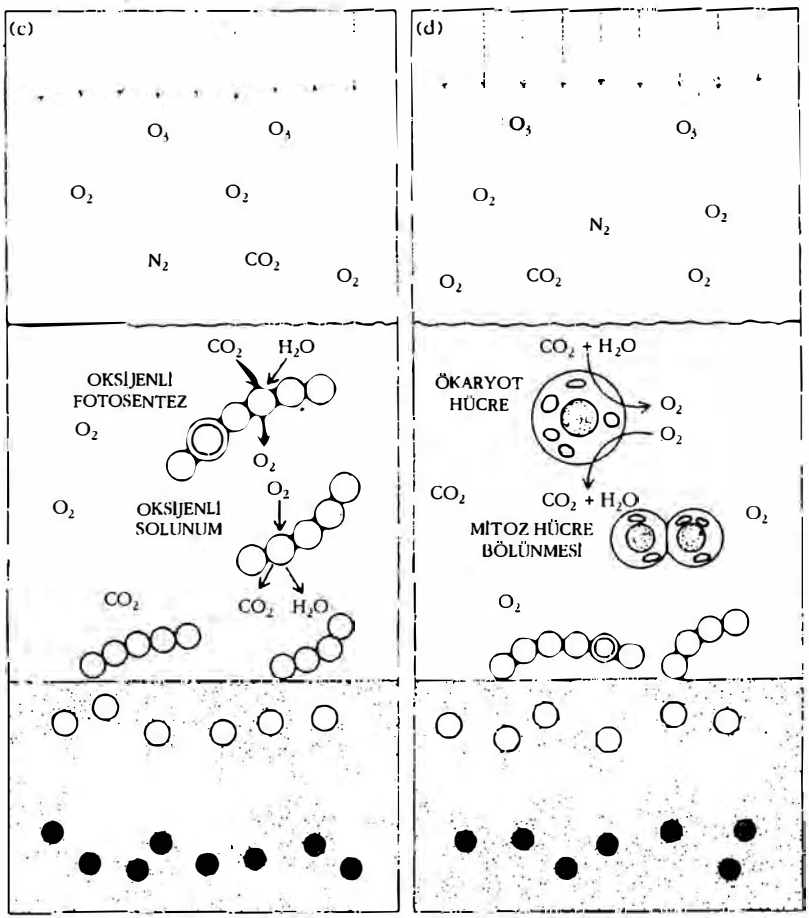
OKSİJENSİZ ATMOSFER



Şekil 11. İlk canlı hücreler, oksijensiz ortamda biyolojik olmayan yollarla oluşan organik moleküllerin mayalanmasıyla yaşamlarını sürdürüyorlardı. Fotosentez yapan ilk canlılar da tümüyle oksijensiz çalışıyorlardı (a). Başka bir erken gelişim de azot sabitlenmesiydi. İki milyar yıldan biraz daha uzun zaman önce, oksijenli fotosentez başladı. Oksijen ise bundan 100 milyon yıl kadar sonra oluştu ve okyanuslarda çözünmüş demirle birleşti. Serbest oksijen derişiminin artışı, ancak okyanuslar demir ve benzeri maddelerden

YAKLAŞIK 1,5 MİLYAR YIL ÖNCE

PROKARYOTLAR	ÖKARYOTLAR
SİYANOBAKTERİLER	(ALGLER)
OKSİJENCE ZENGİN ATMOSFER	



temizlendikten sonra gerçekleşebildi (b). Oksijensiz metabolizmaya sahip canlılar, oksijensiz yaşamortamlarına çekilmek ya da koruyucu heterokist hücreler geliştirmek zorunda kaldılar. Atmosferdeki oksijen, ayrıca, morötesi ışınımın çoğunu süzen bir ozon tabakası yarattı. Oksijeni solunumda kullanabilen hücreler evrildi (c). Sonuç olarak, metabolizmanın verimliliğinde büyük bir iyileşme oldu. Yaklaşık 1,45 milyar yıl önce de, ilk ökaryot hücreler ortaya çıktı (d).

dirilmiştir. Çok ufak moleküler oksijen derişimleri bile bu sentezleri engelleyebiliyor. Bu nedenle de, ilk atmosfer oksijence zengin olsaydı, yaşam muhtemelen gelişemeyecekti. Ayrıca, böylesi deneylerde, başlangıç maddeleri arasında genellikle hidrojen sülfür ve karbon monoksit (CO) bulunması ve oluşan tepkimelerin çoğunda ara ürünün hidrojen siyanür (HCN) olması önemlidir. Bu üç bileşik de zehirleyici gazlardır; bunların ilk biyokimyanın öncüleri olması bir paradoks gibi görünüyor. Ancak, bu maddeler yalnızca oksijenli metabolizması olan yaşam biçimleri için zehirleyicidir; oksijensiz yaşayan birçok canlı için hidrojen sülfür yalnızca zararsız olmakla kalmaz, aynı zamanda önemli bir metabolizma maddesi görevini de yapar.

Yukarıda, ilk ökaryot hücre ortaya çıktığında, muhtemelen 1,4 milyar ila 1,5 milyar yıl önce atmosferde serbest oksijen olduğunu söylemiştik. Bu nedenle de, oksijen açığa çıkartan siyanobakterilerin çoğalması Kambriyen-öncesinin erken evrelerinde gerçekleşmiş olmalı. Ne kadar erken olduğu ise hâlâ yanıtlanmadı. Bu soruna ilişkin elimizdeki kanıtların en iyisi, çökeldikleri zamanki serbest oksijen derişiminden etkilenmiş olabilecek çökel mineralleri üzerinde yapılan incelemelerden geliyor. Son yıllarda, bazı araştırmacılar -özellikle Santa Barbara, Kaliforniya Üniversitesi'nden ve ABD Jeolojik Araştırma Kurumu'ndan Preston E. Cloud, Jr- bu olasılığı incelediler.

Bu tartışmada önemli olan minerallerden biri, Kambriyen-öncesi akış yataklarında yerleşen birçok çökelde bulunmuş uraninittir (UO_2). Ortamda oksijen olduğunda, uraninit tanecikleri kolayca U_3O_8'e yükseltgenirler. Temple Üniversitesi'nden David E. Grandstaff, atmosferdeki oksijen derişiminin % 1'den fazla olması durumunda, bu mineralin çökellerinin oluşamayacağını gösterdi. Bu uraninit içeren çökeller iki milyar yıldan yaşlı tortullarda bulundu, fakat daha genç katmanlarda izine bile rastlanmadı. Bu da bize, oksijen derişimindeki dönüşümün iki milyar yıl önce olduğunu gösteriyor.

Oksijen geçişinin tarihi konusundaki belki de en ilginç mineral kanıtı bir başka tür demirce zengin çökelden, bantlı demir oluşumlarından gelir. Bu çökeller silisyum oksitçe zengin bir matrikste gömülü oksitler halinde milyarlarca tonluk demir içerirler ve dünyanın temel ekonomik demir rezervlerini oluştururlar. Bu çökellerin büyük bir bölümü iki milyar-

dan biraz daha kısa bir zaman önce, birkaç yüz milyon yıllık görece kısa bir dönem boyunca oluşmuştur.

Oksijen derişimindeki bir değişim, bu ana demir çökelmesi olayını aşağıda anlatacağım varsayımsal olaylar dizisi ile açıklayabilir. Başlangıçta, oksijensiz okyanusta demir +2 değerlerindeydi ve bu biçimde iken deniz suyunda çözünebiliyordu. Oksijenli fotosentezin gelişmesiyle düşük oksijen derişimleri okyanusun üst bölümlerine sızmaya başladı ve burada çözünmüş demir (II) ile tepkime verdi. Böylece, demir (II), demir (III) biçimine dönüşmüş oldu ve demir (III) oksitler silisyum oksitle birlikte çökeldiler ve biriktiler; okyanus tabanında paslı tabakalar oluştu. Bu süreç devam ettiği sürece, okyanus havzalarındaki çözünmüş demir (II)'nin hemen hemen tümü çökeldi. Birkaç yüz milyon yıl içerisinde yeryüzünün okyanusları paslandı.

Bu hipoteze ilişkin olarak, fosil stromatolitlerinin ilk kez, 2,3 milyar yıl öncesinde çökelen tortullarda, demir cevheri çökelmesinden hemen önce bollaştığına dikkat etmek gerekir. Bu nedenle de, stromatolitlerin ilk kez yaygın olarak ortaya çıkışının, oksijen üreten siyanobakterilerin çeşitlenmesinin başlangıç dönemlerini göstermesi olası görünmektedir. O erken tarihte bile siyanobakteriler muhtemelen büyük bir hızla oksijen açığa çıkartıyorlardı fakat, yüz milyonlarca yıl boyunca okyanuslarda çözünmüş olan demir, atmosferdeki oksijen derişimi için tampon görevini görecekti. Oksijen açığa çıkar çıkmaz demirle tepkime verecek ve demir (III) oksit olarak çökelecekti. Ne zaman ki, okyanuslardaki yükseltgenmemiş demir (II) ve benzeri maddeler bitti, işte o zaman atmosferdeki oksijen derişimi artmaya başlayabildi ve günümüzdeki düzeyine ulaştı.

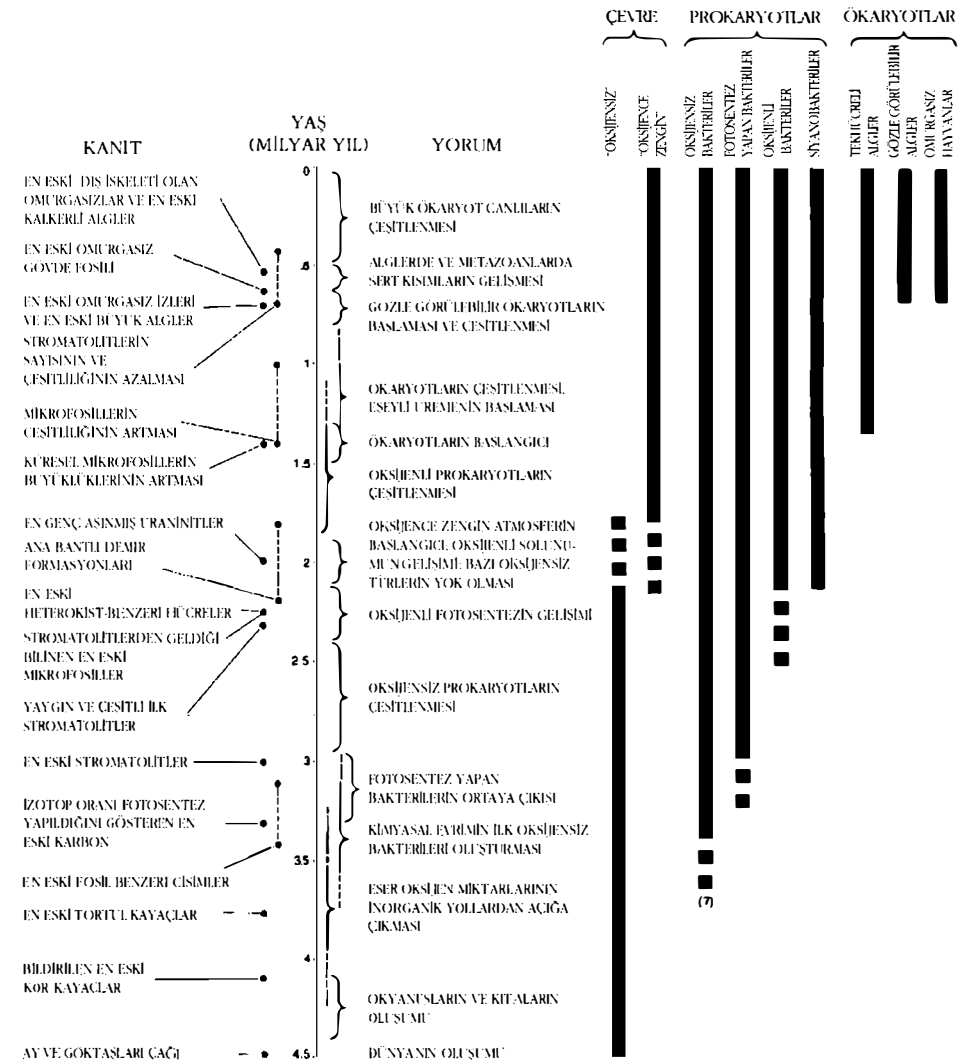
Belirsiz birçok şey varsa da, fosil kayıtlarından, çağdaş biyokimya, jeoloji ve mineralbilimden gelen kanıtlar Kambriyen-öncesi yaşamın ana çizgilerinin çizilebilmesini olanaklı kılıyor. Günümüz canlılarıyla görülebilir benzerlikleri olan en ilkel yaşam biçimleri, büyük olasılıkla, küresel prokaryotlardı ve belki de, *Clostridium* bakterileriyle kıyaslanabilir özelliklere sahiptiler. En azından başlangıçta, enerjilerini, kökenleri biyolojik olmayan fakat organik yapıdaki maddeleri mayalayarak elde ediyorlardı. İlk oksijensiz atmosferde sentezlenen bu maddeler kimyasal evrim sırasında ilk hücrelerin gelişimine yol açan çeşittendiler.

Fotosentez yapan ilk canlıların üç milyar yıldan bir parça daha kısa bir süre önce ortaya çıktığı görülüyor. Bu canlılar oksijensiz prokaryotlardı, yani günümüzün fotosentez yapan bakterilerinin ataları. Bunlar çoğunlukla sığ sularda şilte-benzeri topluluklarda yaşıyorlardı ve muhtemelen, yaklaşık üç milyar yaşlarında olduğu tahmin edilen ilk fosil stromatolitlerinin oluşumundan sorumluydular.

Kambriyen-öncesinin ortalarında oksijenli fotosentezin doğuşu, küresel çevrede bundan sonraki evrimsel gelişimleri tümden etkileyecek bir değişim meydana getirdi. Bu değişim sonucu artan oksijen derişimi, metabolizması oksijensiz olan organizmaların çoğunun soyunun tükenmesine yol açtı; yaşamaya devam edebilenlerse, şilte-benzeri bakteri topluluklarının alt bölümleri gibi, kenar çevrelerdeki yaşamortamlarını benimsemek zorunda kaldılar. Azot sabitleyici canlılar da oksijensiz ortamlara çekildiler veya heterokist hücreler geliştirdiler. Yüksek düzeyde ışık alan bölgelerde de çok az rekabet kaldığından, siyanobakteriler hızla yayılabildiler ve hemen hemen tüm ulaşılabilir yaşamortamlarını işgal ettiler. Sitrik asit döngüsünün gelişimi ve bu döngünün besin maddelerinden daha verimli bir mekanizma ile enerji elde etmesiyle biyolojik toplulukta oksijenli metabolizmaya sahip canlıların baskın çıkması vurgulanmış oldu. Yaklaşık 1,8 milyar yıl önce sona eren bantlı demir oluşumları çökeldiğinde, oksijen derişiminin artışı tersinmez bir olgu haline geldi.

1,5 milyar ila 1,4 milyar yıl önce ökaryot hücreler ortaya çıktığında, kararlı ve oksijence zengin bir atmosfer çoktan oluşmuştu. Daha önceki organizmaların oksijen düzeyindeki dalgalanmalarla başa çıkabilmek için gerek duydukları uyum stratejileri, ta başından beri oksijenli metabolizmaya sahip ökaryotlar için geçerli değildi. Bir milyar yıl önce var olan ökaryot hücre tiplerinin çeşitliliği, o zamanlar bir tür eşeyli üremenin olabileceğini akla getiriyor. Sonraki 400 milyon yıl boyunca, ökaryot canlıların hızla çeşitlenmeleri çokhücreli canlıların doğmasına yol açtı; bazıları günümüz bitki ve hayvanlarının ataları olabilecek canlılar...

Kambriyen-öncesindeki evrimin stili ve temposu, daha sonraki Fanerozoik zamandan çok farklıydı. Kambriyen-öncesi, baskın organizmaların mikroskobik ve prokaryot olduğu bir çağdı ve çağın sonuna kadar evrimsel değişimin hızı ileri bir eşeyli üremenin yokluğu nedeniyle kısıtlıydı. Bu çağ, yaşam tarihindeki temel dönüm noktalarının biçimle ilgili değişiklikler



Şekil 12. Kambriyen-öncesi evrimdeki ana olaylar, fosil kayıtlarında, inorganik jeolojiden ve günümüz canlılarının metabolizma ve biyokimyaları üzerine yapılan kıyaslamalı çalışmalardan gelen kanıtlar üzerine temellendirilmiş bir kronolojik sıra halinde sunulmuştur. Sonuçlar tartışmaya açıksa da, yaşam üç milyar yıl kadar önce başlamıştır (dünyanın yaşı bir milyardan biraz daha fazlayken); oksijence zengin bir atmosfere geçiş kabaca iki milyar yıl önce gerçekleşmiştir; ökaryotlar ise 1,5 milyar yıl önce ortaya çıkmıştır.

yerine, biyokimyasal ve metabolizmaya ilişkin yeniliklerin sonucu oluşan bir çağdı. Hepsinin ötesinde, Kambriyen-öncesinde yaşamın çevre üzerindeki etkisi, en az çevrenin yaşam üzerindeki etkisi kadar önemliydi. Gerçekten de, bundan sonra evrilen tüm bitkilerin ve hayvanların metabolizması, iki milyar yıl kadar önceki ilkel siyanobakterilerin fotosentez etkinlikleri nedeniyle mümkün olabilmişti.

Hayvanların Ortaya Çıkışı



570 milyon yıl kadar önce, hayvanlar inanılmaz bir hızla çeşitlendiler. Karmaşık besin zincirleriyle belirlenmiş yeni bir toplulukla uyumlu yeni vücut planları ve yaşam biçimleri ortaya çıktı.

• • •

Mark A. S. McMenamin
Nisan 1987

Bu yüzyılın yarısına değin, bilinen en eski fosillerin hepsi Kambriyen adlı bir stratigrafik döneme ait, 570 milyon yıl öncesiyle 505 milyon yıl öncesi arasında oluşmuş kayaçları içeren jeolojik oluşumlardan geliyordu. Kambriyen fosilleri, günümüzde yaşayan hayvanlarınkine benzer vücut planları olan hayvanları da içeriyordu. Bu yüzden de, fosil kayıtları şaşırtıcı bir soru ortaya çıkardı: Bu bol, çeşitli ve ilerlemiş ilk deniz hayvanlarının ataları nereye gitmişti? Kambriyen-öncesi katmanlarda hayvan fosillerinin olmaması ve en alt Kambriyen katmanlarında ansızın hayvan fosillerinin belirivermesi, Kambriyen ile Kambriyen-öncesi arasındaki sınırı jeolojik zaman ölçeğini bölen ana çizgi haline getirdi.

Son yıllarda, dünyada birkaç bölgede Kambriyenden daha önceye ait hayvan fosilleri bulundu. Yine de, Kambriyen devrinde müthiş bir yaşam patlaması olduğu gerçeği değişmiyor. Kambriyenin başlangıcı çok sayıda ana hayvan grubunun sahneye çıkışını belirliyor. Bu grupların çoğu günümüze kadar gelebildi. Birçok başka grup ise öylesine olağandışı ki, bilinen hayvan şubelerinin* hiçbirinde sınıflandırılamıyor (şube aynı genel vücut planına sahip hayvanlar grubudur). Günümüz yaratıklarında görü-

* Şube: Filum. (ç.n.)

len vücut planı çeşitlerinin çoğunun ilk kez Kambriyen dönemde ortaya çıkmasına karşın, Kambriyen denizlerinde yaşayan hayvanların çok azı bugün yaşayan canlıları oluşturmuştur. Bu hayvanların çoğuna deneyim elde etmeye yarayan, kısa ömürlü deneyler gözüyle bakılabilir. Kambriyen dönem, yeryüzünün tarihindeki tüm zamanlardan daha fazla deneysel hayvan gruplarına şahit olmuştur.

Kambriyen-öncesinden Kambriyene geçişte, bu denli çok yaratık çeşidinin doğması, hayvanlar arasındaki ilişkilerin doğasını temelden değiştirmiştir. Kambriyen sırasında, daha önce boş olan ekolojik nişleri dolduracak yaratıklar evrildi. Bu devirde, ölü organik madde ile beslenmek ya da fotosentez yapan alglerle girdikleri ortakyaşam ilişkilerine güvenmek yerine canlı maddelerle beslenen hayvanlar, daha sık görülmeye başladı; avcılar ortaya çıktı. Kambriyen hayvanları günümüz hayvanlarını bağlayan ilişkilerden pek de farklı olmayan bir ilişkiler ağında birlikte yaşadılar. Böylece de, Kambriyen-öncesinden Kambriyene geçiş yalnızca birçok çağdaş hayvan çeşidinin doğuşuna değil, çağdaş hayvan topluluklarının gelişimine de şahit oldu.

Kambriyen-öncesinden Kambriyene geçiş dört ana evreye bölünebilir. Birinci evre ilk kabuklu fosillerin (bu evreden yalnızca bir veya iki kabuklu tür bulunmuştur) ve Ediakara faunasının ortaya çıkışı ile belirlenir. Bu yassı, yumuşak gövdeli yaratıkların bulunan ilk örneklerinin çoğu güney Avustralya'nın Ediakara Tepeleri'ndeydi. Bu evre yaklaşık 700 milyon yıl öncesi ile 570 milyon yıl öncesi arasında meydana gelmiştir. 570 milyon yıl önce başlayan ikinci evrede (artı-eksi 40 milyon yıllık bir belirsizlikle), Ediakara faunasının yok olduğu ve az çeşitliliğe sahip kabuklu faunalara ilişkin ilk bileşimlerin (yaklaşık beş tür kabuklu hayvanın bir arada bulunduğu bileşimler) oluştuğu gözlendi. Bu 5 ila 15 milyon yıl sürdü.

10 ila 20 milyon yıl süren üçüncü evre, orta çeşitlilikteki (beşten fazla, fakat 15'ten az kabuklu hayvan türü bir arada bulunuyor) kabuklu faunalarla ve archaeocyathan adı verilen, olağandışı, vazo şeklindeki bir grup canlının ilk kez ortaya çıkışı ile belirlenir. 15 ila 30 milyon yıl süren dördüncü evre, bol çeşitliliğe sahip kabuklu faunaları ve trilobitlerin doğuşunu gördü. Trilobitler, üç bölmeden oluşan (baş, göğüs ve kuyruk) ve kalkan-benzeri bir üst kabuğu ya da dış iskeleti olan, soyu tükenmiş eklem-

bacaklılardır (eklemli uzantıları olan hayvanlar). Günümüz eklembacaklıları gibi, trilobitler de üst kabuklarını atarak büyürlerdi; bu atılmış kabuklar da genellikle fosilleşmiş olarak bulunur.

Bu dört evrenin birincisini belirleyen Ediakara faunası, buzullar tarafından oluşturulan Kambriyen-öncesi deniz tortulu (tillitler) oluşumlarının üzerindeki katmanlarda bulunur. Tillit olarak adlandırılan bu oluşumlar, tüm yerküreyi etkilemiş buzul çağlarının bir belgesi durumundalar. Bu nedenle de, Ediakara faunası, geç Kambriyen-öncesi buzullaşmanın son büyük döneminden bir süre sonra ortaya çıkmış olmalı. Yumuşak gövdeli Ediakara hayvanlarının fosilleri, o zamanlar deniz tabanı olan yüzeylerde gözlenen fosil izleri (hayvan izleri ve sığ oyuklar) ile birlikte bulunmuştur. Bu evrede, diğer evrelerde görülenden daha az fosil vardır ancak bunu yumuşak gövdeli yaratıkların fosil olarak korunamama eğilimine (hızla bozunurlar) bağlayabiliriz; fosil bulunamaması Ediakara türlerinin bol ve yaygın olmadığını göstermez. Bu evrede bir avuç dolusu kabuklu fosil de bulunmuştur: Namibya'da bulunmuş, tüp biçimli ve kalsiyum karbonattan yapılma bir kabuğu olan *Cloudina*; güney Çin'in Kambriyen-öncesi kayaçlarında bulunmuş, yine tüp biçiminde bir kalsiyum karbonat fosili olan *Sinotubulites*...

Bu zaman aralığında, sabelliditid ve vendotaenid olarak bilinen, tüp biçimli fosiller de vardır. Genellikle birkaç santimetre uzunluğunda olan sabelliditidlerin çapları bir milimetre ile birkaç milimetre arasında değişir. Bunlar büyük olasılıkla solucan-benzeri, süzerek beslenen hayvanları barındıran, esnek bir organik maddeden yapılmış, tüp biçimli kabuklardır. *Cloudina* ve *Sinotubulites* ile birlikte sabelliditidler, hareketsiz ve süzme-beslemeli bir yaşam tarzı benimsemiş olan, tüplerde yaşayan ilk hayvanların varlığına kanıt oluşturur. Vendotaenidler de esnek bir organik maddeden yapılmış tüpsel fosillerdir, fakat sabelliditidlerden çok daha küçüktürler (uzunlukları 1 santimetreden azdır ve genişlikleri de milimetrenin onda biri kadardır). Vendotaenidler, Kambriyen-öncesi bakteri kolonilerinin dış salgılarından oluşan kabukları temsil ediyor olabilirler.

Geçiş döneminin ikinci evresinin başında, sert kısımları kalsiyum fosfat esaslı olan hayvanların ve hayvan parçalarının fosilleri görülür. Bu fosfatlı fosillerin ilk örnekleri birkaç milimetre (veya daha az) uzunlu-

gündadır ve ilk fosfat kabuklu faunanın az çeşitli bir grubunu oluştururlar. Bir örnek, fildişi şeklindeki *Protohertzina* adı verilen fosildir. Bu fosilin, kıllılar (*Chaetognatha*) ya da oklu solucanlar olarak bilinen ufacık fakat obur avcılardan oluşan, çağdaş bir kökün tutunmak için kullandığı sivri dikenlere çok benzeyen bir yapıları vardır. Büyük olasılıkla, benzer bir yaratığın tutunmaya yarayan dikeni olan *Protohertzina* bir avcı hayvanın bir parçası olarak tanımlanan ilk fosil olmuştur. Fosfat fosillerle birlikte, kalsiyum karbonattan oluşan kabuklu fosiller de görülür. Bu ilk kabuklu fosillerin asıl mineral yapısını belirlemek zor olmaktadır, çünkü kalsiyum fosfat, aslında kalsiyum karbonattan yapılmış kabuk maddesinin yerine geçebilir ve yapıyı öylesine sadakatle korur ki, yalnızca milimetrenin binde biri enindeki yapısal özellikler bile günümüze kadar gelebilir.

Hemen hemen aynı katmanda, deniz tabanı tortullarındaki fosilleşmiş izlerin sayısında ve çeşitliliğinde müthiş bir artış görülür. Derin dikey oyuklar ilk kez ortaya çıkar ve *Phycoides pedum* gibi karmaşık iz fosiller -bir dip hayvanının yaptığı bir dizi beslenme ve yeri delme deviniminin izleri- bollaşır. Ayrıca, tortulda sürünen ya da tortulu delen bir eklembacaklının uzantılarının bıraktığı yıldız şeklindeki oyuk izler de vardır.

Bazı paleontologlar, bu dönemde sayıları ve etkinlikleri hızla artan ölüyiyici hayvanlar nedeniyle Ediakara stili yumuşak gövdeli hayvanların fosilleşmiş ölülerinin olmadığına inanmaktadırlar. Buna karşın, tek bir istisna dışında, Ediakara faunası bu seviyede tükenmiş görünüyor.

Kambriyen-öncesinden Kambriyene geçişin üçüncü evresi, orta çeşitlilikteki kabuklu faunalarla belirlenir. Dünyanın birçok yerinde, bu faunalar düşük çeşitlilikteki faunaları içeren katmanın hemen üstündeki katmanda görülür. Sibirya platformu adı verilen bölgede -Orta ve Batı Sibirya'da- orta çeşitlilikteki faunalara ilk archaeocyathanlar eşlik eder: Çift duvarlı, kalsiyum karbonattan yapılmış gözenekli iskeletleri olan, vazo biçimindeki fosiller. Archaeocyathanlar mercanlara ve süngerlere bir parça benzerler, ancak aslında yaşayan hiçbir grupla yakın bir benzerlikleri yoktur ve kendi şubelerinde sınıflandırılmışlardır. Archaeocyathanlar, biyoherm adı verilen, iskelet maddelerinden oluşmuş küme şeklindeki birikimlerde kalkerli alglerle (dalları ve ışığı tutan or-



Şekil 13. *HELİCOPLACUS.* İlk kez ortaya çıkışından yalnızca 20 milyon yıl sonra, günümüzden 510 milyon yıl önce, soyu tükenen bir yaratık. *Helicoplacus*'ta deneysel diyebileceğimiz bir vücut planı vardı; bu vücudun kısımları başka hiçbir canlı yaratıkta görülmeyen bir biçimde düzenlenmişti. *Helicoplacus* silindirik bir dingil şeklindeydi ve sarmal çizen bir zırhlı plakalar sistemi ile kaplanmıştı. Bu hayvan, Kambriyen-öncesinden Kambriyene geçiş sırasında ortaya çıkmıştır. Bu geçiş sırasında, geçmişte eşi görülmemiş ve sonra da görülmeyecek kadar çok çeşitli beden modeli ortaya çıkmıştı. Bunların çoğu, *Helicoplacus*'un vücut planı gibi, başarısız oldu. Bu fotoğrafta görülen örnek yaklaşık beş santimetre boyundadır.

ganları kalsiyum karbonattan yapılmış iğnelerle güçlendirilmiş çokhücreli algler) birlikte büyüyerek, dalgalara dayanıklı ilk resifleri oluşturmuştur.

Geçişin yüksek çeşitlilikteki faunalarla belirlenen dördüncü evresinde, archaeocyathanların yaşadığı coğrafyasal alan genişler ve Sibirya platformundan çok ötelere uzanır. Ayrıca, trilobit kabuklarının fosilleri de ilk kez bu evre sırasında oluşan tortullarda ortaya çıkar.

On dokuzuncu yüzyılda Kambriyen-öncesi ile Kambriyen arasındaki sınırı çizebilmek daha kolaydı; çünkü o zamanlar incelenmekte olan alanlarda, Kambriyen-öncesi ve Kambriyen tortul tabakaları arasında büyük boşluklar ya da süreksizlikler vardı (Bunlar kayaçların korunmadığı veya çökelmediği zaman aralıklarını gösteriyordu). Yirminci yüzyıl paleontologlarının elindeki genişletilmiş veri tabanı, sınırın kesin bir biçimde çizilebilmesini güçleştirdi, çünkü Kambriyen-öncesi ve Kambriyen oluşumlarının süreğen biçimde birbiri içine geçtiği bölgeler olduğu görüldü. Ancak, paleontologlar bir bölgede toplanan bilgi ile bir başka bölgede toplanan bilgi arasında ilişki kurmak ve bu bölgelerdeki kayaç oluşumlarının bağıl yaşlarını saptamak istediklerinde, söz konusu oluşumlarda sınırın nerede olduğunu belirlemek zorundaydılar.

Bir bölgedeki Kambriyen-öncesi ve Kambriyen katmanbilgisel kuşakları başka bir bölgedeki kuşaklarla ilişkilendirmek iki nedenden ötürü zordur. Nedenlerden biri, üzerinde çalışılabilecek ilk fosillerin sınırlı sayıda olmasıdır. İkinci nedense, var olan türlerin geniş bir zaman aralığında çökelmiş olması ve katman dizilerini biyolojik altbölmelere ayırmada işe yaramamasıdır.

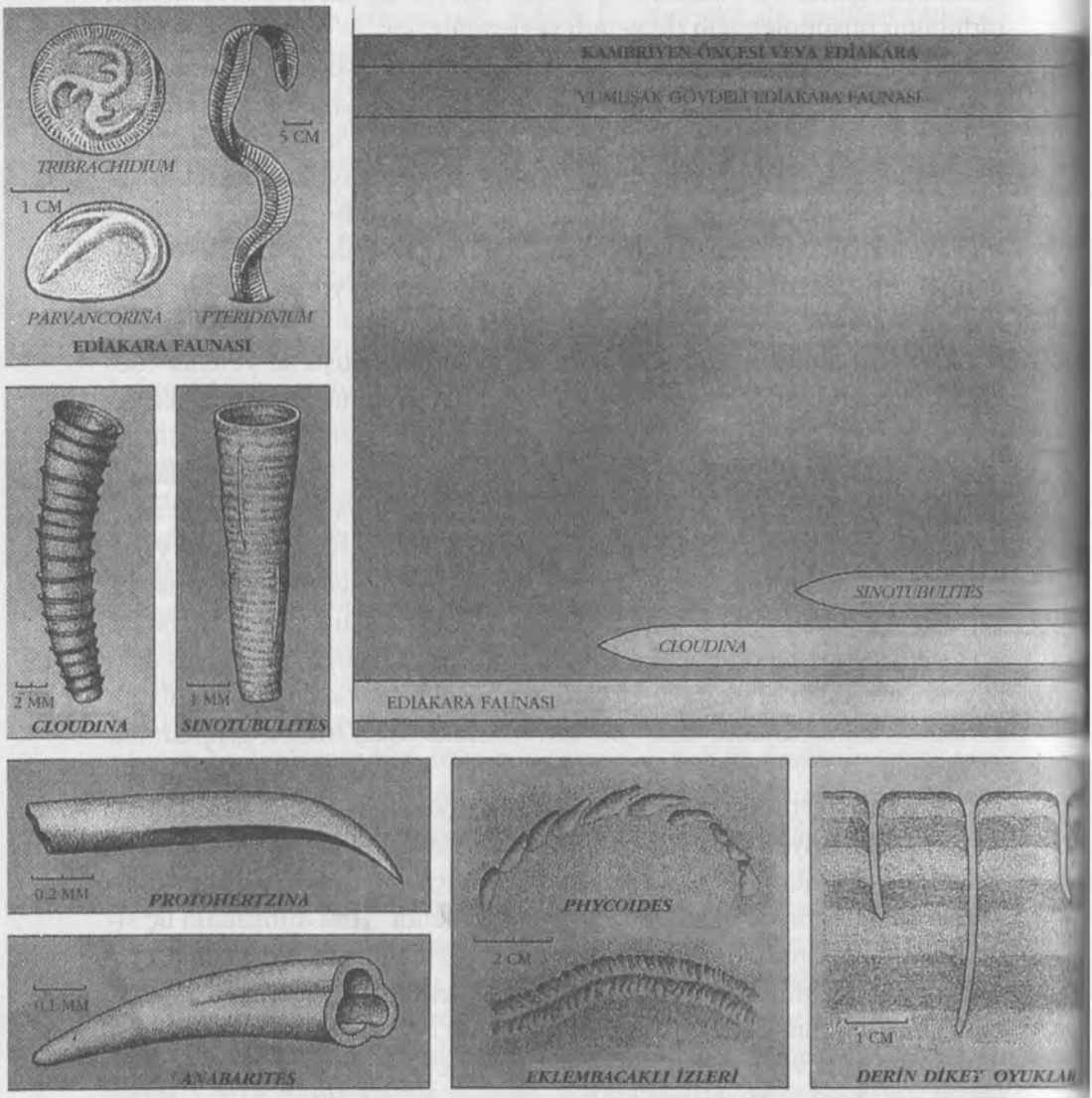
İlk fosillerin çoğu hem coğrafya, hem de katmanbilgisi açısından geniş bir alana yayılmıştır. Bu organizmalardan biri de, birbirinden ayrı üç kabartma sırt çizgisi olan, tüp biçimindeki bir fosildir: *Anabarites*. *Anabarites* ilk kez düşük çeşitlilikteki kabuklu faunalar evresinde ortaya çıktı ve yüksek çeşitlilikteki faunaların bir bileşeni olarak devam etti. Avustralya'da, Çin'de Hindistan'da, İran'da, Kazakistan'da, Moğolistan'da, Kuzey Amerika'nın batısında ve doğusunda ve Sibirya'da *Anabarites* bulundu. Ediakara faunasının bazı öğelerinin ve ilk kabuklu faunaların yaygınlığı geç Kambriyen-öncesinde ve erken Kambriyende kıtaların bulunduğu konumdan kaynaklanır. Kıtaların çoğu ekvatora yakındı; geç Kambriyen-

öncesinde günümüz kıtalarının çoğunun tek bir üst anakaranın parçaları olduğunu düşünmek için de yeterli nedenimiz var.

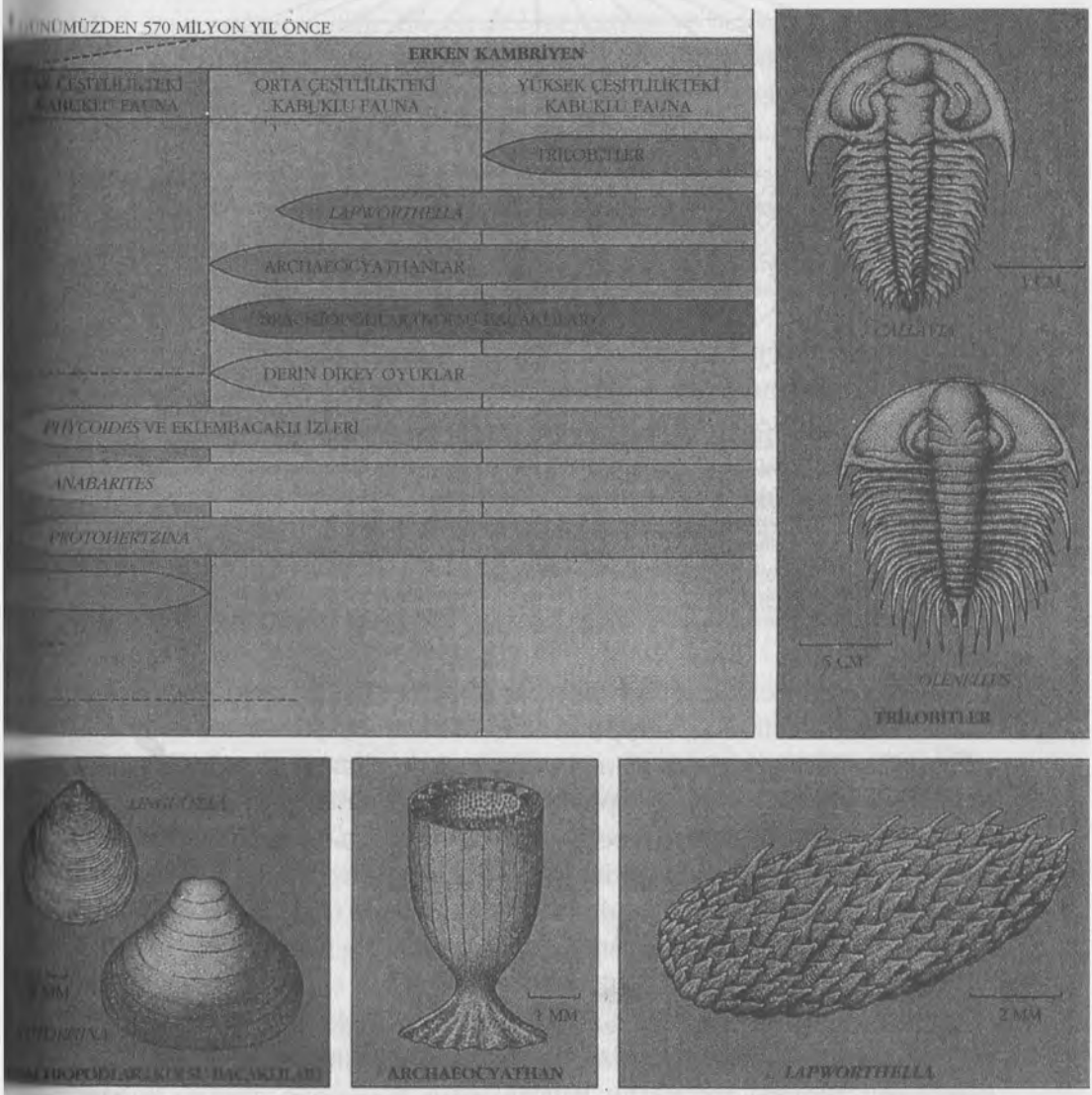
Lamont-Doherty Jeoloji Gözlemevi'nden Gerard C. Bond ve çalışma arkadaşları, kıtasal yarıkların Kambriyen-öncesinden Kambriyene geçiş sırasında Kuzey Amerika kıyıları etrafında oluştuğuna ilişkin kanıtlar buldular. Kıtasal sürüklenmenin erken evrelerinde yeni ayrılmış kıtaların yakın olması ve bu kıtaların hemen hemen aynı enlemde olması, hayvanların yaygınlaşmasına olanak tanıdı; hayvanların bir anakarasal sığlıktan diğerine göç etmesini engelleyecek geniş okyanuslar ya da aşırı sıcaklık farkları yoktu.

İlk yaygın archaeocyathanların ve trilobitlerin doğuşu ile yerellik (değişik yerlerdeki türler arasındaki farklılıklar) de görülmeye başladı. Yerelleşme eğilimi, kuşkusuz, erken Kambriyen devri sırasında kıtalar arasındaki okyanusların gittikçe büyümesiyle de yoğunlaştı. Bunlara ek olarak, Amerikan Jeoloji Derneği'nden Allison R. Palmer, bu evrede birçok anakaranın kıyıları boyunca karbonat kuşakları adı verilen oluşumların yapılanmaya başladığını gösterdi. Karbonat kuşakları kalsiyum karbonattan yapılmış kabukların birikmesiyle oluşan sığ deniz alanlarıdır. Bu alanlar açık denize ulaşımı önledikleri için, kuşakla kıyı çizgisi arasında yaşayan hayvanların diğer anakaralarda yaşayan benzer hayvanlardan yalıtılarak evrimleşmesini olanaklı kılar. Bu etki, özellikle bazı trilobit gruplarında belirgindir.

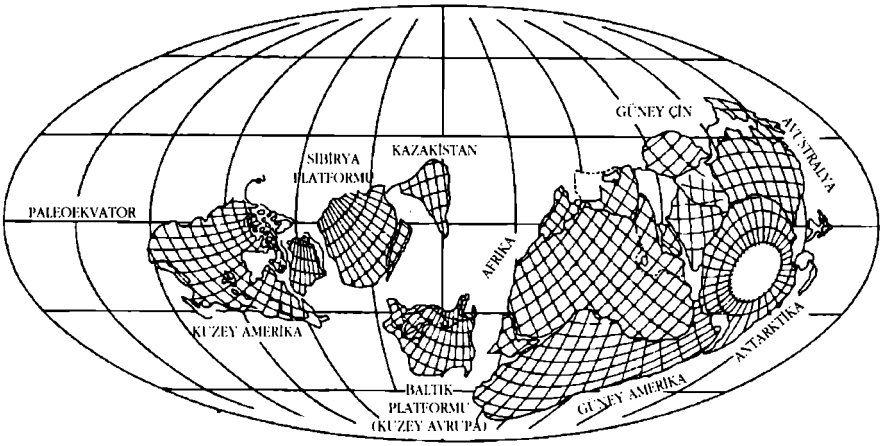
Geç Kambriyen-öncesindeki anakaraların çoğu ekvatora yakın olduğu için, son Kambriyen-öncesi buzul çağından sonra iklim, büyük olasılıkla, oldukça yumuşaktı. Küresel iklim ılımanlaştıkça, sığ deniz sularındaki yiyecek stokları görece düşük düzeylerde sabitlendi. Tüm dünyadaki uç sıcaklıkların değişmesi denizlerdeki besin kaynaklarının kararlılığa ulaşmasına katkıda bulunmuş olmalı. Genel olarak, ekvatorla kutuplar arasındaki sıcaklık farkının daha az olması, okyanusta mevsimlik döngünün daha düşük olmasına ve derinlerdeki okyanus besleyicilerinin daha az bir miktarının sığ deniz sularına erişmesine yol açar. Birçok deniz hayvanı için, kararlı, dalgalanmalar göstermeyen bir besin deposunun varlığı yaşamsal önem taşır; özellikle de, mevsimsel değişimlerin daha belirgin olduğu alanlarda yaşayan yaratıklara kıyasla, kararlı koşullara daha alışkın olan tropik hayvanlar için.



Şekil 14. HAYVAN YAŞAMI. Kambriyen-öncesinden Kambriyen devrine geçiş sırasında hayvan yaşamı çok daha karmaşık ve çeşitli hale geldi. Geçişin ilk evresinde Ediakara faunası yaşamaya devam etti. İkinci evrenin karakteristik fosillerinden biri *Protohertzina*'ydı; büyük olasılıkla ilkel bir avcının tutucu dikenlerinden kalma bir kalıntı. Aynı devrenin bir başka kabuklu fosili de *Anabarites*'tir. Bu dönemin



kayaçlarında hayvanların bıraktığı izlerin ve sığ oyukların fosillerinin sayısı ve çeşitliliği büyük bir artış gösterir. Sonraki devrede ise, kolsu bacaklılar (brachiopod) ve archaeocyathan adlı bir grup yaratık ortaya çıktı. Bu üçüncü evrenin ortasına doğru zırhlı bir hayvan olan *Lapworthella* ilk kez görüldü. Dördüncü evre ise trilobitlerin doğuşuna tanık oldu.



Şekil 15. DÜNYA COĞRAFYASI. Kambriyen-öncesinden Kambriyen devrine geçiş sırasındaki dünya coğrafyası, bu geçiş döneminde doğan yaşamın gelişebileceği koşullara sahipti. Geç Kambriyen-öncesinde, dünya üzerindeki karasal kütle tek bir üst-anakarada yoğunlaşmıştı. Bu üst-anakaranın parçalanışı -ki, büyük olasılıkla Kambriyen devrinin başlangıcına çok yakın bir zamanda gerçekleşti- kolonileştirilebilecek yeni kıyı çizgilerinden oluşan geniş bölgeler sağladı. Yeni oluşan anakaraların çoğu ekvatorda ya da ekvatorun yakınındaydı; böylece de, sıcak ve ılımlı bir iklim sunabildiler. Erken Kambriyen kıtaları arasındaki gittikçe artan uzaklık yerelleşmeyi (birbirinden ayrı faunaların arasındaki farklar) hızlandırdı. Anakaralar üzerindeki çizgiler bugünkü enlem ve boylam çizgilerini göstermektedir.

Kambriyen-öncesi devir sırasında sınırlı besin olanakları olması, Ediakara yaratıklarının olağandışı, yassılmış vücutlarını açıklamakta işimize yarayabilir. Ediakara vücut planının düz ve ince olması (örneğin, bazlama biçimli *Dickinsonia*'nın çapının bir metreyi geçtiği oluyordu, ancak kalınlığı en fazla altı milimetreydi!) yüzey alanı/hacim oranının en üst düzeye çıkartılabilmesini sağlıyordu. Yüzey alanı/hacim oranının yüksek olması, az miktarlarda besin maddesi içeren çevrelerde işe yarayan ışık kullanan kendibesleklik* ve kimyasal-kendibesleklik** gibi beslenme stratejileri için çok uygun bir özellikti.

Işık kullanan kendibesleklik, fotosentez yapan alglerle bir ortakyaşam ilişkisine girilmesini gerektirir. Algler, konakçı hayvanın dokuları içinde, kendilerini yemeye kalkışacak hayvanlardan korunmuş olurlar. Buna karşılık, konakçılarına besin maddesi yapar ve atık ürünleri uzaklaştırırlar. Böylesi bir ortakyaşam ilişkisinin başarılı olabilmesi için, konakçının

* Işık kullanan kendibesleklik: Fotoototropi. (ç.n.)
** Kimyasal-kendibesleklik: Kemoototropi. (ç.n.)

vücudunun önemli bir bölümü güneşte kalmalıdır ki, alg etkin bir biçimde fotosentez yapabilsin. Birçok atol mercanları ve birkaç tropik istiridye, ortayaşam ilişkisi içinde fotosentez yapan algler barındırır.

Diğer strateji, yani kimyasal-kendibesleklik, enerji sağlayan besin maddelerinin doğrudan doğruya deniz suyundan alınmasıdır. Burada da, zaman zaman hayvanların kemosentez bakterilerini barındırdığı içsel ortakyaşam gözlenir (bu strateji, derin deniz hidrotermal çukurlarının yanında yaşayan günümüz hayvanlarında sık sık görülür). Bununla birlikte, bazı hayvanların çözünmüş besin maddelerini, bakterilerin yardımı olmaksızın, doğrudan aldıkları da görülmüştür.

Ediakara faunasının yassı gövdeleri, denizdeki besin maddelerinin etkin bir biçimde vücut içine alınabilmesine olanak sağlamış olmalı. St. Petersburg, Güney Florida Üniversitesi'nden Pamela Hallock-Muller'in yaptığı son çalışmalar, az besin maddesi içeren sularda konakçı-konuk ilişkisinin özellikle yeğlendiğini göstermektedir, çünkü konakçı atık ürünlerini çevreye bırakmak yerine doğrudan konuk canlıya verebilmektedir. Bu nedenle, Ediakara faunası, geç Kambriyen-öncesinin deniz koşullarına -ki, sığ denizlerdeki suların içerdiği besin miktarının az olduğunu düşünüyoruz- iyi uyum sağlamış olabilir.

Kambriyen-öncesinin sonuna doğru ve Kambriyene geçiş döneminde, besin miktarları değişti (Muhtemelen, okyanusların kimyasındaki değişikliklere bir tepkiydi bu) ve başka beslenme stratejileri önem kazandı. Karşıbeslenme -diğer bitkilerin veya hayvanların tüketilmesi- daha da önemli olmaya başladı. Karşıbeslekliğin artışına ilişkin kanıtlar, örneğin stromatolitlerin fosil kayıtlarında, gözlenebilir. Stromatolitler, deniz tabanındaki alg halılarından oluşan tabakalarda yaşayan, kubbe, sütun ya da koni biçimli yapılardı. Bu canlılar organik maddece zengin, birbiri üstüne yerleşmiş, aralarında tortul parçacıklarının kısılıp kaldığı alg şiltelerinde, güneşe doğru gelişiyorlardı. Her tabakanın kalınlığının bir milimetrenin çok altında olmasına karşın, tabakalar üst üste birikiyor ve koca kubbeler ya da sütunlar oluşturabiliyordu; bazı Kambriyen-öncesi stromatolitlerinin yüksekliği 10 metrenin üzerine çıkabiliyordu.

800 milyon yıl önce, stromatolitlerin çeşitliliği dikkat çekici bir biçimde azaldı. Santa Barbara, Kaliforniya Üniversitesi'nden Stanley M. Awramik bu azalmayı algleri yiyen hayvanların ortaya çıkmasına bağlıyor; stroma-

tolitler yeniyor ve alg şiltesindeki bozunmalar stromatolit oluşumunun durmasına neden olabiliyor...

Karşıbeslekliğin artmasına ilişkin bazı kanıtlar da mikrofosiller içeren çakmaktaşlarında bulunmuştur. Çakmaktaşları mikrokristaller halindeki neceftaşından* yapılmış tortul kayaçlardır. Bu çakmaktaşlarından ince kesitler aydınlatılıp mikroskop altında gözlendiklerinde, yarı saydam kayaç dilimlerine gömülü mikroorganizma fosilleri görülebilir. 800 milyon yıl öncesi ile 700 milyon yıl öncesi arasında, bu fosil tabakalarının güçlendiği görülüyor; belki de otlanan ilk hayvanlara karşı korunmaya çalışıyorlardı. Hemen hemen aynı katmansal düzeyde, leş ve atıkyiyici hayvanlar tarafından bırakılmış iz fosilleri ortaya çıkmaktadır. Bu izleri bırakan hayvanların Kambriyen kabuklu canlılarının ataları olduklarına kesin gözüyle bakıyoruz.

İşte, Kambriyen faunasının en şaşırtıcı yönü, bu kadar kısa bir zaman aralığında bu kadar farklı -kökten farklı- hayvan çeşidinin ortaya çıkışıdır. Bu ani farklılaşmaya yol açan neydi? Santa Barbara'dan James W. Valentine ve Michigan Devlet Üniversitesi'nden Douglas Erwin, bu geçiş döneminde çokhücreli hayvanların genomlarının (genlerinin tamamı) bugünkünden daha az karmaşık oluşunun, yüksek oranda genetik düzenleme yapılabilmesini olanaklı kıldığını öne sürdüler. Daha az sayıda mutasyon çeşidi olması tehlike yaratacaktı, çünkü gelişimle ilgili genetik programlarının çeşitli kısımları arasındaki bağlantılar, Kambriyen-öncesi ve Kambriyen hayvanlarında günümüz faunasındaki kadar karmaşık değildi.

Valentine ve Erwin'e göre, bu genetik esneklik, ansızın çok sayıda sınıflandırma biriminin (örneğin şubeler ve bu şubelerin içindeki en büyük bölümler olan sınıflar) ortaya çıkmasının iki nedeninden biriydi. Diğer neden ise, daha önceleri hiçbir canlı tarafından işgal edilmemiş olan çok sayıda niş olmasıydı. Böylece, Kambriyen, o zamandan bu zamana eşi görülmemiş bir hızda yeni şubelerin ve sınıfların doğuşuna tanık oldu: Tümüyle yeni hayvanlar, hiçbir rekabetle karşılaşmaksızın, yeni sınıfların ya da şubelerin kurucuları oldular.

Kambriyen farklılaşması bir yandan yeni şubeler ve sınıflar oluştururken, diğer taraftan da, besin zincirleriyle bağlı ilk karmaşık hayvan komü-

* Neceftaşı: Kuvars. (ç.n.)

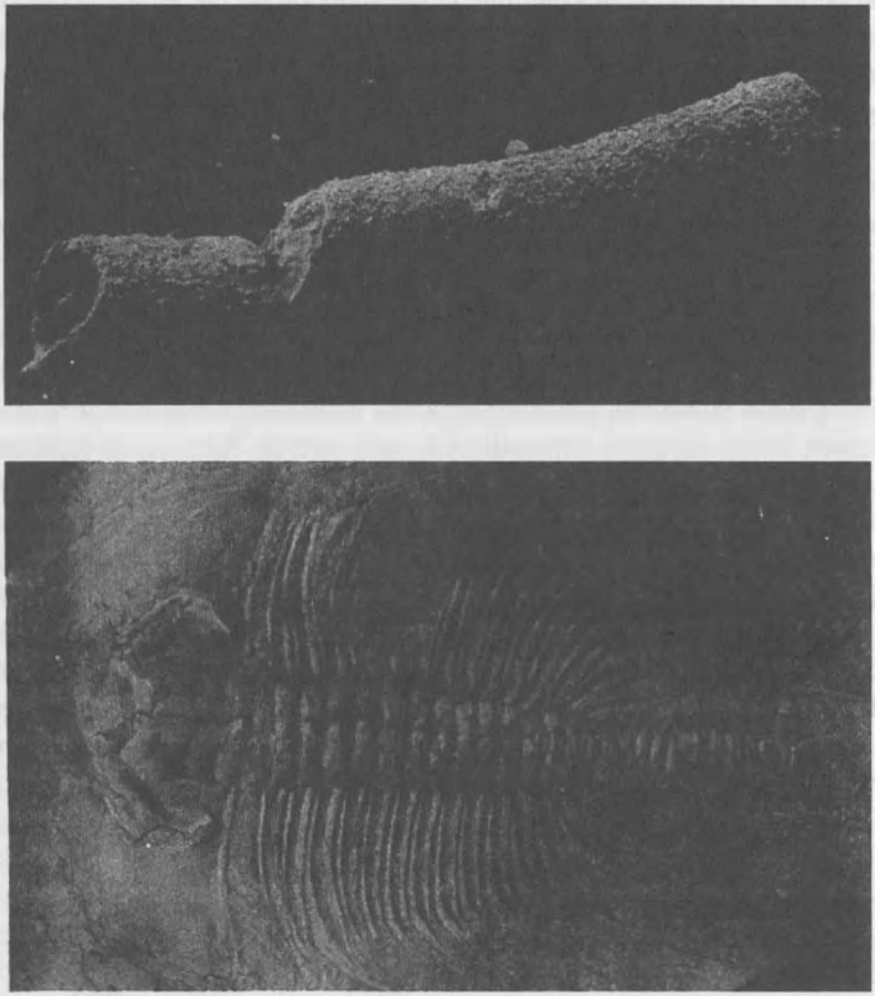
nitelerini* başlattı. Yeni komünite çeşitlerinin varlığı da, yeni hayvan çeşitleri için nişler yarattı. Hayvan komünitelerinin oluşumundaki anahtar öğelerden biri, hayvanlar arasında hiyerarşik besin-aktarımı bağlantıları oluşturan avcılıktır. Kambriyen topluluklarında avcılığın etkilerinin önemini vurgulayan yeni göstergelerin bulunmasıyla, avcıların önemli olmadığı yolundaki eski varsayımların yanlışlığı anlaşıldı. Üç tür kanıt vardı: Avcılara ilişkin gerçek fosiller, yaralanmış -ve bazen de kısmen iyileşmiş- av örnekleri ve bazı hayvanlardaki avcılığa karşı uyumlar.

Günümüz oklu solucanlarının tutucu dikenlerini andıran bir fosil, *Protohertzina*, ilk Kambriyen avcılarından bir kalıntı. Bir başka avcı ise, Bristol Üniversitesi'nden Derek Briggs ve Cambridge Üniversitesi'nden Harry Whittington tarafından parçaları bir araya getirilerek oluşturulan -hemen hemen bütün parçaları tamamdı- *Anomalocaris*'tir. Kambriyen ölçütlerine göre *Anomalocaris* dev bir yaratıktı (45 santimetre dolaylarında) ve günümüzde yaşayan hiçbir canlıya benzemiyordu. Gövdesi yassı bir gözyaşına benziyordu ve her iki yanında yüzgeçlerle kuşatılmıştı. Enli kafasında avını çirkin ağzına götürecek, üzerinde dişler sıralanmış ananas halkası biçiminde bir çift eklemli uzantı vardı. *Anomalocaris*, büyük olasılıkla, kısa ömürlü ve deneysel bir şube örneğiydi. Briggs ve Whittington, *Anomalocaris*'in Kambriyen avcılarının varlığına ilişkin bir başka göstergeden büyük ölçüde sorumlu olduğunu öne sürdüler: Yaralanmış trilobit fosilleri...



Şekil 16. AVCI. Erken ve Orta Kambriyen devrindeki bu avcı, genellikle trilobitlerle beslenmiş olmalı. Bu yaratık, *Anomalocaris*, gününün çoğu hayvanından daha büyüktü (45 santimetre uzunluğa kadar büyüyebiliyordu). Yiyeceğini ağzına götürmek için tutucu uzantıları vardı; alt tarafındaki yüzgeç benzeri zarları kullanarak dalga benzeri bir devinimle yüzüyordu.

* Komünite: Bir alanda bulunan tüm hayvan türlerinin oluşturduğu birlik. (ç.n.)



Şekil 17. Yaralanmış hayvanlar geçiş döneminde avcılığa ilişkin ilginç kanıtlar sunar. Üstteki görüntü 40 kez büyütülmüş bir *Hyolithellus*'un hasar görmüş ve iyileşmiş kabuğunu gösteriyor. Alttaki fotoğraf, gerçek boyutlarının dörtte üçü kadar bir trilobitin, *Olenellus robsonensis*'in yaralanmış ve iyileşmiş kabuğunu (dış iskeletini) gösteriyor. Yaraların iyileşmiş olması önemli, çünkü yaranın hayvan yaşarken oluştuğunu ve ölü hayvanda ya da boş kabukta yapılmadığını gösteriyor.

Kabuklarından parçalar kopartılmış sayısız trilobit fosili bulunmuştur. Çoğu örnekte, yaralar kısmen iyileşmiştir; bu da, hasarın trilobitin attığı kabuğu yiyen çöpçüler tarafından yapılmadığını, kabuk henüz trilobitin üzerindeyken meydana geldiğini gösteriyor. Avcıların başka izleri de var: Üzerlerinde delikler olan küçük kabuklu fosiller gibi... Bu delikler, kabuklara delik açarak içindeki yumuşak eti yiyen bazı günümüz avcılarının işaretlerini andırıyor.

Erken Kambriyende avcılığın önemine ilişkin üçüncü gösterge, ilk Kambriyen hayvanlarında avcılığa karşı işlevleri olduğu düşünülen birtakım özelliklerdir. Örneğin, yeni şubelerin bazılarında ilk kez gözlenen kabuklar ve dış iskeletler, avcılara karşı bir savunma işlevini üstlenmiş olabilir. Az ve orta çeşitlilikteki kabuklu faunalar zamanında çoğalan derin dikey oyuklar, tortul içerisinde hareket edemeyen avcılardan korunmayı sağlamış olabilir. Birçok trilobit türünde, *Anomalocaris* gibi avcıların saldırılarını güçleştirmiş olabilecek uzun dikenler evrilmiştir.

Bunlara ek olarak, Uppsala, Paleontoloji Enstitüsü'nde Stefan Bengtson, New York Devlet Jeolojik Araştırma'dan Ed Landing ve Cambridge'den Simon Conway Morris, birçok kabuklu fosilinin aslında sklerit -yavaş sürünen hayvanların üst yüzeyini koruyan, dikenli zırh benzeri bir örtünün parçaları- olduğunu gösterdi. Böylesi hayvanlar, belki de, bugünkü küçük deniz kirpilerine benziyordu. Başka bir uyum, kabaca deniz taraklarına benzeyen, iki kabuklu hayvanlar olan kolsu bacaklıların bir sınıfında gözlenir. Bu hayvanların kabuklarında sayısız delik vardır. Bu delikler, avcıları ve asalakları caydırıcı kimyasal maddeleri kabuğun dış yüzeyine taşımakta kullanılmış olabilir.

Bu nedenle, avcılar Kambriyen sırasında deniz çevresinin önemli bir parçasıydı. Başlangıçta koruma aracı olarak evrilmiş olan dış iskeletler, bazı yeni vücut planlarının evrilmesinde anahtar unsurlardı. Örneğin, kolsu bacaklıların ikili kabukları olmasaydı, süzerek beslenme mekanizmalarını etkin kılacak iç akımları üretmeleri mümkün olmayacaktı.

Kambriyen topluluklarının oluşması gittikçe daha açık bir hale geliyorsa da, temel bir soru yanıtsız kalmakta. Neden Kambriyen devrimi tam da o zamanda oldu; neden onlarca hatta yüzlerce milyon yıl önce olmadı? Bu soru özellikle kafa karıştırıyor, çünkü leş yiyen ve otlayan hayvanlar

(fosil izlerinden anlaşıldığı üzere) Kambriyen sınırından 200 milyon yıl önce de vardı.

Olası bir yanıt, okyanusların kimyası ile ilgili olabilir. Deniz suyundaki fosfatın yanı sıra, kükürt ve stronsiyum izotoplarının derişimleri, Kambriyen-öncesinden Kambriyene geçiş sırasında büyük dalgalanmalara uğradılar. Canberra'daki Mineral Kaynakları, Jeoloji ve Jeofizik Bürosu'ndan Peter Cook ve John Shergold'un da önerdiği gibi, dünyanın birçok yerinde bulunan Kambriyen-öncesi/Kambriyen tortullarında bulunan geniş fosfat çökelleri, fosfatın ve diğer besin maddelerinin bollaşmasıyla hayvanların fosfatlı iskeletler yapması kolaylaştığında ortaya çıkan küresel bir fosfogenez çağını yansıtıyor olabilir.

Bu hipotezin karşısında büyük bir engel var: Kambriyen-öncesi ile Kambriyen arasında, kireçli kabuklar da fosfatlı kabuklar kadar yaygındı. Öyleyse, fosfat birikimine, okyanuslardaki besin maddelerinin bollaştığı çok daha büyük bir olayın bir parçası olarak bakılabilir. Besin maddelerince zengin bir çevre, konakçı-konuk ilişkisinin varlığını daha fazla desteklemeyecek, leş yiyenlerin ve atıktan beslenenlerin sayısını artıracak ve avcıların sayısında bir artışa yol açacaktır. Böylesi karşılıbeslek organizmalar kritik biyokütle diyebileceğimiz bir kütleye eriştikçe, bir "ekolojik zincirleme tepkime" (Hull Üniversitesi'nden Martin Brasier'in sözcükleriyle) başlayacaktı: Yeni evrimleşen hayvanlar yeni nişler yaratacak, bu nişler daha da yeni hayvanlar tarafından doldurulacak ve sonunda bol miktarda kabuklu hayvanın olduğu karmaşık topluluklara neden olacaktı.

Ediakara faunası (ve diğer Kambriyen-öncesi hayvanlar) kütlesel bir üst-anakara, azalan buzullaşma ve denizlerde görece düşük besin maddeleri ile belirlenen bir dünyada oluştu. Müthiş çeşitli ve sayısız Kambriyen hayvanları ise -üst-anakaranın parçalandığı (ki bu, geniş tropik kıyıların oluşmasına neden oldu) ve denizdeki besinlerin bollaştığı bir dünyada ortaya çıktılar. Kambriyen hayvanlarının küresel çevredeki böylesi değişiklikler sonucu mu, yoksa bu nedenlerle başka ilişkisiz unsurların bir bileşiminin sonucu mu oluştuğu henüz bilinmiyor.

Ortaya çıkışlarındaki neden ne olursa olsun, bu ilk Kambriyen yenilikleri (kabuklu canlılar, avcılar ve derin oyuk açan hayvanlar gibi) dünyayı hızla işgal ettiler. Çevresel etkilerin (besin maddelerince zengin sular gibi) ve canlılara ilişkin değişimlerin (avcıların ortaya çıkışı gibi) bileşimi,

hayvan topluluklarının yapısında temel değişikliklere yol açtı. Günümüz hayvanları -insan dahil-, Kambriyen patlaması sırasında ortaya çıkan hayvanların doğrudan ardıllarıdır ve bu ilk hayvanların ekolojik etkileşim biçimi, geçmiş 570 milyon yıl boyunca hemen hemen tüm hayvan topluluklarının özelliklerini belirlemiştir.



Meydan Okuyanlar

Giriş

Yaşam sularda başladı... Öyleyse, yaşamın kıyısındaki türlere göz atarken denizden başlamamız uygun olacak. Dünyanın ilk canlılarının yaşam biçimi, kimyasal-kendibesleklikti; bu yüzden de son on yılın en şaşırtıcı biyolojik bulgularından biriyle başlamak özellikle doğru olur kanısındayım: Deniz altındaki volkanik ağızların yakınındaki kaynar ve zehirleyici sularda yaşamın sürdüğünün keşfi. Her ne kadar böylesi derinliklerde yaşama rastlamak her zaman şaşırtıcı olduysa da* daha önceden bulunan organizmalar yüzeye yakın yerlerde batmış organik maddelerle beslenen çöpçülerdi. 3. Bölüm'de, *Denizin Derinliklerinde Ortakyaşam*'da, işaret edeceğimiz gibi, bu volkanik ağızlardaki fauna dipte üretilen enerjiyle yaşar. Buradaki hayvanların enerji kaynakları hidrojen sülfürdür (H_2S); hidrojen sülfürü oksijenle "yakarak", su ve çeşitli sülfatlar üretirler. Su açığa çıkartan tepkimelerin hemen hepsi gibi, aynı zamanda yüksek miktarda enerji de üretilir. Bir anlamda dünyanın en büyük buhar motoru olan uzay mekiği de oksijen ve hidrojeni birleştirerek devasa miktarlarda su ve ısı üretir. Bu yükseltgenme tepkimeleriyle açığa çıkan enerji, öncelikle kimyacıların ve biyologların "indirgenmiş" olarak tanımladıkları bileşiklerdeki yükseltgenmemiş hidrojenlerin yüksek enerjili elektronlarında depolanır.

Hidrojen sülfürün içindeki enerji kullanıma hazırsa da, bu bileşik -tıpkı siyanür gibi-, mitokondriyel bataryanın yüklenmesinde görev alan enzimlerden biri ile birleşerek enzimi etkisiz hale getirir ve oksijene bağımlı solunumu engeller. Yine de, çoğu yaratıkları pişirecek sıcaklıklarda ve diğer birçoğunu paramparça edecek kadar asit içeren sularda yaşam sürüp gidiyor.** İlginçtir, bugüne kadar incelenmiş böylesi türlerin hepsi,

* Bkz. John D. Isaacs ve Richard A. Schwartzlose, *Animals of the Deep-Sea Floor* (Derin Deniz Tabanındaki Hayvanlar); *Scientific American*, Ekim 1975; Holger W. Jannasch ve Carl O. Wirsen, *Microbial Life in the Deep Sea* (Denizin Derinliklerinde Mikrobik Yaşam); *Scientific American*, Haziran 1977.

** Volkanik ağızların etrafındaki suyun kimyasına ilişkin daha fazla bilgi için bakınız, John M. Edmond ve Karen von Damm, *Hot Springs on the Ocean Floor* (Okyanus Tabanındaki Sıcak Kaynaklar); *Scientific American*, Nisan 1983.

hidrojen sülfür zehirlenmesini bir biçimde bertaraf edebiliyor; bu da, doğal seçilimin farklı "ön-uyum" yolları geliştirerek bu konuksever olmayan yaşamortamında canlılığı sürdürebilecek organizmalar biçimlendirdiğini gösteriyor bize. Bakterilerle deniz dibindeki volkanik ağızlardaki solucanlar arasındaki yakın ortakyaşam ilişkisi, bu özel engeli aşabilecek ileri düzeyde evrilmiş bir stratejiyi betimliyor.

Tehlikeli nişlerden ve talepkâr yaşamortamlarından bir parça bahsetmiş, ancak tam bir ayırım yapmamıştık. Dünya doğal seçilim tarafından yaşamortamlarına ve nişlere, ne oldukları kadar kim tarafından işgal edildikleri ile de tanımlanan kategorilere bölünmüştür. Yaşamortamı, bir hayvanın yaşadığı *yerdir*. Niş ise hayvanın yaşamını *nasıl* kazandığıdır; yaptığı iştir. Yaşama destek verebilmek için, bir yaşamortamındaki enerji ve canlılar için gerekli temel maddeler, ulaşılabilir olmalıdır; ancak bu yaşamortamındaki önemli kaynakları -yani nişleri- nasıl kullanacakları ve bazen de "paylaşacakları" birbiriyle eş fakat farklı yaşamortamlarında oldukça değişik olabilir. Günümüzde bir yerde gözlediğimiz türler kümesinin orada olmasının nedeni, çoğu kez, yerel koşullara diğerlerinden daha iyi uyum sağlamış bazı türlerin daha önce sahneye çıkarak bu yeri kolonileştirmesine yol açan rastlantısal olaylardır. Bazen de, bir türün ikincil öneme sahip bir özelliği olduğu, bu türün rakiplerini silip süpüren bir iklim değişikliğine ya da yaşamortamındaki bir bozulmaya daha önceden uyum sağlamış olduğu gözlenir. Gerçekten de, bazı yaşamortamlarında başka canlıları tükenmeye sürükleyebilecek çeşitlilik ve çevresel kaos koşullarında yaşayan türler vardır.

4. Bölüm'de, *Antarktik Balıkları*'nda, inceleyeceğimiz yaşamortamı, bu en soğuk anakaranın sıcaklığı sıfırın altındaki sularıdır. Bu ortam, enerjisi en düşük çevrelerden biridir: Buzun altında, kendibesleklerin kullanabileceği ışık düzeyi, yazın normalin yalnızca % 1'i kadardır; kışınsa, bütünüyle karanlık sularda aylar geçer. Balıkların karşısındaki sorun enerjiyi koruyabilmek ve donmaktan kaçınabilmektir. Bu sonuncu sorun özellikle çok önemlidir, çünkü ufacık buz kristalleri bile narin hücre zarlarını yıkacaktır. Balıklar için çözüm, buzlanmayı engelleyecek eşi görülmemiş bir antifriz kullanarak suyun polar yapısından yararlanmakta yatar. Bu ön-uyumun kökenleri bilinmiyor -yani bu antifrizin evrimsel önceliğinin ne olduğu konusunda hiçbir fikrimiz yok- fakat Antarktik türle-

rinin % 90'ı tek bir alttakıma ait olduğu için, hepsinin büyük olasılıkla, anakara soğumaya başladığında bu ön-uyumu geliştirmiş bir veya birkaç yakın türden doğduklarını düşünüyoruz. O zamandan günümüze, bu yaşamortamı, derinliği temel alan çeşitli nişler biçimindeki altbölümlere ayrılmıştır.

5. Bölüm'de, *Medcezir Balıkları*'nda, aynı ölçüde zorlu bir yaşamortamı daha görüyoruz; Güney Kutbu'nun kararlılığının ve öngörülebilirliğinin tersine, son derece değişken bir yaşamortamı... Her medcezir döngüsünde, kıyı şeridinin sakinleri dalgalar tarafından hırpalanma, havaya ve avcılara açık olma, aşırı yüksek ya da aşırı düşük tuzlulukta (çoğu balık için aynı derecede ölümcüldür) ve tehlike yaratacak kadar düşük ya da yüksek sıcaklıkta havuzlarda kısılıp kalma riskiyle karşı karşıyadır. Bazen de kapana kısıldıkları havuzcuk o denli küçüktür ki, canlının metabolizması havuzcuğu öldürücü düzeyde karbon dioksit ile doldurur. Yine de medcezir kuşağı, yaşamın olanaksız göründüğü yerlerde bile yaşamlarını sürdürebilmek için değişik yollardan uzmanlaşmış türlerle doludur -dünyanın ilk canlılarının kara yaşamına beklenmedik bir adım attıkları bir yaşamortamı...

Denizin Derinliklerinde Ortakyaşam



Denizin derinliklerindeki hidrotermal ağızlardaki şaşırtıcı yaşam yoğunluğu, omurgasız hayvanlarla bunların hücrelerini kolonileştiren sülfür-yükseltgeyici bakteriler arasındaki karşılıklı yarar ilişkisine dayalı ortakyaşam ile açıklanabilir.*

• • •

James J. Childress, Horst Felbeck ve George N. Somero

Mayıs 1987

Biyologlar dünya üzerindeki birçok ortamı çöl olarak sınıflandırırlar: Su, güneş ışığı ya da temel bir besin maddesi gibi anahtar bir unsurun sınırlı olarak bulunabilmesinin canlıların varlığına ağır kısıtlamalar getirdiği bölgeler. Yakın zamanlara kadar derin denizlerin de böylesi çöller olduğu, buralarda yaşayan hayvan sayısının azlığının sınırlı besin olanaklarından kaynaklandığı düşünülüyordu.

Yine de, derin denizlerde, yaşam yoğunluğu diğer deniz ekosistemlerindeki yoğunluğa eşit bir yaşamortamı vardır. Bu, deniz tabanının yayılma merkezlerindeki hidrotermal ağızlar ya da derin deniz sıcak su kaynakları sistemidir. Yalnızca 10 yıl önce keşfedilen bu ağızlar okyanus dibindeki dünyanın kabuksal levhalarının birbirinden uzaklaştığı çizgiler boyunca bulundu.

İşte 1977'de, araştırma denizaltısı *Alvin*'deki jeologlar Galapagos Adaları'nın 320 kilometre kuzeydoğusunda, deniz yüzeyinin 1600 metre altında yoğun hayvan yaşamının kaynaştığı bir vaha bulduklarında, bu da Pasifik Okyanusu'ndaki bir yayılma çizgisindeydi.

* Bu makale boyunca "kükürt" sözcüğü S (İng: Sulphur) elementine karşılık olarak, "sülfür" sözcüğü ise S^{-2} (İng: Sulphide) iyonu için kullanılmıştır. (ç.n.)

Bu vahada tümüyle karanlıkta yaşayan, derin denizlerde olabileceğini şimdiye kadar hiç düşünmediğimiz müthiş bir yoğunlukta ve bilimin hiç karşılaşmadığı türler bulundu. Hidrotermal ağızların çevresinde uzunluğu bir metreye kadar varan dev deniz solucanları, 30 santimetre uzunluktaki koca beyaz istiridyeler ve midye kümeleri kalın yığınlar halinde yaşıyorlardı. Daha az ancak yine de önemli sayıda karides, yengeç ve balık da vardı.

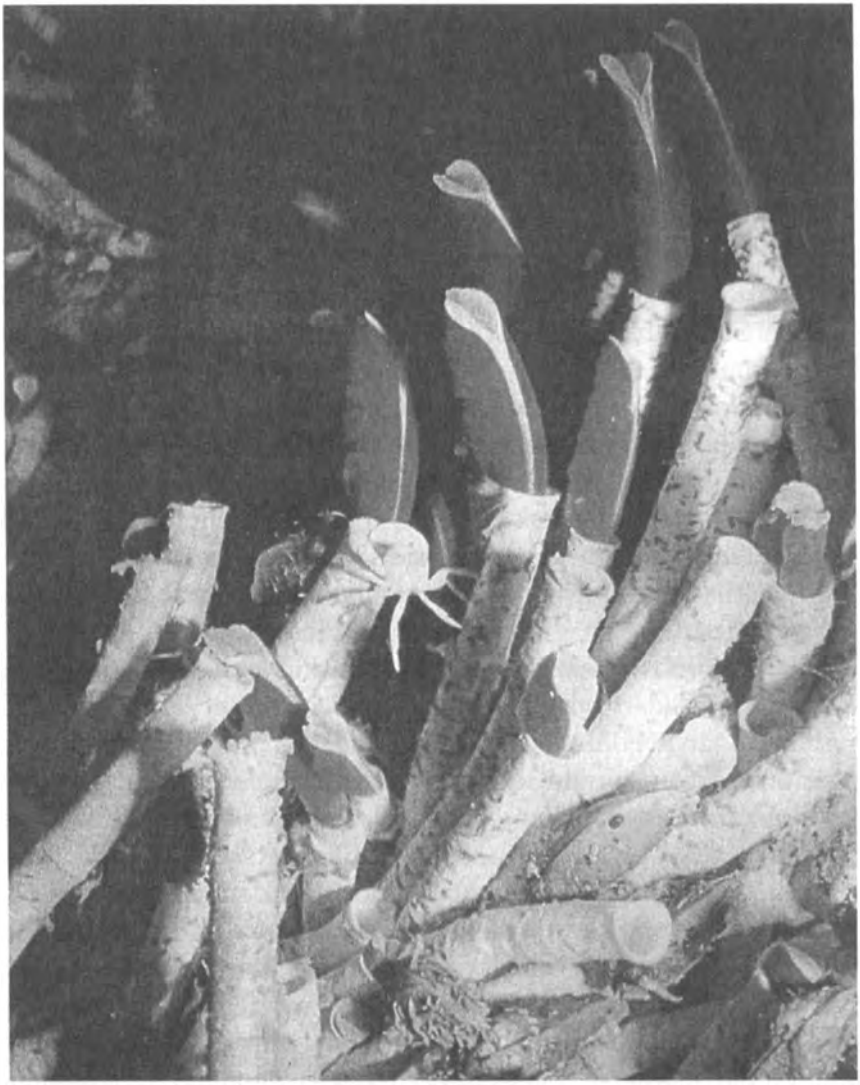
Böylesi bir biyolojik yoğunluk tam bir sürprizdi; çok da kafa karıştırıcıydı. Her ekosistem, birincil üreticilerin varlığına, kendi indirgenmiş karbon bileşiklerini -örneğin, karbon dioksitten karbonhidratlar- sentezleyebilen kendibeslek organizmalara bağlıdır. Güneş ışığında karbon dioksiti karbonhidratlara dönüştürebilen yeşil bitkilere ışık kullanan kendibeslekler* denir ve bunlar çoğu deniz ve kara ekosistemindeki birincil üreticilerdir.

Yine de, bu ağızların bulunduğu derinliklerde fotosentezin olanaksız olduğu çok açık. Okyanus yüzeyinin 200 ya da 300 metre altına fotosenteze olanak tanıyacak kadar ışık sızamaz. Işığın ulaşabildiği tabakanın altında yaşam yoğunluğu hızla düşer, çünkü gittikçe yiyecek azalır. Derin denizlerde yaşayan canlılar, güneşin aydınlatabildiği kuşaktan aşağı sürüklenen organik maddelere bağımlıdır. Çoğu organik madde bu ışık kuşağında sentezlenir, tüketilir ve gerikazanıma alınır; yalnızca küçük bir bölümü derin denizlere doğru batar. Bunlara karşın, hidrotermal ağızlarda, okyanus yüzeyinin 2600 metre altında yaşam fışkırmıştı. Hidrotermal ağız sisteminin hangi eşsiz özelliği bu derinliklerde gözlediğimiz yaşam bolluğunu açıklayabilecekti?

Derin denizlerdeki sıcak su kaynaklarındaki yaşam yoğunluğunun, sıcaklıkla açıklanabilmesi olanaklı görünüyordu. Çok soğuk olan (2-4°C) derin deniz sularının çoğunun tersine, ağız çevresindeki sularda ortalama sıcaklık 10-20°C arasındadır. Ancak son altı sene boyunca yapılan gözlemler, bu ılık sıcaklıkların volkanik ağız ekosisteminin eşsiz faunasını yeterince açıklayamadığını ortaya koydu.

Okyanusun dibindeki bu yaşam vahaları için daha iyi bir açıklama var. Volkanik ağız bölgelerinden alınan ve Massachusetts Teknoloji Enstitüsü'nden John M. Edmond ve çalışma arkadaşları tarafından çözümlenen

* Işık kullanan kendibeslekler: Fotototrof. (ç.n.)



Şekil 18. Hidrotermal ağız toplulukları, olağandışı omurgasız türlerinden oluşur. Uzunluğu bir metreye kadar varabilen yoğun tüp solucanı kümeleri, ağız açıklıkları boyunca bazalt kayaçlara yapışmıştır. Bu solucanların arasında hidrotermal ağız midyeleri (*sarı*) ve deniz yengeçleri yaşar (Fotoğrafın ortasına yakın olan yengeç bir tüp solucanını yemeye hazırlanıyor olabilir). Solucanlara ve istiridyelerin kabuklarına asılı, daha küçük omurgasızların da olduğu görülebilir. Bu fotoğraf, araştırma denizaltısı *Alvin*'de Scripps Okyanusbilim Enstitüsü'nden R.R. Hessler tarafından, Doğu Pasifik Okyanusu'ndaki Galapagos Yarığı'ndaki ağız bölgesinden alınmıştır.

su örnekleri, bu deniz dibi sıcak su kaynaklarının karadaki çoğu sıcak su kaynağında olduğu gibi hidrojen sülfür açısından zengin olduğunu ortaya koydu. Bu enerji-zengini fakat çok zehirleyici bileşiğin okyanus tabanındaki çatlaklardan akan sularda yüksek derişimlere ulaştığı bulundu.*

Biyologlar, karasal sıcak su kaynakları gibi kükürtçe zengin yaşamortamlarının büyük sayılarda serbest yaşayan bakteri barındırdığını uzun süredir biliyorlardı. Bunlar da yeşil bitkiler gibi kendibeslek canlılardı; ancak karbon sabitlemek -karbon dioksitin besin maddesi olarak iş görebilecek organik moleküllere dönüştürülmesi- için gereken enerjiyi güneşten değil, hidrojen sülfürün yükseltgenmesinden elde ediyorlardı.

Woods Hole Okyanusbilim Enstitüsü'nden Holger W. Jannasch ve Maanoa, Hawaii Üniversitesi'nden David Karl, volkanik ağız sularından ayıklayarak aldıkları bazı bakteri türlerinin gerçekten de kendibeslek olduklarını ve metabolizma etkinlikleri için hidrojen sülfüre ve diğer indirgenmiş sülfür biçimlerine bağımlılıklarını gösteren bir dizi deney yaptılar. Sülfürü yükseltgeyen bu bakteriler, hayvan türleri için yiyecek sağlayarak volkanik ağızdaki besin zincirinin tabanını oluşturuyor olabilirdi.

Çok uzak akraba da olsalar, yeşil bitkilerle kükürt bakterilerinin önemli bir ortak özellikleri vardır; her ikisi de birincil üreticidirler. Yeşil bitkiler ışık kullanan kendibesleklerdir; öte yandan, karbon dioksit sabitlemesi yapabilen kükürt-oksitleyici bakterilere kimyasal-kendibeslekler denir. Kimyasal-kendibeslekler indirgenmiş karbon bileşiklerinden oluşan bir dış kaynağa gerek duymaksızın, özerk olarak var olabilen inorganik kimyasal tüketicilerdir. Her ikisi de Kalvin döngüsü dediğimiz bir dizi biyokimyasal tepkime ile karbon dioksiti sabitlerler. Kalvin döngüsü bakteriler ve yeşil bitkiler için aynı işleve sahiptir; her ikisinde de son ürün indirgenmiş karbondur.

Kükürt bakterileri volkanik ağızların "yeşil bitkileri" olarak işlev görüyordu ve "güneş ışıkları" da hidrojen sülfür ve diğer indirgenmiş karbon bileşikleriydi. Çok geçmeden, bu basit modelin temel bir sorunu olduğu ortaya çıktı: Volkanik ağız hayvanları arasındaki baskın hayvanlardan biri olan tüp solucanı *Riftia pachyptila,* etrafındaki sularda bol bol bulunan kükürt bakterilerini kullanabilecek herhangi bir mekanizma içermiyordu.

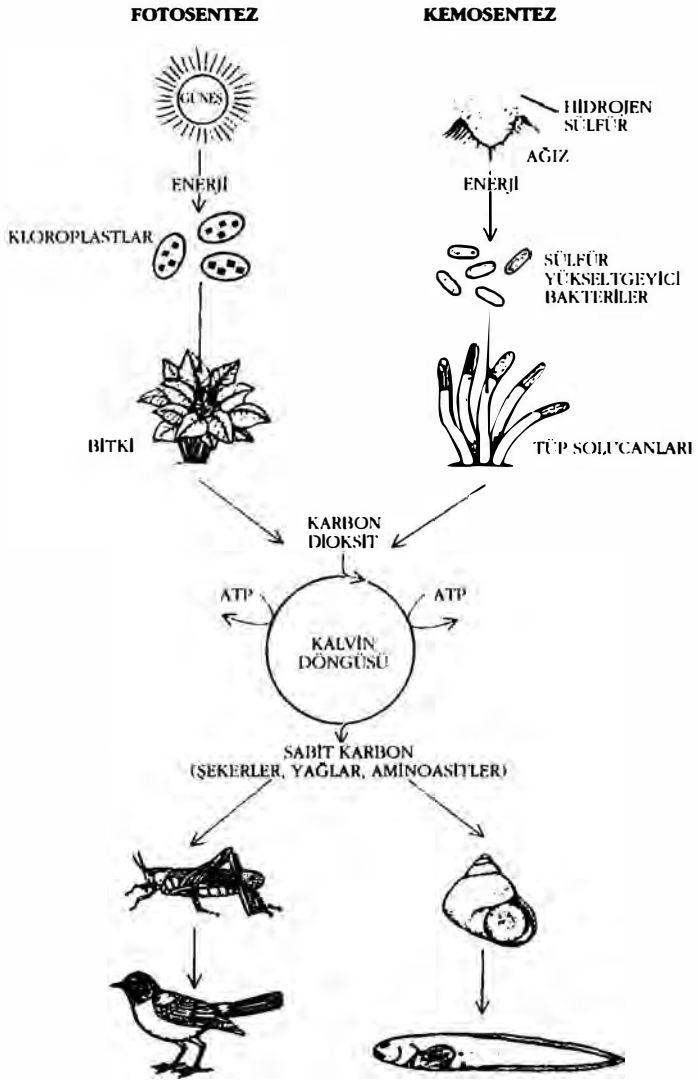
* Bkz. John M. Edmond ve Karen Von Damm, *Hot Springs on the Ocean Floor* (Okyanus Tabanındaki Sıcak Su Kaynakları); *Scientific American,* Nisan 1983.

Geleneksel anatomik standartlara göre, *Riftia* olağandışı bir yaratık. Bu solucan, temelde, ağzı ya da bir sindirim sistemi ve parçacık halindeki besinleri yutacak hiçbir sistemi olmayan, kapalı bir kesedir. Üst ucunda parlak kırmızı renkli solungaç benzeri bir sorguç vardır; burada oksijen, karbon dioksit ve hidrojen sülfürün değişimi sağlanır. Sorgucun altında, solucanın tutunmasını sağlayan bir kas halkası -yaka- bulunur. Hayvanın geri kalan kısmı, iç organlarını içeren ince duvarlı bir keseden oluşur denebilir. Bu organların en büyüğü, vücut boşluğunun çoğunu kaplayan trofozomdur. İsminden de anlaşılacağı gibi, trofozom (besleyici gövde) solucanın beslenmesine önemli ölçüde katkıda bulunur; ancak bu organda dış dünyadaki parçacıkların solucanın içine girebilecekleri bir kanal yoktur. İşte asıl soru, olağandışı anatomisine bakıldığında *Riftia*'nın yaşamda kalabilmesi için gerekli besin maddelerini nasıl elde edebildiğiydi.

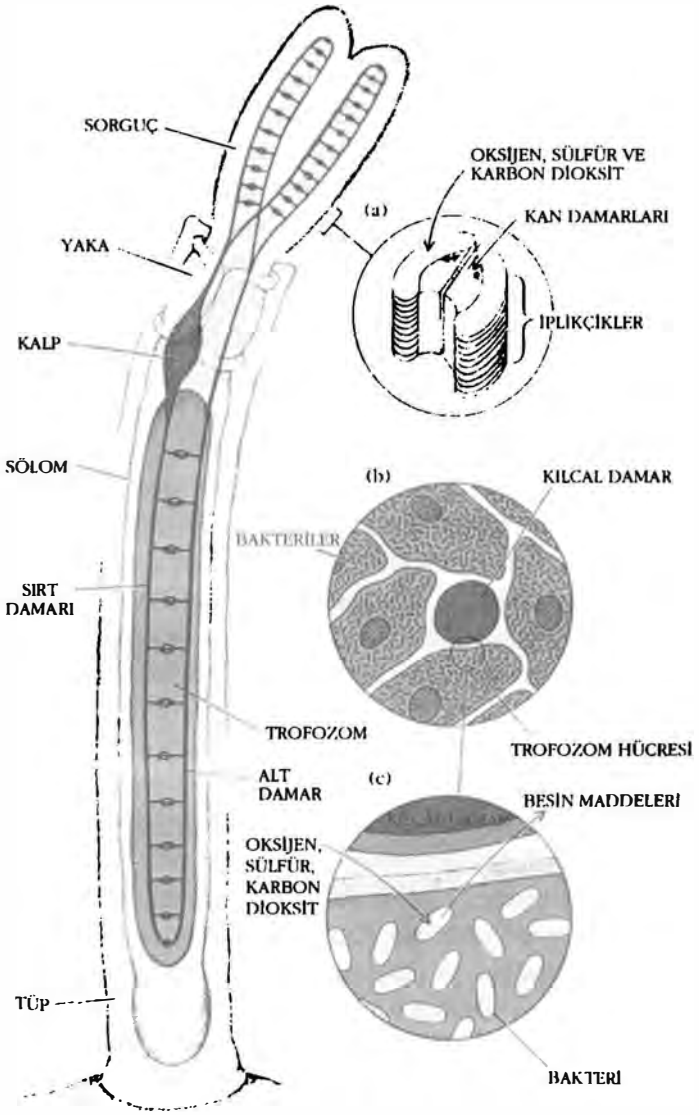
Harvard Üniversitesi'nden Colleen M. Cavanaugh ve çalışma arkadaşlarının yaptığı mikroskobik çalışmalar ve bizim yaptığımız koşut biyokimyasal incelemeler ilk ipuçlarını oluşturdu. *Riftia* trafozomlarının incelenmesi bu organın çok sayıda kükürt-yükseltgeyici bakteri tarafından işgal edildiğini ortaya çıkardı. Bakteri ile *Riftia*'nın, içsel ortakyaşam ilişkisi denilen türden bir ilişki kurmuş olduklarını gördük.

Ortakyaşam, iki farklı türün bir arada bulunduğu ve türlerden birinin yaşamının diğerinin yaşamıyla iç içe olduğu bir ilişkidir. Ortakyaşam biçimleri bir ortağın yararına ve diğer ortağın zararına olan ilişkilerden (asalaklık) her iki ortağın da yararlandığı (mutualizm) ilişkilere kadar değişkenlik gösterir. Bir tür (konuk), diğer bir türün (konakçı) vücudu içerisinde yaşıyorsa, bu ilişkiye içsel ortakyaşam diyoruz.

Riftia bakterilerindeki içsel ortakyaşam karşılıklı yarar ilkesine dayanır; yani mutualistiktir. Tüp solucanı bakteriden, indirgenmiş karbon molekülleri alır ve bunun karşılığında bakteriye kimyasal-kendibeslek mekanizmasına yakıt sağlayacak hammaddeleri verir: Karbon dioksit, oksijen ve hidrojen sülfür. Bu temel kimyasallar sorguçta emilir ve konakçının dolaşım sistemi yoluyla trofozomdaki bakterilere taşınır. Solucanın trofozomuna, bakterilerin indirgenmiş karbon bileşikleri üreten ve bunları konakçı hayvana yiyecek olarak aktaran işçilerin çalıştığı fabrika-içi bir tesis olarak bakabiliriz.



Şekil 19. FOTOSENTEZ İLE KEMOSENTEZİN KARŞILAŞTIRILMASI. Enerji kaynakları farklıdır, ancak dönüşüm süreci ve son ürünler aynıdır. Fotosentezde ışık, bitkilerin kloroplastları tarafından emilir ve besin zincirine girerek otçullardan etçillere geçen şeker, yağ ve aminoasitleri üreten bir süreç olan Kalvin döngüsüyle karbon sabitlenmesini yürütür. Kemosentezde ise, enerji, okyanus tabanındaki ağızlardan gelen hidrojen sülfür tarafından sağlanır. Hidrojen sülfür bakteriler tarafından alınır; ayrıca, tüp solucanları gibi volkanik ağız hayvanları da bu bileşiği emer ve solucanların içindeki ortakyaşam bakterilerine taşırlar. Bakterilerde, hidrojen sülfür yükseltgenir ve Kalvin döngüsüne enerji sağlar. Son ürünler besin zincirine girer, doğrudan doğruya alt sıradaki etçillerden üst sıradaki etçillere geçer.



Şekil 20. Tüp solucanı *Riftia pachyptila*, koruyucu dış tüpünün içindeki bir kas halkası -yaka- ile tutunur. *Riftia*'nın ön ucunda bir solunum sorgucu vardır. Oksijen, sülfür ve karbon dioksit, sorguç iplikçikleri (a) yoluyla emilir, kan (*kırmızı*) yoluyla trofozom hücrelerine (*mavi*) taşınır. Trofozom, kemosentez bölgesi, hayvanın kütlesinin altıda birine karşılık gelir ve sölomun -vücut boşluğu- çoğunu doldurur. Trofozom hücreleri içinde içsel ortakyaşam bakterilerinden oluşan yoğun koloniler yaşar (b). Oksijen, sülfür ve karbon dioksit solucanın kılcal damarlarından bakteriye aktarılır (c). Besin maddeleri, bakteriden kılcal damarlara geçerek hayvan içerisinde dağılır.

Riftia'nın volkanik ağızlarından gelen sudan hidrojen sülfürü emebilme ve trofozomundaki bakterilere taşıyabilme yeteneği, bunları yaparken kendini zehirlememesi ve sülfürü parçalamaması önümüze zor bir bulmaca sermişti. Hidrojen sülfür yüksek derecede zehirleyici bir bileşiktir ve solunumu (yani hayvanın oksijeni kullandığı süreci) sekteye uğratma konusunda siyanürle kıyaslanabilir. Sülfür, hayvanların çoğunda, solunumu iki yoldan engeller: Ana taşıyıcı olan hemoglobin molekülündeki bağlanma bölgelerini kapatır ve önemli bir solunum enzimi olan sitokrom c oksidazı zehirler. Ancak, *Riftia* ile yapılan çalışmalar, sülfürün oksijeninin bağlanmasını etkilemediğini ve çoğu hayvan için öldürücü olabilecek sülfür derişimlerinde bile solucanın solunum hızının oldukça yüksek düzeylerde olduğunu gösterdi.

Bundan sonra, *Riftia*'da yüksek sülfür derişimlerinde oksijenli solunumun nasıl mümkün olabildiğini bilmek istedik. *Riftia*'nın üstesinden gelmesi gereken üç engel olduğu açıktı. Öncelikle *Riftia*'nın volkanik ağızdan gelen sudan sülfürü alacak özel bir taşıma sistemi evrimleştirmesi gerekiyordu. İkinci olarak, sülfürü hemoglobin molekülü üzerindeki bağlanma bölgeleri için oksijenle rekabete girmeksizin veya oksijenle tepkimesine izin vermeksizin kanında taşıyabilmeliydi (Ortamda oksijen olduğunda, sülfür son derece kararsızdır ve hızla bozunarak tiyosülfat ve elementsel kükürt gibi biçimlere yükseltgenir). Üçüncü olarak, *Riftia*'nın, sülfürün hücrelere sızmasını ve solunumu zehirlemesini engelleyecek bir mekanizmaya gereksinimi vardı.

Sorguç hücrelerinden sitokrom c oksidazı elde etmek ve sülfürlü ortamdaki davranışını incelemek üzere Mark A. Powell (şu anda, Davis, Kalifoniya Üniversitesi'nde) ve Steven C. Hand (şu anda, Boulder, Colorado Üniversitesi'nde) ile işbirliği yaptık. Oksijen kullanan organizmalarda en önemli enerji değişim birimi olan adenozin trifosfatın (ATP) sentezlendiği süreç olan ve yükseltgenmeli fosforlama olarak bilinen metabolizma tepkimeleri zincirinin son basamağının gerçekleştirilmesinden, sitokrom c oksidaz sorumludur. Birçok hayvan için, ufacık sülfür derişimleri bile, sitokrom c oksidazın işlevinin engellenmesi için yeterlidir. İlk hipotezimiz, *Riftia*'nın enzimin sülfüre karşı duyarsız bir biçimini evrimleştirmiş olabileceğiydi. Yaptığımız deneyler böyle olmadığını gösterdi: *Riftia*'dan elde ettiğimiz yüksek derecede saflaştırılmış sitokrom c oksidaz, sülfür

zehirlenmesine karşı diğer hayvanlardan elde edilen enzimler kadar duyarlıydı.

Yaptığımız deneylerde enzimin sülfüre karşı olan duyarlılığının diğer sorguç proteinlerinden ne kadar saflaştırabildiğimize bağlı olduğu dikkatimizi çekti. Elimizdeki maddeyi saflaştırma basamaklarından geçirdikçe, parlak kırmızı rengi gittikçe azalıyor ve içindeki sitokrom c oksidazın sülfür zehirlenmesine karşı duyarlılığı artıyordu. Bu renk değişimi, kandaki bir şeyin sitokrom c oksidazı, sülfürün zehirleyici etkilerinden koruduğunu gösteriyordu. Bunu, zehirlenmiş bir enzim sistemine az bir miktar tam kan ekleyerek kanıtladık; sitokrom c oksidaz etkinliği hemen anında normal, engellenmemiş seviyesine dönüyordu. Bu gözlem, kandaki bir bileşenin -belki de hemoglobinin-, sülfüre sitokrom c oksidaz sisteminden daha güçlü bir biçimde bağlandığını ve böylece de solunum zehirlenmesinin engellendiğini akla getiriyordu. Bu bulgu ve Doğu Pasifik Yükseltisi volkanik ağız bölgesine yapılan 1982 tarihli keşif gezisi sırasında solucanın hemoglobini konusundaki araştırmalar, hemoglobinin gerçekten de solucanın iç dolaşım sisteminde anahtar bir rol oynadığına işaret ediyordu.

Riftia kan açısından zengindir; solungaç-sorguca koyu kırmızı rengini veren, solucanın toplam hacminin % 30'undan fazlasına karşılık gelen, hemoglobince zengin, çok miktardaki kandır. Bir litredeki toplam hemoglobin derişimi bir omurgasız için son derece yüksektir; insan kanındakinin hemen hemen yarısı kadar. Bunun da ötesinde, *Riftia* hemoglobini insan hemoglobininden ve diğer hemoglobinlerden çok farklıdır. *Riftia* hemoglobini büyüktür; molekül ağırlığı iki milyon dalton kadardır (insan hemoglobininin molekül ağırlığı 64.000 daltondur). Kırmızı kan hücrelerine yerleşmek yerine, serumda serbest dolaşır. Ayrıca, oksijene bağlanma ve oksijeni taşıma kapasitesi olağanüstü yüksektir. Bu yüzden de, *Riftia* hemoglobini denizdeki volkanik ağızlardan gelen sulardaki oksijeni alarak ve tüp solucanıyla konuğunun hücrelerine taşımak üzere çok iyi uyum sağlamıştır.

Riftia hemoglobiniyle diğer hemoglobinler arasında daha da önemli ve çarpıcı bir fark vardır: Tüp solucanının hemoglobin molekülü hem oksijene hem de hidrojen sülfüre aynı anda bağlanabilir. Alissa J. Arp'ın (şu anda San Francisco Devlet Üniversitesi'nde) bizimle aynı zamanda yaptığı bu buluş, sülfürün bağlandığı bölgenin oksijenin bağlandığı bölgeden



Şekil 21. Volkanik ağızlardaki büyük istiridyeler, *Calyptogena magnifica*. Doğu Pasifik Yükseltisi üzerindeki bir bölgede, sülfürce zengin deniz tabanındaki çatlaklar boyunca kümelenmiştir. Kayalıkların üzerindeki ağsı yapılar, serbest yaşayan kükürt-yükseltgeyici bakteri kolonileridir. Bu resim, Kenneth L. Smith, Jr., tarafından çekilmiş bir fotoğraftan yararlanılarak yapılmıştır.

farklı olmasını gerektiriyor. Santa Barbara, Kaliforniya Üniversitesi'nden Charles R. Fisher, Jr., *Riftia* hemoglobin molekülünün oksijen ve sülfür karışımlarını kararlılaştırdığını ve sülfürün kendiliğinden yükseltgenmesini engellediğini gösterdi. Bu yüzden de, hemoglobinin tüp solucanında ikili bir rol oynadığı sonucuna vardık: Bu molekül solunum zehirlenmesini engelliyor ve ayrıca, sülfürü koruyarak, yükseltgenmeksizin trofozoma taşınabilmesine olanak tanıyor.

Sülfür, trofozom hücrelerine yüklendikten sonra yükseltgenir. Hidrojen sülfürün varlığına işaret eden özel bir boyama işlemi, bu yükseltgenmenin konuk bakterilerde olduğunu gösteriyor. Grubumuzun yaptığı daha ayrıntılı araştırmalar, sülfür yükseltgenmesinin ATP sentezi ve karbon dioksitin sabitlenmesi için gerekli gücü sağladığını ortaya koydu. Bunun da ötesinde, Kalvin döngüsünün etkinliğinin, trofozom bakterilerinde ve yeşil bitkilerin yapraklarında hemen hemen aynı olduğunu gösterdik.

Diğer volkanik ağız hayvanları üzerinde yapılan çalışmalar, *Riftia pahyptila*'nın kükürt bakterileriyle ortakyaşam ilişkisi kuran tek hidrotermal hayvan türü olmadığını açığa çıkarttı. Büyük beyaz istiridye -*Calyptogena magnifica*- ve midye -*Bathymodiolus thermophilus*- de yiyecek için kemosentetik içsel ortakyaşam konuklarına bağımlıdır. Ancak, bu türler *Riftia* ile ortak sorunlarına karşı oldukça farklı yaklaşımlar evrimleştirmiştir.

Calyptogena'da bakteriler bir iç organ yerine, solungaçlara yerleşmiştir; burada, solunum suyu akımından kolayca oksijen ve karbon dioksit elde edebilirler. Ancak, metabolizma düzeni temelde aynıdır: Bakteriler sülfürü yükseltger ve istiridyeye, sabitlenmiş karbon bileşikleri sağlarlar. Kükürt bakterilerine sığınak olan diğer omurgasızlar gibi, *Calyptogena*'nın da parçacık halindeki yiyeceklerle beslenebilme yeteneği büyük oranda azalmıştır.

Yine de, sudan ve kan örneklerinden elde ettiğimiz veriler başlangıçta bizi şaşırttı. İstiridyelerin kanında sülfür yoğunlaşıyor olmalıydı, çünkü kanlarındaki sülfür düzeyi çevre suyundan çok daha yüksekti. Bununla birlikte, istiridyelerin volkanik ağız sularındaki yönleniş biçimi nedeniyle solungaçlarının çevresindeki suyun sülfür derişimi düşüktür. Öyleyse, bu dev istiridyeler konuklarını besleyecek sülfürü nereden alıyorlar? Sülfür elde etme yolu dolaylı... İstiridyeler, koca, uzun bacaklarını sülfür derişiminin yüksek olduğu hidrotermal ağıza uzatıyor ve sülfürü emiyorlar. Sülfür, istiridyenin bacaklarından emildikten sonra, kan yoluyla solungaçlardaki bakterilere taşınıyor.

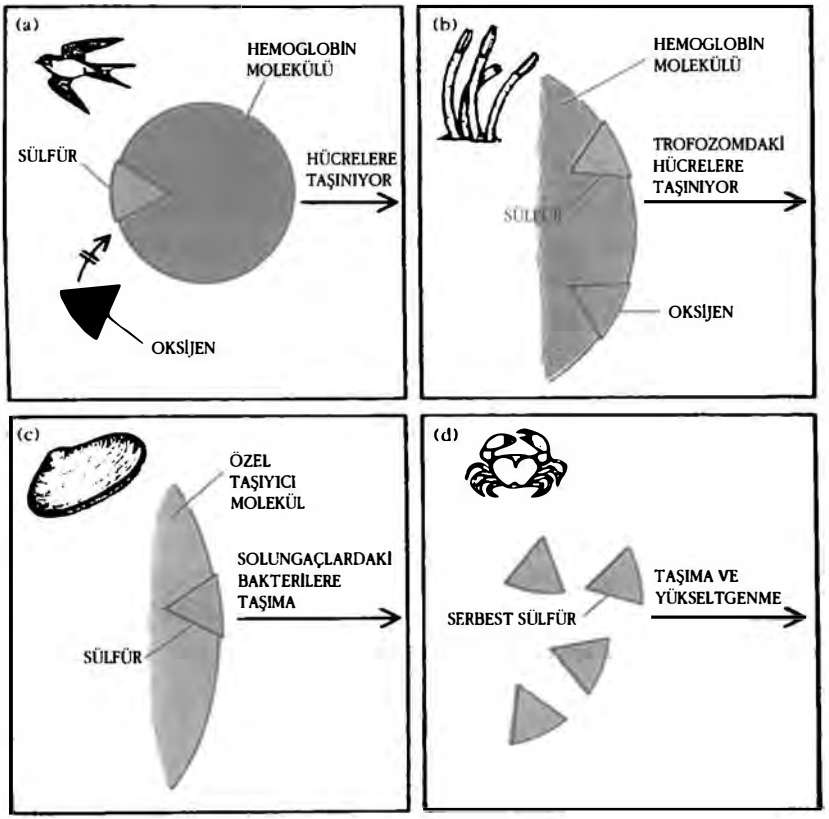
Sülfürün *Calyptogena*'nın kanında taşınması, *Riftia* için tanımlanandan çok farklı bir süreç. İstiridyenin hemoglobini (hayvanın kırmızı kan hücrelerinde bulunuyor) sülfür tarafından tersinmez bir biçimde zehirlenebiliyor; bu nedenle de sülfür taşıyıcı protein görevini yapamıyor. *Calypto-*

gena, özel bir sülfür taşıyıcı protein evrimleştirerek bu sorunun üstesinden gelmiş. Sülfür taşıyıcı protein büyük bir molekül ve kırmızı kan hücreleri yerine, serumda dolaşıyor. Bu proteinin de ikili bir işlevi var: Hayvanın hemoglobinini ve sitokrom c oksidazını sülfür zehirlenmesinden koruyor ve aynı zamanda, solungaçlara gitmekte olan sülfürün yükseltgenmesini önlüyor. Sülfür, taşıyıcı proteine tersinir olarak bağlanıyor; solungaçlardaki bakterilerde yük boşaltılıyor (henüz anlayamadığımız mekanizmalarla) ve burada da Kalvin döngüsü için gerekli enerjiyi sağlamak üzere yükseltgeniyor.

Bathymodiolus thermophilus'taki ortakyaşam hakkında ise çok az şey biliniyor. Tıpkı dev istiridye gibi, bu midyenin de solungaçlarında konuk bakteriler vardır, fakat sülfür taşıma yolları ve mekanizmaları henüz anlaşılamamıştır. Bununla birlikte, Scripps Okyanusbilim Enstitüsü'nden Kenneth L. Smith, Jr., bu derin deniz midyelerinin hidrotermal ağız sularına bağımlı olduğunu gösteren bir dizi ilginç deney yapmıştır. Smith, midyeleri hidrotermal ağzın yakınından alıp daha dış bir bölgeye taşıdığında açlıktan öldüklerini görmüştür. Bu durum, hidrotermal ağız bölgelerinde doğal olarak oluşabilen bir olay. Ağız bölgeleri en fazla yirmi otuz yıl etkinliklerini sürdürürler. Su akımının kesildiği ağız bölgelerinde çok sayıda ölü midye ve istiridye bulunmuştur. Anlaşılıyor ki, sülfürsüz ortamda bu hayvanların yaşamlarına devam edebilmeleri olanaksız.

Büyüme hızı, ortakyaşamın konakçı hayvanların besin gereksinimlerini karşılamada etkin olduğuna işaret eden bir başka göstergedir. Ağız bölgelerindeki hayatın hızlı akışı, bu hayvanlarda gözlenen hızlı büyüme ve üretkenlik yaşına çabucak erişme olgularında yansır. Rutgers Üniversitesi'nden Richard A. Lutz'un yaptığı çalışmalar ağız bölgelerindeki istiridye ve midyelerin sığ sularda bulunan çift kabuklular kadar hızlı büyüdüklerini gösteriyor.

Tüp solucanı, istiridye ve midye, yani volkanik ağızlardaki en büyük ve en yaygın türler olan bu hayvanlar, ekolojik başarılarını kükürt bakterileriyle kurdukları ortakyaşama borçlular. Daha küçük ve daha az karmaşık olan volkanik ağız hayvanlarının çoğunda konuk organizmalar yoktur; besinlerini sudan süzdükleri yiyecek parçalarından -örneğin, bakteriler- ya da konuk barındıran diğer hayvanları yiyerek elde ederler. Örneğin, volkanik ağız yengeçlerini *Riftia*'nın solunum sorguçlarını yerken gözlemledik.



Şekil 22. SÜLFÜRÜN ZEHİRLEYİCİLİĞİ. Çoğu hayvan için sülfür son derece zehirleyicidir (a); solunumu iki düzeyde zehirler: Kanda hemoglobine bağlanarak ve hücrelerde solunum enzimi sitokrom c oksidazı engelleyerek (şekilde gösterilmemiştir). Sülfürce zengin hidrotermal ağızlardaki hayvanlar sülfür zehirlenmesinden kaçınabilmek için farklı yollar evrimleştirmiştir. Tüp solucanı *Riftia pachyptila*'da (b) hemoglobin molekülünün sülfür için ayrı bir bağlanma bölgesi vardır ve bu yolla oksijenle sülfürü aynı anda kanında taşıyabilir. Hidrotermal ağız istiridyesi *Calyptogena magnifica*'da (c) ise sülfürü bakterilere taşıyacak özel bir protein vardır. Hidrotermal ağızlarda yaşayan *Bythograea thermydron*'da (d) iç ortakyaşam bakterileri yoktur; bu yengeç, karaciğere benzeyen hepatopankreasında sülfürü zehirleyici olmayan tiyosülfata yükseltgeyerek zehirleyici etkiyi yok eder.

Konuk barındırmayan hayvanların da incelenmeye değer olduklarını kabul etmek gerek. Sülfür, bir omurgasızın vücut yüzeyinden kolayca emildiği için, tıpkı konakçı hayvanlar gibi, konuk barındırmayan hayvanlar da sülfür zehirlenmesine karşı mekanizmalar evrimleştirmek zorunda kalmışlardır. Santa Barbara'dan Mark Wells ve Scripps'ten Russel Vetter'in yardımlarıyla, volkanik ağız yengeçlerindeki bu mekanizmaları inceledik.

Çevrelerindeki deniz suyunun sülfür derişimini normal düzeyin üzerine çıkardığımızda, yengecin kalp atışı ve solunum suyunun akışını sağlayan uzantıların hızı değişmedi ve hayvanın kanındaki sülfür düzeyi çok az arttı. Yengecin kanından, tüp solucanının hemoglobini ile kıyaslayabileceğimiz bir sülfür-bağlayıcı protein elde edemediğimiz için, bu türün sülfürün zehirleyiciliğine karşı farklı bir strateji evrimleştirdiğini varsaydık. Yaptığımız çalışmalar sonunda da, yengecin yüzey emilimi ile aldığı sülfürü daha az zehirleyici bir kükürt biçimi olan tiyosülfata yükseltgediğini bulduk. Bu işlem yengecin hepatopankreasında (işlevi omurgalı karaciğerine benzer bir doku) gerçekleşiyordu.

Merak ettiğimiz bir nokta vardı: Her konakçı yalnızca tek bir tür bakteri mi barındırıyor? İndiana Üniversitesi'nden Norman R. Pace'in yardımlarıyla, grubumuzun ve Daniel Distel'in bakteri ribozomlarının belirli bir ribonükleikasit dizisi (16S RNA) üzerinde yaptığı çalışmalar, kükürt bakterilerinin konakçılarıyla kurduğu ilişkinin türe özgü olduğunu, her konakçı türünün tek bir bakteri suşu barındırdığını gösterdi. Ortakyaşam ilişkisine giren birçok bakteri çeşidi olmasına karşın, birden fazla konakçı türe uyum sağlamış bir bakteri bulunmamıştır. Öyle görünüyor ki, kükürt bakterileriyle ortakyaşam, çeşitli hayvan gruplarında birbirinden bağım sız olarak tekrar tekrar meydana gelmiştir.

Derin denizlerdeki volkanik ağızlarda yaptığımız keşifler kükürtçe zengin birçok çevrede -mangrov bataklıklarında, petrol kaynaklarında, kanalizasyon atık bölgelerinde- araştırmalar başlattı. Bu araştırmalar, ilk kez derin denizlerde keşfedilen kükürte dayalı ortakyaşam ilişkilerinin yaygın olduğunu ve enerji açısından zengin başka inorganik moleküllerin de -metan gibi- diğer omurgasızlarla bakteriler arasında benzer ortakyaşam ilişkilerinde kullanılabileceğini gösterdi. Birbirinden tümüyle farklı hayvan gruplarında çeşitli ortakyaşam biçimleri tanımlandı. Bu hayvan grupları arasında *Riftia*'nın akrabası olan daha küçük tüp solucanları, farklı ailelerden istiridyeler, çeşitli midyeler ve birçok küçük deniz solucanı grubu var.

Çalışmalarımız ilerledikçe, hayvanların kimyasal kendibeslek konuklara bağımlı olduğu ve bu yolla bakteri ortakları olmadan yerleşemeyecekleri yaşamortamlarına uyum sağlayarak bu ortamları kullandıkları başka örnekler bulmayı umuyoruz.

Antarktik Balıkları



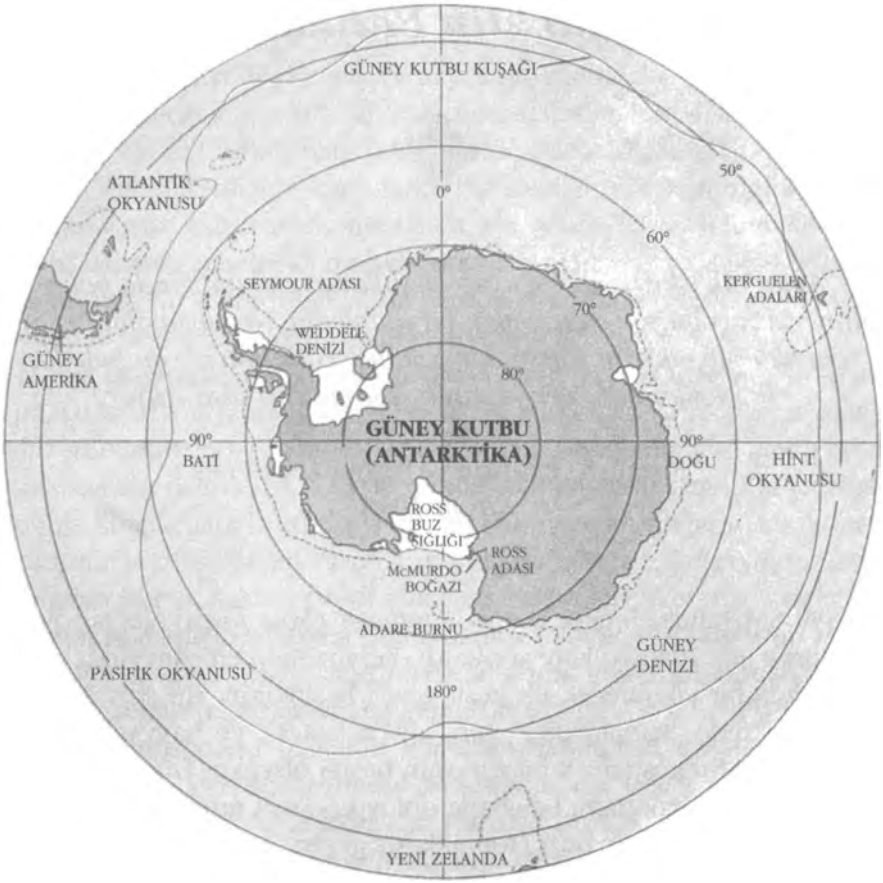
Antarktik Okyanusu soğuyup buzullarla kaplandığında balık türlerinin çoğu yok oldu. Fakat bir alttakıma, Notothenioidei'ye ait balıklar güçlüklerin üstesinden geldiler. Günümüzde bu balıklar biyolojik antifrizler yaparak yaşamlarını sürdürüyor.

• • •

Joseph T. Eastman ve Arthur L. DeVries
Kasım 1986

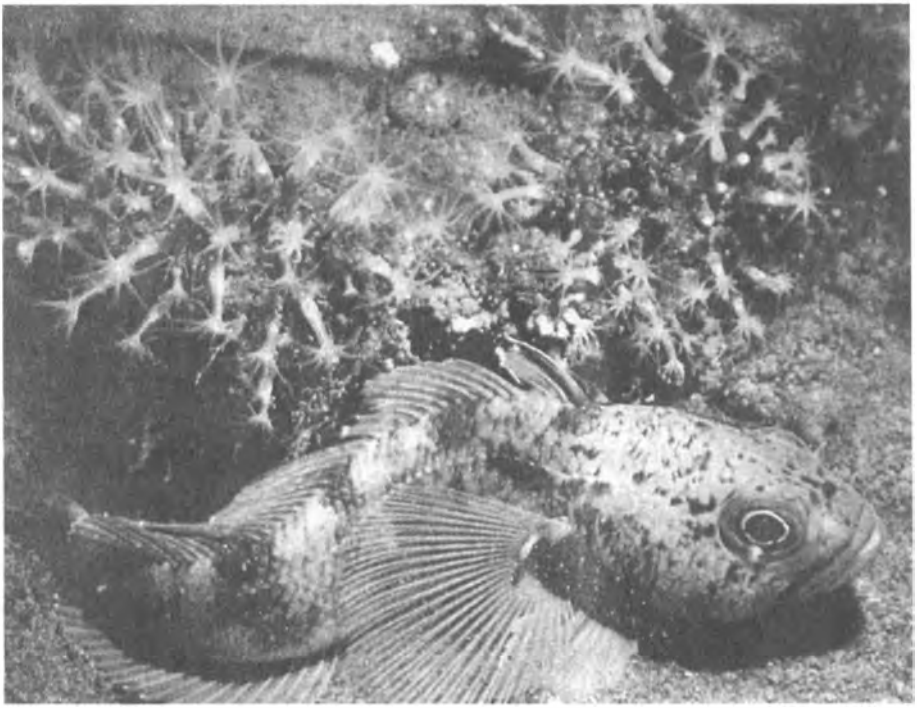
1899 Şubatında, İngiliz gemisi *Southern Cross* Antarktika'nın Adare Burnu'nda 10 kişiyi karaya çıkardı. Yeryüzünün en güneyindeki anakarada bir yıl sürecek ilk keşif gezisi başlıyordu. Bu gezi Antarktika'nın keşfinde "kahramanca" bir çağ başlatacak ve hayvanbilimcileri yüzyıl süreyle uğraştıracak bir buluşun beşiği olacaktı: Dünyanın bu en soğuk deniz yaşamortamı balıklarla doluydu. Keşif grubunun hayvanbilimcisi Nicholai Hanson buzlu topraklarda geçen bir yıla dayanamayacak, ancak ölmeden önce hiç bilinmeyen balık türlerinden örnekler toplamayı başaracaktı.

Geziden bu yana hemen hemen bir yüzyıl geçti; bir zamanlar, yaşam barındıramaz diye düşündüğümüz bu bölgede balıkların yaşamlarını sürdürebilmesini sağlayan uyum yollarını hâlâ anlamaya çalışıyoruz. Araştırmacıların özellikle dikkatini çeken bir nokta var: Tüm deniz ortamlarında sıkça görülen levrek benzeri balıklarla akraba bir grup gelişmiş kemikli balık (teleost) olan Nototheniodei alttakımında gözlenen evrimsel uyum biçimleri. 90-100 arasında türden oluşan bu alttakım yalnızca Güney Kutbu bölgesinde bulunur. Bu bölgedeki balık türlerinin üçte ikisi Notothenioid'dir; toplam balık sayısının % 90'ı ise Notothenioidlerden oluşur.



Şekil 23. OKYANUS ÖZELLİKLERİ. Notothenioid balıklarının evrimleşmesini etkilemiş olabilecek okyanus özellikleri arasında dar ve derin bir kıta sahanlığı ve sıcaklığın ansızın değiştiği bir kuşak vardır (*kırmızı çizgi*). Antarktika'nın sınırlarına yakın sular 1000 metrelik derinliklere erişir (*kesikli çizgi*) ve notothenioid balıklanyla rekabet edebilecek birçok sığ su balığı uygun bir ortam olmadığı için saf dışı kalmış olur. Atlantik, Pasifik ve Hint okyanuslannın karıştığı Güney Denizi'nin kuzey sınırını oluşturan bu kuşak, ılık yüzey sularının Antarktik bölgesine akmasını engeller. Bu kuşağın oluşumu Güney Denizi'nin soğumasına ve soğuğun etkisiyle de notothenioidlerin evrimleşmesine katkıda bulunmuş olabilir. Günümüzde Güney Denizi'nin sıcaklığı 2°C'nin üzerine nadiren çıkar.

Çalışmalarımızın çoğunu dikkat çekici iki uyum biçimi üzerinde yoğunlaştırdık. Birinci uyum soğuk suda yaşamda kalabilmek için çok önemli: Güçlü antifriz özellikleri olan bileşikler üretmek. Bu bileşikler vücut sıvılarının donma noktasını düşürüyor. İkincisi ise, belirli türlerde, su



Şekil 24. Tipik bir Notothenioid olan *Trematomus nicolai*, deniz tabanına yakın yerlerde yaşar, beslenir ve ürer. Kemikli, levrek benzeri bir balıklar grubu olan Notothenioidei alttakımı Antarktik'te yaygındır ve bölgedeki balık sayısının % 90 kadarını oluşturur.

içinde doğal buoyansi* özelliğinin geliştirilmesi. Bu özellik balıkların yüzerken çok değerli olan enerjilerini daha tutumlu kullanabilmelerine olanak sağlıyor. Su içinde ağırlıksız kalabilen en az iki Antarktik Notothenioid türünün deniz dibinden (bu balıkların çoğu dipte yaşıyor) uzaklaşarak az kullanılan orta katmana yerleşebildiğini görüyoruz.

Antarktik Notothenioidlerinin şaşırtıcı yaygınlığını açıklayacak birçok yerbilim ve okyanusbilim olayı var. Antarktika, geçmişinin büyük bölümünde diğer güney anakaralarına bağlıydı ve birlikte Gondwana olarak bilinen koca bir kütle oluşturuyorlardı. Bu yığın 80 milyon yıl kadar önce parçalanmaya başladı. Antarktika'yı çevreleyen sular ilk yıllarda, büyük olasılıkla, oldukça ılıktı -en azından bazı yerlerde. Seymour Adası'nda bulunan 38 milyon yaşındaki fosiller üzerine kısa bir süre önce ya-

* Buoyansi: Fazla enerji harcamadan su içerisinde belirli derinliklerde batmadan kalma. (ç.n.)

pılan bir araştırmada, Eastman (makalenin yazarlarından) ve Chicago Doğa Tarihi Müzesi'nden Lance Grande, kıyısularının bir zamanlar bugün Antarktika'da rastlanmayan ya da az bulunan köpekbalıklarını, testere balıklarını, yıldızlı vatozları, yayın balıklarını ve başka ılıman deniz balıklarını barındırdığını keşfettiler.

Seymour Adası'ndaki çökellerin oluşmasıyla aynı tarihlerde, Antarktika, Avustralya'dan ve Güney Amerika'nın ucundan tümüyle ayrılınca kıyıları koca, soğuk ve derin okyanusla çevrelendi. Karmaşık çevresel değişimler Güney Kutbu sularının soğumasına katkıda bulundu. Bu değişimlerden biri okyanusta oldu; 50 ile 60 derece güney enlemleri arasında oluşan okyanus akıntıları yeni anakarayı çepeçevre kuşatarak kuzeyden gelen ılık su akıntılarına ve balıklarına karşı sıkı bir engel oluşturdu.

Soğuk su, ılıman iklim balıklarının yok olmasına yol açtı, ancak notothenioidler yaşamaya devam ettiler. Soğuğun etkisiyle evrimleşmeye başladılar. Günümüzde, hem soğuk yüzünden hem de başka nedenlerle Antarktik Okyanusu'ndaki çeşitlilik Arktik Okyanusu'ndakinden bile daha azdır; Arktik Okyanusu 1,5 misli tür ve iki misli kadar da aile barındırır. Çeşitliliğin bu denli az olmasına yol açan diğer nedenler arasında ada gruplarının çok olmaması ve Antarktika sınırlarının derin bir kıta sahanlığı ile çevrili olması vardır; dünyanın başka bölgelerinde adaları ve kıyı sahillerini çevreleyen sığ sular birçok balık türü için birincil yaşamortamlarıdır.

Notothenioidlerin evrimleşmesine ve diğer balıkların başarısız olduğu bir yerde yaşamlarına devam edebilmelerine olanak sağlayan uyum biçimlerine ilişkin bir şeyler öğrenebilme amacıyla, çalışma arkadaşlarımızla birlikte Adare Burnu'nun 600 kilometre güneyindeki Ross Adası'na düzenli seyahatler yapıyoruz. Ulusal Bilim Vakfı, yaklaşık 30 yıldır, anakaradan 60 kilometre genişliğindeki McMurdo Boğazı ile ayrılmış bu küçük volkanik adada bir biyolojik araştırma istasyonu bulunduruyor.

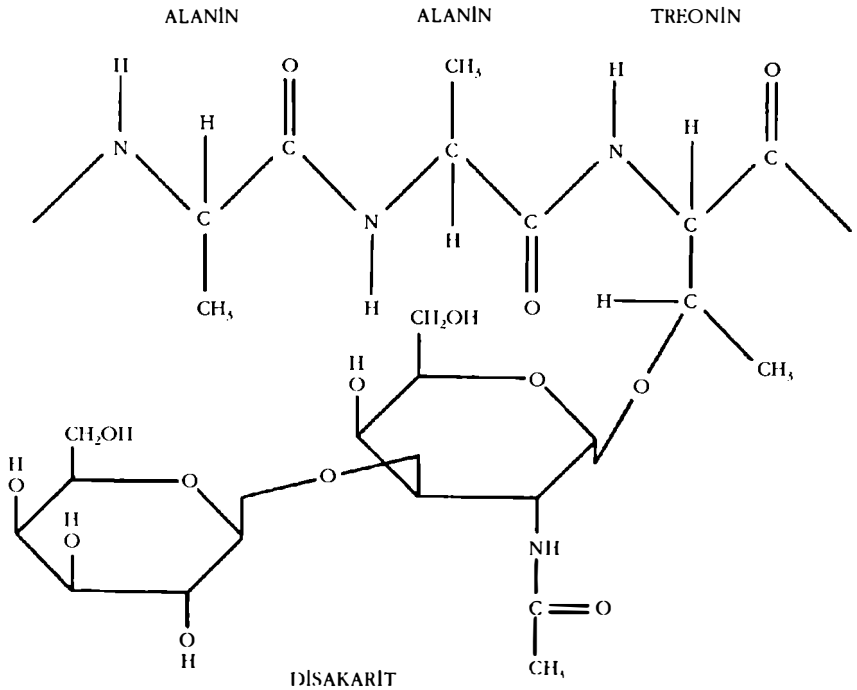
DeVries (makalenin yazarlarından), Antarktik balıklarının donmayı hangi mekanizmayla engelliklerini açığa çıkarmak için 20 yıl önce adaya gitmeye başladı. Daha o tarihte bile McMurdo Boğazı'ndaki koşullar konusunda birçok şey biliniyordu. Örneğin, 1961'de, o zamanlar Stanford Üniversitesi'nde çalışmakta olan Jack L. Littlepage, McMurdo Boğazı'nda-

ki yıllık ortalama sıcaklığı –1,87°C olarak saptamıştı; bu sıcaklık ancak –1,4°C ile –2,15°C arasında oynuyordu. Yaz aylarında, aralıktan şubata kadar, sıcaklık –1,9°C'den –1,8°C'ye yükseliyordu. Buzların altındaki su, bu aylarda bile yüzeye çarpan güneş ışığının % 1'inden daha azını alabiliyordu, ancak bu durum yılın dört ayı boyunca süren tam karanlıkla kıyaslandığında müthiş bir gelişme oluyordu.

Aslında Güney Kutbu balıklarını karanlık ve soğuktan daha korkunç bir tehlike bekliyor: Çok-katlı buz tabakaları. Yılın en azından 10 ayı boyunca iki ila üç metrelik, "yıllık" bir buz tabakası denizin üzerini yaza kadar kaplar. Yaz mevsimi geldiğinde fırtınalar bu tabakayı kırar ve açık denize sürükler. Yıllık buz tabakasının alt yüzeyinde ise büyük ve uzun kristal parçalarından meydana gelmiş, bir ya da iki metre kalınlığında gevşek bir yığın vardır; bu yığın aralık ortalarından başlayarak kaybolmaya yüz tutar. Yılın bir kısmında ise büyük kristallerden oluşan bir başka tabaka -çapa buzu- suların 30 metreden daha sığ olduğu yerlerde boğazın dibini kaplar.

Buz, balıklar için ciddi bir tehlikedir, çünkü 1950'lerde bir araştırmacının gösterdiği gibi, balığın solungaçlarından ve derisinden kolaylıkla sızar. Soğukkanlı hayvanlar olan ve temelde çevreleriyle aynı sıcaklığa sahip olan balıklar, kanları dengedeki donma noktasının 1°C altına kadar soğuduğunda bile yaşamlarını sürdürebilirler; bu sıcaklık buz kristallerinin oluştuğu sıcaklıktır. Ancak balıkların bu "aşırı soğumaya" dayanabilmeleri ve vücut sıvılarının akıcılığını korumaları yalnızca bedenlerine buz girmediği sürece mümkün olur. Sıcaklığı dengedeki donma noktasının 0,1°C altına düşmüş bir balığın çevresindeki buz, balığın derisinden içeri hızla sızarak vücut sıvılarını dondurur. Çoğu tropik ve ılıman iklim balıkları, çevrelerindeki suda buz olduğu takdirde vücut sıcaklıkları –0,8°C dolaylarına düştüğünde donar. Öte yandan, McMurdo Boğazı Notothenioidlerinin donması için sıcaklıklarının –2,2°C'ye düşmesi gerekir.

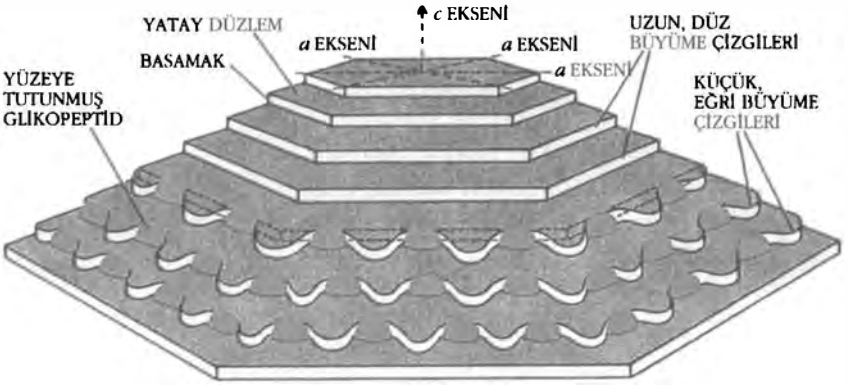
Ellerindeki bu verilerle, DeVries ve öğrencileri McMurdo Boğazı balıklarında donma noktasının düşmesine katkıda bulunan çeşitli maddelerin bu olaydaki payını saptamak üzere yola koyuldular. Birçok deniz balığında, donma noktasını sıfırın altına çeken -ki bu saf suyun standart donma noktasıdır- asıl maddeler vücut sıvılarındaki tuzlar, özellikle de sodyum



Şekil 25. TEMEL YAPI EVRİMİ. Notothenioid antifriz bileşiklerinin temel yapı birimi bir tripeptid (üç aminoasit) zincirinin üçüncü aminoasidine bağlı bir disakarit molekülünden oluşur. Glikopeptidler olarak bilinen bu antifriz molekülleri kendini tekrarlayan altbirimlerden yapılmıştır ve molekül ağırlıklarına göre numaralandırılmışlardır: En ağırı 33.700 daltonluk molekül olup No. 1 olarak adlandırılır; en hafifi ise 2600 daltonluk 8 No.lu moleküldür. 1 ila 5 No.lu glikopeptidlerde altbirimin peptid zinciri, gösterildiği gibi, alanin-alanin-treonin'den oluşmuştur. 6 ila 8 No.lu glikopeptidlerde ise, prolin, alaninlerden bazılarının yerini almıştır (şekilde gösterilmemiştir).

klorürdür. Bu tuzlar, donma noktasındaki düşüş miktarının % 85'inden sorumludur. Düşüşün geri kalan % 15'inin nedeni ise az miktarlardaki potasyum, kalsiyum, üre, glukoz ve aminoasitlerdir (bu maddelerin hepsi kanın ve doku sıvılarının doğal bileşenleridir).

Öte yandan, McMurdo Boğazı balıklarındaki sodyum klorür, diğer iyon ve küçük molekül derişimleri ılıman iklimlerdeki balık türlerinde gözlenenlerden bir parça daha yüksekti. Buna karşın, araştırmacıların bulguları bu maddelerin donma noktası düşüşünün yalnızca % 40 ila 50'sinden sorumlu olduğuna işaret ediyordu. Antarktik balıklarının donma noktası düşüşünü dengelemeleri ve sonuç olarak yaşamlarını sürdürebilmeleri,



Şekil 26. Buzun yüzeyine tutunmuş glikopeptidler -büyük olasılıkla- kristal büyümesini engellerler. Bir buz kristali, çevresindeki sıvının içindeki su moleküllerinin kristalin yatay düzlemine basamaklar halinde eklenmesiyle büyür. Halbuki, glikopeptid antifrizleriyle karşılaşan basamaklar eğrilir. Bu durum, çevredeki sıvının sıcaklığı düşmediği sürece kristallerin büyümesini durdurur.

vücut sıvılarında bulunan sekiz antifriz molekülüne bağlıdır. Bugüne değin incelenen notothenioid türlerinin çoğunun antifriz moleküllerini yaptığı görülmüştür. Bu moleküller takımı, idrar ve göz sıvıları dışındaki vücut sıvılarında ve hücre sitoplazmasında bulunur ve bu sıvıların ağırlığının % 3,5'ine karşılık gelir.

Bu antifriz molekülleri glikopeptid yapısındadır. Her biri üç aminoasitlik bir peptid zincirinin üçüncü aminoasidine kovalent bağlarla bağlanmış bir disakarit (ikili şeker) molekülünden oluşan birimlerin tekrarlanmasıyla meydana gelmiştir. Bu glikopeptid molekülleri değişik büyüklüklerde olabilir -molekül ağırlıkları 33.700 daltonla 2600 dalton arasında değişir. Karışıklığa meydan vermemek için her glikopeptid molekülüne molekül ağırlığına göre bir numara verilmiştir: En büyük moleküle No. 1, en küçük moleküle No. 8. 1'den 5'e kadar olan glikopeptidlerde aminoasit dizisi alanin-alanin-treonin'dir; diğer glikopeptidlerde ise alaninlerin bazıları prolinle yer değiştirmiştir. Bileşiklerin molekül ağırlıkları arttıkça, antifriz etkinlikleri de artar ve görünürde sekiz molekül de işlevlerini benzer biçimde yürütür.

Notothenioid antifrizlerinin sıvıların donma noktasını nasıl düşürdüğünü anlayabilmek için, bunların etkinlik biçimlerini vücut sıvılarında çözünmüş glukoz ve sodyum klorür gibi daha tipik maddelerin etkinlikleriyle karşılaştırmak gerekir. Çoğu çözeltinin donma noktası, bu çözel-

tilerin "bağlaşık" özelliklerine, yani içindeki çözünmüş parçacıkların -yapısı yerine- sayısına bağlıdır. Ne kadar çok parçacık varsa, su moleküllerinin kümeleşerek bir "cenin" buz kristali oluşturma olasılığı o denli azdır. Sodyum klorür, su içerisinde sodyum ve klorür iyonlarına ayrıştığı için, sodyum klorürün suyun donma noktasını düşürücü etkisi, yalnızca parçacık etkisinin yaratabileceğinden 200-300 kat fazladır. (Bu arada suyun erime noktası da azalır, ancak çok az ve bağlaşık bir biçimde etkilenir.)

Bu bağlaşık olmayan antifrizler, McMurdo Boğazı balıklarını buz dolu sularda donmaktan hangi mekanizmayla kurtarıyor? Kimyacılar, yüzeye tutunmuş safsızlıkların küçük kristallerin büyümesini engellediğini ve kendini çok kereler tekrarlayan altbirim moleküllerinden oluşmuş safsızlıkların bu açıdan daha da etkin olduğunu biliyorlar. Bu yüzden DeVries glikopeptid antifrizlerinin ufacık buz kristallerine tutunup, büyümelerini engelleyerek Antarktik notothenioidlerini koruduğunu düşündü. DeVries ve öğrencileri John G. Duman ve James A. Raymond'un (o tarihte Scripps Okyanusbilim Enstitüsü'nde çalışıyorlardı) araştırmaları bu düşünceyi doğruladı; glikopeptidler gerçekten de şekillenmekte olan buz kristallerinin yüzeyine tutunuyordu.

Molekül düzeyindeki olayların göz önünde canlandırılabilmesi zor da olsa, grubumuz olası bir açıklama önermiştir. Buzun yüzeye tutunmuş glikopeptid molekülleriyle ilerleyemeyeceğine ve yalnızca bu moleküller arasındaki küçük boşluklarda büyüyebileceğine inanıyoruz. Bunun da ötesinde, büyüyen yüzeyler eğridir ve bu nedenle de hacimleriyle oranlandığında yüzey alanları fazladır. Böylesi buz parçacıkları kendilerini çevreleyen sıvıya su molekülleri verirler ve bu büyümelerini durdurur. Buz kristallerine su molekülleri eklenebilmesi için çevrelerindeki sıvının sıcaklığının azalması gerekir. Diğer bir deyişle, çok eğimli yüzeylerin gelişmesi sıvının donma noktasını düşürür.

Bu hipotez, vücut sıvılarında buz kristallerinin oluştuğu ve bundan sonra da antifriz moleküllerinden meydana gelen bir engel tarafından durdurulduğu biçiminde yorumlanabilir, ancak yapılan son deneyler bunu doğrulamıyor. Notothenioidler buz içermeyen su içine konuldukların-da, sıcaklıkları –6°C'ye düşene dek donmuyorlar. Vücut içine dışarıdan buz sızmadığı sürece içeride buz kristallerinin oluşmadığı çok açık. Bu

yüzden de, notothenioidlerin soğuğa dayanabilme yeteneklerine yönelik asıl tehlike dışarıdaki buzdur. Glikopeptidlerin asıl rolü de, büyük olasılıkla, buzun deriden içeri sızmasını önlemektir. Elimizde bu savı destekleyen bazı kanıtlar var. Pulları alınmış derinin iç yüzeyi antifriz molekülleri içeren tuz çözeltisine batırıldığında, deri dışarıdan buz girmesini önleyen bir engel olarak işlev görür; suya antifriz molekülleri eklenmemişse buz kristalleri deriden kolayca sızar.

Antifriz moleküllerinin buza nasıl bağlandığını bilemiyoruz, çünkü çözelti içindeki üçboyutlu yapılarını anlayabilmiş değiliz. Antifrizlerin hidroksil gruplarının (–OH) ve diğer polar grupların bağlantı bölgeleri olduklarını düşünüyoruz. Gerçekten de, glikopeptidlerin şeker kısmındaki hidroksil gruplarının, moleküllerin antifriz işlevi için son derece önemli olduğunu gösterdik. Bu hidroksillerin etkinlikleri deneysel olarak giderildiğinde (bu işlem için asetil grubu, CH_3CO– ekleniyor), glikopeptid molekülleri antifriz işlevlerini kaybediyorlar.

Buz örgüsündeki su molekülleri "köşelerinde" oksijen atomları olan altıgen dizileri halinde düzenlenmiştir. İşte polar gruplar bu su molekülleri ile hidrojen bağları kurma potansiyeline sahiptir. Buz örgüsü ile glikopeptidin polar grupları arasında kurulacak hidrojen bağlarının en yüksek sayıda olabilmesi için, bu örgü eşlemesinin mümkün olması gerekir; yani grupların arasındaki uzaklık buz örgüsünün büyüyen yanındaki oksijen atomlarını ayıran uzaklığa denk olmalıdır.

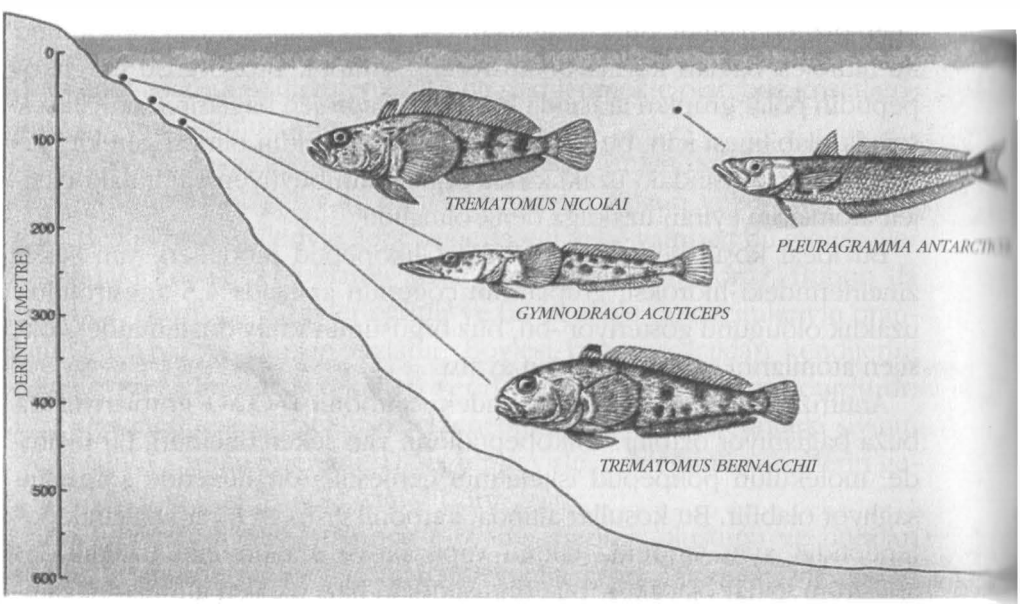
Bu ideal koşul gerçekleştirilebilir. Glikopeptid modelleri, yan şeker zincirlerindeki hidroksil gruplarının çoğunun arasında 4,5 angstromluk uzaklık olduğunu gösteriyor -bu, buz örgüsünün yatay düzlemindeki oksijen atomlarını ayıran uzaklığın aynısı.

Antifrizler, aminoasit zincirlerindeki karbonil (–CO–) gruplarıyla da buza bağlanıyor olabilir. Glikopeptidlerin yan şeker zincirleri, bir biçimde, molekülün polipeptid iskeletinin genleşmiş bir düzende kalmasını sağlıyor olabilir. Bu koşullar altında, karbonil grupları birer atlayarak polepeptidin aynı tarafında çıkıntı yapacak ve aralarındaki uzaklık 7,3 angstrom kadar olacaktır. Buz örgüsündeki bazı oksijen atomları arasında da aynı mesafe vardır.

Etkinlik mekanizmaları ne olursa olsun, McMurdo Boğazı notothenioidleri antifrizlerine tüm yıl boyunca gerek duyarlar. Bu ilginç bir soru ak-

la getiriyor. Antarktik balıklarının enerji stokları sınırlıdır ve enerjilerini sakınmalıdırlar; özellikle de ekosistemin üretkenliğinin düşük olduğu kış aylarında... Öyleyse sentezleyebilmek için büyük enerjiler harcamaksızın yeterli antifriz miktarını nasıl hazır tutabiliyorlar?

Notothenioidlerin idrarında antifriz molekülleri olmaması, antifrizlerin dikkatli kullanımında böbreklerle ilgili bir mekanizmanın rol oynadığını düşündürüyor. Omurgalıların çoğunda, böbrek yumakçıkları (*glomerilus*) kan süzgeçleri olarak işlev görür. Görece küçük moleküller olan glikopeptid moleküllerinin de yumakçıklardan idrara geçmesi beklenirdi. Genelde, yumakçıkların içindeki basınç 40.000 daltondan küçük molekülleri kandan çıkarak idrarı toplayan borucuklar sistemine geçmeye zorlar. Böbrek yumakçıkları olan bir balık, kuramsal olarak, antifrizleri geri kazanabilir: Bu bileşikleri tüpçükleri terk etmezden önce en küçük bileşenlerine (aminoasitler ve şekerler) parçalar; bu bileşenleri kana geri verir; bundan sonra da glikopeptidleri yeniden sentezler. Ancak bu sürecin

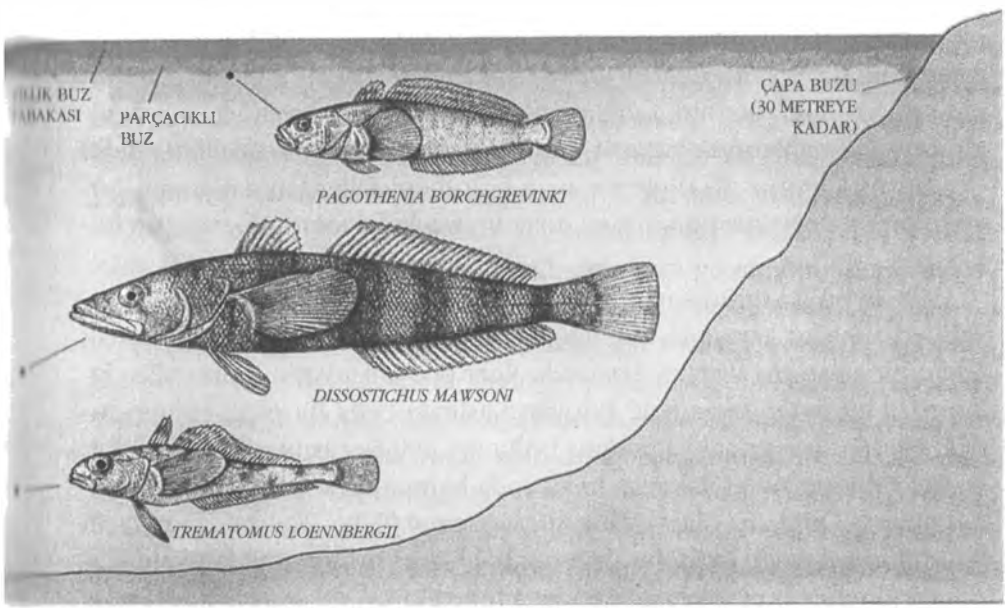


Şekil 27. YEDİ NOTOTHENİOİD TÜRÜ. Güney Denizi'ndeki 90 ve McMurdo Boğazı'ndaki 14 kadar balık türü içinden yedi notothenioid türü. *Trematomus nicolai*, *T. bernacchii*, *T. Loennbergii* ve *Gymnodraco acuticeps* gibi birçok notothenioid, deniz tabanında farklı derinliklerde yaşarlar. (Noktalar balıkların bulundukları tipik seviyeleri gösteriyor; bazı balıklar ise gösterilenden daha geniş bir derinlik kuşağında yaşarlar.) Gös-

bedeli oldukça yüksek olacaktır; iki aminoasit arasında kurulacak her bağ için iki enerji birimi harcanması gerekir.

1972'de DeVries ve öğrencisi Gary H. Dobbs III (o tarihte Scripps Enstitüsü'nde çalışmaktaydı), notothenioidlerin böbrek dokularını mikroskop altında incelediler. 12 türün 12'sinde de böbrek yumakçıkları olmadığını buldular. Bunun da ötesinde, radyoaktif izotoplarla işaretlenmiş antifriz molekülleriyle yapılan çalışmalar, böbreklerde glikopeptidlerin idrara geçmesinin tümüyle engellendiğini ortaya koydu. Yumakçıkları olmayan bu türler idrarı bir salgılama işlemiyle üretiyorlardı. Tüpçüklerin cidarını kaplayan hücreler kandan yalnızca belirli atıkları alıyor ve antifrizleri dolaşımda bırakıyordu. Bu yolla yeniden sentezlenme işlemine gerek kalmıyor ve enerji korunmuş oluyordu.

McMurdo Boğazı notothenioidlerinde böbrek yumakçıklarının olmayışının, antifriz ve enerji sakınımı amacıyla evrimleşmiş olup olmadığından emin değiliz, ancak böbreğin sakınım konusundaki önemi böylesi bir hi-



terilen derinlikle 500 m arasında yaşayan orta tabaka balıkları olan *Dissostichus mawsoni* ve *Pleuragramma antarcticum* ile parçalı buz tabakası altında yaşamaya uyarlanmış *Pagothenia borchgrevinki* gibi birkaç balık türü deniz dibinde yaşamayı bırakmış ve yukarılara yerleşmişlerdir. Diğer balıklardan daha büyük olarak gösterilmiş olan *Dissostichus*, çoğu notothenioide kıyasla altı kez daha uzun ve 250 kez daha ağırdır.

poteze uygun düşüyor. Bunun da ötesinde, kısa bir süre önce, ılıman sularda yaşayan birkaç notothenioid türünden biri olan Yeni Zelanda dikenli balığında (*Bovichthys variegatus*) çok sayıda yumakçık olduğunu keşfettik. Bu dikenli balık en az özelleşmiş notothenioid olduğu için, diğer notothenioidlerdeki yumakçıksız böbreklerin özel bir uyum olduğunu ve soğuk suda yaşamda kalabilmeye yardımcı olması için evrimleşmiş olabileceğini akla getiriyor.

İncelediğimiz notothenioid türlerinin ikisinde buoyansi yeteneğinin olması, bu notothenioidlerin enerji sakınabilmesini mümkün kılmış bir başka evrimsel uyum örneğidir. Bu özelliği on yıl önce, bilinen en büyük notothenioidlerden çok sayıda yakaladığımızda keşfettik: Antarktik dişbalıkları (*Dissostichus mawsoni*). (Notothenioidlerin uzunluğu 15 ile 30 santimetre arasında değişirken, tipik bir dişbalığı 127 santimetre uzunluğunda ve 28 kilogram ağırlığındadır.) Oltamızı 300 ile 500 metre arasında salmış ve -ilk başta- balıkların deniz tabanındaki yaşamortamlarından yukarı çıkıp oltanın çengeline geldiğini varsaymıştık. Fakat *Dissostichus*'un ve midesindekilerin % 70'ini oluşturan daha küçük bir notothenioid türü olan *Pleuragramma antarcticum*'un akış çizgili görünüme sahip olduklarını fark ettiğimizde kuşkulanmaya başladık; bu, denizin orta katmanlarında yaşayan balıklarda gözlenen bir özellikti. Belki de, *Dissostichus* ve avı dipte yaşayan notothenioidlerden dallanmış, büyük oranda değişime uğramış ve denizin orta katmanlarında yaşayan balıklardı...

1978'de bu iki türün suyun orta katmanlarında etkin bir biçimde yaşayabilecek kadar buoyansi özelliğine sahip olup olmadıklarını saptamak üzere bir araştırma dizisine başladık. Eğer buoyansi varsa, bunu olası kılan nasıl bir uyum biçimiydi? Buoyansi aslında bağıl bir ölçü; balığın sudaki ağırlığı su dışındaki ağırlığına bölünüp, 100 ile çarpılarak bulunuyor. Sonuç sıfıra ne kadar yakınsa, balık suda batmadan kalmaya o kadar yakın oluyor. Ortalama olarak *Dissostichus* için 0,01 ve *Pleuragramma* için 0,6 sonuçlarını elde ettik -bu değerler balıkların suda batmadan kaldıklarını düşünebilmemize yetecek kadar sıfıra yakın.

Basit kesit alma deneyleri, tıpkı dipte yaşayan akrabaları gibi bu balıklarda da yüzme kesesi -balıklara buoyansi yapabilme özelliğini veren, gaz dolu kese- olmadığı inancımızı doğruladı. Bulgularımızı destekleyecek

başka bir şeyler olmalıydı. Bir başka olasılık daha vardı: Vücudun en yoğun bileşeni olan iskeletin yapılmış olduğu kemiksi malzemenin ağırlığı azalmış olabilirdi. Mutfaktan aldığımız sıradan bir bıçağı kullanarak bir deneme yaptık. *Dissostichus*'un kafatası kolaylıkla kesilebiliyordu; büyük oranda kıkırdaktan yapılmıştı. Kuyruk iskeleti ve diğer ana iskelet parçası olan göğüs kemiği de öyleydi. Kıkırdak, kemikten çok daha az yoğundu ve ağırlığın düşük olmasını sağlıyordu.

Bundan sonra, iskeletin mineralleşme derecesini ölçmek için *Dissostichus*, *Pleuragramma* ve *Bovichthys*'in (bir dip balığı) iskeletlerini "külleştirecek" bir fırın kullandık. Bu işlem organik maddeleri buharlaştırır ve geriye yalnızca iskelet yapısındaki mineraller kalır. Külleşmiş iskelet, *Dissostichus*'un vücut ağırlığının % 0,6'sını ve *Pleuragramma*'nın vücut ağırlığının sadece % 0,3'ünü oluşturuyordu; *Bovichthys*'inse % 3,8'ini. Dip balığından elde ettiğimiz sonuçlar çok farklıydı.

Bu sonuçlara şaşırmamıştık; fakat bir sonraki buluşumuz bizi tam anlamıyla afallattı. Bir *Pleuragramma* örneğinin omurgasına bir biçimde yerleştirdiğimiz hava kabarcığı, balığı bir tahterevalli gibi oynattığımızda omurganın içerisinde aşağı yukarı hareket ediyordu. Balıkların çoğunda böyle bir devinim olanaksızdır; belkemiği som kemikten yapılmıştır ve iskeletin ağırlıkça en büyük kısmını teşkil eder. *Pleuragramma* üzerinde yaptığımız daha ayrıntılı incelemeler, bu balığın omurlarının içinin boş olduğunu gösterdi. *Pleuragramma*'da jelatinli, embriyonik bir yapı olan sırt ipliği (*notokord*) yetişkin balıkta kaybolmamıştı ve etrafını kemikten yapılmış ince bir kuşak çevrelemekteydi.

Kemik ağırlığının azalmasına ek olarak, vücutta trigliseridlerin (yoğunluğu McMurdo Boğazı'ndaki deniz suyunun yoğunluğundan daha az olan bir lipid, ya da yağ türü) bol olması da suda buoyansiye katkıda bulunuyordu. Hem *Dissostichus*'ta hem de *Pleuragramma*'da, farklı biçimde de olsalar trigliserit birikimleri vardı.

Dissostichus'tan alınan bir kesitte, yağ hücrelerini dolduran lipidlerin parıldadığını görebilirsiniz. Bu lipidler iki ana birikim halindedir: Deri altında iki ila sekiz milimetre kalınlığında, balina yağına benzer bir tabaka (vücut ağırlığının % 4,7'sine karşılık gelir) ve gövdenin kas lifleri arasına dağılmış ikinci bir depo (vücut ağırlığının % 4,8'ine karşılık gelir). *Pleuragramma*'da ise, omurgalılarda eşine rastlanmayan bir lipid saklama

yöntemi vardır: Bu balık lipidlerini hücreler yerine keseciklerde depolar. Bu keseciklerin çapı 0,2 ile 3 milimetre arasında değişir ve en bol bulundukları yer göğüs bölgesindeki ağırlık merkezinin yakınlarıdır. Ancak en büyük keseciklere vücudun daha derinlerinde, kasların arasında rastlanır.

Lipidlerin yağ hücreleri yerine keseciklerde depolanmasının ne gibi yararlar sağlayacağını henüz saptayamadık. Başlangıçta, lipid keseciklerinin yalnızca ağırlıksız kalabilmek için tasarlanmış olduğunu ve lipid birikimlerinin enerji deposu olarak kullanılmadığını düşündük: *Pleuragramma*'da birkaç yağ hücresi de vardı ve bu hücreler lipid hareketinin düzenlenmesinde daha önemli olabilirdi. Ancak, yenilerde, keseciklere bitişik kas hücrelerinde büyük kofullar, yani zarla çevrili boşluklar olduğunu bulduk. Bu kofullar trigliserid içeriyor olabilirdi. Belki de kaslar keseciklere ağırlığı azaltmak üzere lipid ekliyor, enerji gerektiğinde de geri alıyorlardı. Bu hipotezi McMurdo Boğazı araştırma istasyonuna yapacağımız bir sonraki gezide sınamayı planlıyoruz.

İskelet ağırlığının azalmış olması ve lipid depolanması birlikte düşünüldüklerinde, hem *Dissostichus*'ta hem de *Pleuragramma*'da gözlenen yoğunluk azalmasının ve buoyansinin nedenini açıklayabilir. Kuşkusuz, suda ağırlıksız olmak da Antarktik'in az kullanılan orta-katman sularındaki yaşamı kolaylaştırmaktadır. Bu sularda her iki tür de bol bulunur ve yaygındır. Örneğin, *Pleuragramma*'nın McMurdo Boğazı sularının yanı sıra Ross ve Weddell denizlerinde de baskın bir tür olduğu bilinmektedir.

Notothenioid balıklarının denizlerin orta-katmanlarında yayılabilmelerini mümkün kılan uyum yolları, anatomik açıdan bakıldığında bizi büyülüyor; bu balıkların ekolojik anlamları da aynı şekilde büyüleyici. Orta-katman sularındaki besin ağına ilişkin standart açıklamaları gözden geçirmenin zamanı geldi. Şimdiye dek, bu ağın kısa olduğu ve yalnızca planktonik bitkileri, krilleri (çalı karidesine benzer bir kabuklu), fokgilleri ve balinaları içerdiği düşünüldü. Ancak, bizimle birlikte başka araştırmacılar da bu ağın bileşimine ve karmaşıklığına ilişkin şu andaki görüşlerin buoyansi özelliğine sahip notothenioidleri ve -belki de- başka organizmaları içerecek biçimde genişletilmesi gerektiğini göstermişlerdir. Gerçekten de, Antarktik Okyanusu'nun az sayıda kril içeren bölgelerinde bu kabuklunun besin ağındaki yerini *Pleuragramma* alabilir. Son olarak, başka bir

açıdan bakarsak, suda buoyansi özellik gösterme ve antifrizler üzerine yaptığımız çalışmaların, bir zamanlar önemli bir deniz yaşamı barındıramayacağını düşündüğümüz, yeryüzünün bu en soğuk çevresinde gerçekleşmiş uyum yollarını ve evrim sürecinin olağanüstü geniş kapsamının anlaşılabilmesine yardımcı olacağını umuyoruz.

Medcezir Balıkları



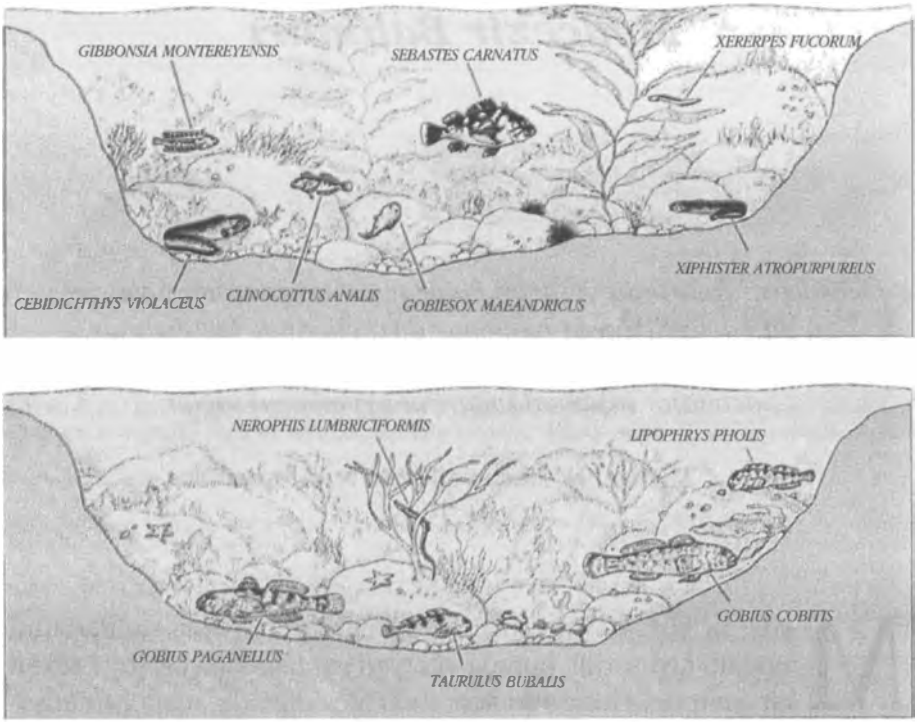
Medcezir sularında yaşayan balıklar ya dalgalardan tokat yer ya da havuzcuklarda ve çamur düzlüklerinde kalakalırlar. Anatomileri, fizyolojileri ve davranışları bu balıkların acımasız yaşamortamlarına uymalarını sağlar.

• • •

Michael H. Horn ve Robin N. Gibson
Ocak 1988

Medcezir kuşağı, yani suların yükselme ve alçalma sınırları arasındaki kıyı şeridi, burada yaşayan canlılardan çok şey isteyen bir çevredir. Günde iki kez, sular alçaldığında, medcezir kuşağının okyanusla ilişkisi kesilir. Geride kalan su medcezir havuzcukları veya çamur düzlükleri oluşturur ya da kayaların altında kalır. Sular geri geldiğinde, medcezir kuşağı su altında kalarak okyanusun geniş ekosistemiyle tekrar birleşir. Medcezir kuşağında yaşayan hayvanlar zamanlarının çoğunu su dışında ya da en azından kısmen açık havada geçirebilmelidir. Hayvanın besinini alabileceği süreler medcezir döngüsü ile belirlenir. Bu canlılar, suyun kimyasındaki büyük değişimlere, kuşağın tipik özelliği olan girdaplanmalara ve dalga hareketlerine ayak uydurabilmelidir.

Medcezir kuşağında yaşayan yavaş devinen veya sabit hayvanlar (kayalara yapışan deniz midyeleri ve karındanayaklılar, deniz salyangozları gibi) ayrıntılı araştırmalara konu olmuşlardır, çünkü bolca bulunurlar ve kolaylıkla erişilebilirler. Ancak hareketli oldukları ve çok iyi gizlenebildikleri için medcezir balıklarını incelemek zordur; çoğunda koruyucu renklenebilme özelliği vardır ve sular çekildiğinde birçok balık türü kayaların altına ya da bitki kümelerinin arasına saklanır (ancak tropik



Şekil 28. MEDCEZİR BALIKLARI. Bu şekilde, Kaliforniya kıyısında (*üstte*) ve Fransa'nın Atlantik kıyısında (*altta*) sık bulunan medcezir balıkları, etkin oldukları med zamanı ideal medcezir havuzcuklarında gösteriliyor. Cezir zamanı, havuzcuklardaki su azaldığında veya havuz tümüyle kuruduğunda, balıklar genellikle denizotlarının içinde ya da kayaların altında saklanırlar. Her yerleşim alanının belirli türleri barındırmasına karşın, balıklar sınırlı boşluklarda saklanmak ve dalga devinimlerine dayanabilmek üzere ortak anatomik özellikler geliştirmişlerdir. Bu özellikler arasında küçük boyutlar, ince vücutlar, yassılaşmış profiller ve dibe tutunmak için değişikliğe uğramış ya da küçülmüş altkarın yüzgeçleri (balıkların alt taraflarındaki çift yüzgeçler) sayılabilir.

çamurdazıplayanlar gibi bazı türler çamur düzlüklerinde açıkta yaşayabilirler).

Yine de, son 15-20 yıl içerisinde medcezir balıkları hakkında öğrendiklerimiz bu hayvanların böylesine olağandışı bir yaşamortamında nasıl yaşayabildikleri sorusuna oldukça tutarlı bir yanıt verebilecek noktaya gelmiştir. Bizim çalışmalarımız ve başka bilim adamlarının yaptıkları araştırmalar, medcezir balıklarının yaşadıkları çevreye çok iyi uyum sağlayabildiklerini ortaya çıkarmıştır. Bu balıklar yalnızca sular çekildiğinde karaya oturan okyanus hayvanları değildir. Medcezir ekosisteminin ayrılmaz bi-



Şekil 29. GİZLEYİCİ RENKLENME. Üstte, bir iskorpit -bir *Clinocottus* türü- bir sünger üzerinde gizleniyor. Altta, bir tereyağbalığı -*Xererpes fucorum*- bir deniz yosunu kümesi içerisinde saklanıyor. Büyük olasılıkla avcılara karşı koruma sağlayan bu tür kamuflaj medcezir türleri arasında yaygındır. İskorpit özelleşmiş pigment hücreleri kullanarak çevresine uyum sağlamak üzere renk değiştirebilir; tereyağbalığı, yeşil rengini avladığı omurgasızlardan alır. İskorpitin fotoğrafı doğal yaşamortamında Anne Wertheim tarafından, tereyağbalığınınki ise -yakalanmış bir örnektir- M. H. Horn tarafından çekilmiştir.

leşenleri olacak biçimde evrilmişlerdir ve her balık türü kumsalda kendine özgü bir dikey dağılım ve yaşamortamı işgal eder.

Birçok medcezir balığı sığ, girdaplı su diplerinde yaşayan balıklara özgü anatomik özellikler sergiler. Bu özelliklerin en belirgini boyutların küçük olmasıdır. Medcezir balıklarının 30 santimetreden uzun olduğu çok enderdir ve çoğu da 20 santimetreden kısadır. Bu balıkların küçük olması kayaların altındaki deliklere, oyuklara ve yarıklara yerleşebilmelerini sağlar ve dalgalarla sürüklenme tehlikesini azaltır. Çoğu medcezir balığında görülen çok ince gövde (tereyağbalıkları ve sırtıdikenliler) ya da yassı, yatay profil (bazı iskorpitler ve yapışkanbalıklar) gibi özellikler de kısıtlı alanlarda yaşayabilme özelliklerine katkıda bulunur.

Özelleşmiş vücut biçimlerine ve boyutlarına ek olarak, birçok medcezir balığında ayırt edici yüzgeç yapıları görülür. Örneğin, çoğu zaman karada yaşayan çamurdazıplayanlar, karada hareket ederken ikili göğüs yüzgeçleri üzerinde kendilerini kaldırabilirler. Yapışkanbalıklar, kayabalıkları ve salyangozbalıkları gibi bazı medcezir balıklarında altkarın yüzgeçleri balıkların zemine sıkıca tutunabilmelerini sağlayacak emici vantuzlar halini almıştır. Öte yandan, deliklerde ve yarıklarda yaşayabilmek üzere yüksek oranda değişmiş balıklarda (bazı tereyağbalıklarında ve sırtı dikenlilerde olduğu gibi) göğüs ve altkarın yüzgeçleri çok küçülmüş; sırt ve anüs yüzgeci uzun, düşük bir hale gelerek çoğu kez kuyruk yüzgeci ile birleşmiştir.

Medcezir balıklarının derileri genellikle serttir. Bu, zemine sürtünmeye karşı direnç sağlar. Bazı medcezir balıklarının pulları yoktur (horozbinalar ve yapışkanbalıklar gibi); bazılarında da pullar çok küçülmüştür (tereyağbalıkları ve sırtıdikenliler gibi). Bazılarında ise pullar deriye sıkıca yapışmıştır (kayabalıkları). Medcezir balıklarının çoğu büyük miktarlarda mukus salgılar. Bu salgı kısıtlı hacimlerde hareket eden balığın kaygan olmasını sağlar (ayrıca, açık havadaki balığın su kaybının azalmasına yardımcı olur).

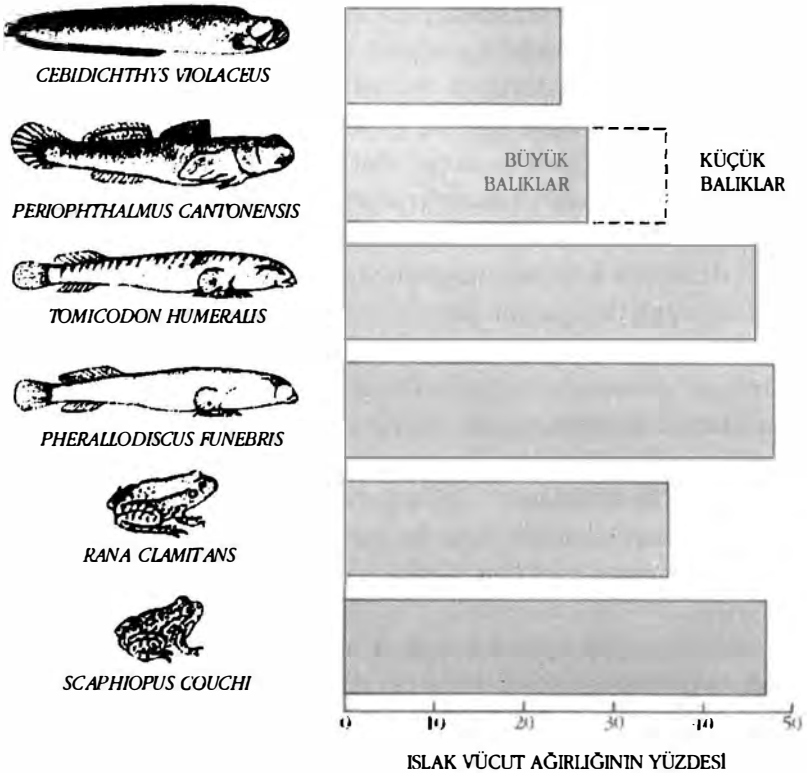
Medcezir balıklarında gözlenen olağan bir özellik de gizlenmeye yönelik renk değiştirebilmedir. Kumsallardaki yassı balıklar (örneğin, pisibalığı ve Kaliforniya kalkanı) pigmentlerini dipteki renk ve desenlere uydurabilme yetenekleriyle tanınırlar. Zemindeki renklerin daha değişken olduğu kayalık sahillerde medcezir balıkları çok geniş bir renk ve desen

yelpazesi sergiler. Algler arasında yaşayan türlerinse genellikle kendilerini çevreleyen deniz yosunlarına uygun, çarpıcı renkleri vardır. Örneğin, *Apodichthys flavidus* ve *Xererpes fucorum* türü tereyağbalıklarının renkleri, içinde yaşadıkları algin rengine göre, koyu sarıdan açık yeşile ve koyu kırmızıya kadar değişebilir. Renklerini yavaş yavaş değiştiren bu balıkların, yine deniz yosunları arasında yaşayan omurgasızlardan oluşan avlarından pigmentler aldıkları anlaşılıyor. Başka balıklarsa, sabit omurgasızlarla ya da kabuk bağlamış kaya yüzeyleriyle kaynaşmak üzere birkaç saniye içinde renk değiştirebilirler.

Medcezir balıklarının çoğu sudan yoğundur; bu da, kolayca saklanabilecekleri, su akımının en düşük olduğu deniz dibinde hiç çaba harcamaksızın durabilmelerini sağlar. Böylesi balıklarda, yüzme kesesi (kemikli balıkların çoğunda var olan gaz dolu organ) ya hiç yoktur ya da çok ufalmıştır. Bu balıkların özgül ağırlıklarının görece yüksek olması, sığındıkları yerden çıkarken veya bir yerden diğerine giderken sergiledikleri çok çaba gerektiren kısa süreli yüzme şeklini anlamamıza yardımcı olur.

Medcezir bölgesinde çevre koşulları sık sık büyük değişimlerden geçer. Bu durum, bölgede yaşayan hayvanları açık havada kuruma tehlikesiyle ve başka türler için ölümcül olabilecek oksijen miktarları, tuzluluk ve sıcaklık koşullarıyla karşı karşıya bırakır. Bu bölgelerde yerleşik balıkların davranış ve fizyolojileri büyük değişikliklerle başa çıkabilecek nitelikte olmalıdır. Medcezir türlerinin bu baskılara karşı gösterdikleri dayanıklılık -özellikle kurumaya karşı- farklı farklıdır. Bu farklılıklar türlerin kıyıdaki dikey dağılımlarının belirlenmesine yardımcı olur (bakınız şekil 30).

Yapılan çok sayıdaki çalışma medcezir balıklarının çoğunun yüksek su kaybına dayanabildiğini göstermiştir. Örneğin, William H. Eger, Arizona Üniversitesi'nde yüksek lisans öğrencisi iken yaptığı çalışmalarda, Kaliforniya Körfezi'ndeki bazı yapışkanbalıkların havadaki nem oranının yüksek olduğu (% 90) koşullarda 93 saat süreyle su dışında yaşayabildiklerini; havadaki nemin düşük olduğu (% 5) çevrelerde vücutlarındaki toplam suyun % 60 kadarını kaybetmeye dayanabildiklerini bulmuştur. Bu oran, bugüne dek incelenmiş amfibilerin dayanabileceklerinden de yüksek bir oran (aslında, çamurdazıplayanlar gerçekten de amfibi sayılabilir-



Şekil 30. KURUMAYA KARŞI DİRENÇ. Bazı medcezir balıklarının kurumaya karşı gösterdikleri direnç, amfibilerinkiyle kıyaslanabilir düzeydedir. Yukarıdaki grafik her tür için, hayvanı öldürmeksizin ağırlığının hangi oranda azaltılabileceğini gösteriyor (normal vücut ağırlığının yüzdesi olarak). Su kaybına dayanabilme yeteneği, bir türün kıyıda hangi yükseklikte olacağını ve su çekildiğinde göstereceği devinim düzeyini belirler. Örneğin, çamurdazıplayanlar açıktaki çamur düzlükleri üzerinde sürünebilir ve hava soluyabilirler.

ler, diğer medcezir türlerinin tersine, bu balıklar su dışındayken etkindirler ve zamanlarının % 80-90'ını karada geçirirler).

Bazı türlerde kuruma hızı, kalınlaşmış bir üstderi ya da derideki mukus salgılayan hücreler tarafından azaltılabilir, ancak görülüyor ki, medcezir balıklarında su kaybını önceleyecek veya düşürecek başka fizyolojik mekanizmalar yok. Gerçekten de, açık havaya bırakılan ölü ve canlı balıkların hemen hemen aynı hızla ağırlık kaybına uğradıkları gözlenmiştir. Bu da, davranışların -kurumaya yol açan koşullardan kaçmaya

çalışmak- yaşamlarını sürdürebilmede önemli bir rol oynadığına işaret etmektedir. Çoğu tür, sular çekilip açık havaya çıktığında hareketsiz kalır. Çamurdazıplayanlar ile kayadazıplayanlar (bu türler birbirleriyle akraba değildir) gibi su dışında hareketli olan balıklarsa, sık sık suya dönerek ya da dalgaların veya sıçrayan su damlacıklarının erişebileceği yerlerde kalarak derinin ve solunum yüzeylerinin aşırı kurumasına karşı önlem alırlar.

Oksijen miktarındaki değişimler medcezir balıklarında iki tür soruna neden olur. Öncelikle, bu balıklar su dışında saatlerce kalabilseler bile bir biçimde oksijen elde etmek zorundadırlar. Kuşkusuz, sorun oksijenin var olması veya olmaması değildir; havadaki oksijen derişimi doygun suyun derişiminden çok daha yüksektir. Sorun, atmosferdeki oksijenin kullanılabilmesidir. Genelde solungaçlar havada büzülür; solungaçların ince ve esnek yapıları su altında çalışmaya çok daha uygundur. Çamurdazıplayanlar ve kayadazıplayanlar bu sorunu daha kısa ve daha kalın olan solungaç filamentleri ile çözerler. Filamentlerin bu biçimi, solungaçların büzülmesini önler ve havada nefes alınabilmesini sağlar. Havada nefes alabilen türlerin çoğunda deri, ağız ve gırtlaktaki kan damarları sayısının artması gibi başka özellikler de vardır.

Havada nefes alabilen bu türlerde havadaki solunum hızı sudakine hemen hemen eşittir. Bunun da ötesinde, Düsseldorf Üniversitesi'nden Christopher R. Bridges'e göre medcezir balıklarının kanlarındaki ve kaslarındaki laktat derişimleri, oksijensiz metabolizma (oksijenle doğrudan ilişkisi olmayan metabolizma tepkimeleri) hızlarının açık havada artmadığını göstermektedir. Bu da, hava solumak zorunda kalan balıkların hücrelerine giden oksijen miktarında büyük bir düşüş olmadığına işaret eder. Bu balıkların, metabolizmalarında büyük bir değişiklik olmaksızın su dışında yaşayabildiklerini söyleyebiliriz.

İkinci solunum sorunu, suların en düşük düzeyinin üstünde bulunan yalıtılmış su havuzcuklarında yerleşik medcezir balıklarının karşısına çıkar. Havuzlardaki deniz yosunlarının yürüttüğü fotosentez ve buralarda yerleşik bitkilerin ve hayvanların solunumu, havuz suyunda çözünmüş oksijen ve karbon dioksit miktarlarında büyük günlük dalgalanmalara neden olur. Gün boyunca deniz yosunlarının fotosentez yapması, havuzda yerleşik canlıların solunum gereksinimlerini çok aşan yüksek oksijen ve

düşük karbon dioksit düzeylerine yol açar. Geceleyin fotosentez durduğunda, havuzdaki bitkilerin ve hayvanların solunumu sonucu oksijen azalır ve karbodioksit düzeyi artar.

Gün boyunca, medcezir havuzundaki balıklar oksijen tüketim hızlarını değiştirmezler. Ancak geceleyin, bazı türler oksijen azlığına bir tepki olarak tüketimlerini azaltırlar. Oksijen miktarı kritik seviyelere düştüğünde bazı balıkların havuz yüzeyindeki çözünmüş oksijen miktarı daha fazla olan suyla solungaçlarını havalandırdıkları gözlenir. Laboratuvarda, çözünmüş oksijen düzeyi çok düşük olan suya bırakılan balıkların zaman zaman sudan çıkarak açık havadaki yüzeylere tırmandıkları görülmüştür.

Medcezir kuşağındaki balıkların olağandışı anatomik ve fizyolojik özelliklerinin yanı sıra özgün davranış biçimleri vardır. Örneğin, bu balıkların çoğunda üreme süreci belirli bir yol izler. Önce, erkek, korunmalı bir yerde (bir taş altında veya bitkilerin arasında) yumurtlama alanını seçer; birçok türde erkek seçilen bu yerin bulunduğu bölgeyi yumurtlama öncesinde ve sonrasında savunur; sonra da bir ya da daha fazla dişiyi buraya çeker. Dişilerin her biri yumurtalarını tek bir küme halinde zemine bırakır. Erkek yumurtaları döller ve yavrular çıkana kadar koruma görevini sürdürür.

Erkeğin gizli bir sığınak bölge seçme ve burayı koruma gereksinimi kur yapma davranışlarına da kısıtlamalar getirir. Erkekler eş aramak üzere bölgeyi bırakamayacakları için dişileri kendilerine çekmek zorundadırlar. Buna yönelik olarak sayısız gösteriler yaparlar. Örneğin, bazı erkek horozbinalar dikey dalışlar yaparak kendilerini sergiler ve şiddetli kafa hareketleriyle dişiyi yumurtlama bölgesine girmeye zorlarlar. Erkeğin gösterişli hareketlerle dikkat çekme yeteneği dokunaçlar, ibikler ve belirgin renkte desenleriyle desteklenir. Bazı türlerse, eşeyler arasında iletişim sağlamak amacıyla özel koku sinyalleri (feromonlar) kullanır.

Yumurtalar ister zemine tutunmuş olsun (çoğu türde olduğu gibi) ister kendi içinde yapışkan ancak hiçbir yere bağlanmamış bir kütle halinde olsun, anababanın yumurtalara bakması kuraldır. Genellikle yumurtaları baba korur, ancak bazı türlerde koruyucu anadır. Bazılarında ise bu görevi hem ana hem de baba üstlenir. Anababanın bakımı yumurtaları avcılardan korur ve büyük olasılıkla dalga ve akıntılarla sürüklenmelerini de önler.

Medcezir balıklarının çoğunun larvaları yumurtadan çıktıktan sonra okyanusta plankton üyeleri gibi gelişirler. Medcezir bölgesine nasıl geri döndükleri ise hâlâ bir sır. Olası bir yanıt, okyanustaki iç veya yüzey-altı dalgalarının etkisiyle oluşan, kıyıya paralel gelişen, uzun ve düzgün su şeritlerinin varlığına dayanır. Son zamanlarda yapılan araştırmalar bu şeritlerdeki balık larvası derişimlerinin bitişikteki dalgacıklı alanlardaki derişimlerden daha yüksek olduğunu göstermiştir. Su şeritleri, su sütunundaki sıcaklığın ve tuz miktarının derinliğe bağlı olarak hızla değiştiği bölgelerde sıklıkla görülen kıyı özellikleridir ve genellikle yavaşça kıyıya doğru hareket ederler. Belki de, bu şeritler bazı balık larvalarının medcezir bölgesine dönebilecekleri bir yol sağlıyordur.

Öte yandan, Vancouver Halk Akvaryumu'ndan Jeffrey B. Marliave'ın yaptığı çalışmalar bazı türlerin larvalarının uzak sulardan geri getirilmesi gerekmediğini gösteriyor. Marliave, kayalık bölgelerde yaşayan bazı türlerin larvalarının kendilerini kıyıdan uzaklaştıracak, hatta kıyı boyunca sürükleyecek her türlü güce karşı durarak sahile yakın yaşadıklarını bulmuştur. Bu türlerde, farklı bölgelerdeki bireylerin karışma olasılıkları çok azdır ve kıyı şeridinde görece birbirine yakın yaşayan popülasyonlar bile genetik açıdan yalıtılmışlardır.

Birçok medcezir balığında ortak olan bir başka özellik de, bu hayvanların evlerini bulabilme yetenekleridir. Bu balıklar belirli aralıklarla kısa süreli yiyecek bulma yolculuklarına çıkmak zorundadırlar ve bunun bir sonucu olarak denizin çekildiği zamanlarda kötü koşullar altındaki yerlerde kapana kısılabilirler. Çoğu tür kendisine uygun bir sığınma sağlayabilecek belirli bir yere -bu genellikle bir medcezir havuzudur- dönebilme yeteneği geliştirmiştir. Medcezir havuzu bulması gerekmeyen ve kayalar altında ya da bitkiler arasında yaşayan türlerde ise böylesi bir evini bulma yeteneği yoktur. Kendi evini bulabilme ve belirli bir alanın topoğrafyasını tanıyabilme yeteneği, medcezir balıklarının avcılardan ve sular kabardığında girdaplı ortamdan kaçınabilmelerine yardımcı olur.

Evine dönme davranışı üzerine bugüne dek yapılmış çalışmaların çoğunda medcezir havuzunda yaşayan bir iskorpit türü (*Oligocottus maculosus*) kullanılmıştır. Uygulanan standart teknik, belirli bir bölgede yakalanan balıkların renkli plastik boncuklar tutturularak etiketlenmesini ve

işaretlenmiş balığın başka bir yere götürülmesini içerir. Araştırmacı daha sonra balıkların ilk alındıkları yere tekrar giderek kaç tanesinin geri döndüğünü inceler. Newfoundland Memorial Üniversitesi'nden John M. Green ve İngiliz Kolumbiyası Üniversitesi'nden Gwenneth J. S. Craik, O. *maculosus*'ların % 80'inin evlerinden 100 metre uzaklaştırıldıklarında bile geri döndüklerini gördüler. Genç balıkların evlerini bulabilme yetenekleri yaşlılardan daha azdı ve bu yeteneklerini uzun süre koruyamıyorlardı. Bazı yaşlı balıklar ise, laboratuvarda altı ay tutulduktan sonra bırakıldıklarında bile evlerine dönebiliyorlardı.

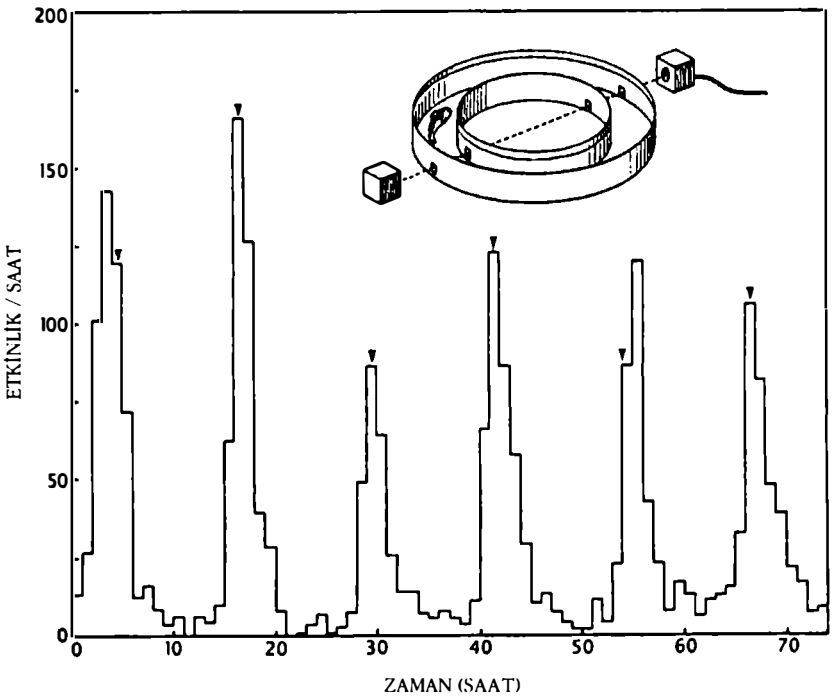
İskorpitin evini bulmasında hem koku hem de görme duyularının önemli olduğu görülüyor; geriye kalan hangi duyunun daha önemli olduğunu saptayabilmek. Craik daha yaşlı balıklarda bu duyulardan herhangi birinin yeterli olabileceği ancak genç balıklarda her iki duyunun da gerekli olduğu sonucuna varmıştır.

Evini bulabilme özelliğinin ayrıntıları ve önemi üzerine birçok belirleyici araştırma yapılması gerekiyor. Sesötesi telemetriyi temel alan yeni teknikler böylesi araştırmaları mümkün kılıyor. Yakınlarda tamamlanan bir araştırmada San Pedro, Kaliforniya, Derin Okyanus Çalışma Sistemleri'nde çalışan Scott L. Ralston ile işbirliği yapan Michael H. Horn (makalenin yazarlarından) sayısız maymunsuratlı sırtdikenlinin (*Cebidichthys violaceus*) devinimlerini telemetri yoluyla, iki haftaya kadar varan süreler boyunca sürekli olarak izleyebildi. Her balığın solungaç kapağının iç yüzeyine tutturulmuş bir verici yüksek frekanslı ses dalgaları yayıyor, bu dalgalar da deniz tabanına yerleştirilmiş üç sualtı mikrofonu tarafından saptanıyordu. Mikrofonlar sinyalleri kıyıdaki alıcıya ve bilgisayara aktarıyor, bilgisayar ise balıkların yerlerini belirleyerek bir ekranda gösteriyor ve daha sonra incelenmek üzere hafızaya kaydediyordu.

Eve dönme yeteneğine ilişkin hiçbir kanıt bulunamadı; sonuçlar maymunsuratlı sırtdikenlinin medcezir ortamında birkaç metrekarelik bir alanı ev olarak benimsediğini ve bu bölgeden ayrılmadığını gösteriyordu. Ayrıca, bu türün oldukça hantal olduğu da ortaya çıktı. İzlediğimiz balıklar, her gün suların kabarması sırasında yalnızca beş dakikalık bir süre boyunca hareket ediyordu. Bu tekniği diğer türlere de uygulamak için sabırsızlanıyoruz. Verici bileşenlerinin daha da ufatılmasıyla, izlediğimiz

sırtıdikenlilerden -uzunlukları 23 ile 41 santimetre arasında değişiyordu- daha küçük balıkları da inceleyebilme olanağı doğacak.

Medcezir balıklarının suların durumunu ve devinimini sezebilmeleri, kendi etkinliklerini medcezir ritmiyle ayarlayabilmeleri konusunda avantaj sağlıyor olmalı. Balıkların sıcaklık, tuzluluk, girdaplar ya da ışık yoğunluğundaki değişimlere doğrudan tepki vererek bunu gerçekleştirebilecekleri akla geliyor. Ancak başka bir mekanizma daha var. Robin N. Gibson'ın (makalenin yazarlarından) yaptığı son çalışmalar, bu göstergeler laboratuvarda sabit tutulsa bile, değişik familyalardan bazı balıkların medcezir devreleriyle ilişkili davranış ritimleri sergilediklerini gösterdi. Balıklar suların çekilmesinin beklendiği zamanlarda dinlenmeye



Şekil 31. İÇSEL ETKİNLİK RİTMİ. *Lipophrys pholis*'in laboratuvarda ölçülen içsel etkinlik ritmi balığın doğal çevresinde suların geri gelmesinin beklendiği zamanlara denk düşen düzenli tepecikler sergiliyor. Medcezir bölgesinde yaşayan birçok türün özelliği olan bu ritim, balığı dairesel bir olukta kapalı tutan bir düzenekte, sabit koşullar altında kaydedildi (*üstte*). Bir fotosel kullanılarak, balığın kızılaltı bir ışını kestiği her bir sefer sayıldı. Böylesi etkinlik ritimlerini yöneten içsel saat, suların çekilmesine ve kabarmasına eşlik eden su basıncı değişimleriyle ayarlanıyor olabilir.

geçiyor, suların geri gelmesinin beklendiği zamanlarda da harekete geçiyorlardı.

Böyle bir vücut-içi ritmin nasıl yerleştiğini bilemiyoruz, ancak laboratuvar araştırmaları, suların kabarması ve çekilmesine ilişkin hidrostatik basınç değişimlerinin bundan en azından kısmen de olsa sorumlu olduğunu gösteriyor. Birçok medcezir balığında yüzme kesesi yani kemikli balıkların basıncı saptamasından sorumlu olduğu düşünülen organ yoktur; bu yüzden de yavaş basınç değişimlerini nasıl belirleyebildikleri hâlâ bir sır.

Kimi zaman balıkların medcezir devinimlerine verdiği tepkinin günlük aydınlık ve karanlık döngüsüyle, hatta belki de içsel bir 24 saatlik ritimle belirlendiği gözlenir. Laboratuvar dışında yapılan çalışmalar, birçok türün etkinlik düzenlerinin tümüyle günlük olduğunu ortaya koymuştur. Bunun nedeni, büyük olasılıkla, balıkların yiyecek bulma, çiftleşme ve avcılardan kaçma gibi ana etkinlikler için görme duyusuna bağımlı olmalarıdır. Tıpkı evini bulma davranışında olduğu gibi, medcezir balıklarının günlük ritimleri konusundaki bilgiler de sesötesi telemetri kullanan yöntemlerle zenginleşecektir.

Medcezir kuşağı, diğer özelliklerine ek olarak, beslenme açısından zengin bir alandır. Bu kuşakta, özellikle de ılık sulardaki kayalık sahillerde gözlenen devasa canlı kütlesi ve çeşitliliği, buralarda bulunan değişik beslenme tarzlarına denk düşer. Birçok tür yemek yeme alışkanlıklarını mevsimlik ya da yıllık olarak değiştirdiği ve hatta bazıları yaşlandıkça yiyecek zevklerini değiştirdikleri için, besin zincirindeki zaten karmaşık olan ilişkiler ağı daha da karmaşık hale gelir.

Medcezir balık türlerinin çoğu etçildir; bazıları hem bitki hem de hayvanlardan oluşan karma bir beslenme ile karınlarını doyurur. Birkaçı ise tümüyle otçuldur. Ilıman iklimlerde yaşayan ve asıl olarak denizbitkilerini yiyen medcezir balıkları şaşırtıcı canlılardır. Nasıl oluyor da, besleyici maddeler açısından (özellikle protein) bu denli fakir, hücre duvarlarının büyük kısmı sindirilemeyen bir madde olan selülozdan yapılmış bir besin kaynağından yeterli beslenme sağlayabiliyorlar? Bu balıkların deniz bitkilerinin dokularını sindirmediğini ve yalnızca bu bitkilerin üzerindeki ufak organizmalarla beslendiğini öne süren deniz biyologları vardır.

Michael H. Horn ile Fullerton'daki Kaliforniya Devlet Üniversitesi'nden Steven N. Murray ve Margaret A. Neighbors maymunsuratlı sırtıdikenliyi ve bir başka Kaliforniya sırtıdikenlisini (*Xiphister mucosus*) gözleyerek, bu balıkların beslenme alışkanlıkları konusunda epey bilgi edindiler. Bu balıklar yaşamlarına etçil hayvanlar olarak başlıyorlar, ancak bir yaşına yaklaştıklarında, yalnızca protein ya da karbonhidrat açısından görece zengin belirli kırmızı ve yeşil deniz yosunu türlerini yiyen otçullar haline geliyorlar. Kevan A. F. Urquhart, Fullerton'da yüksek lisans öğrenciliği sırasında, maymunsuratlı sırtıdikenlinin deniz bitkilerini sindirirken bunların hücre duvarlarını parçalamadığını ancak besini bağırsaklarında uzun süre (yaklaşık 50 saat) tuttuğunu ve bu arada asidik mide sıvılarıyla bitkilerdeki karbonhidratları ve proteinleri özütlediğini gösterdi.

Kayalık sahillerdeki avcı medcezir balıklarının bitki ve hayvan popülasyonları üzerindeki etkileri konusunda çok az şey biliniyor. Eldeki kısıtlı kanıtlar, Büyük Engel Resifi gibi yerlerde yem arayan balıkların medcezir kuşağındaki canlı yaşamın bolluğunu ve bileşimini belirleyen ana unsur olduğuna işaret ediyor. Kaliforniya'nın kayalık kıyılarındaki medcezir balıklarının çeşitli türden avları tüketme hızlarını Gary D. Grossman (Georgia Üniversitesi'nden) bu balıkların birçok medcezir yosunu omurgasız türü üzerinde güçlü bir seçilim baskısı uyguladığını öne sürdü. Medcezir balıklarının sayısını ve dağılımını değiştirmek ve hatta saptayabilmek çok zor olduğu için, bu araştırma alanındaki ilerlemeler çok yavaş gelişmiştir.

Medcezir kuşağının balıklar tarafından kolonileştirilmesinin altında yatan evrimsel güçler henüz tam anlamıyla anlaşılabilmiş değil. Bu balıklar yaşamortamlarındaki koşullarla başa çıkabiliyorlar: Su kaybına dayanıklılar; suyun kimyasındaki değişimleri göğüsleyebiliyorlar; gerektiğinde hava soluyabiliyorlar; geniş bir besin yelpazesi ile beslenebiliyorlar; yumurtalarını fiziksel ve biyolojik tehlikelere karşı koruyabiliyorlar.

Ancak medcezir kuşağının balıklarca işgalini doğal seçilim bağlamında anlamak istiyorsak, bu kuşakta yaşamanın avantajlarının ne olduğunu sormalıyız. Medcezir kuşağındaki rekabetin ve avcılığın, bitişikteki medcezir-dışı bölgeden daha az olup olmadığı henüz saptanamamıştır. Medcezir bölgesinde yaşamanın temel avantajının sudaki avcılardan kaçabilme fırsatı olduğu sık sık öne sürülmüştür. Fakat sular çekildiğinde, yani su avcılarından gelebilecek tehlike en aza indiğinde, medcezir balıkları



Şekil 32. Medcezir havuzcukları ve koca kaya parçaları ve denizotlarıyla kayalık kıyılar medcezir balıkları için farklı yaşamortamları sunar. Bu yaşamortamı aynı zamanda dinamik ve karışık bir çevredir de. Burayı ev tutan balıklar dalgalarla, geri çeken su akımlarıyla ve suların yükselip alçalmasının getirdiği fizyolojik baskılarla başa çıkmak zorundadırlar. Bu fotoğraf Washington's Olympic Burnu'nda, Anne Wertheim tarafından çekilmiştir.

bu kez de karadaki ve havadaki avcılara açık olacaktır. Medcezir kuşağının görece avantajları ve değişik avcı türlerinin etkileri, incelenmesi güç, fakat önemli araştırma alanlarıdır ve ancak çok dikkatli planlanan ve yürütülen deneylerle açığa çıkartılabilirler.



III

Güçlükleri Yenmek

Giriş

Bazı nişlere yerleşebilmek olanaksızmış gibi görünür. Ancak, bu nişleri kullanmanın bir avantajı vardır; başka türlerle rekabetin çok az olması. Zaten yaşamın sınırında olmanın özü de bu... Örneğin, kışın bir böcek nişinin üyeleri etkinlik göstermeyecek ve niş gözü pek hayvanlara tümüyle açık olacaktır. 6. Bölüm'de, *Kış Güvelerinde Isıl Düzenleme*'de anlatılacak olan kış güveleri, böcekçil kuşlar güneye göç ettiğinde ve yarasalar kış uykusuna yattığında uçarlar; böylelikle avcılardan kaçınabilmek gibi bir avantajları olur.

Bununla birlikte, diğer Pulkanatlılar için avcılık herhalde en önemli seçilim unsuru olmuştur. Güvelerin çoğu alacakaranlıkta ya da gece uçar; birçoğu da izlerini sürecek yarasaların sesötesi titreşimlerini duyabilecekleri kulaklar geliştirmişlerdir. Bu kulaklar bir yarasa yaklaştığında güvelerin hemen saklanabilmelerine olanak sağlar.*

Yine de, kış güvelerinde gözlediğimiz yılın en soğuk mevsiminde etkinlik gösterme hilesi başka sorunlara neden olur: Yiyecek ve eş arama uçuşları için yeterince sıcak kalabilmek ve hareketsiz dururken donmamak... Aslında, kış güvelerinde ısı sakınımını olanaklı kılmaya yönelik bir ön-uyumun gerçekleşmesini sağlayan şey, kışın lüzumsuz hale gelen yarasa-saptayıcı kulaklar olabilir. Dolaşım sistemleri ve ısı yalıtım düzenleri güvelerin ısıyı kasça zengin göğüs bölgelerinde tutabilmelerini sağlar. Bu konuda öylesine ustalaşmışlardır ki, alışılmış güvelerin ancak etkinlik gösterebilecekleri sıcaklıklarda içten içe pişme tehlikesi ile karşı karşıya kalırlar.

Kullanılmaya açık bir başka niş ise, avcıların çoğu için zehirleyici olan bitkiler tarafından oluşturulmuştur. Örneğin, yakından tanıdığımız kral kelebeğinin başarıyla yaşamını sürdürebilmesini sağlayan şey, bu kelebeğin sütleğenin otçul hayvanların cesaretini kırmak için ürettiği kardiyak glikosidlerinden etkilenmeyen biyokimyasıdır. Zehirleyici olmanın sütle-

* Bkz. Kenneth Roeder, *Moths and Ultrasound* (Güveler ve Sesüstü), *Scientific American*, Nisan 1965.

ğen için bir bedeli vardır; enerjisinin çoğunu zehrini sentezleyip, kendisine zarar veremeyeceği bir yere depolamak için harcar. Bu yüzden de yavaş büyür. Kral kelebeğinin tırtılları da düşük verimli organizmalardır, çünkü sütleğenle beslenirler ve bu bitkinin zehriyle başa çıkabilmek için epey çaba harcarlar. Bununla birlikte, kral kelebeği tırtılken yuttuğu zehirleyici kimyasalları kanatlarında ve diğer görünür noktalarında yoğunlaştırarak bu yatırımın bir kısmını telafi eder. Kuşlar kelebeğin parlak desenleriyle hastalık arasında ilişki kurar ve kral kelebeğini yemekten kaçınırlar.*

Otçulları savuşturmak için zehir üretme yeteneği bitkilerde oldukça yaygındır ve alışkanlık yapan maddelerin çoğu bitkilerin bu çabaları sonucu elde edilir: Nikotin, kokain, kafein ve marihuana kannabini. Bu maddelerin her biri çoğu hayvan için zehirleyici ya da en azından nahoştur.** Bununla birlikte, bazı memeliler yenmez olanı yiyebilecek biçimde evrimleşmişlerdir. 7. Bölüm'de, *Koalanın Fizyolojisi*'nde, zehirli okaliptüs yapraklarının koalaya nasıl besin sağladığını göreceğiz. Okaliptüs yağının zehrini giderme yeteneğine karşın, koala yaşamın sınırlarında gezinir. Enerji depolayacak yağ birikimi olmadığı için, bu keseli hayvan kıt kanaat geçinir; sürekli yemek zorundadır. Ayrıca, her zaman azotsuz kalma tehlikesiyle karşı karşıyadır; özellikle de yapraklar sert ve sindirilemez bir hal aldıklarında. Koalanın sistemi sindirilemeyen parçacıkları içlerindeki azota ulaşamadan dışarı atar.

Memeli hayvanlar (hatta adı kötüye çıkmış beyaz karınca bile) bitki hücrelerinin selülozu duvarlarını sindiremez. Bu yüzden de bağırsaklarda yaşayan, selülozu sindiren ve sonra da sindirilen mikroorganizmalara bağımlıdırlar. Yediği olikaptüs yaprakları ne denli kuru ve sert olursa, koala bunları sindirim sisteminde o denli uzun tutmak zorundadır; midesi dolu bir koala açlıktan ölebilir bile... Toynaklıların (antilop ve sığır) bitkisel maddeyi mide öncesinde koca bir işkembeye alıp sindirebilmelerini olanaklı kılan ön-uyumun ne olduğu hâlâ bir sır; koala ve at gibi otçul

* Bkz. Douglas H. Morse, *Milkweeds and their Visitors* (Sütleğenler ve Konukları); *Scientific American*, Temmuz 1985; ve Lincoln Brower, *Ecological Chemistry* (Ekolojik Kimya); *Scientific American*, Şubat 1968. Bir başka benzer örnek için bakınız, Gerald A. Rosenthal, *A Seed Eating Beetle's Adaptations to a Poisonous Seed* (Tohum Yiyen Bir Kınkanatlının Zehirli Bir Tohuma Karşı Geliştirdiği Uyum Biçimleri); *Scientific American*, Kasım 1983.

** Bkz. Gerald A. Rosenthal, The *Chemical Defenses of Higher Plants* (Yüksek Bitkilerin Kimyasal Savunmaları); *Scientific American*, Ocak 1986.

hayvanlarsa çok daha verimsiz bir "fırın-sonrası" stratejiye bağımlı kalmışlar...

Koalanın verimsiz sindirim sisteminin yarattığı azot krizinin bitki dünyasında da bir benzeri var. Ortamda oksijen olduğunda azot doğrudan doğruya havadan sabitlenemiyor. Bu yüzden de, azot sabitleme işlemini yalnızca oksijensiz solunum yapan organizmalar (ya da siyanobakterilerin heterokist hücreleri) yürütebiliyorlar. Yonca ve alfalfa gibi bitkilerse özel kök yumrularında yerleşmiş, oksijensiz azot sabitlemesi yapan bakterilerle bir ortakyaşam geliştirmişler. Bazı bitkiler de ölmüş toprağı zenginleştirmiş başka bitkilerin veya bitki kısımlarının kazanımına bağlı kalmışlar. Hayvanlar bitkiden aldıkları azotu atık ürünler ya da bozunmakta olan ölü gövdeler biçiminde geri veriyorlar. Yine de, azot miktarı sık sık kısıtlayıcı bir unsur olarak kalıyor.

Bataklıklardaki azotça fakir yaşamortamlarında ise doğal seçilim, rollerin tümüyle değişmesine yol açmıştır; birçok bitki, azot -ve de fosfor- elde edebilmek için hayvanları yer. 8. Bölüm'de, *Etçil Bitkiler*'de, bitkilerin avlarını yakalamak ve tüketmek için geliştirdikleri, hayvan fizyolojisine koşut birkaç uyum biçimi de dahil, çeşitli hileleri göreceğiz. Sinekkapanın hızla kapanma mekanizması solucanların ve diğer hidrostatik iskeletli hayvanların hareket için kullandığı ilke üzerine kurulmuştur. Bitkilerin midelerinde gözlenen yoğun biçimde kendi içerisinde katlanmış yapı ise, hayvanların bağırsaklarında aynı işlevi gören çıkıntılarla (villus) kolaylıkla karıştırılabilir.

Kış Güvelerinde Isıl Düzenleme



Soğuğa karşı özelleşmiş uyum biçimleri olmamasına rağmen bazı güve türleri akrabalarının yapamadıklarını gayet güzel yapabiliyorlar; donma noktasına çok yakın sıcaklıklarda uçuyor, besleniyor ve çiftleşiyorlar.

• • •

Bernd Heinrich
Mart 1987

Kuzey yarıkürenin orta ve üst enlemlerinde kış, birçok böcek türünün yetişkinleri için ölüm anlamına gelir. Soğuk onları öldürmezse, yiyecek kıtlığı öldürecektir. Çoğu böceğin hayatını karartan bu tehlikeli koşulların kuzey bölgesinin başka böcekler için bir sığınak haline gelmesine yol açması tuhaftır. Bu hayvanların başlıca avcıları olan kuşlar ve yarasalar soğuğun etkisiyle güneye uçmak ya da kış uykusuna yatmak zorunda kalırlar. Hatta soğuk bazı asalakları bile öldürür.

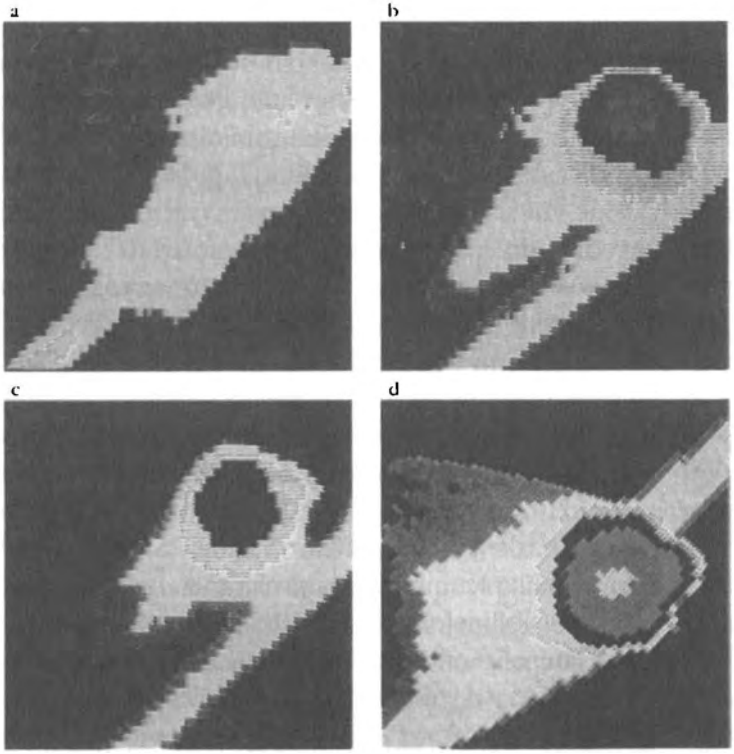
Soğuğa uyum sağlayabilmeyi başarmış birkaç böcek arasında yaygın Noctuidae -kukumav güveleri- ailesinin Cuculiinae altailesi içinde yer alan 50 kadar tür vardır. Cuculiinidler geçici bitkilerden oluşan kuzey ormanlarında yaşayan, mat renkli gece uçucularıdır. Bu böceklerin kışa uyum sağlamış türleri ise, gece uçucularının tipik yaşam döngüsünü bir biçimde tersine çevirmişlerdir.

Kukumav güvelerinin çoğu, yalnızca sıcak yaz gecelerinde etkinlik gösterir; kış yaklaştığında ölür ve geride ilkbahara kadar etkinlik gösteremeyecek olan yumurtalar, tırtıllar ve pupalar bırakır. Kış noctuidleri ise, tam tersine, sonbaharda ya da kış sonlarında yetişkin olarak ortaya çıkarlar; ilkbaharda ölene kadar da beslenir, çiftleşir ve yumurtalarını bırakırlar. Bunların tırtılları ilkbahar başlarında ormandaki ağaçların tomurcuk-

larını yiyerek beslenirler ve yaz boyunca hareketsiz kalırlar. (Yetişkin kış güveleri genellikle zedelenmiş ağaçların özsuyu ile beslenirler. Ancak, birkaç yıl önce sonbahar sonu gecelerinde, çok sayıda güveyi Vermont'un en geç çiçek açan bitkisi büyücüçalısının sarı çiçekleriyle kendilerine ziyafet çekerken gözledim. O zamana kadar bu bitkinin nasıl tozlaştığını hiç kimse anlayamamıştı.)



Şekil 33. KIŞ GÜVESİ. Noctuidae ailesinden kış güvesinin kızılaltı kamerayla çekilmiş bir resmi. Uçuşun hemen sonrasındaki ısı dağılımı görülüyor. Sarı en yüksek sıcaklığı temsil ediyor; sonra da sırasıyla kırmızı, pembe, koyu mavi, yeşil, açık mavi ve mor geliyor. Kış noctuidleri uçabilmek için kanat kaslarının ısısını (*Sarı, kırmızı ve pembe bölgeler*) 30°C dolayında tutmak zorunda.



Şekil 34. *EUPSILIA*'NIN KIZILALTI FOTOĞRAFLARI. Güve, uçuş öncesi ısınmanın çeşitli aşamalarında fotoğraflanmış. Birçok güve gibi, cuculiinidler de titreyerek ısınırlar: Kanat kaslarını aynı anda kasarlar. Bir dalın üzerine konmuş olan güve, a ve d'de üstten, b ve c'de yandan görülüyor. Göğüs ilk kez b'de görülen dairesel alandır (*koyu mavi*) Şekil 33'te olduğu gibi, sarı 26,6°C ile 30,9°C arasını, kırmızı 24,8°C ile 26,5°C arasını, pembe 22,4°C ile 24,7°C arasını, koyu mavi 19,6°C ile 22,3°C arasını, yeşil 17,2°C ile 19,5°C arasını, açık mavi 14,0°C ile 17,1°C arasını, mor ise 11,0°C ile 13,9°C arasını göstermektedir.

Nasıl oluyor da, diğer güveler ölürken kış güveleri yaşamlarını sürdürebiliyor? Hareketsiz kaldıklarında donmaktan kaçınabilmelerini, soğukta uçabilmelerini, besin arayıp çiftleşebilmelerini sağlayan ne? Önce bu soruya yanıt aramıştım çünkü belirgin bir çelişki ilgimi çekmişti. Bu güvelerin diğer uçabilen güveler gibi kendi metabolizmalarıyla ısı üretebildiklerinden emindim. Ayrıca, uçabilmek için yüksek vücut sıcaklıklarına gerek duyduklarını da varsayıyordum. Yine de, kendiliğinden ısı üretebilme yeteneğinin, bu hayvanların soğuk ve bazen de kar yağışlı gecelerde uçabilmek için gerekli olan yüksek sıcaklıklara erişebilmelerini tek başına açıklaması pek olası görünmüyordu.

Bu hayvanlarda uçuş sıcaklıklarının yüksek olduğunu düşündüm, çünkü vücut boyutları ve kanat çırpma sıklıkları benzer olan yaz güvelerinin ve tropik güvelerin uçuş kaslarının bulunduğu göğüs bölgesindeki sıcaklık ancak en azından 30°C'ye geldiğinde uçabildiklerini biliyordum. Öte yandan, farklı veriler de bu ufacık böceklerin (ağırlıkları 0,2 gramdan daha azdır) böylesine yüksek sıcaklıkları koruyamayacak kadar hızlı soğuduklarına işaret ediyordu. Yüzey alanı/hacim oranları daha fazla olan küçük hayvanlar büyük hayvanlardan daha hızlı soğurlar ve ısı sakınımı konusunda büyük güçlüklerle karşılaşırlar. Yıllarca, kendiliğinden ısı üretebilen en küçük hayvanların yarasalar, soreksgiller ve kolibrigiller olduğu düşünüldü. Bu omurgalıların en miniği bile 3 gram gelir; cuculiinidlerle karşılaştırıldıklarında birer dev gibi görünürler.

Bu sorunu çözmek için önce kış güveleri yakalamak zorundaydım. Bunu, ağaç gövdelerini tuzak yemle bulayarak yaptım: Seyreltilmiş bal, akağaç şurubu ve çeşitli başka tatlı karışımlar... Saç kılı inceliğindeki ısılölçerlerle elde ettiğim sıcaklık ölçümleri ilk kuşkularımda haklı olduğumu gösterdi; bu böceklerin uçabilmeleri için yüksek bir göğüs sıcaklığı üretmeleri gerekiyordu. Devinimsizken hava ile aynı sıcaklıkta olmalarına karşın, sıfıra (suyun donma noktası) yakın sıcaklıklarda bile, uçuş öncesinde kendilerini 30°C'ye veya daha yüksek sıcaklıklara kadar ısıtabiliyorlardı.

Kış güvelerinin kendi sıcaklıklarını üretebildiklerini gösterdikten sonra, bunu yapabilmek için herhangi bir fizyolojik hile kullanıp kullanmadıklarını saptamayı denedim. Titreşen kanatları bu böceklerin titreyerek ısı ürettiklerini açıkça gösteriyordu, ancak bu olgu kendi başına hiç de özel değildi. Şu anda Arizona Devlet Üniversitesi'nde olan Ann E. Kramer, Pulkanatlıların (kelebekler ve güveler) uçuş-öncesi ısınma sırasında ana kanat kaslarını aynı anda kasarak titrediklerini daha önce göstermişti. Yine de, cuculiinidlerin davranışlarında tuhaf olan bir şey vardı: Bazıları, aynı boyutlardaki diğer güvelerden daha düşük sıcaklıklarda titremeye başlıyorlardı.

Kış cuculiinidleri genellikle hava sıcaklığı 0°C'yi biraz geçince titremeye başlarlar, ancak bazen de –2°C gibi düşük bir sıcaklıkta titremeyi başlatırlar. Sıcaklık en azından 10°C'ye ulaşmadan titremeye başlayan başka hiçbir güve bilinmiyor. Notre Dame Üniversitesi'nden Harald E. Esch'e göre, kış cuculiinidleri olağandışı düşük sıcaklıklarda sinir sistemlerini

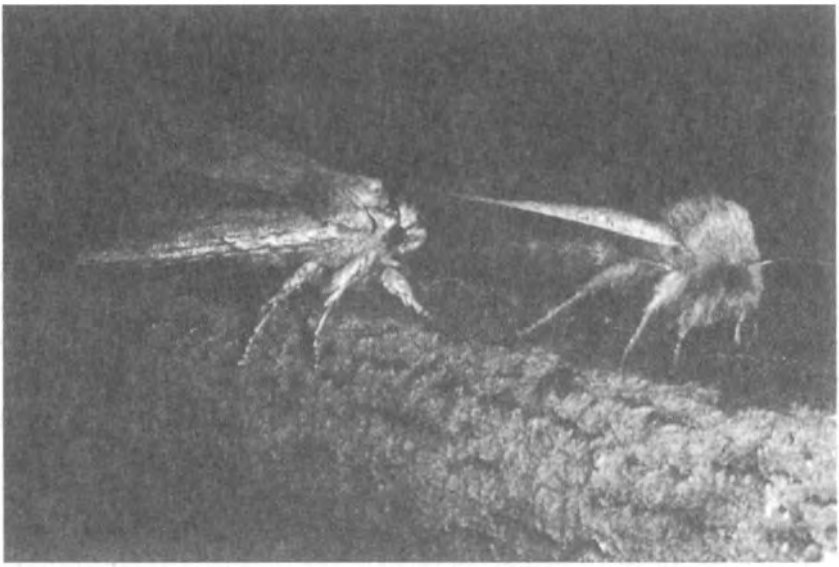
harekete geçirebiliyor ve titreme tepkisini başlatabiliyorlar. Bunu nasıl yaptıkları ise hâlâ bir sır.

0°C'den ya da daha düşük bir sıcaklıktan 30°C'ye kadar ısınmak çok kıymetli olan enerjinin büyük miktarının harcanmasını gerektirir. Bu yüzden de, kış güvelerinde yüksek bir metabolizma hızı olduğunu ve böylece de diğer güvelerden daha yüksek bir hızla ve verimle ısı üretebildiklerini düşündüm. Fakat oksijen tüketimlerini ölçtüm ve bu düşüncemin doğru olmadığını gördüm. Dinlenme, titreme ve uçuş sırasındaki metabolizma hızları, başka araştırmacılar tarafından benzer ağırlığa sahip birçok güve türünde ölçülenlerle aşağı yukarı aynıydı.

Ancak, kış güveleri düşük sıcaklıkta kendilerini ısıtabilmek için bir bedel öderler: Zaman ve enerjiden oluşan bir bedel. 0°C hava sıcaklığında kendilerini ısıttıklarında oluşturdukları ısının çoğu havada kaybolur gider ve çoğu kez 30°C'ye ulaşmak için yarım saatten fazla titremeleri gerekir. Uçuş sırasında böceğin vücut sıcaklığıyla hava sıcaklığı arasındaki fark, ısı kaybının hızlanmasına yol açar; bu da güveyi sürekli olarak durmaya, titremeye ve yeniden ısınmaya zorlar. Öte yandan, böcekler hava sıcaklığı 10°C'ye ulaşana kadar bekledikleri takdirde daha hızlı ısınabilirler. Bunun da ötesinde, ürettikleri ısı 30 ila 35°C'lik göğüs sıcaklıklarında durmaksızın uçabilmelerini sağlamak için yeterlidir.

"Düşük bedelli" ısı üretme yolları olmadığı için, güveler titreme koşullarında oldukça seçicidirler. Mantığımız, avcılardan hızla kaçabilmeye hazırlıklı olmak için yiyeceklerini yerken titrediklerini söylüyor bize. Ancak bu her zaman doğru değil (Yarasalar ve kuşlar artık kışın göklerde devriye gezmiyorlar fakat soreksgiller, sincaplar ve belki de geyik sıçanları tehlike oluşturabiliyor). Bunun da ötesinde, güvelerin ısınması yalnızca kendilerini sıcak tutmak için değil; uçuş sonrası, tekrar uçmaları gerekmiyorsa soğumaya karşı direnmiyor ya da ısınmaya çalışmıyorlar. Sıcaklık ne kadar düşükse, pulkanatlıların titreme olasılıkları o kadar az oluyor. Yapılan bir çalışmada, 5-8°C arasında ağaçların üzerine sürülmüş balı yiyen güvelerin yalnızca yarısının (% 49) titrediği gözlenmiştir. Yaklaşık 17°C'de ise -benim bu hayvanları arazide görebildiğim en yüksek sıcaklık- çoğu (% 90) titriyordu.

Edilgen soğumaya karşı direnmenin bedeli incelendiğinde, bu hayvanların avcılardan kaçınabilmek pahasına enerji sakınımına böylesine dikkat et-

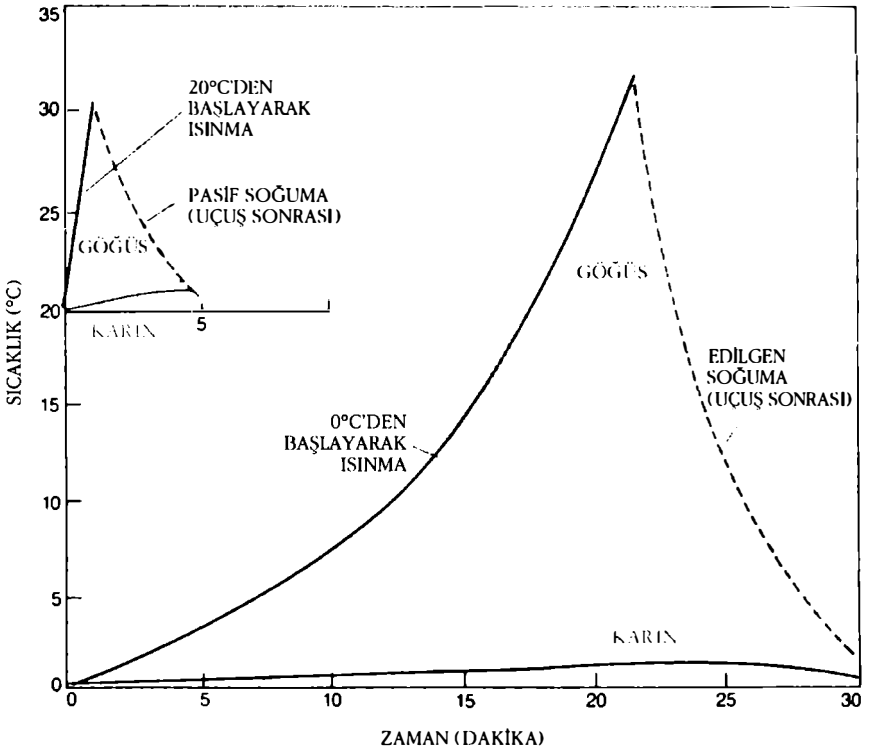


Şekil 35. İki kış noctuidi olan *Eupsilia* (*solda*) ve *Lithophane* (*sağda*), yem olarak ağaç kabuğuna sürülmüş balı yiyorlar. Kuzey bölgesinin kış mevsimlerinde, hepsi de Cuculiinae altailesinden olan 50 kadar noctuid türü etkinlik gösterir. Anatomik açıdan yaz noctuidlerinin çoğu ile benzerlik gösteren kış cuculiinidleri onlardan farklı olarak uçuş kaslarını daha düşük hava sıcaklıklarında ısıtabilirler. Ayrıca, cuculiinidler kanat kaslarının bulunduğu göğüs bölgelerindeki ısıyı daha iyi koruyabilirler.

meleri anlaşılabilir. 0°C hava sıcaklığında, 0,1 gram ağırlığındaki bir güve (göğsü 0,04 gram olacaktır) gövdesiyle çevre arasında 30°C'lik bir sıcaklık farkını korumak için, dakikada 13°C'lik bir soğuma hızına karşı koymak zorundadır. Bunu yapabilmek için de dakikada 0,42 kalori harcamalıdır.

Yukarıda verilen örnekteki güve şekerli akağaç suyuyla karnını tıkabasa doyurduğunda dört miligram şeker elde edecektir. Titremeye başladığında ise midesindekileri 35,2 dakikada tüketecektir -bir miligram şeker 3,7 kalori sağlar. Öte yandan, hava sıcaklığı 15°C olduğunda, güve besinini çok daha yavaş yakacak ve 30°C'lik göğüs sıcaklığını iki kat daha uzun bir süre boyunca koruyabilecektir.

Güvelerde ek sıcaklık oluşturabilecek üst düzeyde özelleşmiş mekanizmalar olmadığı için, etkin bir ısı tutma yöntemleri olması gerektiğini düşündüm. Aslında birçok yöntemleri var. Yalıtım ısı kaybını azaltır ve güveler de yoğun bir puslu örtü ile kaplanmışlardır (Bu puslu örtü kelebeklere güzelliklerini veren pullardan türemiştir. Güvelere İngilizcede *miller* (değirmenci) denilmesi de bu yüzdendir; ovalandığında kolayca



Şekil 36. *EUPSILIA*'DA GÖĞÜS VE KARIN SICAKLIKLARI. Kış cuculiinidinin uçuş için hazırlandığı sıradaki sıcaklıklar zamana karşı grafiğe geçirilmiştir. Hava sıcaklığı 20°C iken (*sol üstteki bölüm*), güve 1,5 dakika içerisinde göğüs sıcaklığını 30°C'ye çıkartabilir. Ancak, hava sıcaklığı 0°C olduğunda (*sağ alt bölüm*) 22 dakika boyunca titremesi gerekir. Enerjilerini sakınabilmek için, kış cuculiinidleri hava sıcaklığı 0°C'ye yaklaştığında genellikle uçuş için ısınmaktan kaçınırlar. Ayrıca, ısının karın bölgesine (*mavi*) geçmesini önleyerek de enerjilerini korurlar ve karın bölgesi her zaman hava sıcaklığının birkaç derece üstünde olur (Güvelerin uçmaları engellenmişti ve güveler bu durumda hızla soğuyorlardı).

dökülen, değişikliğe uğramış bu pulsular beyazımsı ve yumuşaktırlar; tıpkı bir değirmencinin üstüne başına yapışmış unlar gibi...)

Bu yapının ısıyı ne derece tutabildiğini saptamak için pulsularla kaplı ve pulsuları dökülmüş güveleri ısıttıktan sonra çeşitli rüzgâr hızlarına tabi tutuldukları bir rüzgâr tüneline soktum ve soğuma hızlarını ölçtüm. Saniyede 7 metrelik bir hava hızında -ki, kabaca uçuş sırasındakine eşittir- pulsuları olmayan güveler diğerlerinden iki kat hızlı soğudular.

Kış koşullarında pulsuların hayvanların ısıyı depolamalarına yardımcı olduğu çok açık; bunlar güvelerin kışın uçabilmeleri için mutlak gerekli.

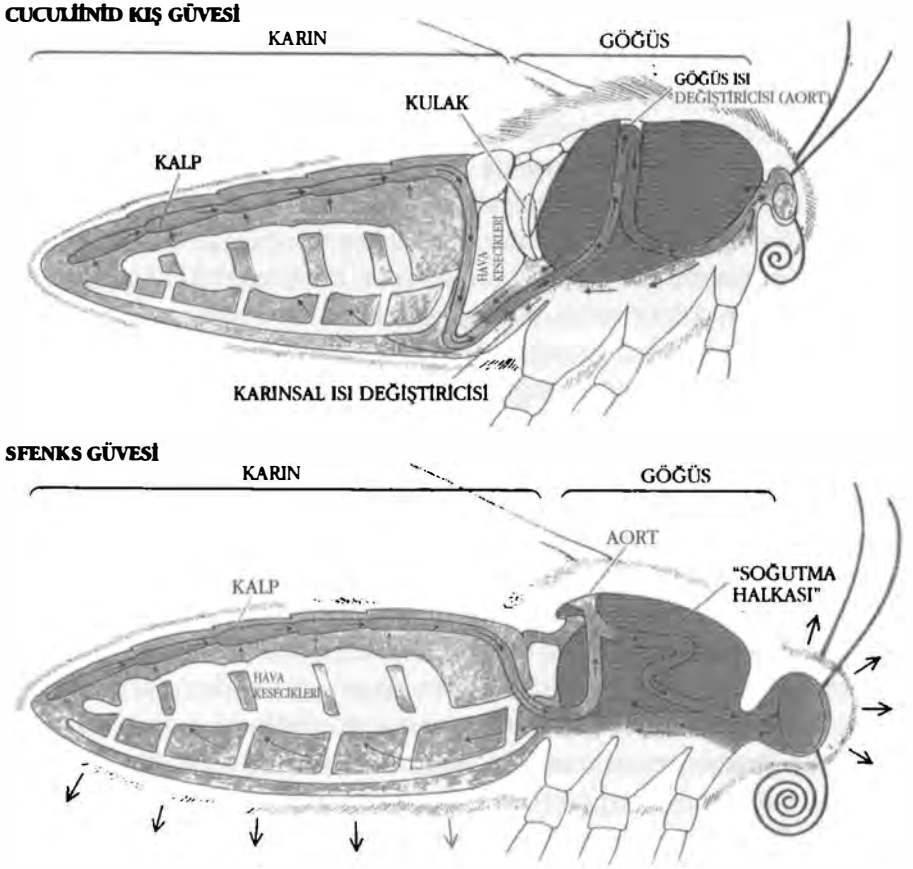
Ayrıca, tırtıllı ağaçlarda yaşayan *Malacasoma americanum* gibi benzer büyüklükteki bazı yaz güvelerinde de kış güvelerininkilerle kıyaslanabilir, serin yaz gecelerinde onlara yardımcı olan bir yalıtım vardır. Öyleyse, yalıtım tek başına kış cuculiinidlerinin soğuğa neden diğer güvelerden daha dayanıklı olduklarını açıklamıyor.

Isının göğüs dışındaki daha soğuk vücut bölgelerine yayılmasını önleyecek bir mekanizma, güvenin o çok önemli göğüs sıcaklığını korumada, yalıtım gibi, yardımcı olacaktır. Gerçekten de, bugüne dek incelenmiş içten-ısınan bütün böceklerin -yusufçuklar, tüylü arılar, bal arıları ve birçok büyük güve dahil- böyle bir yeteneği vardır; düşük hava sıcaklıklarında göğüs ısılarını korumaları gerektiğinde, güveler, kafaya ve karın bölgesine ısı akışını geciktirir ve bacaklarla kanatlar gibi uç bölgelere ısı gitmesini tümüyle engellerler. Kış cuculiinidleri de bunu yapar, ancak diğer güvelerle kıyaslandığında karın bölgesine daha da az ısı gönderirler.

Cuculiinidlerin göğüs ve karın sıcaklıklarının saptanabilmesi için, bu hayvanlara ısınmadan önce çok ince sıcaklıkölçer uçları yerleştirilmişti. Uçuş-öncesi ısınma sırasında karın bölgesi ile hava sıcaklığı arasındaki fark en fazla 0,4°C oluyordu. Uçuş sırasında bile karın sıcaklığı ortalama 2°C'lik bir artış gösteriyordu; bu arada göğüs sıcaklığındaki artış 35°C'ye ulaşabiliyordu.

Daha önceleri Natick, Massachusetts'te ABD Silahlı Kuvvetleri Çevresel Tıp Araştırmaları Enstitüsü'nde çalışan George R. Silver ile işbirliği yaparak, bir kızılaltı kamera ile böceklerin fotoğraflarını da çektik. Bu kamera dış ayrıntılar yerine açığa çıkan ısının kaydını yapıyordu. Çektiğimiz resimler ısınma, uçuş ve uçuş-sonrası soğuma sırasında kış güvelerinin bacaklarının, kanatlarının ve karın bölgelerinin çok az ısındığını ya da hiç ısınmadığını doğruladı.

Bir güve, birbirinden bir ya da iki milimetre uzaklıktaki karın ve göğüs bölgeleri arasında 30°C'yi aşan bir sıcaklık farkını nasıl koruyabiliyor? Çok tuhaf ama yanıt kısmen güvenin kulaklarının anatomisinde gizli. Noctuidlerin kulak zarları göğüsün hemen arkasında, hava odacıkları içinde bulunuyor ve bu odacıklar mükemmel ısı yalıtıcıları olarak işlev görüyor (Kış güvelerinin kulak zarlarının, bir zamanlar olduğu gibi, yarasaların çıkardığı sesötesi titreşimleri saptayıp saptamadığını kimse bilmi-



Şekil 37. Tipik bir kış cuculiinidinin anatomisi (*üstte*), bir yaz güvesinin anatomisinden (*altta*) farklıdır. Bu farklılıklar cuculiinidin soğuk havada etkinlik gösterebilmesini sağlar. Kış güvesindeki hava keseciklerı göğüs bölgesini yalıtır ve ısıyı bu bölgede kıstırır. Ayrıca, dolaşım sistemi de göğüs ısısını korur. Tüm güvelerde kan (*siyah oklar*) tek bir damarda karından göğüse, buradan da kafaya akar ve bu sırada ısınır. Dönüşte ise doku içinden süzülür. Kış güvesinin dolaşım sistemi karşıt-akışlı bir karın ve bir göğüs ısı değiştiricisi içerir. Karınsal ısı değiştiricisinde kalp ve aort arasında akan kan soğuktur (*mavi*); bitişik dokuda ters yönde akan kan ise daha sıcaktır (*kırmızı*). Böylece ısı dokudan damara, oradan da göğüse geçer (*kırmızı oklar*). Göğüsteki ısı değiştiricisi ise aorttur.

yor). Bunun da ötesinde, hava odacıkları karındaki ek yalıtım sağlayan hava keseciklerinin yanında bulunuyorlar.

Güvelerin damar sistemleri de göğüsten ısı kaybının önlenmesine yardımcı oluyor. Karın bölgesinde depolanan besinleri taşıyan kan, potansiyel olarak, hava keseciklerinin ısıyı yalıtma özelliğini sıfıra indirebilir.

Kan, karında tek bir damarda akar ve göğüsten geçerek kafaya gelir. Kafada, çevre dokuya boşalır ve bundan sonra karına geri döner.

Kuramsal olarak, kan karın bölgesine geri dönerken göğüsten ısı taşıyabilir. Uygulamada ise, dolaşım sisteminin karındaki bir bölümü ve göğüsteki bir bölümü karşıt-akışlı ısı değiştiriciler gibi çalışır ve ısıyı göğüsten kaçmadan yakalayan biyolojik yapılar olarak işlev görürler. Karşıt-akışlı bir ısı değiştiricisinde, birbirinden ayrı fakat bitişik kanallardaki iki sıvı veya gaz birbirlerine karşıt yönde akar. Bir kanaldaki akışkan diğer kanaldakinden daha sıcaksa, ısı sıcak akışkan soğuk akışkana geçer.

Cuculiinidin karınsal ısı değiştiricisi güvenin hava keseciklerinin altındadır; soğuk kanı karından göğüse taşıyan kan damarından ve bu damarı çevreleyen dar bir doku bölgesinden oluşur. Göğüste ısıtılan kan bu dokunun içinden karına akar; yani, damarlardaki kanın yönüne karşıt yönde... Böylelikle de, dokudaki ısı göğüse akmakta olan soğuk kana geçer.

Karından çıkan kan damarı göğüs bölümüne girerken aort halini alır ve cuculiinidin ikinci ısı değiştiricisini oluşturur. Damar, göğüse girdikten sonra kolları birbirine bitişik ters bir U çizer; önce yukarı, göğüsün üst kısmına doğru gider, sonra da -kafaya doğru dönmeden önce- aşağıya doğru keskin bir dönüş yapar. Karından göğüs bölgesine akan kan başlangıçta soğuktur ancak damarda ilerledikçe ısınır. Bu yüzden de, aşağı inen koldaki kan, yukarı çıkan kolla geri döner.

Bu ısı değiştiricisinin ne denli etkili olduğunu anlamanın bir yolu kan damarlarının şeklini değiştirmektir. Örneğin, göğüsteki ısı değiştiricisinin iniş ve çıkış kollarını birbirinden ayırırsak, aşağı inen kısımdaki ısının kafaya verilerek kaybolacağını kestirebiliriz. Ne yazık ki, ufacık bir güvede bir sürü şeyi bozmadan bu ameliyatı yapmak hemen hemen olanaksız. Örneğin, kan akış hızına müdahale ettiğimizde ısının vücuttaki hareketi etkilenecektir.

Bununla birlikte, kış cuculiinidindeki ısı değiştiricinin değeri konusunda bir yargıya varabilmek için, bu güvenin damar sistemini sfenks güvelerinde (Sphingidae) ve dev ipek güvelerinde (Saturniidae) görülen damar sistemleriyle kayıslayabiliriz. Hem sfenks güveleri hem de dev ipek güveleri özellikle tropikal bölgelerde bulunan büyük gövdeli hayvanlardır. Bu böceklerde aort bir ısı değiştiricisi yerine bir "soğutma hal-

kası" oluşturacak biçimde düzenlenmiştir. Aşağı inen kol uzamıştır ve yukarı çıkan koldan uzaklaşarak bir halka oluşturmuştur. Bu halka, ısıyı aortun diğer kısmına geri vermek yerine kendinde tutar ve göğüsten uzaklaştırır.

Değişik fizyolojilerin çok farklı etkiler oluşturduğunu görüyoruz. Sfenks güvelerinin ve dev ipek güvelerinin kütleleri cuculiinidlerden 60 kat büyük; bu yüzden de çok daha kolay ısınmaları beklenebilir. Ancak, tam tersine, fazla ısıyı kafaya ve karına, bu bölgelerden de havaya verirler ve ısı kaybedilmiş olur. Bu güveler genellikle 30°C'nin üstündeki hava sıcaklıklarında uçarlar. Cuculiinidlerse fazla ısılarını hiçbir zaman "çöpe atmazlar". Küçücük gövdelerine bağımlı kalmaksızın, hava sıcaklığı 20°C'ye ulaştığında uçmaktan vazgeçerler, çünkü ısı onları takatsız bırakmıştır. Kış güvelerinin verimli ısı tutma mekanizmalarının bir bedeli var, ancak bu bedeli ödemek zorunda kalmıyorlar.

Kış güvelerinin ısı değiştiricileri göğüs ısısını tutmakta çok etkinse de, dolaşım sistemleri güveler arasında hiç de biricik değil; pulsu mantoları da öyle... Bu böceklerin dolaşım sistemleri birçok küçük yaz güvesinin dolaşım sistemine çok benziyor. Örneğin, çadırlı tırtıl güvesinin aortunda aşağı inen kol, yukarı çıkan kola yakındır fakat bitişik değildir. Bu ufak fark çadırlı tırtıl güvesinin ısı tutabilme yeteneğini etkiler. Uçuş sırasında göğüs sıcaklığı kış cuculiinidlerininkiyle aynı olan çadırlı tırtıl güvesi, ısısının bir kısmını çöpe atar. Bu yüzden de, kış güvelerine kıyasla daha sıcak havalarda uçabilir, ancak düşük hava sıcaklıklarında uçabilme yeteneği yoktur.

Uçuş için gerekli ısıyı üretebilmek ve koruyabilmek, kış mevsiminde yaşamlarını sürdürebilme sorununun yalnızca bir bölümü. Kış güveleri zamanlarının % 99'unu soğukta ya da uyuşuk bir halde geçirdikleri için, uygun "ılık" bir gece beklemek üzere devinimsiz dururken donmayı veya katılaşmayı önleyecek bir yola gereksinimleri vardır.

Birçok yaz böceği yetişkinliğe erişmeden önceki evrelerde biyolojik antifrizler üreterek yaşamlarını sürdürürler. Kış güvelerinin de bunu yapıp yapmadığını merak ettim. Notre Dame Üniversitesi'nden John G. Duman ile birlikte güveleri ortalama üç haftalık süreler için buzdolabında tutarak kanlarının donma noktasını saptadık; yani, içsel buz kristallerinin var olduğu bir ortamdaki donma noktası. Ufacık bir kristal bile donmayı

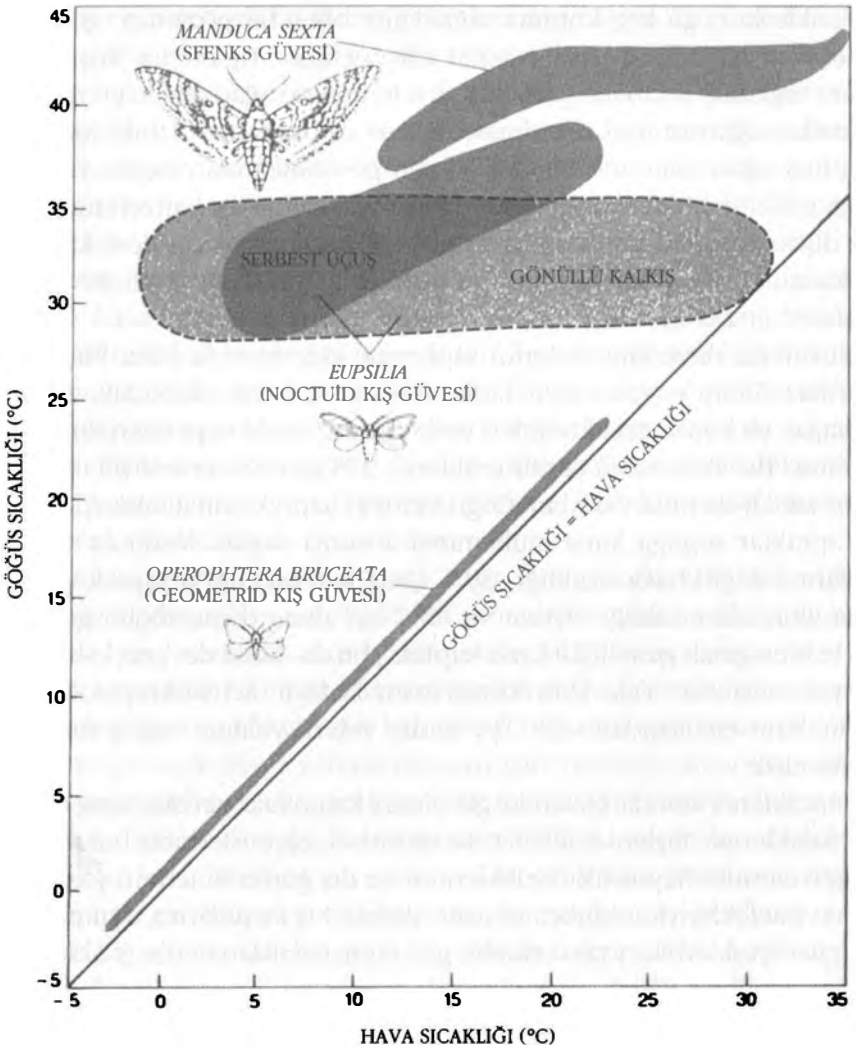
hızlandıracaktır, çünkü su moleküllerinin bağlanabilmesi için bir yüzey oluşturur.

Güvelerin –1°C ile –2°C arasında donduğunu gözledik; bu da yaz mevsimine uyum sağlamış böceklerin donma noktasına yakındır. Doğadan yeni yakalanmış güvelerin kanlarının donma noktası da hemen hemen aynıydı. Bu gözlemler, cuculiinidler antifriz oluştursa bile bunun miktarının çok az olduğuna işaret ediyordu; kanlarında böyle bir madde olsaydı, donma çok daha düşük kan sıcaklıklarında başlardı.

Başka bir olasılık daha vardı; vücut içinde başlangıç oluşturabilecek bir buz kristali "tohumunun" oluşmasını ya da böyle bir kristalin vücuda girmesini engelleyecek bir mekanizma, güvelere aşırı-soğuyabilme yani standart donma noktasının altındaki sıcaklıklarda donmadan kalabilme yeteneği sağlıyor olabilirdi. Aşırı-soğuma sınırı, buz kristallerinin hızla büyüdüğü ve hayvanı ansızın dondurduğu an olarak tanımlanır. Güvelerde bu an hızlı, geçici bir sıcaklık yükselmesi ile kolaylıkla saptanabiliyordu. Hızlı büyüme sırasında su molekülleri kendiliklerinden birleşip buz kristali oluştururken ısı açığa çıkartırlar; bu da birkaç derecelik bir sıcaklık artışına neden olur. Bu hızlı büyüme sıcaklığı aynı zamanda kış cuculiinidlerinin öldükleri noktadır, çünkü hiçbiri donmadan kurtulamaz.

Buzsuz bir ortamda çok yavaş soğutulan güvelerde aşırı-soğuma sınırı çok değişkendi: –4°C ile –22°C arasında. Bunun da ötesinde, donma anı belirli bir sıcaklık etrafında kümeleşmiyordu. Böylesi bir değişkenlik, kış güvelerinde aşırı-soğumanın uyarlanmış bir özellik yerine gelişigüzel bir olgu olduğunu düşündürüyordu. Gerçekten de, hiçbir zaman donma sıcaklıkları ile karşı karşıya kalmayacak birçok yaz güvesinde gözlenen bir özellik, kış güvelerinin aşırı-soğuma yeteneklerine çok benziyor.

Aşırı-soğumanın, büyük olasılıkla, kış koşullarında yaşayabilmek için gelişmiş özel bir uyum olmamasına karşın, standart donma noktasının altındaki bir noktaya kadar donmaksızın soğumayı olanaklı kılan her yetenek, böceklerin düşük hava sıcaklıklarında yaşamda kalmalarını sağlayacaktır; vücutlarına girecek buz kristallerini içermeyen, kuru bir ortamda olmaları koşuluyla. Topraktaki küçücük bir oyuk, çürümekte olan bir kütük parçası ya da bir ağaç kabuğunun altı, kış uykusuna yatan böcekler için ideal bir yaşamortamı oluşturur. Peki, kış güveleri buzdan ve ani sıcaklık düşüşlerinden kaçmak için nereye gidiyorlar?



Şekil 38. SÜREKLİ UÇUŞ HALİNDEKİ YAZ VE KIŞ GÜVELERİNİN GÖĞÜS SICAKLIKLARI VE HAVA SICAKLIKLARI. Bir yaz güvesi olan sfenks güvesi *Manduca sexta*, uçuş öncesinde göğüs sıcaklığını 40°C'ye çıkartmalıdır; 35°C civarındaki hava sıcaklıklarında havada kalabilir. Hava sıcaklığı 12°C olmadan uçuşa başlayamaz. Öte yandan, *Eupsilia* –2°C ile 30°C arasında uçabilir (*grr*) fakat hava sıcaklığı 5°C'nin altındaysa titremek için sık sık durur. Hava sıcaklığı 20°C'nin üzerine çıktığında ise aşırı derecede ısınır. *Operophtera bruceata* ise –30°C ile 25°C arasındaki hava sıcaklıklarında uçabilir ve göğüs bölgesini çok ısıtmak zorunda kalmaz. Hava sıcaklığı (ve göğüs sıcaklığı) 25°C dolaylarında olduğunda aşırı ısınır.

Renklerin çoğu kez koruma sağladığını bilen bir gözlemci, güvelerin ağaçlarda dinleniyor olabileceğini düşünebilir. Tıpkı yaz koşullarına uyum sağlamış akrabaları gibi, kış güvelerinin de ağaç gövdeleri üstünde kamuflaj sağlayan renkleri olmasının nedeni başka ne olabilir ki? Örneğin, huş ağacı üzerinde hemen hemen görünmez olan beyaz ve krem rengi güveler; köknar ya da ladin ağaçlarıyla kaynaşan kahverengi güveler; dişbudak ağacı üstünde kayboluveren siyah güve çeşitleri; kayın ya da karaağaç ile uyum sağlamış gri güveler vardır. Hatta bazı güveler likenlere bile benzeyebilirler.

Güvelerin dinlenme yerlerini saptamak için dışarıda koca bir kapalı alan hazırladım ve içine çam, ladin, huş ağacı, kayın, dişbudak, akağaç, karaağaç ve kiraz ağacı kütükleri yerleştirdim; yerde yapraklardan bir örtü vardı. Bir akşamüstü çeşitli renklerde 173 güveyi serbest bıraktım ve ertesi sabah da onları aradım. Çoğu yerdeki yaprakların altındaydı.

Yapraklar soğuğa karşı mükemmel koruma sağlar. Vermont'ta kışın sonlarına doğru hava sıcaklığı −30°C kadarken yeri örten yaprak tabakasının altındaki sıcaklığı ölçtüm ve −2°C'nin altına düşmediğini gördüm. Böyle bir sığınak genellikle karla kaplıdır; bu da -belki de- gereksiz bir ek bariyer oluşturur. Yale Üniversitesi'nden Dale F. Schweitzer dökülmüş yaprakların en azından −23°C'ye kadar yeterli yalıtımı sağlayabildiğini göstermiştir.

Yaprakların altında gizlenen güvelerin kamuflaja gereksinimleri yoktur. Renklerine ilişkin açıklama ise evrimsel geçmişlerinde bulunabilir. Kış güvelerinin fizyolojik özelliklerinin ve dış görünümlerinin yaz güvelerinin özellikleriyle oldukça benzer olması, kış koşullarına uyum sağlamış güve çeşitlerinin yazın etkinlik gösteren atalardan evrilmiş olduklarını akla getiriyor. Eğer bu gerçekten doğruysa, kış güvelerinin bir zamanlar büyük olasılıkla ağaçların üstünde yaşadıklarını düşünebiliriz. Yeni alışkanlıklar edindikten sonra renkleri yansız bir özellik haline geldi ve değişmedi. Bu savın doğruluğunu kabullenirsek, "tersine dönmüş" bir yaşam döngüsünün birbirinden bağımsız olarak birçok kereler evrildiğini düşünebiliriz. Gerçekten de, Cornell Üniversitesi'nden John. G. Franclemont'a göre, sınıflandırma bilimine ilişkin bulgular da kış cuculiinidlerinin birden fazla soydan evrildiğine ve hepsinin de kışın yaşamlarını sürdürebilmek için aynı stratejiyi geliştirdiğine işaret ediyor.

Güveler dinlenecekleri zaman çoğu kez donmaktan korunabilecekleri bir barınak ararlar, ancak başka zamanlarda fazlasıyla kuytu ve sıcak bir saklanma yerinden kaçınarak enerji dengelerini optimize edebilirler. Dinlenirken vücut sıcaklıkları ne denli düşük olursa (donma noktasının hemen yakınlarında), enerji rezervleri o denli uzun süre dayanacaktır; çünkü metabolizma soğuk havada yavaşlar. Örneğin, dinlenme halindeki kış güvelerinde yapılan enerji metabolizması ölçümlerine dayanarak, altı gram bitki özsuyu şekeri ile dolu 0,1 gram ağırlığındaki bir güvenin –3°C'lik hava sıcaklığında (ve vücut sıcaklığında) 193 gün boyunca dinlenme halinde kalabileceğini hesapladım. Sıcaklık 3°C artırıldığında, yani 0°C olduğunda, bu yakıt yalnızca 24 gün dayanacaktır. 10°C'de ise enerji rezervleri yalnızca 11 gün yeterli olur. Güvelerin gerçekten de mümkün olan en düşük sıcaklıkta kalmaya çalışıp çalışmadıkları henüz bilinmiyor. Bunun yapılabilmesi önemli bir risk içeriyor: Açık bir yerde hareketsiz durmaya kalkıştıklarında donabilirler.

Eldeki kanıtlar güvelerin soğuğa karşı direnç sağlayabilecek, yüksek derecede özelleşmiş uyum biçimleri olmadığına işaret ediyor; tıpkı ısı üretmek için benzersiz uyum biçimlerine sahip olmayışları gibi... Öte yandan, yaprakların altında barınma yerleri arama biçiminde davranışsal bir uyum geliştirmeleri güveler için yeterli olmuştur, çünkü esnek olabilmelerine yol açar. Hava verimli bir uçuş için yeterince ısınır ısınmaz harekete geçebilirler ve aynı gece sıcaklık tehlikeli bir düzeye düşerse birkaç saniye içerisinde sığınak bulabilirler. Halbuki antifrizlere bulanarak donmaktan kurtulabilecekleri uyum yolları geliştirmiş böceklerin tümüyle etkin hale gelebilmeleri oldukça uzun bir geçiş süresi gerektirir; erken bastıran kış gecelerinde bu geçiş için zaman kalmayabilir. Antifrizler (temelde alkoldürler) zehirleyicidir ve uyuşukluk verir. Bu maddeler sonunda daha az zehirleyici kimyasallara çevrilir, ancak bu çok yavaş ilerleyen bir süreçtir; özellikle de hayvanın sıcaklığı çok düşükse...

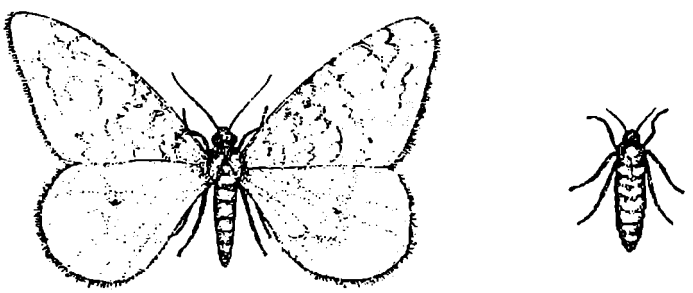
Kış cuculiinidleri soğuğa çok iyi uyum sağlamış görünüyorlar fakat bunların özelliklerinin kış etkinlikleri için olası tek özellik oldukları sonucuna varmak hata olur. New England'da, havanın dona çektiği gecelerde *Operophtera bruceata* türünün erkeklerinin ormanda, uçmayan miskin dişileri aradığını görebiliriz. Güneşli günlerde de uçabilen bu güveler, –3°C'lik hava sıcaklıklarında ve kasım ayında orta şiddetteki kar fırtınala-

rında bile hareketlidirler (kasım sonlarında, tümüyle ortadan kalkmadan önce, erkekler yalnızca güneşli günlerde öğle üzeri uçarlar).

Geometridae ailesindeki kış koşullarına uyum sağlamış birkaç türden biri olan *Operophtera* ne güneşlenir (halbuki bu gündüz uçan böceklerin tipik ısınma davranışıdır), ne titrer, ne de cuculiinidlerde görülen yalıtıma sahiptir. Bu erkekler çok düşük vücut sıcaklıklarında işlevlerini sürdürebilirler; sıfıra yakın kas sıcaklıklarında rutin olarak uçabilen tek güve türü onlardır. Uçmaya başlamadan önce ısınmak zorunda olmayan *Operophtera*, titremeye harcanacak enerjiyi sakınmış olur.

Aşırı büyük kanatlar ve düşük vücut ağırlığı da böceklerin saniyede iki ila dört vuruşluk bir kanat hızı ile havada kalarak enerjilerini sakınabilmelerine katkıda bulunur -cuculiinidlerde gerekli olan saniyede 60 vuruşluk hızdan çok daha az... Kış koşullarına uyum sağlamış çoğu böcekte olduğu gibi, yetişkinler yemek yemez; sindirim yolları da kaybolmuştur. Kullandıkları tüm enerji larva aşamasındayken biriktirilir ve depolanır. Bu durum için belirli bir neden-sonuç ilişkisi öne sürebilmek olanaksız, ancak bir sindirim sistemine sahip olma gereksiniminin ortadan kalkması uçuş için gereken enerjiyi azaltmış olmalı.

Ekvator düzlüklerinin yakınlarında yaşayan geometridlerde de *Operophtera*'nınkilere benzer özellikler vardır, ancak *Operophtera*'da olduğu kadar abartılı değildir. Cuculiinid kış güvelerinde olduğu gibi, *Operophtera*'nın soğuk hava etkinliklerine uygun tasarımları öncelerde var olmuş bir biçim üzerine modellenmiş gibi görünüyor ancak bu model noctuidlerdekinden oldukça farklıdır.



Şekil 39. Erkek *Operophtera*'nın (*solda*) büyük kanatları vardır. Bu özellik, göğüs kaslarını çok fazla ısıtmadan uçabilmesini açıklar. Kanatlarını saniyede yaklaşık 60 kez çırpan kış cuculiinidlerinin tersine, erkek *Operophtera* güveleri kanatlarını saniyede iki kez çırparlar. Bu türün dişisi (*sağda*) uçmaz.

Bazı noctuidlerin ve geometridlerin kışın aktif olabilme konusundaki şaşırtıcı yetenekleri anatomi, fizyoloji ve davranışlardaki küçük evrimsel değişikliklerin birleşerek yeni bir çevrede başarıyı nasıl getirdiğine ışık tutuyor. Kış güveleri yakın akrabalarına hâlâ çok benziyorlar, fakat sahip oldukları küçük farklılıklar birleşerek bu böceklerin kış koşullarına uyum sağlamasına olanak tanıyor.

Koalanın Fizyolojisi



Bu narin keseli, okaliptüs yapraklarını yer
(ki, bu yapraklar başka hayvanlar için zehirleyicidir),
çok az su içer ve bir barınağı yoktur. Yapılan son
çalışmalar, koalanın bu farklı nişte yaşamını
nasıl sürdürebildiğine ışık tutuyor.

• • •

Robert Degabriele
Temmuz 1980

Bir koala gören kişilerin (daha doğrusu bir koala fotoğrafı gören kişilerin, çünkü bu hayvanlar Avustralya dışında yalnızca San Diego Hayvanat Bahçesi'nde yaşıyorlar) ortak tepkisi bu hayvanı canlı bir oyuncak ayıymış gibi düşünmek oluyor ve evlerinde besleyip besleyemeyeceklerini soruyorlar. Koala elbette ki bir ayı değil ve evde beslenemez. Koala bir keseli hayvan; yavrular henüz cenin aşamasındayken doğuyorlar ve yaşamlarının ilk aylarını ananın memelerini örten kesesi içinde geçiriyorlar. Önceleri koalaları evde besleyebilmek mümkündü, fakat sonraları Avustralya'da katı koruyucu yasalar yürürlüğe kondu, çünkü hayvanı postu için avlamaya başlamışlardı.

Koalanın bilimsel ismi *Phascolarctos cinereus*; Yunancada keseli ayı ve kül grisi anlamına gelen sözcüklerden türetilmiş. Bu hayvan, bilimsel olarak bir "arboreal folivore", yani, ağaçlarda yaşar ve yaprak yer. Avustralya'da yetişen *Eucalyptus* cinsinin 600'den fazla türü içinden özellikle 35 kadarı koalanın ağacıdır. Yetişkin bir koala hemen hemen yalnızca okaliptüs yaprakları yiyerek beslenir. Bu yaprakların yağları diğer memelilerin çoğu için zehirleyicidir. Koalanın okaliptüs yapraklarıyla beslenebilmesini sağlayan uyum biçimlerinin neler olduğunu merak etmemek mümkün de-

ğil. İşte bu konu koalalarla yaptığım çalışmaların odak noktası oldu; bu çalışmalara zaman zaman geri döneceğim.

Gelişmiş bir koala ortalama dokuz kilogram ağırlığında ve en fazla 62 santimetre boyundadır. Postu kalın ve yünsüdür; bacakları uzundur ve parmakları iyice pençeleşmiştir. Ön ayaklarında içteki iki parmak ve arka ayaklarında içteki bir parmak diğerleriyle, tıpkı bizim elimizdeki başparmaklar gibi, belirli bir açı yapar. İşte koalanın iyi bir tırmanıcı olmasını sağlayan da bu yapıdır. Yalnızca bir ağaçtan diğerine gitmek için aşağıya inen koala, yerde dört ayak üstünde yürür. Zamanının çoğunu, ağacın üstünde, gece ve gündüz ya uyuyarak ya da yaprak yiyerek geçirir.

Koalalar genellikle iki senede bir çiftleşirler. Çiftleşme mevsimi ilkbaharın başlarından yazın ortalarına kadar uzanır; gebelik süresi ise 35 gün kadardır. Yeni doğmuş bir koala (genelde her batında bir tane yavrularlar) yaklaşık 19 milimetre boyunda ve 5,5 gram ağırlığındadır. Bu minik yaratık hiç yardımsız keseye tırmanır -koalanın kesesinin olağandışı bir özelliği var; arkaya açılıyor- ve memelerden birine yapışır. Aradan yaklaşık altı ay geçip de boyu 20 santimetreye ulaştıktan ve kürkü iyice geliştikten sonra genç koala keseden çıkar. Ancak, bir altı ay daha ana sırtında taşınacaktır. Altı aylık koala memeden kesilmiştir; artık okaliptüs yapraklarından oluşan beslenme biçimi için hazırdır.

Memeli hayvanlar için yapraklardan oluşan bir beslenme biçimi birçok diğer besin çeşidine kıyasla çok zayıf bir enerji kaynağı sağlar. Bunun da ötesinde, yaprakların sindirilmesi konusunda, memeliler diğer hayvanlardan daha beceriksizdirler. Bu yüzden de, ağaçlarda yaşayıp yaprak yiyen birçok memeli enerji bütçelerinin sınırlarında yaşar. Böylece, biyolojik açıdan başarılı olmasına karşın, koalanın bu başarısı oldukça güvenilmez temeller üzerine kurulmuştur.

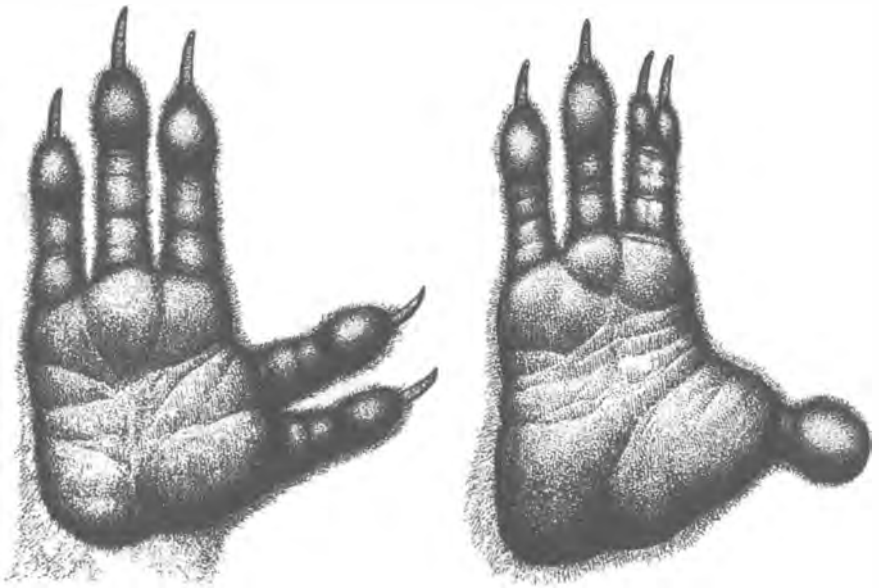
Okaliptüs yapraklarındaki uçucu yağların, koalanın beslenme davranışındaki rolünün ne olduğu sorusunu yanıtlayabilmek için çok zaman ve çaba harcanmıştır. Hayvanın tercihinin bir okaliptüs türünden diğerine ve hatta aynı tür içinde bir ağaçtan diğerine değiştiğinin gözlenmesi, koalanın yaprakları yağ içeriklerine göre seçtiği ve böyle yapmak için belirli bir nedeni olduğu yolunda yaygın bir kanıya yol açmıştır. Bu seçim için öne sürülen nedenler, yağların koalanın körbağırsağında (*voluminous cec-*

um) gösterdiği mikrop öldürücü etki ve yağların vücut sıcaklığının korunması için ısı üretme işlevi olmuştur.

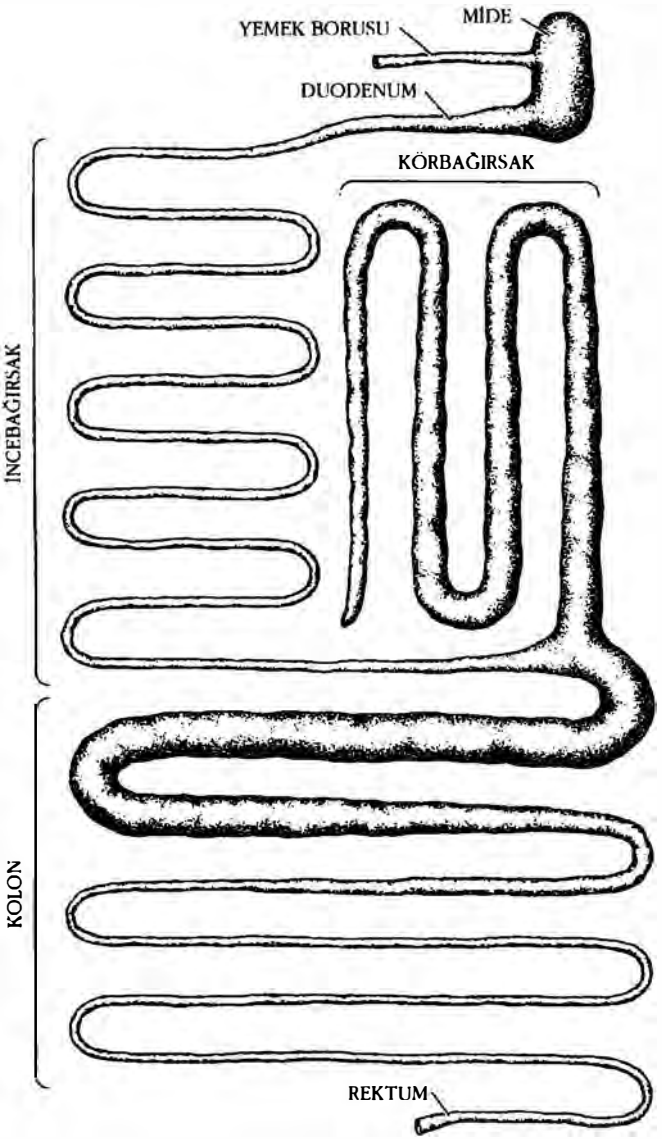
Sidney'de Uygulamalı Bilimler Müzesi'nden Ian Southwell yakın zamanda koala üzerine yaptığı bir araştırmada okaliptüs yapraklarındaki uçucu yağların bileşimini araştırdı. Southwell bu yağların yaprak içindeki miktarı ile koalanın beslenme düzeyi arasında bir bağlantı bulamadı. Bu sonuç, koalanın yaşamortamındaki başarısının başka hayvanlar için zararlı olan yağların zehirini etkinsizleştirme yeteneğine bağlı olduğuna işaret ediyor. Diğer bir deyişle, koala, okaliptüs ağaçlarının kimyasal savunma mekanizmasını yenebilmiş bir keselidir.

Koala bu yolla bol bulunan bir kaynağa ulaşabilmiştir. Peki, bu kaynağı nasıl kullanıyor? Okaliptüs nasıl besin, su ve sığınak sağlayabiliyor?

Bu soruları yanıtlarken atacağımız ilk adım koalanın sindirim sisteminin anatomisini ve fizyolojisini göz önüne almak olmalıdır. Tıpkı diğer otçul memeliler gibi koala da selülozu sindiremez ve bu yüzden de selülozu



Şekil 40. Koalanın elleri ve ayakları uzun ve güçlü pençelere ve insan başparmağına karşılık gelen parmaklara sahiptir. Bu özellikleri hayvanın ağaçlardaki hareketliliğine uyum sağlamıştır. Koalanın elinde (*solda*) iki başparmak vardır, ayağında ise bir tane. Ayakta ikinci ve üçüncü parmaklar birleşmiştir ve sık sık hayvan tarafından kürkünü taramak için kullanılır. El ayaları ve ayak tabanları ise kavramayı kolaylaştıracak biçimde boğumludur.



Şekil 41. Koalanın sindirim yolu, bağırsak uzunluğunun yaklaşık % 20'sini oluşturan körbağırsak açısından ilginçtir. Koala başlıca besin maddesi olan yapraklardaki selülozu sindiremediği ve bu iş için mikroorganizmalara bağımlı olduğu için, körbağırsak, mikropların işlerini yapabilmesini sağlamak üzere yaprakların sindirim sisteminden geçişinin geciktirildiği bir fermantasyon odacığı olarak işlev görür. Koala okaliptüs yapraklarındaki yağların zehirleyici özelliğini etkisizleştirebilir.

sindirebilen mikroorganizmalara bağımlıdır. Mikroorganizmaların sindirim sistemindeki yerleşim yerleri, otçul memelilerin mide-öncesi ve mide-sonrası sindiriciler olarak sınıflandırılabilmeleri için bir temel sağlar. Mide-öncesi kategoride sığır benzeri döleşli (plasentalı) memeliler ile kanguru ve vallabi gibi keseliler vardır. Mide-sonrası grup ise at ve tavşan gibi döleşli memeliler ile fırça kuyruklu kuskus ve koala gibi keselileri içerir.

Mide-sonrası sindiricilerde mikroorganizmaların en sık görüldüğü yer, incebağırsakla kalınbağırsağın birleştiği yerde bağırsak sisteminin arka uzantısı olan körbağırsaktır. Körbağırsak koalanın sindirim sisteminin en ilginç parçasıdır; yapılan son gözlemler mide-sonrasındaki bağırsağın toplam uzunluğunun yaklaşık % 20'sini oluşturduğunu göstermiştir. Bu bölme yaprakların geçişi geciktirilerek mikropların selülozu sindirmesinin sağlandığı bir fermantasyon odacığı işlevini görür.

Böylesine büyük bir körbağırsağa sahip olmak, koalanın karbonhidrat gereksiniminin tümüyle mikropların selülozu sindirmesiyle karşılandığı anlamına gelir. Hayvanın azot -yani protein- karşısındaki durumu daha da güvencesizdir. Koalanın pozitif azot dengesini koruyabilme yeteneğini ölçmek için, Avustralya, Yeni Güney Galler Üniversitesi'nde, çalışma arkadaşlarımla birlikte kafeslerde tuttuğumuz bir grup koalayı yalnızca taze *Eucalyptus punctata* yaprakları ile besledik (Bu bitki koalaların yapraklarını yedikleri bir ağaç olarak biliniyor). Hem yaz hem de kış boyunca azot alımını ve salımını ölçtük.

Bekleneceği gibi, böyle bir beslenmeyle koalanın tüm yıl boyunca pozitif azot dengesini koruyabildiğini bulduk. Ancak bu dengeye ulaşma yolu pek tahmin edilebilir değildi. Sindirilebilir azot girdisi her zaman aynı olduğu halde, besin alımı kışın çok daha fazlaydı. Başka bir deyişle, koalalar kışın azot dengelerini koruyabilmek için daha fazla yaprak tüketiyorlardı.

Bunun açıklaması muhtemelen yaprakların kalitesindeki mevsimsel değişimlerde yatıyor. *Eucalyptus punctata* benzeri okaliptüsler ilkbaharda ve yaz başlarında hızla büyürler, fakat çiçeklendikten sonra büyümeleri yavaşlar. Bu yüzden de, kışın yapraklar daha yaşlı ve daha lifli olur; sindirilebilir azot içerikleri de daha azdır. İşte bu, ağaçlarda yaşayıp yaprak yiyen memeli hayvanların enerji bütçelerinin sınırlarında yaşadıklarına ilişkin bir kanıt.



Şekil 42. Koala karakteristik yaşamortamı okaliptüs ağacında yaprak yerken. Koala, Avusturalya'da yetişen *Eucalyptus* cinsinin yaklaşık 600 türü arasından 35 tanesinin yapraklarıyla beslenir. Bu yapraklar koalaya gereksinim duyduğu tüm besin maddelerini ve genellikle yeterince su sağlar, öyle ki, hayvan ayrıca su içmek zorunda kalmaz. Koala, gece ve gündüz boyunca aralıklarla ağaçlarda yemek yer ve uyur.

"Harcama hastalığı" olarak bilinen bir olgu koalanın enerji bütçesinin kuşkulu doğasını daha da vurguluyor. Kıtlık zamanlarında koalaların komaya girdikleri ve dolu midelerle öldükleri olmuştur. Ben, azot azlığının ana unsur olduğunu düşünüyorum, çünkü kıtlık sırasında okaliptüslerde pek az yaprak oluyor ya da hiç olmuyor. Var olan yapraklarsa yaşlı oluyor ve çok az sindirilebilir azot içeriyorlar. Yaprakların niteliğindeki bir değişim karşısında koalanın tepkisi büyük olasılıkla daha fazla yaprak yemek olacaktır. Yaprakların niteliği iyice bozulduğunda, gereken yaprak miktarı ve hatta koalanın sindirim sisteminin kapasitesi sınırlayıcı unsurlar haline gelebilir. Bu koşullarda, koalanın beslenme gereksinimlerini karşılayabilmesi fiziksel olarak imkânsız olabilir.

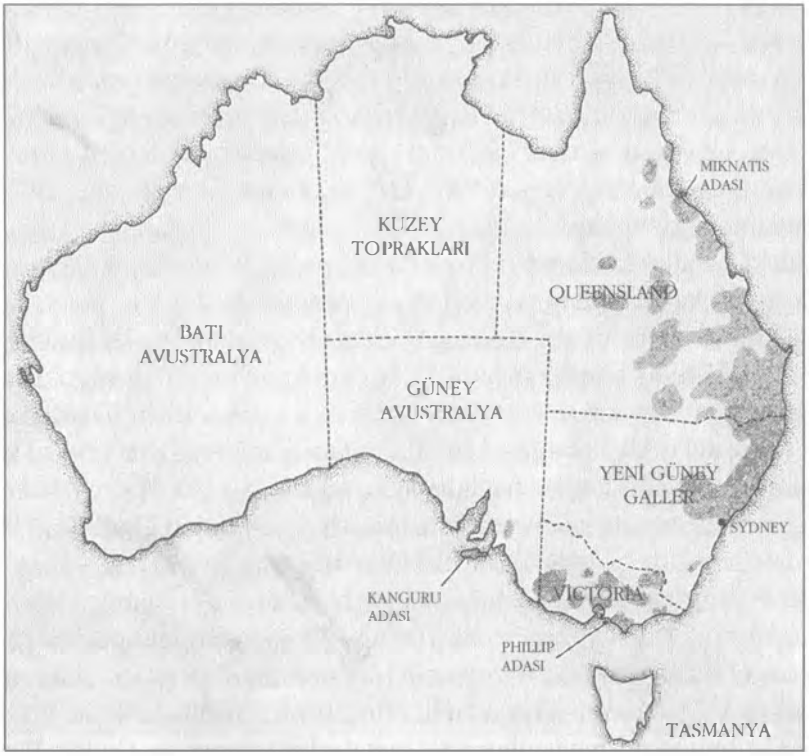
Koalanın çok ender su içme ya da hiç içmeme gibi bir özelliği de var. Bu, Avustralya yerlileri arasında koala hakkında anlatılan çeşitli söylencelerin ortak temasıdır. Bu hayvan için kullanılan yerel isimlerin bazıları -koobor gibi- "su içmez" anlamına gelir. Ancak, Sydney yakınındaki Hawkesbury Irmağı bölgesindeki yerel isimden türemiş koala ismi böyle bir anlam içermemektedir.

Eldeki kanıtlar koalanın normal koşullar altında gereksinimi olan suyu çiyden ve okaliptüs yapraklarından elde ettiğini gösteriyor. Genel olarak canlılarda su kaybı idrarla, dışkıyla (ya serbest su olarak ya da besin parçalansaydı elde edilebilecek metabolik su olarak) ve buharlaşma yoluyla gerçekleşir. İdrarla su kaybı böbrekler tarafından kontrol edilir. Dışkıdaki serbest su içeriği ise kalınbağırsaklar tarafından ayarlanır; metabolik su içeriği ise sindirimin verimliliğine bağlıdır. Buharlaşma yoluyla su kaybı hayvanın vücut sıcaklığını düzenleme mekanizmaları ile yakından ilişkilidir.

Koalada su dengesine nasıl ulaşılırsa ulaşılsın, devir hızı suyun hem bulunabilirliğinin hem de kullanımının bir göstergesi olarak yararlı olacaktır. Bu hız (ve aynı zamanda vücuttaki toplam su içeriği), hidrojenin radyoaktif bir izotopu olan trityumla işaretlenmiş suyun yok olma hızı ve seyrelmesi gözlenerek saptanabilir. Birbirinden oldukça uzak üç koala popülasyonundaki hayvanların su metabolizmalarını inceledik: Biri koalaların yaşadığı bölgenin kuzey sınırlarına yakın Mıknatıs Adası'nda, biri bu bölgenin merkezine yakın Sydney'de ve biri de koala bölgesinin güney sınırındaki Phillip Adası'nda. Vücut suyu toplam miktarında ve devir hızında kayda değer bir fark görülmedi.

Bu bulgu, koalanın mikro düzeydeki yaşamortamının su gereksinimi ve su girişi açılarından hayvan nerede yaşarsa yaşasın, birörnek sayılabileceğini gösteriyor. *E. punctata* yapraklarının serbest su içeriği % 40 (yaşlı ve lifli yapraklar) ile % 65 (genç yapraklar) arasında değişir. Diğer okaliptüs türlerinin yaprakları da en az bu kadar su içerecektir, çünkü su içeriği % 40'ın altına düşen yapraklar kuruyarak ölür. Böylece, normal koşullar altında, okaliptüs ağacının yapraklarının koalaya yeterli miktarda besin ve su sağladığı sonucuna varabiliriz.

Koalanın vücut suyu içeriği görece yüksektir (hayvanın ağırlığının % 77,4'ü). Bu rakam herhangi bir memeli gövdesinin yağ dışındaki bileşe-



Şekil 43. Haritadaki gri alanlar koalanın dağılımını gösteriyor. Bir zamanlar bu hayvan kürkü nedeniyle öylesine yoğun avlandı ki soyunun tükenmesi tehlikesiyle karşı karşıya kaldı. Avustralya koyduğu koruyucu yasalarla birlikte, bu türün yeniden çoğalması için çaba harcadı; özellikle Victoria'da, adalarda ve anakara ormanlarında koloniler kuruldu. En kuzeydeki koloni Mıknatıs Adası'na yerleştiren bir grup koala ile geliştirilmiştir.

ninin su içeriğine yakındır; incelediğim tüm koala gövdelerinde yağ birikimleri olmamasının koalaya özgü olduğuna işaret eden bir ilinti bu. Vücutta yağ olmaması koalanın kararsız beslenme dengesinin bir sonucu olabilir. Ayrıca, hayvanın bu denli yüksek bir vücut suyu oranına sahip olmasını sağlayan da budur. (Suyun çoğu, büyük miktarda ıslak yiyecek taşıyabilen körbağırsaktadır.)

Koalanın su devir hızını yakından incelediğimizde, dikkat çekici miktarlarda su taşımanın yararı açıkça görülebilir. Bu hızı vücut ağırlığının 4/5'i cinsinden ifade edersek, değişen vücut ağırlığının etkisi giderilmiş olur ve bir tür içerisinde ya da türler arasında kıyaslamalar yapabiliriz. Koala ile omurgasızlarla beslenen, toprak üstünde yaşayan, sıçan büyüklüğünde bir keseli hayvan olan kısa-burunlu keseli porsuğu (*Isoodon macrourus*) kıyasladık. İçme suyu olmayan bir adada yaşayan kısa-burunlu keseli porsuğun su devir hızı koalanınkine yakındır (0,8 kilogram vücut ağırlığı başına günlük 179 gram). Bol su bulunan anakarada yaşayan keseli porsuklarda bu oran çok daha yüksektir (243,8 gram). Bu kıyaslama, koalanın yiyeceğinin su gereksinimini de karşıladığı ve bu hayvanın normalde su içmediği düşüncesini destekliyor. Koalanın basit bir böbreğinin olması ve bu böbreğin yüksek oranda su tutabilme yeteneğinin olmayışı, fikrimizi daha da güçlendiriyor. Vücuda az miktarda su alarak yaşayabilecek biçimde evrimleşmiş hayvanlarda, yüksek derişimli idrar üreten tipik böbrekler vardır; öyle ki vücuda giren suyun büyük bir bölümü vücut içinde tutulur.

Koalanın su dengesini nasıl sağladığını inceleme amacıyla, ayrı ayrı kafeslerde tutulan koalalar üzerinde ölçümler yaptık. Koalalara her gün yeni kesilmiş *E. punctata* yaprakları verdik. İçme sularını yazın hep bol tuttuk, fakat kışın zaman zaman kısıtladık. Hayvanın ağırlığındaki değişimlerin yanı sıra, su giriş ve çıkışlarını da ölçtük.

Kafesteki koalaların su devir hızı, özgür yaşayan koalalardaki hızın yarısından fazla değildi. Bu farkın en olası nedeni kafeste olmanın sonucu olarak etkinliklerinin kısıtlanmasıydı. Ağaçlarda yaşayan bir memelide bekleneceği gibi, yapraklar ana su kaynaklarıydı.

Koalaların kışın daha fazla yiyecek ve su tüketmelerine karşın, hem yaz hem de kış mevsiminde içtikleri su, toplam alımın yalnızca dörtte birine karşılık geliyordu. Öyleyse, kışın su alımının artmasının nedeni besin de-

ğeri düşük yapraklardan daha fazla tüketme gereksinimi duymaları olabilir. Diğer bir deyişle, su alımı seviyesini beslenme gereksinimleri belirleyecektir. Her şeye karşın, yiyeceğe ilişkin su alımı, bir kilogram vücut ağırlığı başına günlük 40 ila 50 gram arasında sabit kalır. Sonuç olarak, yediği yapraklar beslenme açısından yeterli olduğu sürece, koala aldığı besinden gereksinimi olan suyu da sağlamış olur.

Koalanın başlıca su kaybı, solunum yüzeylerinden buharlaşma yoluyla olur. İdrarla su kaybı en önemsiz bileşendir. Buharlaşmayla kaybedilen su ve idrar üretimi bir mevsimden diğerine ve hatta içme suyu bulunamadığı zamanlarda bile oldukça az değişim gösterir. İçme suyu olmadığı zamanlarda idrar çıkışında görülen hafif azalma, koalanın böbreğinin domuzda ve kunduzda bulunan böbrek cinsine benzediğini akla getiriyor. Domuz ve kunduzun böbrekleri, içme suyu kısıtlı olduğunda idrarı emer. Ancak koalada idrar miktarının azalması o denli düşüktür ki, ürenin geri emilmesinin asıl nedeninin su tutabilme değil de beslenme ile ilgili olduğundan kuşkulanıyorum.

Dışkı yoluyla su kaybı büyük olasılıkla koalanın su dengesini ayarlamak için kullandığı en etkin yöntem. Koalanın dışkısı her zaman kurudur. İçme suyu bulunamadığı zamanlarda, dışkıdaki su miktarı % 52'den % 43'e düşer. Bu da susuz kalmış bir devenin dışkısındaki su içeriği ile aynıdır. Koalanın, çok bol olmayan fakat düzenli olarak bulunabilen bir su kaynağı ile gayet iyi idare edebileceği çok açık.

Solunum yüzeylerinden buharlaşma yoluyla kaybedilen su oranının fazla olması, su dengesi ile ısıl denge arasındaki ilişkinin önemine işaret eden bir göstergedir. Koalanın vücut sıcaklığını nasıl ayarladığını incelediğimizde bu ilişki daha da belirginleşecek.

Koalanın ağaçlarda yaşayan keseliler arasında olağan olmayan bir özelliği vardır: Herhangi bir barınak aramaz. Bu davranış biçimine (ya da barınak arama davranışının olmamasına) yalnızca bir tek ağaçta yaşayan keseli grubunda daha rastlıyoruz: Ağaç kanguruları. (Barınak arama davranışı, ağaç üzerinde yaşayan döleşli memelilerde çok yaygındır.) Bu, insanı koalanın kürkünün uç çevre koşulları karşısında ne gibi bir koruma sağladığını düşünmeye yöneltiyor.

Yoğunluğu en fazla mm^2 başına 54,4 kıl olabilen sırt kürkü, hayvanın vücut yüzeyinin % 77'sini kaplar. Karın kılları ise sırt kürkünün ancak ya-

rısı kadar yoğundur ve vücut yüzeyinin % 13'ünü kaplar. Bu yoğunluk değişiklikleri kıl uzunluğundaki farklılıklar ile paralellik göstermez; uzun koruyucu kıllar da, daha kısa olan post da tüm vücutta benzerdir. Bununla birlikte kıl uzunluğunda mevsimlere bağlı farklılıklar oluşur. Yaz aylarında uzun kıllarla kısalar arasındaki fark daha fazladır.

Kalın sırt kürkü seyrek karın bölgesi kıllarından daha koyudur; bu yüzden de, güneş ısısını soğurmaya ve yalıtım sağlamaya daha yatkındır. Seyrek karın kılları dikleştirilebilir; böylece de karın kıllarının yalıtım derecesi ayarlanabilir. Bu türden bir örtü, koalaya, guanakonun çevresel denetimini anımsatan bir denetim olanağı veriyor. (Lama benzeri bir Güney Amerika hayvanı olan guanako toplam alanının % 40'ına karşılık gelen yoğun kıllı bir sırt yüzeyine ve karın yüzeyinde kesin çizgilerle belirlenmiş hemen hemen çıplak alanlara sahiptir.) Guanako, duruşunu değiştirerek ısı yalıtımını durgun havada beş misli, rüzgârlı havada ise on misli artırabilir.

Rüzgârlı günlerde ağaç üzerindeki koalalar gözlendiğinde, rüzgâr hızı arttıkça hayvanın yalnızca orta-sırt bölgesini rüzgâra karşı verebilmek için gittikçe daha fazla büzülerek yusyuvarlak bir top halini aldığı görülüyor. Koalalar bunu hava sıcaklığı yüksek olduğunda bile yapıyorlar. Rüzgârın hızı daha da arttığında, kulaklarını da öne doğru kıvırıyorlar ve hava akımına açık hemen hiçbir yerleri kalmıyor.

Koalaların portatif bir barınakları olması düşüncesi, koala postunun yalıtım özelliklerine ilişkin yaptığımız ölçümlerce de desteklendi (Örneğimiz küçüktü ve rastlantısal seçildiği için yaz kıllarından daha fazla içeriyordu ancak yaz ve kış postları arasında pek bir fark da yoktu). Bugüne kadar incelenen 12 keseli hayvan arasında koalanın sırt kürkünün en yüksek yalıtım değerine sahip olduğu saptanmıştır. Bu değer kuzey kutbu hayvanları için bulgulanan değerlerin alt sınırındadır.

Rüzgârın bu yoğun, şilte benzeri sırt kürkü üzerindeki etkisi azdır. Bunun da ötesinde, çok sayıda başka hayvanla karşılaştırıldığında, artan rüzgâr hızı karşısında -en azından 15 kilometreye kadar- koala kürkünün yalıtım değerindeki azalmanın en alt düzeyde olduğu görülür. Yalıtım değerindeki ortalama azalma % 14, minimum ise % 3 gibi şaşırtıcı bir değerdir. Bu veriler, kürkün çok daha yüksek rüzgâr hızlarında bile önemli bir yalıtım düzeyi sergileyeceğine ve ormanda ağaç tepelerinde yaşayan bir

hayvan için mükemmel bir ısıl koruma sağlayacağına işaret ediyor.

Metabolik etkinlik de koala kürkünün ısı düzenleme etkisini tamamlar. Koalanın ana metabolizma hızı, genelde keseli hayvanlar için öngörülen hızın % 74'ü kadardır. (Döleşli memeliler arasında yakalı tembel hayvan ve potto gibi yaprak-yiyenlerde de, öngörülen hızdan benzer düzeyde bir sapma olduğu görülür.) Koalanın yüksek çevre sıcaklıklarına tepkisi hızlı solumaktır. Düşük çevre sıcaklıklarında, düşük metabolizma hızı ve yüksek vücut yalıtım düzeyi eşit etkide bulunurlar -yani, kürk için % 50 ki bu oldukça yüksek bir oran. Öyle görünüyor ki, koalanın metabolizma-yalıtım mekanizması ağaçta yaşayan birçok tropik memelinin sergilediği bir özellik; belki de ağaçta yaşayan memelilerle yerde yaşayan memelileri ayıran genel özellik budur.

Su dengesiyle ısı dengesi arasındaki ilişkiyi incelerken, işe kürkle başladım ve ısıl-düzenleme mekanizmalarına geçtim. Şimdi, buharlaşmayla su kaybı (bir ısıl-düzenleme özelliği) ve metabolizmanın su üretimi (su dengesinin bir yönü) arasındaki ilişkiyi ele alarak bu döngüyü tamamlamak istiyorum. Yaprakların ve dışkının besin bileşimleri temel alınarak, tüketilen bir gram oksijen için metabolizmanın ürettiği ısı miktarları hesaplanabilir. Sonra da, bu süreçlerle oksijen tüketimi arasındaki ilişkiden metabolizmanın ürettiği suyun buharlaşmayla kaybedilen suya oranı türetilebilir. Bu türden hesaplamalar, 30°C'lik (86°F) bir çevre sıcaklığına kadar koalanın buharlaşmayla soğuma gereksiniminin yeterince karşılanabildiğini gösterir; koalanın çevresindeki sıcaklık ise bu değeri ancak kısa sürelerle aşacaktır.

Özet olarak, koala, ekolojik nişi *Eucalyptus* cinsine ait ağaçların bulunduğu çevre olan bir hayvan olarak tanımlanabilir (en genel anlamda). Bu ağaçlar hayvana yiyecek, su ve yaşayabileceği bir yer sağlar. Özelleşmiş sindirim sistemiyle koala, okaliptüs yağlarının zehirleyici etkilerini yenebilir ve okaliptüs yapraklarından yeterince besin ve su özütleyebilir. Koalanın ısıl-düzenleme mekanizması su alımı ile uyumlu olarak çalışır. Diğer unsurlar bir tarafa bırakılırsa bu hayvan potansiyel olarak Avustralya ormanlarının çoğunda yaşayıp çoğalabilecek kapasitededir.

Etçil Bitkiler



Bazı bitkilerde böcekleri yiyebilmelerini sağlayacak kendine çekme, yakalama ve sindirme mekanizmaları evrilmiştir. Böylece, mineral alımlarını artırarak başka pek az bitkinin varlığını sürdürebileceği yaşamortamlarında yaşamlarını sürdürebilirler.

• • •

Yolande Heslop-Harrison
Şubat 1978

Yeşil bitkiler enerjilerini güneşten, karbonlarını atmosferden ve mineral elementlerini su ile topraktan alırlar. Atmosferdeki karbon (karbon dioksit olarak) ve topraktaki besin maddeleri mikroorganizmaların ve hayvanların artıklarıyla yerlerine geri konurlar. Bu yolla hayvanlar ve bitkiler doğanın her zamanki tutumluluğuyla birbirlerini tamamlar. Bununla birlikte, birkaç bitki doğrudan hayvanları yeme, beslenmelerini hayvan avlarını kapana kıstırıp sindirerek tamamlama yeteneğini geliştirmişlerdir. Böyle bir alışkanlığı benimseyen bitkiler, besince fakir çevrelerde yaşamlarını sürdürebilme yeteneğini kazanmışlar; fakat bazı durumlarda bunun bir bedeli olarak, zengin yaşamortamlarında daha olağan bir yaşam tarzı olan diğer türlerle birlikte yaşayabilme ve var olabilme yeteneklerini yitirmişlerdir.

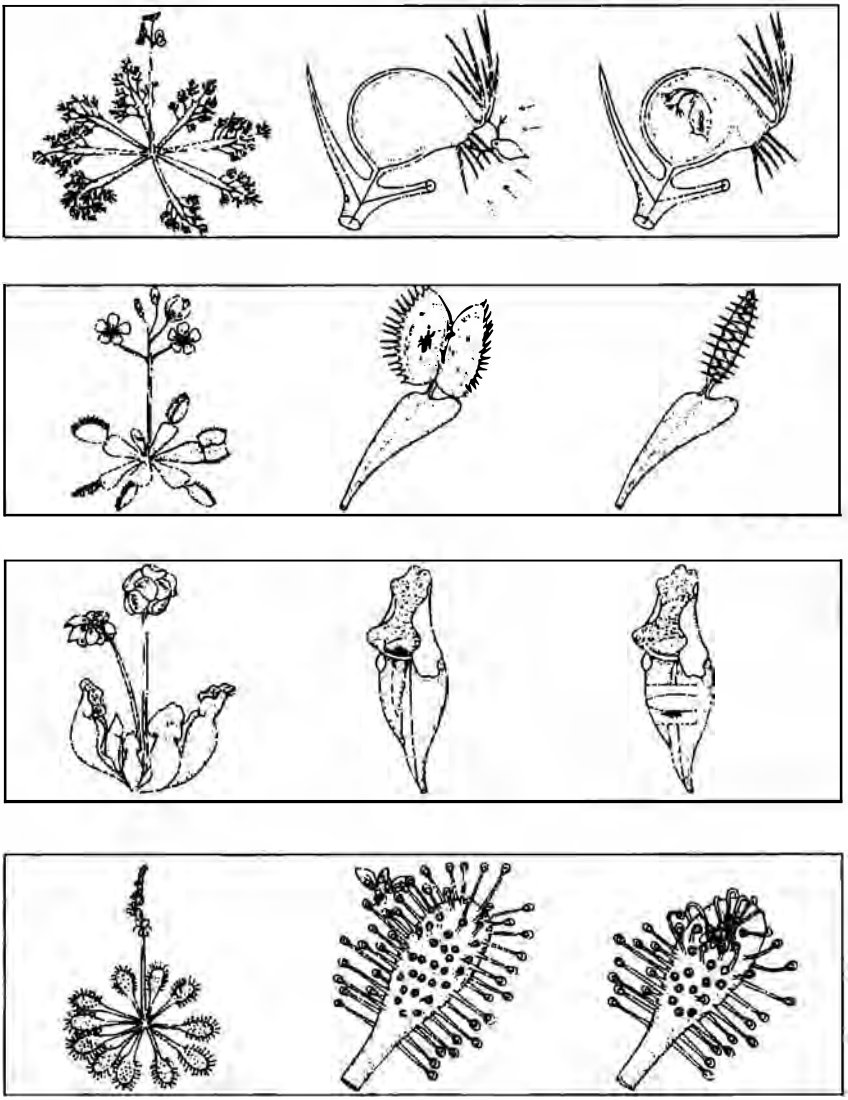
Etçil beslenme alışkanlığı evrimleştirmiş bitkiler avlarını yakalama yöntemlerine göre iki gruba ayrılabilirler: Etken kapancılar ve edilgen kapancılar. Etken kapancılar arasında en iyi bilinenlerden biri sinekkapandır (*Dionaea muscipula*). Bu tür, doğada sadece Kuzey ve Güney Carolina'nın kıyısal düzlüklerinde, belirli yaşamortamlarında bulunur. Ancak, günümüzde yaygın biçimde yetiştirilmekte ve süpermarketlerde bile satılmaktadır. Bu bitkinin doğal avı, zıplayan ya da sürünen böcekler ve

örümceklerdir. Sinekkapanın yapraklarına dokunan av, dokunum tüylerini harekete geçirir, kapan mekanizması tetiklenir ve eklemli yapraklar kapanıverir.

Benzer bir kapan mekanizması, daha küçük bir ölçekte de olsa, aynı bitki ailesinin başka bir cinsinde de bulunur: Suçarkı bitkisi *Aldrovanda*. İsminden de anlaşılacağı gibi, *Aldrovanda* bir su bitkisidir. Bu cins tek bir tür içerir (*A. vesiculosa*) ancak çok yaygındır; orta ve güney Avrupa'da, Asya'nın doğusunda, Japonya'da ve Hindistan'la Avustralya'nın bazı bölgelerinde yetişir. Etken kapancıların en sık görülenleri 150 kadar tür içeren *Ultricularia* cinsine aittir. Bu cinse dahil su bitkilerinde ya da yarı-su bitkilerinde, kapanlar küçük, elastik duvarları olan torbalar biçimindedir. Bilimsel olmayan ismi de bundan türetilmiştir: Torbaotu. Bu torba "kurulu" iken yassı biçimdedir ve girişi hücrelerden oluşan bir kapakla kapatılmıştır. Girişin etrafında kapağın açılmasını tetikleyen dokunum tüyleri vardır. Kapağın açılmasını torba duvarlarının birbirinden uzaklaşması izler ve bu devinim sırasında oluşan su akımı avı torbanın içine sürükler.

İbrikotu ise edilgen kapancılardandır. Kuzey Amerikan *Sarracenia* cinsinde tüm yaprak değişerek avın kapana kıstırıldığı ve sindirildiği ibrik benzeri yapılar oluşturmuştur. Doğu Tropikler'den *Nepenthes* cinsinde ise ibriksi yapı, yaprak ucunun bir uzantısıdır. Av, renk ve kokularla ayartılarak ibriğe girer -tıpkı böceklerin tozlaşma için çiçeğe çekilmesi gibi- ve burada ibrik sıvısında boğulur ve sindirilir. Başka bir strateji ise sinekkâğıdı benzeri yaprakları olan bitkilerde görülür: *Pinguicula* türleri (tereyağotları) ve *Drosera* türleri (güneşgülleri). Bu cinslerde yaprak yüzeyindeki bezler, yapışkan damlacıklar salgılar. Genellikle uçucu bir böcek olan av, renk ya da koku -belki de damlacıklar üzerindeki pırıltılı yansımalar- tarafından çekilir ve damlalar üzerine konduğu anda da kapana kısılır; kaçmaya çalıştıkça daha fazla bezle temas eder ve yaprak yüzeyine iyice yapışır.

Birçok tür için, etçil bitkilerin etkili avcılar olduğu gayet iyi belgelenmiştir ve tuzağa yakalandığı bildirilen hayvan türlerinin listesi hayli kabarıktır. Av olarak yakalanan hayvanlar çoğunlukla küçüktür, fakat *Nepenthes* ibriklerinde fareler (büyük olasılıkla kazayla ibriğe düşmüş kurbanlar) ve *Sarracenia* ibriklerinde de küçük ağaç kurbağaları bulunduğu ol-



Şekil 44. ETÇİL BİTKİLER ARASINDA ETKEN VE EDİLGEN KAPANCILAR. Birincisi torbaotu. Suda yüzmekte olan av, ağız etrafındaki tetikleyici tüylere dokunduğunda, kapıyı oluşturan, dokudan yapılmış kapak açılıverir ve torba ansızın hem suyu hem de avı içine alacak şekilde genişler. İkinci etçil bitki sinekkapan. Bir böcek veya örümcek, yaprak yüzeyindeki tetikleyici tüylerden birine dokunduğunda, yaprağın iki yanı birbirine doğru hızla harekete geçer ve kapan kapanır. Üçüncüsü ise edilgen bir kapancı olan ibrikotu. Av, ibriğin kaygan kenarına çekilir, sindirim sıvısının oluşturduğu bir havuzcuğa düşer ve geriye tırmanamaz. Sonuncusu bir güneşgülü. Küçük uçucu böcekler, çekici renklerle süslü yaprak yüzeyine konduklarında, sindirim enzimlerini salgılayan salgı küreciklerine dokunmuş olurlar.

muştur. Torbaotları zaman zaman küçük balıklar ve iribaşlar yakalarlar, fakat torbalarının genişliği hiçbir zaman birkaç milimetreyi geçmez ve rotatorları, kopepodları, sivrisinek benzeri böceklerin suda yaşayan larvalarını yakalamaya daha uygundur.

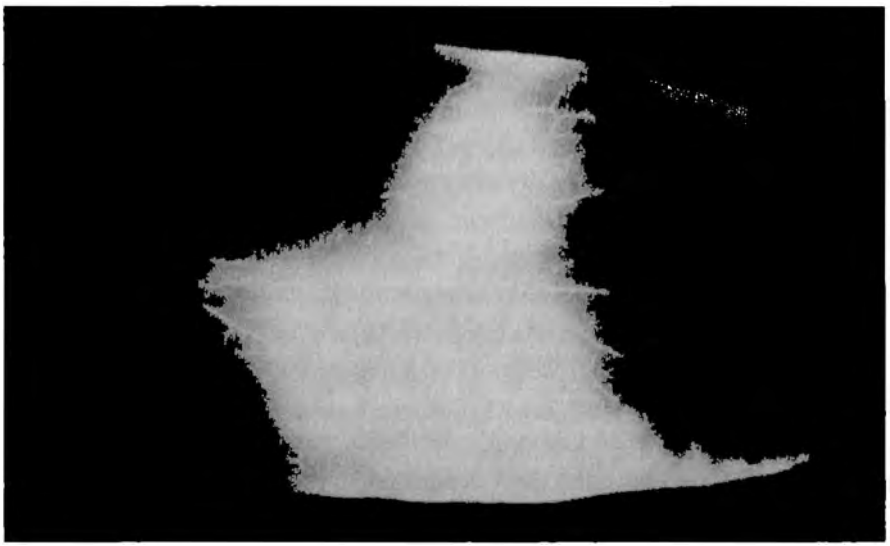
Kapana kıstırılan av miktarı bazen oldukça fazladır. İbrikotunda ibrikler genellikle aylar boyu yaşamlarını sürdürülebilir ve avlarının bozunmakta olan artıklarıyla dolu olurlar. Kapanları kısa ömürlü olan bitkilerde -bir yaprağın etkin yaşamının yalnızca beş gün olduğu tereyağotu gibi türlerde- bir büyüme mevsiminde yakalanan toplam avı saptayabilmek daha zordur. Örneğin, tereyağotlarından *Pinguicula grandiflora* hemen hemen her beş günde bir yaprak verir; öyle ki, bir yaprak rozetinin çapı hiçbir biçimde 8 santimetreyi geçmese de tek bir mevsim boyunca 400 cm^2'lik bir yakalama yüzeyi oluşabilir. Ayrıca, etçil bitkiler zaman zaman yoğun, ormansı kümeler oluştururlar. 30 yıl kadar önce College London Üniversitesi'nde Francis W. Oliver, Barton Broad yakınlarında (İngiltere'nin doğusunda Norfolk kıyısına yakın bir bölge) bir dönüme yakın bir araziye yayılmış güneşgülleriyle kaplı bir alan tarif etmiştir. Güneşgülleri çok sayıda kelebeği kıstırmışlardı. Bu kelebeklerin çoğu Avrupa kıtasından göç eden beyaz kelebeklerdi. Oliver her bitkiye yapışmış dört ila yedi kelebek bulmuş ve kapana kısılmış toplam kelebek sayısının altı milyon dolaylarında olduğunu tahmin etmiştir.

Peki, bitkilerde etçil beslenme alışkanlığı ne işe yarıyor? Etçil bitkilerin fizyolojisi üzerinde çalışan öncülerden biri olan Charles Darwin, koca bir yüzyıldan uzun bir zaman önce bu soruyu kendi kendine sormuştu. Darwin, oğlu Francis ile birlikte, yapraklarına böcekler konarak beslenip yetiştirilen bitkilerin, böcekle beslenmeyen bitkilere kıyasla daha hızlı büyüdüğünü, daha çok çiçek verdiğini gördüler. Daha sonraları Göttingen Üniversitesi'nden Richard Harder ve başkaları da denetim altındaki çevrelerde besinleri dikkatle ayarlanarak yetiştirilen tereyağotlarının, güneşgüllerinin ve torbaotlarının böceklerle beslendiğinde daha iyi büyüdüklerini göstererek Darwin'in sonuçlarını doğruladılar. Bu araştırmacılar ayrıca tereyağotlarının havada uçuşan çiçek tozlarını da kullandığını ve tıpkı böcekleri sindirdikleri gibi bunları da sindirdiklerini buldular.

Kapana kıstırılan avdan özütlenen besinler yapraklara şaşırtıcı bir hızla girer. Birkaç sene önce, Bruce Knox'la birlikte yaptığımız deneylerde,

sindirim ürünlerinin bitki içindeki hareketini izleyebilmek amacıyla karbon-14 ile işaretlenmiş alg proteinleri kullandık. Tereyağotu yapraklarını işaretlenmiş proteinden çok küçük miktarlar kullanarak besledik ve parçalanma ürünlerini otoradyografla izledik. Protein sindiriminin ürünleri aminoasitler ve peptidler iki ya da üç saat içinde yaprağa giriyor, sonra da 12 saat içinde bitkinin sapına geçiyor ve köklerle büyüme noktalarına doğru hareket ediyordu. Yaprak içerisindeki ana yol, odunsu boru yani bitkinin su iletim dokusuydu.

Kısa bir süre önce, Batı Avustralya Üniversitesi'nden John S. Pate ve Kingsley Dixon, meyve sineklerine azot-15 izotopu içeren maya yedirdiler ve *Drosera*'yı bu sineklerle beslediler. Güneşgülleri bir önceki mevsimde oluşan soğancıklardan büyür. Bu soğancıklarda depolanmış azotun büyük bir bölümü aminoasit arginin biçimindedir. Pate ve Dixon, deneylerinin sonunda deney bitkilerinin soğancıklarındaki argininin % 40 azot-15 içerdiğini gösterdiler; bu türün yaşamını sürdürebilmesi için avla-



Şekil 45. Bu otoradyograf, bir tereyağotu yaprağında sindirilmiş maddenin yaprak yüzeyinden gerisin geri bitkiye hareketini gösteriyor. Yapraktaki ana damarın bir tarafına radyoaktif karbon-14 izotopu ile işaretlenmiş küçük bir miktar protein yerleştirilmiştir. Sekiz saat sonra, radyoaktif sindirim ürünleri (aminoasitler ve peptidler) yaprak yüzeyinin büyük bir bölümüne yayılmıştı (*geniş parlak alanlar*). İnce parlak çizgiler ise, ürünlerin yaprak damar sisteminde, temelde sapa doğru, ancak aynı zamanda yaprak kenarına ve ucuna doğru da yayıldığına işaret ediyor.

rından elde ettikleri tamamlayıcı besinlerin ne denli önemli olduğunu vurgulayan bir sonuç...

Günümüzde dünya üzerinde 250.000 kadar çiçekli bitki vardır ve bunların arasında 400 kadarının etçil olduğu bilinmektedir. Bu etçil bitkiler altı ailede 13 kadar cins içerisinde sınıflandırılmışlardır. Bu ailelerin bazıları oldukça çeşitlidir ve her anakarada yetişen üyeleri vardır. Eğer etçil beslenme alışkanlığının ana işlevinin ender bulunan besin maddelerini sağlamak olduğunu düşünüyorsak, bu bitkilerin böylesi bir desteklemc olayının en yararlı olacağı çevrelerde yetişmekte olmasını bekleyebiliriz. Bulunan da tam bu oldu. Bu bitkilere çoğunlukla besince fakir topluluklarda rastlandı: Çalılıklarda veya bataklıklarda, orman açıklıklarındaki fakirleşmiş toprakta ve zaman zaman da, aşınmış kireçtaşıyla oluşmuş, kolayca ufalanan killi toprakta. Böylesi yerlerde sık sık iki ya da üç farklı etçil bitki cinsi birlikte bulunabilir. Örneğin, New Jersey'deki Çamlık Kumsal'da sayısız güneşgülü, ibrikotu ve torbaotu türü birlikte yaşar.

Aynı zamanda, bazı etçil türler oldukça dar ekolojik nişleri işgal etmiştir. Güney Amerika'da bazı belirli torbaotları yalnızca ananas ailesinin üyeleri olan bromeliadların yapraklarının oluşturduğu doğal çukurlarda biriken su havuzlarında bulunurlar. Bu çevrede rekabetten tümüyle kurtulmuşlardır. Bir ibrikotu cinsi olan *Heliamphora* türleri bir başka örnektir. Bunlar doğada yalnızca Guyana ve Brezilya arasındaki sınır boyunca uzanan dağların tepesinde, uzak sis kuşağında bulunurlar. Çevresel gereksinimleri öylesine kendilerine özgüdür ki, serada yetiştirilebilmeleri çok zordur. Bir başka örnek de Kuzey Amerika'da yetişen, ibrikotu cinsi *Darlingtonia* içerisinde sınıflandırılan tek tür olan kobra bitkisidir. Bu bitkinin bulunabileceği yerler Oregon ve Kaliforniya'daki dağ yamaçları ve kıyısal bataklarla sınırlıdır.

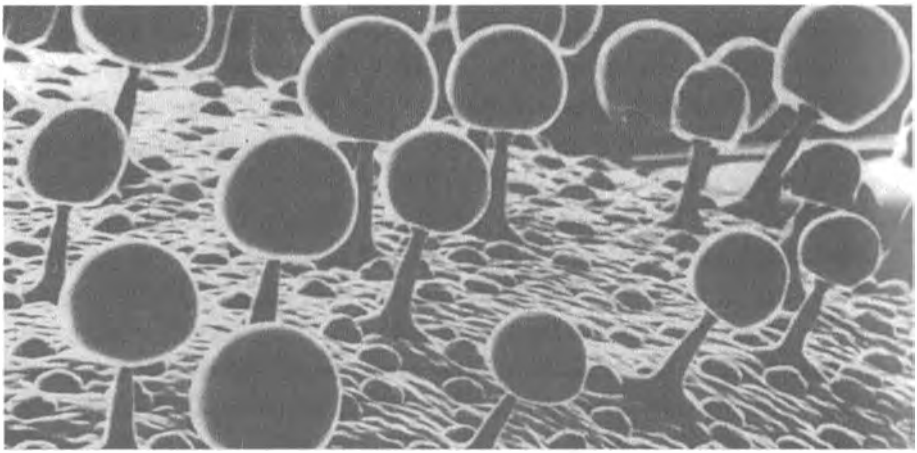
Birkaç etçil bitki ise oldukça uç çevrelerde yaşamlarını sürdürebilirler. İbrikotunun Kuzey Amerika'daki dokuz cinsinden biri, Florida'nın kuzeyi ile İngiliz Kolumbiyası ve Newfoundland arasında bulunur. Bu bölgenin kuzey sınırlarında bitkinin yaşadığı bataklar her kış uzun aylar boyunca donmuş halde kalır. Dünya üzerinde en fazla güneşgülü türünü barındıran Avustralya'nın kuzeybatısında yetişen bazı güneşgülleri yağışlı kış aylarında, donma noktasına yakın gece sıcaklıklarında büyürler ve içinde yaşadıkları sığ granit kayaç oyuklarında, gündüz sıcaklığının 50°C'yi geç-

tiği kuru yaz mevsiminde durgun kalırlar. Batı Akdeniz'de yetişen ve edilgen bir kapancı olan *Drosophyllum* türünden bir bitki, ana büyüme döneminde görece susuzluğa dayanıklıdır. Bu bitki Portekiz ve Fas'ın kumlu kıyı düzlüklerinde bulunur ve suyunun bir kısmını denizdeki sisten elde eder.

Etçil bitkilerde gözlenen uyum biçimlerini değerlendirdiğimizde, Darwin'in evrim gerçekliğinin örnekleri olarak bu biçimlere eğilmesini kolaylıkla anlayabiliriz. Kapan mekanizmaları incelikli biçimde değişmiş yapraklardan veya yaprak benzeri organlardan oluşmuştur ve avı kapana yönlendirecek ve çekecek tuzaklarla yönlendiriciler içerir. Özel bezler sindirim enzimleri salgılar ve ürünleri bitkinin büyüme bölgelerine götürecek iletim dokularına dağıtır. Bu özelliklerin hiçbiri -kapanlar, tuzaklar, kokular, yönlendiriciler, salgı bezleri ve soğurucu bezler- yalnızca etçillere özgü değildir. Birçok bitkinin hızla devinebilen yaprak kısımları vardır; örneğin küstümotu bitkisi *Mimosa pudica.* Başka bitkilerde ise tozlaşmayla ilgili sinek yakalama mekanizmaları ve çeşitli ailelere ait birçok bitkide de su, tuz, yapışkan sıvılar, şekerler, proteinler ve başka ürünler salgılayabilen bezler vardır. Etçil bitkilere eşsiz sıfatını veren işte bu özelliklerin bir araya gelmesidir. Çok sayıda uyum biçimi, fotosentez yapan bir bitki için öylesine olağandışı bir sonuç ortaya çıkaracak bir işlevsel birleşim oluşturuyor ki, muhteşem ve hatta meşum bir görünüme bürünüyor.

Bitki morfolojisi araştırmacıları etçil bitkilerin özgün özellikleriyle uzun zaman önce ilgilenmeye başladılar. Örneğin, İngiltere'de, Darwin'in yanı sıra Kew Kraliyet Botanik Parkı Müdürü Joseph Dalton Hooker ile asistanı ve ardılı William Thiselton-Dyer vardı. Almanya'da bitki morfolojisinin öncülerinden Karl I. E. von Goebel ve C. A. Fenner'ı sayabiliriz. Daha sonraları, Kuzey Amerika'da Francis E. Lloyd, özellikle torbaotlarının kapanları ve bu kapanların işleyişi konusundaki birçok ayrıntılı gözlem yaparak 1942'de, artık klasikleşmiş olan *The Carnivorous Plants* (Etçil Bitkiler) adlı çalışmasını yayımladı; günümüzde bu kitap, alanında hâlâ bir standart olarak kabul ediliyor.

Elektron mikroskobunun geliştirilmesine dek, bu ilk gözlemcilerin ortaya koydukları ayrıntılı çalışmalara çok az şey eklenebildi. Aktarımlı elektron mikroskobu etçil bitkilerde hücre-içi yapının salgılama ve soğurma süreçlerine ilişkin birçok özelliğini ortaya çıkardı. Son on yılda da ta-



Şekil 46. Taramalı elektron mikroskobundan alınan bu fotoğraf bir tereyağotunun, *Pinguicula grandiflo ra*'nın yaprak yüzeyindeki bezlerin düzenini gösteriyor. Kolaylıkla görülebilen saplı bezler böcek avı yakalar. Yaprak yüzeyine yayılmış çok sayıdaki, yarı gömülü bezler ise, sindirim bezleridir; böcek yakalandıktan sonra, enzimce zengin bir sıvı salgılayarak bir havuzcuk oluştururlar. Daha sonra, bu bezler sindirim ürünlerini gerisoğuracaklardır.

ramalı elektron mikroskobu kapanlara ve bunların salgı bezlerine ilişkin yeni bakış açıları gelişmesine neden oldu.

Değişik türden etçil bitkilerin kapanlarında çeşitli yüzey salgı bezleri vardır; bazıları avın yakalanması ve sindirilmesiyle, bazıları da başka işlevlerle ilişkilidir. Bazı bezler, nektarı av çekmek için tuzak olarak kullanırlar; tıpkı çiçeklerde tozlaşma yapabilecek böcekleri çeken nektarı salgılayan bezler gibi. Bu tür bezler *Nepenthes*'te ibriğin ağız kısmının etrafındadır; *Sarracenia*'da ise ibriğin dış yüzeyinde karıncaların izleyeceği bir çizgi üretirler.

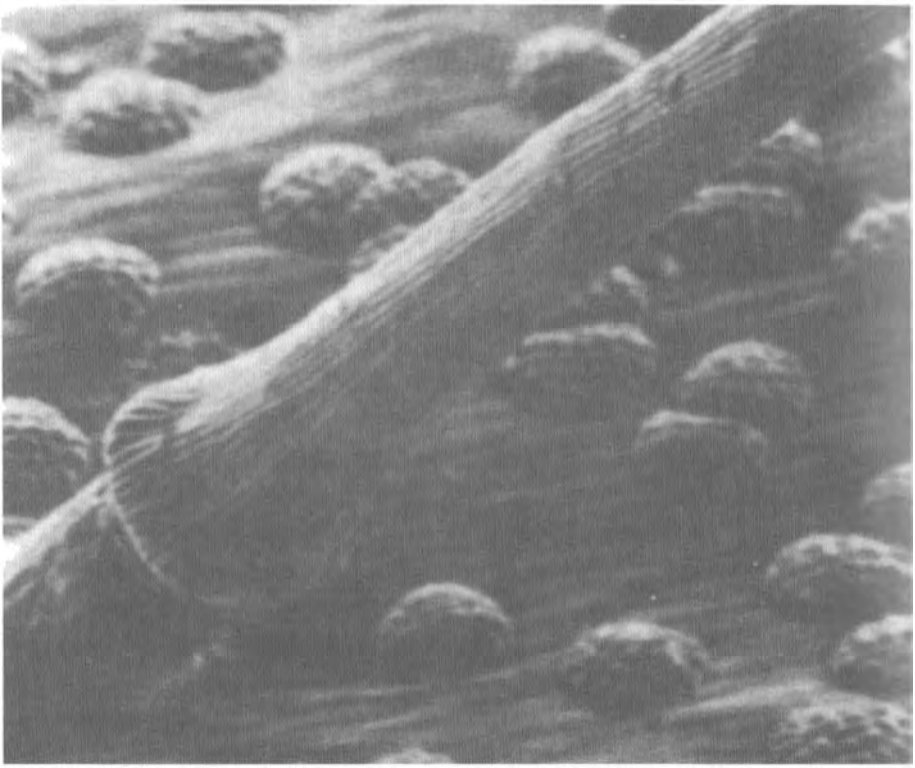
Tereyağotlarında, sinekkâğıdına benzer bir yaprak yüzeyi oluşturacak ağdalı damlacıklar salgılayan bezler, yalnızca bu iş için özelleşmişlerdir. Ancak güneşgüllerinde, sapları olan bezler yalnızca yapışkan maddeyi değil, yakalanan avı sindirecek enzimleri de salgılarlar. Güneşgüllerinde, ayrıca, yalnızca mikroskopla görülebilen küçücük, sapı olmayan bezler vardır; yaprakların üst yüzeyleri ve daha büyük bezlerin sapları üzerinde dağılmışlardır. Bu sapsız bezlerin işlevleri bilinmiyor ancak daha büyük olan salgı bezlerinin devinimleriyle ilintili olmaları mümkün. İlk gözlemcilerin "dokunaçlar" olarak gördükleri büyük salgı bezleri, uyarıldıklarında av yönünde hareket ederler. Bu devinim uyarıya en yakın sapın kena-



Şekil 47. Bu fotoğrafta, tereyağotunda, Charles Darwin'in deyimiyle, "geçici midenin" üç meyve sineğini sindirdikten sonra açılması görülüyor. Tereyağotunun bezlerinin saldığı sindirim sıvısında sineklerin kitinli dış iskeletini sindirebilecek bir enzim olmadığı için, sineklerin iç dokuları sindirildikten sonra dış gövdeleri boş kabuklar olarak kalmış.

rındaki hücre gruplarında gözlenen turgor kaybının bir sonucudur. Sapsız bezlerse, turgor kaybına neden olan sıvının geri çekilmesinden sorumlu olabilirler.

Tereyağotunda da benzer türden salgı bezlerinin, yaprak yakalanmış böceği kıstırmak üzere kıvrılarak -Darwin'in deyimiyle- geçici bir mide oluşturduğunda aynı işlevi gördükleri söylenebilir. Torbaotlarında ise,



Şekil 48. Bu taramalı elektron mikroskobu fotoğrafında bir sinekkapan yaprağı üzerindeki tetikleyici tüylerden birinin dip kısmı görülüyor. Fotoğraftaki küçük tepecikler, kapan kapandıktan sonra sindirim sıvısını salgılayan ve sonra da sindirim ürünlerini gerisoğuran bezlerdir. Salgı akışı kapanın kapanmasına değil, avın oluşturduğu kimyasal uyarılara bağlıdır.

bazı bezlerin bu tür bir görevleri olduğuna ilişkin kanıtlar kısa bir süre önce Avustralya Flinders Üniversitesi'nden G. P. Findlay ve P. H. Sydenham tarafından ortaya kondu. Bu bezler torbaların dışında bulunuyordu ve Sydenham'la Findlay, bu bezlerin kapan oyuklarındaki iyonları dışarıdaki sıvıya etkin taşıma ile iletmekle görevli olduğunu gösterdiler. İyonların hareketiyle osmotik basınç farkı oluşur ve su torbanın içinden dışarı doğru akar. Torbaotlarında bu dışarı akış kapanın tekrar kurulması için gereklidir. Torbaotlarının akrabası olan *Genlisea* cinsinde, av, dışında *Utricularia*'nın torbasının dışındakilere benzer salgı bezleri olan bir sindirim yolu boyunca hareket eder. Burada bezler büyük olasılıkla sindirim yolu boyunca bir sıvı akışı oluşturma görevini yürütürler.

Etçil bitkilerin sindirim bezleri çeşitli cinslerde kapan mekanizmasının yapısına göre değişik şartlar altında işlev görür. *Nepenthes*'te kapanın olgunlaşması sırasında ve henüz hiçbir av yakalanmadan önce, ibriğin üçte birlik kısmında yer alan salgı bezleri kendi salgıları içine batmış haldedirler. Daha büyük türlerde, biriktirilen sıvının bir litreye ulaştığı olur. Diğer dört ibrikotu cinsinde ise daha az miktarda sıvı toplanır; bazı durumlarda bezlerin hepsi sıvıyla kaplanmayabilir, fakat burada da salgılamanın uyarılması için avın varlığı gerekli değildir.

Bunların tersine, sinekkapanın yaprağındaki sindirim bezleri av yakalanana kadar kuru kalır. Kapana bir kalem ya da cam çubuk konulduğunda sindirim bezleri kuru kalır ve yaprak kısa zamanda yeniden açılır. Ancak kapana bir böcek yakalandığında bezler etkinleşir ve yaprağın kapalı bölümleri arasında bir salgı havuzcuğu oluşur. Salgılamanın başlamasının mekanik uyarı yerine kimyasal uyarılara bağlı olduğu çok açık... Torbaotlarının torbalarındaki bezler de, sürekli sıvı içinde kalmalarına karşın av tarafından uyarılmadıkça enzim salgılamazlar.

Güneşgülleri ise daha değişiktir. Burada, yaprak olgunlaştıkça salgı bezlerinin tepelerinde yapışkan salgı damlacıkları toplanır; av yakalandığında salgı miktarı artar. Torbaotları ve *Drosophyllum* cinslerine ait bir tür, bazı açılardan sinekkapanların ve güneşgüllerinin özelliklerini birleştirmişlerdir. Bu cinslerde yaprak yüzeyinde iki çeşit salgı bezi vardır: Temelde avın yakalanmasında görevli olan ve olgun yaprakta salgı damlacıklarını taşıyan saplı salgı bezleri ile uyarılana kadar kuru kalan, uyarıldığında da daha az yapışkan olan sindirim enzimleri salgılayan sapsız bezler.

Darwin, güneşgülleri ve tereyağotlarıyla yaptığı deneylerde, salgılamanın birçok azotlu bileşik tarafından uyarılabildiğini fakat şeker ya da sodyum karbonatla uyarılmadığını buldu. Böceklerde birçok azotlu boşaltım ürünü vardır. Kısa bir süre önce sinekkapan üzerinde çalışmalar yapan Oxford Üniversitesi'nden Richard Robbins, ana uyaranın tüm böceklerin boşaltım ürünlerinde bol bol bulunan ürik asit olabileceğini öne sürmüştür.

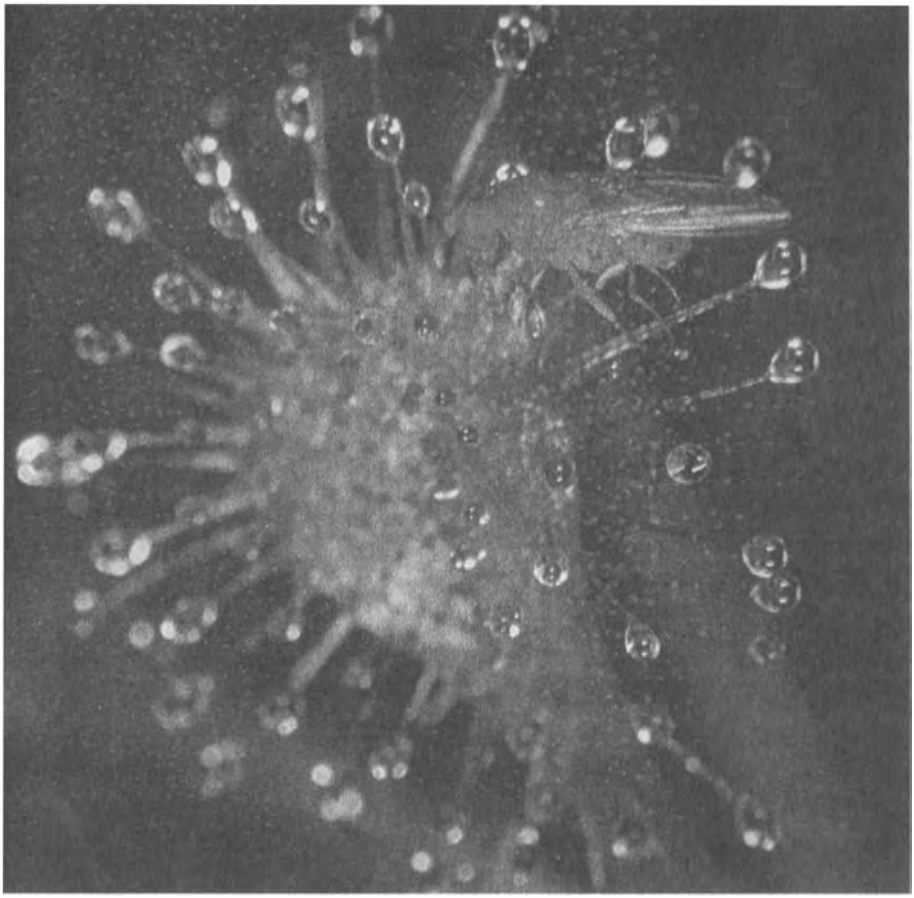
Etçil cinslerde sindirimle ilgili salgı bezlerinin morfolojisi oldukça değişkendir. İbrikotu cinsi *Nepenthes*'te bu bezlerin çapı 60 mikrometre kadardır; kısmen ibriğin iç epidermisinin altında kalırlar ve burada üstlerini

örten bir doku tarafından korunurlar. Güneşgüllerinde sindirim bezleri nin baş kısımları çokhücreli saplar üzerinde taşınır. Tereyağotlarının salgı bezleri ise -hem böcek yakalamada özelleşmiş saplı bezler hem de sindirimle ilgili sapsız bezler- daha küçüktür ve diğer cinslerin bezlerine kıyasla çok daha az hücre içerirler.

Böylesi yapısal çeşitlemeleri göz ardı etmeksizin, tüm sindirim bezlerinde ortak bir mimari tema gözlenebilir. Bu, birçok başka bitkinin yüzey bezlerinde de görülebilen bir temadır. Hepsinde de, salgı bezleri bir ya da birkaç hücre kalınlığında bir dış başlık ya da tabaka oluşturur ve özelleşmiş tek bir hücreyi veya özelleşmiş hücrelerin yan yana gelmesinden oluşmuş bir başka tabakayı örter. Alttaki ikinci tabaka ya damar dokusunun iletim damarları ile doğrudan temas halindedir ya da damar dokusu ile arasında iki ya da üç büyük "rezervuar" hücre vardır.

Salgı bezinin dışındaki salgılayıcı hücreler enzim sentezinde özelleşmiş epidermis hücreleridir ve benzer işlevleri olan hayvan hücrelerinde bulunanları hatırlatan birçok özellik taşırlar. Endoplazmik retikulum olarak bilinen sitoplazmik zarlar ağı çok iyi gelişmiştir ve bazen de bu elemanlar hayvanların pankreas hücrelerinde olduğu gibi katmanlaşmışlardır. Bazen endoplazmik retikulumun renksiz plastidlerle bağlantılı olduğu görülür. Plastidler hayvanlarda bulunmayan bir organcık türüdür; en iyi örnek ise fotosentez düzeneklerinin yeşil kloroplastlarıdır. Salgılayıcı hücrelerde bulunmaları, plastidlerin bir biçimde protein sentezi ile ilgili olduklarını düşündürüyor, ancak şu ana kadar bu nokta kanıtlanmış değil.

Etçil bitkilerin salgılayıcı bezleri hayvanlarınkilerle başka yönlerden de karşılaştırılabilir. Endoplazmik retikulumun şişkin bölgelerini oluşturan hücrelerin kofulları enzim depolama bölgeleridir; bu özellikleriyle de hayvan hücrelerinin lizozomları ile kıyaslanabilirler. Bunun da ötesinde, bazı durumlarda salgı bezinin baş kısmındaki salgılayıcı hücrelerin çekirdekleri çoğu vücut hücresinden daha fazla DNA içerir. Bu, meyve sineğinin tükürük bezleri gibi bazı hayvan salgı bezlerinin bir özelliği. Ve son olarak, güneşgüllerinin ve tereyağotlarının yapraklarındaki yapışkan sıvı salgısı ile ilgili bezlerdeki Golgi aygıtının gelişiminde de bir koşutluk gözlenir. Birçok hayvansal salgı bezi tipinde, sentezlenen çeşitli ürünlerin paketlenmesi ve hücre dışına taşınması ile ilgili bu sitoplazma sistemi benzer bir gelişim sergiler.



Şekil 49. *Drosophila*, besin teminini canlı hayvanları sindirerek tamamlayan birçok bitkiden birine yakalanmak üzere. Bu bitki, güneşgüllerinin bir türü olan *Drosera rotundifolia*. Bitkinin yüzeyinden yükselen sapçıklar, sineği tutan yapışkan sıvı damlaları taşıyor. Temasın meydana getirdiği uyarı, bitişik sapçıkların seçmeli biçimde turgor kaybetmelerine neden oluyor ve sapçıklar böceğe doğru eğilerek onu daha sıkıca tutuyor. Yapışkan sıvıyı salgılayan bezler, daha sonra sindirim enzimlerini salıyor ve sindirim tamamlandıktan sonra ürünleri gerisoğuruyor (Fotoğraf: Thomas Eisner).

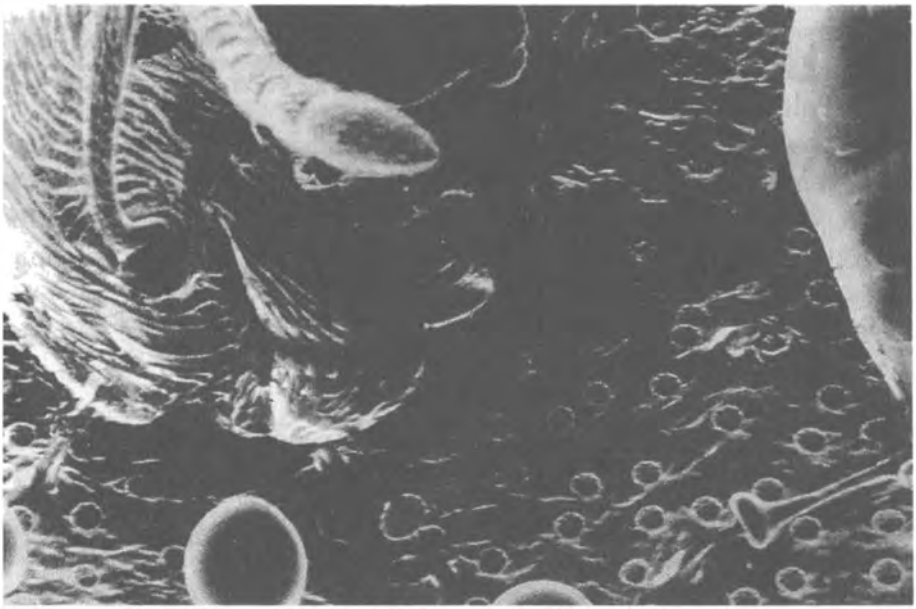
Hayvanlardaki salgı bezi hücrelerinin de bir dış zarı vardır; fakat bitkilerde gözlenen türden bir hücre duvarı yoktur. Öte yandan, etçil bitkilerin salgı bezi hücrelerindeki uyum biçimlerinin çoğu, hücre duvarının yapısı ve işlevi ile ilişkili olmaları açısından ilginçtir. Salgı hücrelerinin dış duvarları, suya dirençli, kütinleşmiş bir tabaka ile kaplanmıştır, ancak bu tabakada belirgin delikler ya da daha az belirgin süreksizlikler vardır. Sal-

gılanan maddeler buralardan geçerek hücrenin dış yüzeyine erişir. Bu varların salgılama ürünlerinin depolanması ve aktarım için değişikliğe uğradığı sık sık görülür. Bazıları yoğun girintiler veya labirent biçiminde dallanmalar oluşturacak şekilde düzensizce kalınlaşmışlardır; hücre zarı da bu girinti, çıkıntıları izler ve hücre duvarı ile sitoplazma arasındaki ara yüzeyin alanı büyük ölçüde artmış olur. Örneğin, tereyağotlarında arayüzeyin alanı bu yolla bir mertebe kadar artırılabilmiştir. Tereyağotlarının ve güneşgüllerinin yapışkan sıvı salgılayan bezlerinde, öncül ürünler Golgi aygıtının keseciklerinde birikir ve hücre zarıyla birleşerek dışarı boşalırlar. Bundan sonra, hücre duvarından geçerek, hücre duvarının dış yüzeyinde birikirler. Salgı bezlerinin etkin yaşamları boyunca kendi hacimlerinin çok ötesinde yapışkan sıvı salgıladıklarını düşünürsek, bu işlevin ne denli yoğun olduğu hakkında bir yargıya varabiliriz.

Sindirim bezleri ise enzimleri başka yöntemlerle salgılarlar. Enzimler bazı durumlarda doğrudan plazmalemmadan (sitoplazmanın dış zarı) sızar. Bazen de, güneşgüllerinde olduğu gibi, avın yakalanmasını izleyen hızlı salgılama döneminde, enzim plazmalemmayı yer yer parçalayarak dışarı çıkar.

Salgılayıcı hücrelerin altındaki tabakanın hücreleri, kökte, kök kabuğunu iç iletim dokularından ayıran endodermis tabakasının hücrelerinde gözlenen bazı özellikleri gösterirler. Bu hücrelerde, yan duvarlar kütinleşmiştir ve plazmalemma hücre duvarı ile birleşmiştir. Su yan duvarlardan geçemez ve bu yüzden de sitoplazma içinde hareket etmek zorunda kalır.

Etçil bitkilerin farklı cinslerinin salgı bezleri oldukça değişik koşullar altında işlev gördükleri için, salgılama ve gerisoğurma işlemlerinin de aynı çeşitlilikte olması beklenir. Tereyağotları ve güneşgülleri gibi "sinekkâğıdı" kapanlı bitkilerde yaptığım gözlemlerim, bu bitkilerin ibrikotunda var olduğunu düşündüğümüzden oldukça farklı salgılama ve gerisoğurma mekanizmaları olduğuna işaret ediyor. Tereyağotlarında bazı enzimler -özellikle de amilazlar- yapışkan sıvılarıyla böceği yakalayan saplı bezler tarafından salgılanır. Ancak, sindirim sıvısı çıkışını asıl yöneten yüzeydeki sapsız bezlerdir. Uyarılma öncesinde, sapı olmayan bezlerde, salgılama hücrelerinin süngersi duvarlarında ve kofullarında bir enzimler rezervi vardır: Proteazlar, nükleazlar, fosfotazlar, esterazlar ve diğer sindi-



Şekil 50. Tereyağotu yaprağında tuzağa düşmüş bir karınca. Yaprağın saplı bezleri tarafından salgılanan yapışkan sıvı iplikleri hayvanı sıkıca bağlamış. Taramalı elektron mikroskobundan alınan bu fotoğrafın ön kısmında dokunulmamış saplı bezler görülüyor. Karıncanın kafasında (*solda*) biri ağız kısmına, bir diğeri ise sağ antene bağlanmış yapışkan iplikler görülüyor. Üçüncü bir iplik göğüs kısmını (*sağ üstte*) ve iki iplik de karın ucunu (*sağ altta*) tutuyor. Daha küçük olan sapsız sindirim bezleri henüz salgılamaya başlamamış.

rim enzimleri. Uyarı sıvı atımını başlatır ve depolanmış enzimler yaprak yüzeyine çıkar.

Enzimlerin etkinliği yaprak yüzeyindeki salgı havuzcuğunda rahatlıkla izlenebilir. Havuzcuk, avı içine alacak biçimde genişler ve derinleşir. Sindirim tamamlandıktan sonra da sıvı gerisoğurulur. Havuzun boyutları genellikle avın boyutlarıyla orantılıdır. Küçük bir böcek yakalandığında yalnızca ortalama düzeyde bir sindirim sıvısı akışı gözlenir. Tereyağotlarında böylesi bir avı takiben, havuz yaklaşık bir saat içinde maksimum boyutlarına ulaşacaktır. Öte yandan, büyük bir böcek öylesine aşırı salgılamaya neden olur ki, sıvı fazlasının yaprak kenarlarından damlamaya başladığı olur. Bu gibi durumlarda, salgılama saatler boyu sürebilir ve salgı hacmi yaprakta rezerv tutulan sıvının toplam hacmini aşabilir; bu, damar sistemi yoluyla bitkinin başka bir yerinden sıvı taşındığını gösterir. Aşırı uyarılmış yaprakta sindirim çevrimi tamamlanamaz. Gerisoğurma gerçek-

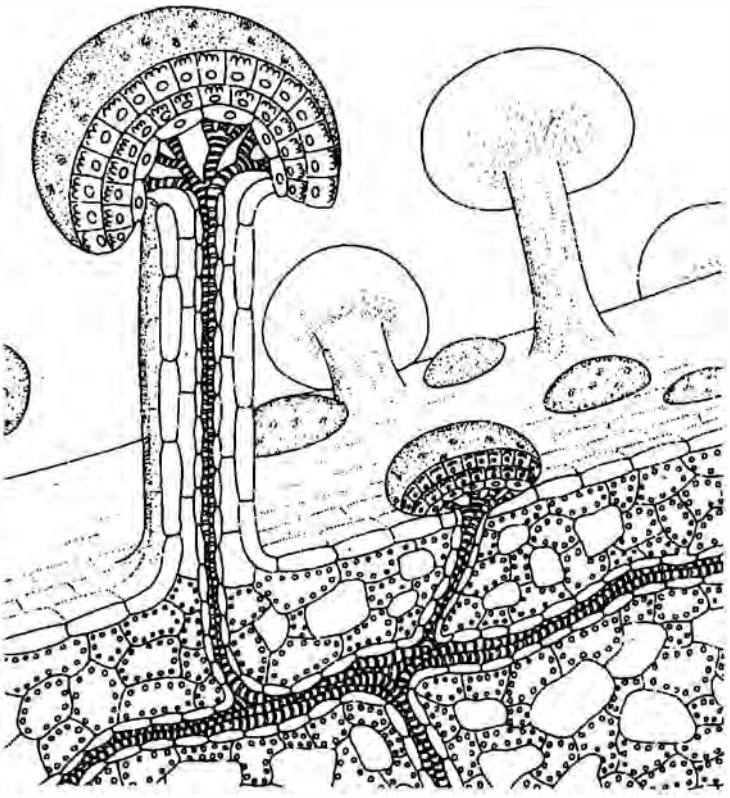
leşmez ve yaprak çürümeye başlar; deyim yerindeyse, yaprak bitkinin hı zımsızlığının kurbanı olur.

Sindirim çevrimi normalse, gerisoğurma süresi baştaki salgılama süre sinden biraz daha uzun olacaktır. Knox'la yaptığımız izleme çalışmaların da alg proteininin sindirilmesiyle oluşan işaretli son ürünlerin salgı havu zundan tereyağotunun yapraklarına sindirim sıvısını üreten bezler yoluy la geçtiğini saptadık. Sindirim enzimlerinin depolandığı salgı bezlerinin süngersi duvarları sıvının içeri akışını sağlayan kanallar haline geliyordu. Bundan sonra, sindirim ürünleri endodermis hücreleri yoluyla yaprağın damar sistemine geçiyordu; otoradyografi ile bu maddelerin odunsu bo rularda olduğunu saptamıştık.

Yaptığımız diğer deneylerde, tereyağotu yapraklarında gerisoğurulma başladığında salgı havuzuna kolloidal lantan nitrat ekledik. Bu madde elektron mikroskobunda opak görünür. Radyoaktif izleyicilerle yaptığı mız deneylerde olduğu gibi, maddenin hücre duvarlarındaki düzensizlik lerden geçerek salgı bezi hücrelerine, oradan da endoderm hücrelerine girdiğini gördük.

Tereyağotlarında salgı bezi hücrelerinin protoplastları sindirim süreci sırasında çarpıcı değişimler sergiler. Sindirim çevriminin salgılama bölü münde kofullar büzülür ve sonunda güçlükle saptanabilir hale gelir. Bu sırada, normalde hücre duvarının dolambaçlı iç yüzeyi ile sürekli temas halinde olan plazmalemmanın bu teması kesilir. Çevrimin gerisoğurma aşamasına gelindiğinde sitoplazma yoğunlaşır, hücre çekirdeği kümele nir ve hücre duvarlarının labirentleri -muhtemelen duvar yapısının kıs men çözünmesi sonucu- bulanıklaşır.

Sinekkapanın salgı bezlerindeki sindirim çevriminin ayrıntılı bir çalış masını yapan Toledo, Ohio, Owens-İllinois Birleşik Teknoloji Teknik Merkezi'nden D. Schwab, E. Simmons ve James Scala, çevrim sırasında hücre duvarlarının ayrıntılı yapısında değişiklikler olduğunu saptadılar. Sindirim çevriminin salgılama aşamasında hücre duvarlarındaki girintiler kayboluyor ve plazmalemma daha düzgün bir profil sergiliyordu. Her salgı bezinin yalnızca tek bir kez işlev gördüğü tereyağotunda bu değişim ler tersinmez oluyordu. Halbuki sinekkapanda, yaprak yeni bir av yaka lamak üzere yeniden açılmadan önce salgı hücrelerinin duvarları yeniden yapılır ve hücreler başlangıçtaki durumlarına geri dönerler.



Şekil 51. *Drosophyllum* cinsine ait bir bitkinin salgı bezlerinin anatomisi. Bu çizimde, aslı C. A. Fenner tarafından yapılmış bir çalışma temel alınmıştır. Hem yapışkan sıvıyı salgılayan bezler hem de avın yakalanmasını takiben enzim salgılayan ve sonra da sindirim ürünlerini gerisoğuran bezler, doğrudan doğruya yaprağın iletim sistemiyle (damar sistemiyle) bağlantılıdır.

Sonuç olarak, tereyağotları ve muhtemelen, aynı sindirim/salgı bezi sistemine sahip diğer etçil bitki cinsleri belirli bir sindirim çevrimi evrimleştirmişlerdir. Sırasıyla, sıvının önce her salgı bezinden dışarı ve sonra da içeri kitlesel hareketleriyle ilişkili olan salgılama ve gerisoğurma evreleri salgı hücrelerinde geniş değişikliklere yol açar. İbrikotu bitkilerinde ise böyle bir çevrim yok gibi görünüyor. Bu grupta, salgılama sürecinin ilk basamaklarını ibrikotunun aşağı yukarı sabit miktarda sıvı ürettiği uzun bir ara izler. Kapana kısılan böcekler sıvı içinde birikir ve sindirim ürünleri sürekli olarak ibrikten ana bitki gövdesine çekilir. Batı Almanya'daki, Darmstadt Teknoloji Okulu'ndan Ulrich Lüttge, yaptığı zekice deneylerle

ibrik sıvısı enzimlerinin salgılanmasından sorumlu salgı bezlerinin sindirim ürünlerinin geri alımında da rol oynadığını gösterdi. Bu süreç temelde tereyağotlarındakinin aynısıdır; yalnızca gerisoğurma toptan bir sıvı alımı ile değil de, belirli moleküllerin ve iyonların seçmeli olarak içeri geçişiyle gerçekleştirilir.

Lüttge, sindirim ürünlerinin giriş hızının içeri alınan maddeye göre değiştiğini buldu. Örneğin, aminoasitlerden alanin, salgı bezine fosfat iyonlarından daha hızlı giriyordu; fosfat iyonları ise sülfat iyonlarından daha hızlı içeri taşınıyordu. Değişen bu hızları açıklayabilmek için, madde taşınımında farklı özgüllükleri olan "pompaların" rol oynadığını varsaymak gerekiyor. Pompaları çalıştıran, bitkinin metabolik sürecidir ve metabolizma engelleyicilerinin madde geçişini kısmen durdurması bu varsayımı destekler. Bu pompaların nerede oldukları bilinmiyor fakat *Nepenthes* ibrikotunun büyük sindirim salgı bezlerinde endoderm tabakasına eşdeğer bir yapı olması önemli bir noktadır. Bu bezlerde, hücrelerin yan duvarlarının kalınlaşması yüzünden sıvılar protoplast içinde hareket etmek zorundadır. Metabolizma tarafından çalıştırılan ulaşım sistemleri endodermis hücrelerinin ya da salgı hücrelerinin zarlarında olabilir.

Tereyağotlarında ise, sindirim çevriminin olaylarını seçici pompalama ile açıklamak pek mümkün değil. Burada sistem her iki yönde de kütle akışı içerir. Benim tezim, avın yakalanmasından sonra ilk sindirim sıvısı akışının osmotik olarak yürüdüğüdür. Eğer av yakalandığında verilen uyarının hücre duvarındaki polisakkaritlerin hızla parçalanmasını başlattığını varsayarsak, bu, salgı bezi hücrelerinde osmozla sıvı aktarımını hızlandıracak çözünür şekerlerin kaynağı olabilir. İlk aşamada bu akım endodermis hücrelerinin bozunmamış zarlarından geçecektir; su önce bitişikteki rezervuar hücrelerden, sonra da bitişik damarlar yoluyla bitkinin geri kalan kısmından alınacaktır. Salgılama evresinin sonunda akımın tersine döndüğünü düşünebiliriz, çünkü tersinmez bir biçimde değişen endodermis hücreleri denetimlerini kaybetmişlerdir. Bundan sonra, yaprak yüzeyindeki gerisoğurma bitkinin başka bir yerlerinde oluşan difüzyon farklarına tepki olarak sıvının salgı bezinden damar sistemine geriakışına bağlı olacaktır.

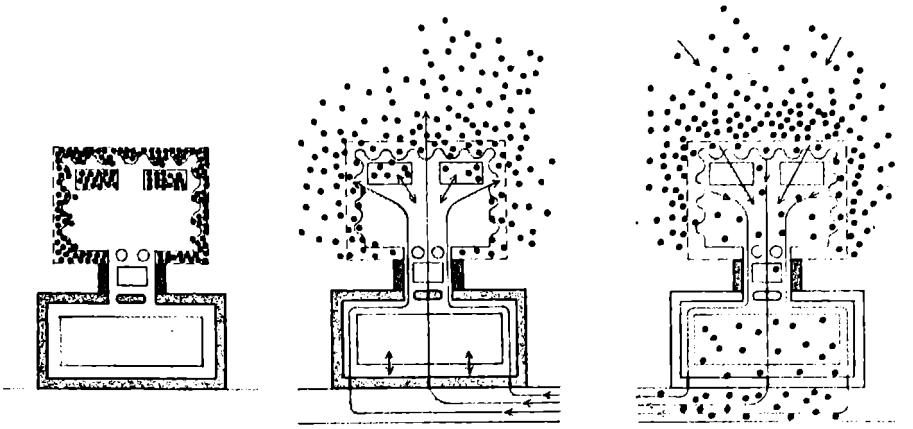
Lüttge'nin *Nepenthes* ibrikotu için öne sürdüğü madde alım mekanizması, bitki köklerinin topraktan mineral almasından sorumlu mekaniz-

masına çok benziyor. Sanki bitki her ibrikte kendine zengin bir toprak çözeltisi yapmakta ve gereksinim duyduğu mineralleri buradan almaktadır. İbrik açıldıktan bir süre sonra, ibrik sıvısına çoğunluğu bakteri olan ve yakalanan avın sindirilmesindeki yükün çoğunu çabucak üstlenen komensal bir floranın yerleştiğini göz önüne alırsak, bu analoji daha da olası görünür.

Bu evrede ibrik sıvısı kesinlikle alkalidir ve kokusu kötüdür. Artık bitki enzimlerinin pek az rolü olduğu düşünülebilir; sindirim salgı bezleri soğurma organları olarak işlev görür, yararlı ürünleri seçmeli biçimde alır ve derişikleştirir. Analojiyi daha da ileri götürerek, toprakta köklenmiş ibrikotunun her büyüme mevsiminin başlangıcında bir önceki mevsimin ölü ibriklerinin ve bunların kısmen sindirilmiş içeriklerinin bozunmasıyla oluşan besin maddelerinin bölgesel -ve geçici- olarak zenginleştirdiği topraktan yararlandığını düşünebiliriz. Avlanmanın işe yarar ürünleri topraktan alışılmış biçimde, yapraklar yerine kökler yoluyla alınacaktır.

Etçil bitkilerin ulaşabildiği ek besin maddelerinin özel avantajlar sağladığı çok açık -özellikle de belirli besin türlerinin az bulunduğu ortamlarda. Bir bitkinin hayvan avlar yakalayıp sindirmesinin ana yararının ek azot temini olduğu yaygın olarak varsayılır. Ancak, şu andaki araştırmalar, ek fosfor eldesinin de aynı oranda, hatta bazı şartlarda daha bile önemli olabileceğine işaret ediyor. Sindirici salgı bezlerinin salgılarında nükleaz ve fosfataz enzimlerinin olması bu gereksinimle ilgili olabilir. Fosfor -ya da sadece eser miktarlarda gerekli diğer elementlerden biri veya birkaçı- gibi ana besin elementlerindeki azlığın bitki büyümesini sınırladığı yaşamortamlarında, hayvan avlardan elde edilen katkıların kazandıracağı avantajlar önemli olacaktır.

Etçil beslenme alışkanlığının avantajları üzerine bu kadar söz yeter. Bu alışkanlığın bir bedeli var mı? Bitkilerin çoğu rekabetin olduğu bir ortamda yaşar; etçil bitkinin sindirim enzimlerinin ve diğer salgı ürünlerinin sentezlenmesi için yaptığı enerji yatırımı (bitkinin karmaşık uyumları için yaptığı yatırımı bir tarafa koyarsak) maliyet-etkin midir? Bu yaklaşımın öykümüzü ilginç kılan sonucu şu: Yapacağımız enerji bilançosu hiç de konumuzla ilgili değil. Bir iki örnek dışında, etçil bitkiler büyüme sırasında bol güneş ışığı, yeterli karbon kaynakları ve sınırsız su bulabilecekleri



Şekil 52. Heslop-Harrison'un (makalenin yazarı) tereyağotları üzerine yaptığı çalışmalar temelinde, sindirim süreci. Solda dinlenme evresindeki bir sindirim bezi çizilmiş. Dikdörtgen biçimindeki üst kofullarda ve hücre duvarının girintilerinden bazılarında görülen kırmızı noktalar, depolanmış sindirim enzimlerini gösteriyor. Ortada, avın yakalanması ile oluşan uyarı, sıvının osmoz yoluyla dışarı akmasına neden oluyor. Bu akış, depolanmış sindirim enzimlerini salıyor; enzimler kütiküldeki (hücre duvarını kaplayan ve başka zamanlarda geçirgen olmayan tabaka) aralıklardan çıkarak yaprak yüzeyine erişiyor. Sağda, sindirim tamamlanmış; yaprak yüzeyindeki salgı havuzu gerisoğruluyor ve sindirim ürünleri (*siyah noktalar*) hücre duvarından taşınarak, bitkinin damar sistemi yoluyla diğer bitki kısımlarına taşınıyor.

ve dolayısıyla bu etkenlerin bitkinin başlıca enerji kaynağı olan fotosentezi hiçbir biçimde kısıtlamayacağı yerlerde yaşıyorlar. Bu yüzden de, bir azot ya da fosfor atomu -ya da büyümeyi sınırlayan ana element her neyse- yakalamanın enerji bedeli önemli değil. Eğer böylesine önemli besin maddelerinin yakalanabilmesi bitkinin, etçil olmayan rakiplerinin giremeyeceği yerlerde yaşayabilmesini olanaklı kılıyorsa, enerji maliyeti ne olursa olsun, yerinde bir yatırım yapılmış demektir.



Asalaklığın Tehlikeleri

Giriş

Ortakyaşam,* iki tür arasındaki karşılıklı yarar ilişkisi, bu kitapta tekrar tekrar ortaya çıkan bir tema oldu. Ökaryot hücreler, bakterilerin içerisinde ortakyaşama geçen canlılar olarak işe başladılar; kükürt kullanan bakteriler kendilerini barındıran volkanik ağız solucanlarıyla aynı kaynakları paylaştılar; koalaların, sindirim sistemlerine yerleşmiş selüloz parçalayan mikroorganizmalara bağımlı olduklarını gördük... Ortakyaşam biçimlerinin çoğu zorunludur ve her iki ortak da diğeri olmaksızın yaşayamaz; başka ortakyaşam biçimleri ise istemlidir -her iki ortak için de faydalı, ancak mutlak gerekli değildir. Daha başka ilişkilerde ise eşitlik görece azdır. Komensal türler bir başka türle olan birlikteliklerinden yarar sağlar, ancak karşılığında bir şey vermezler; hatta asalaklar konakçılarına zarar bile verirler.

Asalakların çoğu bağımlıdır; ya bir kurban bulacak ya da ortadan kalkacaklardır. Bir kurban bulmak da yeterli olmaz. Konakçı ölmeden önce bir yenisi bulunmalıdır, ya da asalağın verdiği döl yeni bir konakçıya geçirilmelidir. Bazı asalaklar konakçı olarak tek bir tür seçerler; bazıları ise, belirli bir sırada, üç dört konakçıya bulaşırlar. Örneğin, Çin karaciğer kelebeği yumurtalarını insan karaciğerine bırakır. Yumurtalar safradan geçerek bağırsaklara girer ve dışkı ile dışarı atılır. Bundan sonra belirli bir tür tatlı su salyangozunun gelip yumurtaları yemesi gerekir; karaciğer kelebekleri bu salyangozun içinde yumurtadan çıkar ve büyürler. Salyangozu terk eden kelebekler bir balık bulmak ve bu balığın kaslarına girerek bir kist oluşturmak zorundadır. İnsanlar bu enfekte balığı yeterince pişirmeden yediklerinde, karaciğer kelebeği döngüsünü tamamlamış olur.

9. Bölüm'de, *Karıncalar ve Misafirleri Arasındaki İletişim*'de görece zararsız bir asalaklık çeşidi göreceğiz. Bazı böcekler belirli karınca türlerinin kimyasal ve dokunma şifrelerini çözer ve karınca yuvasının korun-

* Ortakyaşam: Simbiyoz. (ç.n.)

malı ortamına yerleşirler. Burada beslenecek ve konakçıları tarafından bakılacaklardır. Karıncaların kendi yavrularını bırakıp "misafirleriyle" ilgilendikleri sık görülür; hatta misafirlerin zaman zaman karınca larvalarını yedikleri bile olur. Orducu karıncaların misafirleri, konakçılarının görünüşünü taklit ederek bu yırtıcı yağmacılardan kaçınmayı öğrenmiş olan böcekçillerden korunmuş olurlar. Orducu karınca türlerinin çoğunun kör olduğunu biliyoruz. Bu yüzden de, karıncaları taklit etmenin amacı konakçıları kandırmak olmasa gerek.

Karıncaların karıncalara asalaklık ettiği bile olur. 10. Bölüm'de, *Karıncalarda Kölelik*'te, iki çeşit asalaklık biçimi tanımlanacak: Gerçek kölelik ve yuva asalaklığı. Köleci karıncaların işçileri başka bir türün yavrularını büyütürler. Yavrular erişkin olduklarında, bebeklerin ve yuvanın bakımıyla yiyecek bulma görevlerini üstlenirler. Zorunlu kölecilerin işçilerinin de ellerinden başkaca bir şey yapmak gelmez ve emeğe el koymak üzere diğer karınca kolonilerine saldırırlar.

Öte yandan, yuva asalakları konakçı kolonide yaşarlar. Bazı türlerin kraliçe karıncaları konakçı türün yuvasını işgal eder, işçilerle kraliçeyi öldürürler. Konakçı pupaları ve larvaları olgunlaştıklarında, kraliçeye ve yavrularına bakmaya başlarlar. Başka türlerin kraliçeleri ise konakçının yuvasına sızar ve koloninin genel kokusuna bulanana kadar saklanırlar. Sonra da, bu kimyasal görünmezlik altında hiçbir engelle karşılaşmadan konakçı kraliçeyi arar, bulur ve öldürürler. Bu strateji, asalağın işçiler ve yavrulardan oluşan eksiksiz bir yardımcılar ordusu ile yeni bir yaşama başlamasına olanak tanır.

Ancak her iki durumda da asalağın işgal ettiği koloni lanetlidir: Var olan konakçı yumurtaları olgunlaştıktan ve normal işçi ömürlerini tamamladıktan sonra, asalaklar yuvadaki angarya işleri yürütmeyi beceremezler ve yuva ölür. Fakat kader ağlarını örmezden önce asalak kraliçe binlerce yumurta bırakmıştır; konakçı karıncalar görev aşkıyla yumurtaları büyütürler; yeni kraliçeler çiftleşir ve asalak olarak yerleşebilecekleri yeni koloniler aramaya çıkarlar.

Bir tek tür bu işe çözüm bulabilmiş. *Teleutomyrmex* (sözcük anlamı "son karınca") kraliçeleri konakçının yuvasına sızar; kraliçeyi bulur; fakat öldürmek yerine sırtına ya da batın bölgesine çıkıp, orada yapışıp kalırlar. Asalak kraliçeler konakçı işçilerce beslenir ve kendi yumurtalarını ko-



Şekil 53, *Teleutomyrmex* kraliçeleri konakçı kraliçelerin üstüne biner ve konakçı işçiler tarafından beslenirler (*sağ altta*). Bu arada yumurtalarını konakçı kraliçenin yumurtalarıyla birlikte bırakırlar. Her biri üreyebilen asalak yavruları koloni içerisinde çiftleşirler. Yeni kraliçeler, konakçı kraliçenin üstünde kendilerine yer bulabilmek için dövüşmek ya da yeni bir koloni aramak üzere yuvayı terk etmek zorundadırlar. (O. Bauer'in fotoğraflarından yararlanarak resmi yapan H. Kutter; Amerikan Doğa Tarihi Müzesi, Kütüphane Servisleri Bölümü'nden.)

nakçı yumurtalarının yanına bırakırlar. Yavrular birlikte büyütülür; fakat asalağın yumurtaları yetişkinliğe eriştiklerinde yuva içinde çiftleşen kısır olmayan karıncalar haline gelirler. Yeni kraliçeler konakçının gövdesinde yer bulabilmek için dövüşür; başarısız olanlar başka koloniler aramak üzere yollara düşer. Böylesi yuvalar yaşamaya devam eder ve sürekli olarak asalaklara bakacak konakçı işçi karınca sağlar.

En uzmanlaşmış asalaklar ise iç asalaklardır. İlk bakışta, en kötü durumda oldukları düşünülür: Konakçı hayvanların -özellikle de memelilerin- yabancı organizmaları öldürmek üzere özelleşmiş ayrıntılı bir bağışıklık sistemi vardır. Bununla birlikte, bağışıklık sisteminin çalışma biçimi yüzünden işgalci asalaklar ilk birkaç gün huzur bulacaklardır. Gelişme döneminin başlarında vücut milyonlarca farklı B hücresi yaratır; bunların her birinin hücre yüzeyinde o hücreye özgü bir antikor çeşidi vardır. Yabancı bir organizma dolaşım sistemine girdiğinde bu antikor moleküllerinden en azından biri asalağın hücre kılıfındaki bir proteine bağlanacaktır; bu proteinlere antijen diyoruz. Antikor-antijen bağlanması söz konusu B hücresinin kendini klonlama sürecini başlatır. Bir hafta içerisinde binlerce birbirine eş antikor üretici hücre oluşur ve tam teçhizatlı,

yüksek düzeyde uzmanlaşmış bir bağışıklık tepkisi işe koyulur.* Aynı asalakla tekrar karşılaştığında vücut çok daha çabuk harekete geçecektir, çünkü başlangıç evresi daha tamamlanmıştır -öyle ki, çoğu kez hiçbir yangı belirtisi görülmez ve önceden bireyin "bağışıklık" kazanmış olduğu söylenir.

11. Bölüm, *Tripanozom Kılıfını Nasıl Değiştiriyor,* uyku hastalığına neden olan mikroorganizmanın bağışıklık sisteminin tepkisi kendini gösteremeden antijenlerini değiştirmesini, konakçının savaş güçlerini hep bir parça geride bırakmasını ve böylece de bağışıklık sistemini yenmesini anlatıyor. Asalağın hilesi, işler kızıştığında binlerce kılıf protein genlerinden bir tanesini tripanozom kromozomunun özel bir bölgesine hareket ettirmek oluyor; bu gibi yer değiştirebilen genlere transpozon diyoruz.** Doğanın alaycılığı kendini gösteriyor ve tripanozom, B hücrelerinin işgalcilere yanıt vermesine olanak sağlayan antikor çeşitliliğini oluşturmakta kullandığı stratejinin aynısını benimseyerek bağışıklık sistemini yeniyor. Bir hücrenin antikorunu şifreleyen ve başka bir benzeri olmayan DNA dizisi, gelişim sırasında bir alternatif yer değiştirebilen genetik parçacıklar kümesi içinden kes-yapıştır yöntemi ile yapılıyor.***

Bu kitaba yaşamın kökeni ve ilk dünyanın tehlikelerle dolu kimyasal kaosundan düzenin ve karmaşıklığın doğuşu ile başladık. Bugünkü dünyamıza şöyle bir baktığımızda, geçen binlerce yıl boyunca canlıların sonuç olarak gitgide büyüdüğünü ve bilgilendiğini; basitçe söylemek gerekirse doğal seçilimin işe yarayan her şeyin -ister büyük ister küçük, ister kaba ister karmaşık olsun- lehine çalıştığını görüyoruz. 12. Bölüm'de, *Viroidler*'de, amaçsız ve dejenere "organizmalarla" (öyle ki, onların yanında virüsler çok zarif kalıyor) ilgili bir tartışma evrimin son derece pragmatik doğasını gözler önüne serecek. Viroidler çıplak RNA parçacıklarından başka bir şey değil; bu RNA parçacıkları konakçı vücuduna sızıyor, aynı dizinin kopyalarının yapımını başlatıyor. Bu RNA bir enzim ya da bir protein şifrelemiyor bile; yalnızca kendi devinimini ve eşlenmesini kolaylaş-

* Bkz. M. D. Cooper, A. R. Lawton; *The Development of the Immune System* (Bağışıklık Sisteminin Gelişimi); *Scientific American*, Kasım 1974.

** Bkz. Stanley N. Cohen ve James A. Shapiro; *Transposable Genetic Elements* (Yer Değiştirebilen Genetik Öğeler); *Scientific American*, Şubat 1980.

*** Bkz. Philip Leder, *The Genetics of Antibody Diversity* (Antikor Çeşitliliğinin Genetiği); *Scientific American*, Mayıs 1982.

tıracak bazı tanıma dizileri* içeriyor. Ekonomik açıdan önemli bazı bitkilerde görünür hasarlara yol açmasaydı, onu hiç fark etmeyebilirdik de... Kuşkusuz, viroidler öylesine sınırda bir yaşam biçimini temsil ediyor ki, kendi kendini üretebilmesine karşın bir canlı olup olmadığı tartışılabilir.

Daha da inanılmaz bir asalak sınıfı var; bir biçimde kendisini üretebilen protein parçacığı.** Bu tür bir öğe koyun ve keçilerdeki skrapi hastalığına neden oluyor: Daha önceleri viroidlerin neden olduğunu düşündüğümüz koyun ve keçilerin merkezi sinir sisteminde bozulmaya yol açan bir hastalık. Büyük olasılıkla, her birimiz sayısız genetik "asalak" taşıyoruz. Bu asalaklar çoğunlukla iyicil: Kromozomlarımızda hiçbir işimize yaramayan, ancak kendi varlıklarının devamını sağlayan, "tekrar dizileri"*** adı verilen binlerce DNA dizisi var. Yüksek hayvanların DNA'sının büyük bir bölümünün hiçbir zaman RNA'ya çevrilmediğini göz önüne alırsak, üç milyon yıllık evrim boyunca birikmiş genetik asalakların sayısının, bunları hiçbir kuşku ve istek duymadan taşıyan konakçıların genlerinin sayısını çok çok aştığını düşünebiliriz.

* Tanıma dizileri: İngilizcede *recognition sequences*. (ç.n.)
** Bkz. Stanley B. Prusiner; *Prions* (Prionlar); *Scientific American*, Kasım 1984.
*** Tekrar dizileri: İngilizcede *repetitive sequences*. (ç.n.)

Karıncalar ve Misafirleri Arasındaki İletişim



Karıncalar birçok başka eklembacaklı türünü evlerinde barındırır ve besler. Bu konukseverliğin anahtarı konukların ev sahibinin kullandığı kimyasal ve mekanik dil çerçevesinde iletişim kurabilme yeteneklerinde yatar.

• • •

Bert Hölldobler
Mart 1971

Tuhaf bir olgu eklembacaklılar dünyasının belirgin özelliklerinden biri olarak karşımıza çıkar. Yaklaşık bir yüzyıl önce keşfedilen bu olgu, o zamandan bu zamana araştırmacıları hayrete düşürmüştür. Birçok böcek türü ve başka eklembacaklılar karıncalarla hareketli bir asalak ilişkisi geliştirmiştir ve onlarla yaşarlar. Bu karıncaseverlerin* bazıları karınca yuvasını kendi evleri gibi kullanır ve yuvanın tüm nimetlerinden yararlanırlar. Her yere burunlarını sokan bu asalakların zaman zaman konakçı karıncanın yavrularını yediği görülse de, karıncalar konukları şaşırtıcı bir dostlukla karşılarlar; işgalci türü yuvalarına kabul etmekle kalmaz, konukların larvalarını kendi yavruları gibi besler, bakar ve büyütürler.

Karıncaseverler kendilerini nasıl böylesine kabul ettirebiliyorlar? İleri düzeyde toplumsallaşmış hayvanlar olan karıncalarda koloninin yuva kurma, yiyecek toplama, yavrulara bakma ve düşmanlara karşı kendini savunma etkinliklerini yürütmelerine olanak sağlayan karmaşık bir iç iletişim sistemi vardır. Karıncaların dışarıdan gelen bu misafirleri yabancı gibi karşılamamaları, ziyaretçilerin bir biçimde karıncaların şifresini çözmüş olduklarını yani karıncaların çeşitli görsel, mekanik simgeler içeren dillerini "konuşabildiklerini" düşündürüyor.

* Karıncasever: Latince *myrmecophile*. (ç.n.)

Son on yılda karıncalarda toplumsal davranış ve iletişim üzerine yapılan çalışmalar, karıncaseverler ve konakçıları arasındaki ilişkiler konusunda sağlam temellere oturtulmuş araştırmalar yürütülmesi için bir başlangıç oluşturmaktadır. Binlerce karıncasever hayvan arasında (yalnızca kene gibi örümceğimsileri* değil, kolembolanları, sinekleri, arıları ve birçok başka böcek grubunu da içerir) kalkık kuyruk olarak bilinen staphylinid kınkanatlılar, bu asalaklık ilişkisini belirgin bir biçimde sergilerler. Başlıca bu karıncasever ailesi üzerine odaklanarak, bu asalakların belirli karınca türleri ile iletişimlerini ve ilişkilerini ayrıntılı olarak inceledim.

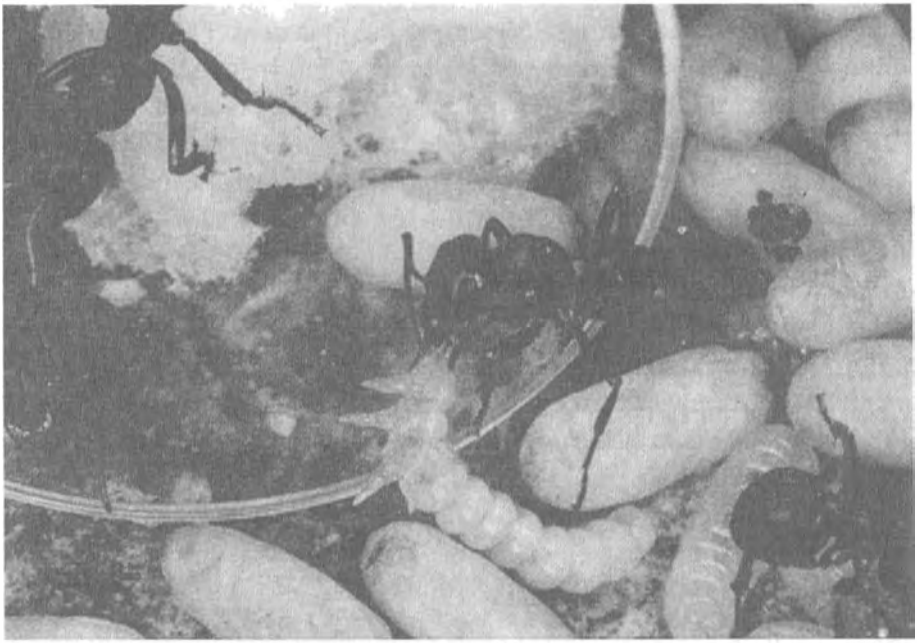
İlişkiler kınkanatlı türüne bağlı olarak değişir. Bazı türler yiyecek toplayan karıncaların peşinde, bazıları yuva dışındaki çöplüklerde, bazıları yuva içerisindeki dış odacıklarda ve bazıları da, ta yuvanın içlerinde, yavruların odacıklarında yaşar.

Çok iyi bilinen böyle bir kınkanatlı örneği *Atemeles pubicollis*'tir: Bir Avrupa türü. Bu böcek larva evresinde, kendine tepecikler yapan tahta karıncası *Formica polyctena*'nın yuvasında yaşar. Karıncanın kınkanatlı larvalarını benimsemesinin öncelikle kimyasal iletişime bağlı olduğunu buldum. Larva, kabuğundaki salgı bezlerinden karıncayı çeken bir madde salgılar. Bu madde karınca larvalarında yetişkinlerin bakımını başlatmak üzere salgılanan bir feromonun taklidi olabilir.** Bakıcı karıncalar *Atemeles* kınkanatlısının larvalarından gelen kimyasal sinyale larvanın bakımını yoğunlaştırarak yanıt verirler. Kimyasal iletişimin varlığını iki çeşit deneysel kanıt ile doğruladım. Radyoaktif izleyicilerle yaptığım deneyler, maddelerin kınkanatlı larvalarından karıncalara aktarıldığını gösterdi. Salgılamanın önlenmesi için vernikle kaplanmış larvalar yuva girişine konulduğunda karıncalar bunları önemsemediler veya çöpe attılar. Ancak larva üzerinde vernikle kaplanmamış bir parça yer bırakıldığında bile, karıncalar larvayı yuvalarına taşıdılar ve benimsediler. Hatta kınkanatlı larvalarından özütlenen salgıdan emdirilmiş süzgeç kâğıdını bile içeri taşıdılar.

Karıncaların larvaları beslemesi için başka bir iletişim biçimi kullanılıyor. Karınca larvaları mekanik bir uyarı ile bakıcı karıncalardan yiyecek istiyorlar; kınkanatlı larvaları ise bu davranışı taklit ediyorlar. Yetişkin karıncanın ağzıyla ya da antenleriyle dokunduğu bir larva hemen dikeliyor

* Örümceğimsi: Araknid. (ç.n.)

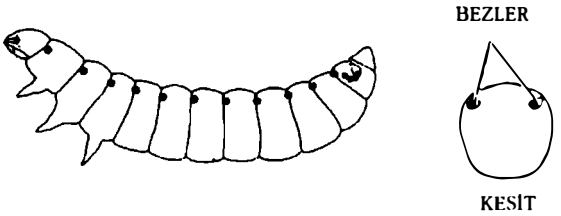
** Bkz. Edward O. Wilson; *Pheromones* (Feromonlar); *Scientific American*, Mayıs 1963.

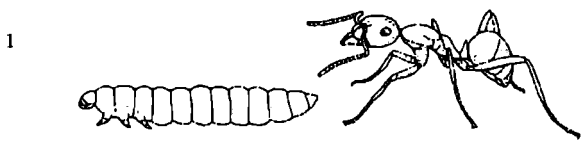


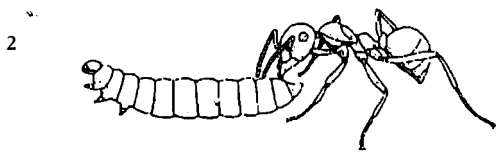
Şekil 54. GENÇ MİSAFİRLER. *Formica* karıncalarının yuvasında yavru odacığında, *Atemeles* cinsi bir kınkanatlı larvasına bir damla sıvı yiyecek veriliyor. Çeşitli konakçı karıncalar yalnızca kınkanatlılara değil, arılara, sineklere ve birçok başka eklembacaklıya da bakım ve besin sağlarlar.

ve karıncanın kafasına dokunmaya çalışıyor. Larva ağzıyla karıncanın dudaklarına dokunmayı başarırsa, karınca ağzından bir yiyecek damlacığı çıkartıyor. Kınkanatlı larvaları bu isteme davranışını karınca larvalarından daha çok yapıyor ve belli ki bu yüzden daha çok yiyecek alıyor. Yavru odacıklarında larvalar arasındaki yiyecek dağılımını ölçebilmek ve izleyebilmek için karıncalara radyoaktif sodyum fosfatla işaretlenmiş yiyecek verdim. Deney, kınkanatlı ve karınca larvalarından oluşan bir popülasyonda kınkanatlıların yiyecekten oldukça eşitsiz bir pay aldığını gösterdi. Kınkanatlı larvalarının varlığı karınca larvalarına sağlanan normal besin akışını azaltıyordu. Öte yandan, karınca larvalarının varlığı kınkanatlı larvalarına verilen yiyecek miktarını etkilemiyordu.

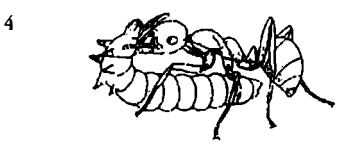
Akla ilk gelen soru: Kınkanatlı larvalarının yavru odacıklarında karınca larvalarını yoğun biçimde yemesi ve yiyecek rekabeti karşısında karınca kolonisi yaşamını nasıl sürdürebiliyor? Aslında yanıt basit: Kınkanatlı larvaları yamyam ve kendi türünün larvasının kokusunu karıncanınkinden

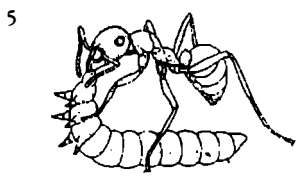








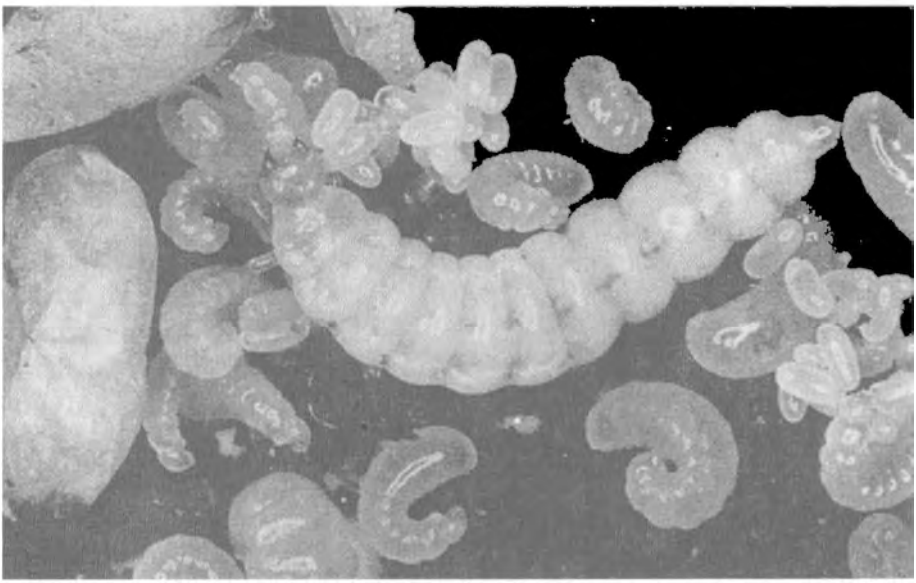




Şekil 55. Kınkanatlı larvasının (*üstte*) her iki yanındaki bir dizi bezin salgıladığı kimyasal, konakçı karıncanın larvaları yoğun biçimde beslemesine neden olur (1-4). İzleyici maddelerle yapılan deneyler, besleme sürecinde larvadan karıncaya salgı aktarıldığını gösteriyor. Karınca ile larva arasındaki temas, larvanın dikelmesine yol açıyor. Larva karınca ile ağızdan ağıza temas kurabilirse (5), bu uyarı karıncanın bir damla sıvı besin kusmasına neden oluyor. (Şekil 62 dışında, konakçı karıncaların ve misafirlerinin resimleri, aslı Turid Hölldobler tarafından yapılmış bir dizi resimden yararlanılarak çizilmiştir.)

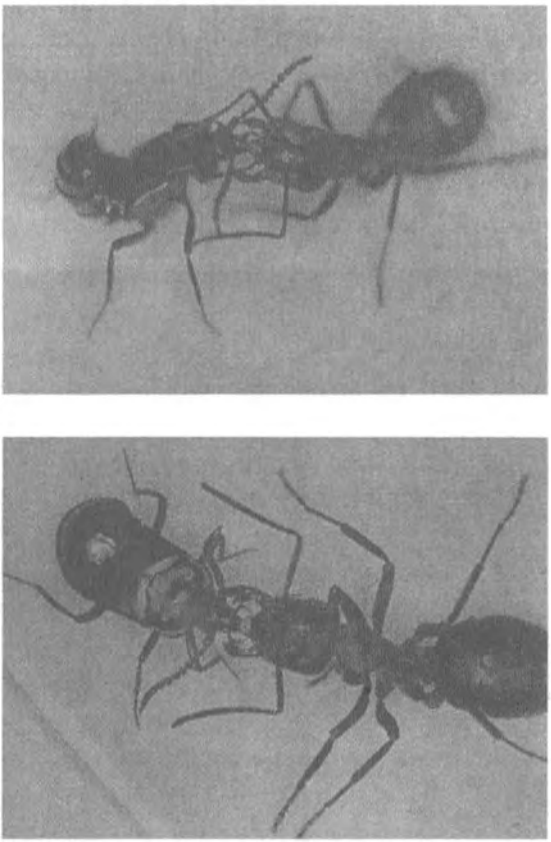
ayırt edemiyor. Bu yüzden de kendi popülasyonlarını azaltıp duruyorlar; fakat karınca larvaları bunu yapmıyor. Yavru odacığında tipik görünüm, karınca larvalarının kümeler halinde toplanmış olması. Kınkanatlı larvaları ise (özellikle *Lomechusa* cinsine ait olanlar) komşularını yalayıp yuttukları için yalnız başlarına kalıyorlar.

Atemeles kınkanatlılarının biri yazlık, diğeriyse kışlık olmak üzere iki evleri var. Yetişkin kınkanatlılar *Formica* yuvasında yumurtadan çıktıktan ve pupa dönemini geçirdikten sonra, güz geldiğinde, *Myrmica* cinsinin koyu-kahverengi, böcek yiyici karıncalarının yuvasına göç ederler. Bu göçün nedeni, *Myrmica* kolonilerinde kış boyunca yavru bakımının sürmesi ve besin stokunun olması; halbuki *Formica* karıncaları kışın yavru yetiştirmeyi durdururlar. *Myrmica* yuvalarında kınkanatlılar henüz olgunlaşmamıştır; ilkbahara dek beslenip olgunlaşırlar; çiftleşmek ve yumurta bırakmak için *Formica* yuvalarına geri dönerler. *Atemeles* kınkanatlıları ile *Formica* ve *Myrmica* karıncalarının yaşam döngüleri öylesine senkronize olmuştur ki, kınkanatlılar kendilerine konakçılık yapan bu iki



Şekil 56. *Formica* yavru odacığında olgunlaşmakta olan larva, burada barınan küçük karınca larvalarını yiyerek ek besin elde ediyor. Kınkanatlı larvaları birbirlerini de yiyorlar. Bu fotoğraftaki ve Şekil 54'teki yuva, laboratuvarda yapılmıştır.

karınca türünün toplumsal yaşamlarından elde edebilecekleri en fazla yararı sağlamış olurlar. Bu açıdan bakıldığında, *Atemeles* müthiş ileri bir evrimsel uyum biçimi sergiler. Yine *Formica* karıncaları ile birlikte yaşayan *Lomechusa* kınkanatlılarıysa kışın evlerini değiştirmezler; yumurtadan çıktıktan sonra aynı türden bir başka *Formica* yuvasına taşınırlar ve besin kıtlığına ortak olurlar. Öyle görünüyor ki, *Atemeles* başlangıçta *Formica* karıncaları ile ortakyaşam ilişkisi kurmuş, sonra da *Myrmica* yanındaki kışlık evi "keşfetmiş", uyum sağlamış ve bu amaçla da ikinci bir dil öğrenmiş.



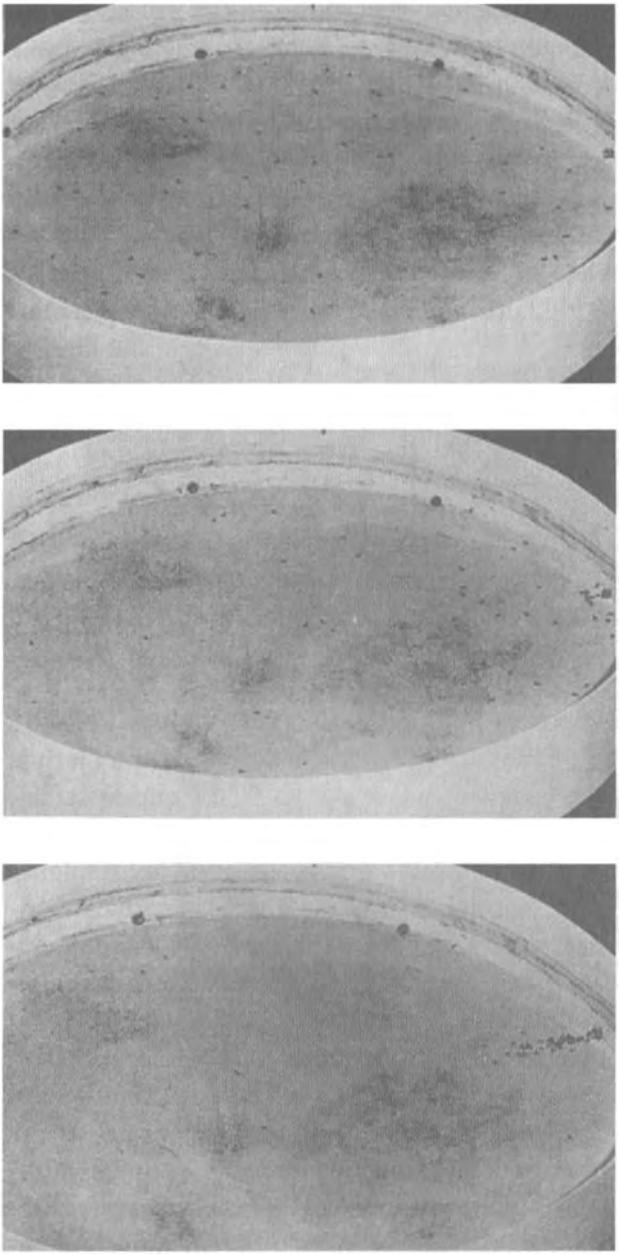
Şekil 57. Karıncalar ve kınkanatlılar, yiyecek yüklü bir arayıcının ağzından yiyecek çıkarmasını sağlamak için aynı yolu kullanıyorlar. Kınkanatlının ön ayaklarıyla yiyecek arayıcısının ağız kısımlarına hafifçe vurması anahtar uyarı oluyor (*üstte*). Ağızdan hemen yiyecek çıkartılıyor (*altta*).

Atemeles kınkanatlısı, güzün başında *Formica* yuvasını terk etmezden önce konakçısından göç için yiyecek stoku ister. Bu amaçla bir dokunma uyarısı kullanır. Kınkanatlı önce anteniyle karıncaya vurarak dikkat çeker. Sonra da, çene kemiği ve ön ayakları ile karıncanın ağız kısmına dokunarak yiyecek kusmasını ister. Hızlandırılmış filmler, karıncaların da birbirlerinden benzer mekanik sinyallerle yiyecek aldıklarını gösteriyor.

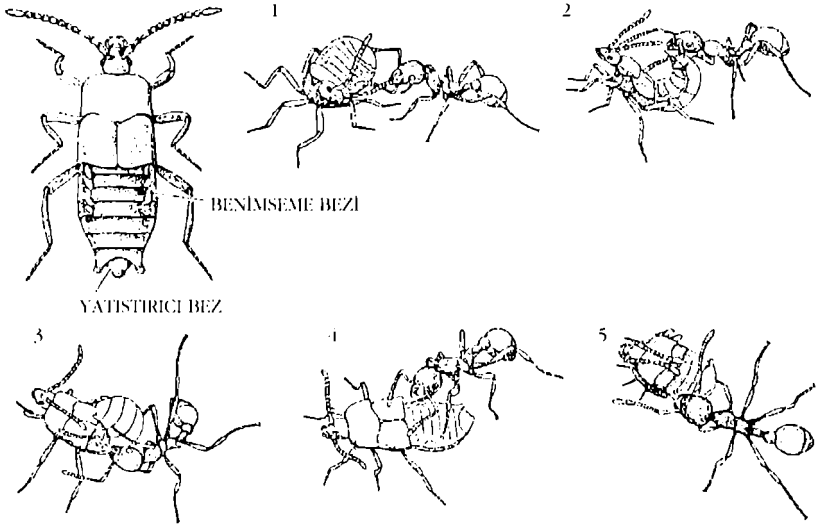
Peki, göçmen kınkanatlı, *Myrmica* yuvasının yolunu nasıl buluyor? *Formica* yuvaları normalde ağaçlık arazide bulunuyor; *Myrmica* yuvaları ise ağaçların ötesinde, çayırlıklarda... *Atemeles* kınkanatlılarının *Formica* yuvasını bıraktıktan sonra ışığın arttığı yönde ilerlediği gösterilebilir. Bu, kınkanatlıların nasıl olup da *Myrmica* karıncalarının yaşadığı görece açık çayırlıklara ulaşabildiğini açıklayabilir. Kınkanatlı çayırlığa ulaştıktan sonra bir *Myrmica* yuvası bulabilmek için başka ipuçları kullanmalıdır. Yaptığım deneyler, kınkanatlının yuvanın yolunu konakçı karınca türünün kokusunu izleyerek bulduğunu açıkça gösterdi. Koku rüzgârla taşınıyor olmalı; kınkanatlı durgun havada yuvayı bulamıyor. Tuhaftır, kınkanatlının bu kokuya karşı duyarlılığı geçici; bu duyarlılık *Formica* yuvası terk edildikten sonraki iki hafta ile sınırlı (kınkanatlı ilkbaharda *Formica* yuvasını da aynı yolla, kokuyla buluyor).

Kınkanatlı, bir *Myrmica* yuvası bulduğunda kendini kimyasal iletişim içeren bir ritüelle tanıtıyor ve benimsetiyor. Kınkanatlı önce antenleriyle karıncaya hafifçe vuruyor ve batın ucunu konakçıya doğru kaldırıyor. Karınca ise kınkanatlının batın ucundaki bezlerin salgılarını emerek yanıt veriyor. Ben bu bezlere "yatıştırıcı bezler" adını veriyorum çünkü salgıları karıncanın saldırgan davranışlarını belirgin bir biçimde bastırıyor. Bundan sonra karıncanın dikkati batın bölgesinin yanlarındaki bezlere çekiliyor; bunlara ise "benimseme bezleri" diyorum, çünkü karınca bu salgıları duyumsamadıkça kınkanatlıyı benimsemiyor. Büyük olasılıkla, bu salgının kokusu karınca türünün kokusunun bir taklidi. Son olarak, karınca, yaklaşabilmesi için batınını aşağı indiren kınkanatlının yanal bezleri etrafındaki kıllardan tutarak konuğunu yavru odasına taşıyor.

Aremeles kınkanatlıları birden fazla karınca yanında yerleşen tek karıncasever değil. 50 yıldan daha uzun bir süre önce Harvard Üniversitesi böcekbilimcilerinden William Morton Wheeler, *Xenodusa* cinsinin staphyli-



Şekil 58. Bu laboratuvar fotoğraflarında, *Ateneles* karıncalarının *Formica* yuvalarındaki evlerinden *Myrmica* yuvasındaki kışlık yerleşimlerine yaptıkları göçte kokunun rolü gösteriliyor. Deneyin başında (*üstte*) kınkanatlılar dairesel bir bölgede gelişigüzel dağıtılmış. Bunlardan sonra, bölgenin etrafındaki sekiz deliğin birinden *Myrmica* karıncalarının kokusunu taşıyan hava üfleniyor (*ortada*). On dakika sonra (*altta*), kınkanatlıların çoğunun kokunun çıktığı deliğin yanında bir küme halinde toplandığı gözleniyor.



Şekil 59. *Atemeles* kınkanatlılarının *Myrmica* cinsi karıncaların yuvalarına girebilmelerini sağlayan benimseme ritüeli. Benimsenme, kınkanatlının batın ucundaki ve yanlarındaki bezlerden yapılan salgılara bağlı (*solda*). Yuvanın giriş odacığında potansiyel konakçısıyla karşılaşan kınkanatlı, karıncaya antenleriyle hafifçe vurarak ve batın ucunu yukarı kaldırarak dikkati kendine çekiyor (1). Karıncanın yanıtı (2), "yatıştırıcı bezler" olarak bilinen bu bezlerin salgısını tatmak oluyor; salgı karıncanın yabancılara gösterdiği saldırgan davranışı açıkça bastırıyor. Bundan sonraki adım, "benimseme bezlerinden" salgılanan madde (3, 4); bu salgı duyumsanmadıkça karınca yabancıyı büyür etmiyor. Bundan sonra, kıvrılmış kınkanatlı yavru odasına taşınıyor (5).

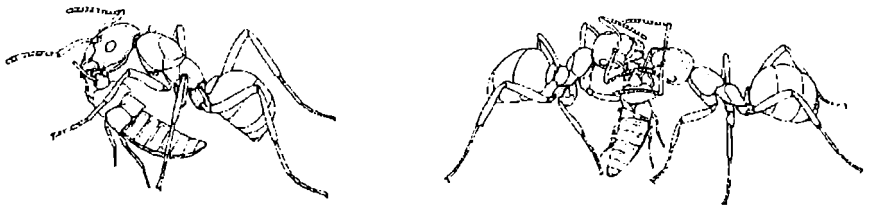
nid kınkanatlılarının evlerini mevsimlere göre değiştirdiğini gözlemledi. Bu larvalar yazı *Formica* yuvalarında, yetişkinlerse kışı *Camponotus* cinsinin dülger karıncalarının yuvalarında geçirirler. Dülger karıncaların da kış boyu yavrularına bakıyor olmaları dikkat çekici. Muhtemelen, *Xenodusa* kınkanatlılarının evrimsel geçmişi, kışlık ev seçme ve uyum sağlama açılarından *Atemeles*'lere koşut gelişmiş.

Atemeles, *Lomechusa* ve *Xenodusa* kınkanatlılarının tersine, birçok başka staphylinid kınkanatlı cinsi, yiyecek elde etmede en iyi niş olan yavru odasına girebilmek için gerekli olan karınca dilinde iletişim kuramaz. Örneğin, Avrupa *Dinarda* cinsi, konakçı (*Formica sanguinea*) yuvalarının yalnızca dış odacıklarına yerleşebilirler. *Dinarda*, *Atemeles*'in yatıştırıcı bezlerine benzer bezlerle salgı yapar, ancak bu salgı yalnızca karıncanın kınkanatlıya katlanabilmesini sağlar; kınkanatlı benimsenmez ve yavru odasına alınmaz. Bu nedenle de *Dinarda*, bulabildiği yiyecek-

lerle yetinmek ya da dış odacıklarda otlakçılık yapmak zorundadır; henüz çöplüğe atılmamış ölü karıncalarla ve işçi karıncalardan çaldığı veya sızdırdığı yiyeceklerle beslenir. *Dinarda* zaman zaman, yiyeceği başka bir işçiye geçirmekte olan yiyecek arayıcısı karıncanın ağzından bir parça yiyecek kapar, ya da yiyecek yüklü bir karıncaya yaklaşır ve dudaklarına dokunarak ağzından küçücük bir yiyecek damlası çıkartmasını sağlar. Ancak karınca, kınkanatlının bir yabancı olduğunu hemen anlar ve saldırıya geçer. Kınkanatlı batın bölgesini kaldırıp karıncaya yatıştırıcı salgısından sunarak saldırıdan kurtulur; karınca yaladığı maddenin tadını almaya çalışırken kınkanatlı oradan kaçar.

Başka karıncasever staphylinid kınkanatlılar (örneğin, *Myrmedonia* cinsi) konakçılarıyla çöpleriyle beslenebilmelerine ancak yetecek kadar iletişim kurabilirler. Çöplükte, kınkanatlı, yatıştırıcı salgısını sunup kaçmak için zaman kazanarak karıncanın saldırısını önler. Ancak, kınkanatlı yuvada bir yere yerleştirildiğinde yatıştırıcı işe yaramaz; karınca dışarıdan gelen bir yabancı olarak algıladığı kınkanatlıyı hemen öldürür.

Yiyecek açısından bağımlı oldukları karıncalarla basit, tek yönlü bir kimyasal iletişim kuran karıncaseverler de vardır. Bu, belirli bir karınca türünün yiyecek arayıcılarının besin kaynağı ile yuva arasında bıraktıkları izin kokusunu tanıyabilme yeteneğidir. Örneğin, küçük bir Avrupa nitidulid kınkanatlısı (*Amphotis marginata*) parlak, kara orman karıncasının (*Lasius fuliginosus*) izlerini sürebilir ve bu karıncanın izleri boyunca bol bol bulunur. Dilenci yol kesenler olan bu kınkanatlılar, iz boyunca yiyecek yüklü karıncaların yolunu keser ve karıncanın alt dudaklarına do-



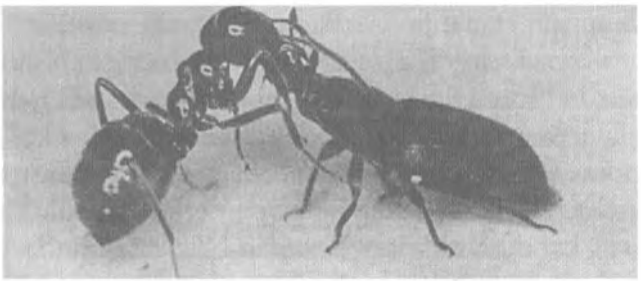
Şekil 60. *Dinarda* cinsinin yiyecek hırsızı kınkanatlılarının *Formica* yuvasının dış odacıklarına yerleşmelerine izin veriliyor; fakat yavru odacıklarına alınmıyorlar. *Dinarda* kınkanatlısı yiyecek arayıcısı karıncanın ağız kısmına dokunarak (*solda*) bir sıvı damlacığının kusulmasını sağlıyor. Bazen, iki karınca besin damlacığı aktarımı yapılırken kınkanatlı ise karışıveriyor (*sağda*). Kınkanatlı, karıncaların saldırısına uğrarsa, batınını kaldırıyor; *Atemeles*'in "yatıştırma bezleri" gibi karıncaların hoşlandığı bir madde salgılayan bezlere dikkat çekiyor. Karınca bu bezlerin salgısını tadarken kınkanatlı oradan kaçıyor.

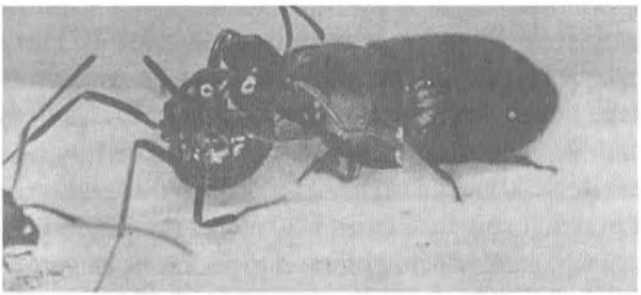
kunarak ağzından yiyecek çıkartmasını sağlar. Karınca kısa zamanda aldatılmış olduğunu anlar ve kınkanatlıya saldırır. Kınkanatlı, yatıştırma mekanizması olmamasına karşın, uzantılarını içeri çekip yere yapışarak yaralanmaktan kurtulur.

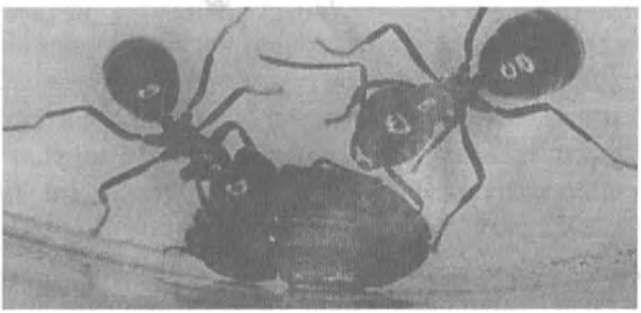
Çoğu karıncasever kınkanatlının görünüşü, konakçı karıncalarına benzer. Bu, özellikle orducu karıncaların misafirleri için doğrudur. Bazı araştırmacılar karıncaların kınkanatlıları yuvadaş olarak benimsemelerine yol açan unsurun kınkanatlıların kendilerine morfolojik olarak benzemeleri olduğu sonucuna varmıştır. Hatta, konakçılarına benzememelerine karşın, *Atemeles* ve *Lomechusa* için de aynı şeyin geçerli olduğu düşünülmüştü. Bu kınkanatlıların biçimlerini ve renklerini yapay olarak değiştirerek, morfolojik özelliklerinin konakçılarıyla ilişkilerinin başarısında rol oynamadığını gösterdim. Öyle görünüyor ki, iletişim kurma davranışı, benimsenmek için temel gereksinim. Bunun genelde de geçerli olduğunu düşünüyorum; orducu karıncaların misafirleri için bile. Misafirlerin konakçılarını taklit etmeleri muhtemelen kuşlar tarafından avlanmaya karşı bir korunma olarak evrilmiştir. Açık arazide yol alan orducu karıncaları izleyen kuşlar karıncalara saldırmazlar; karıncaların yürüyüşü ile hareketе geçen diğer böceklerle beslenirler. Kuşlar, büyük olasılıkla, karıncalara benzeyen böceklere de ilgi duymuyorlar. Dikkatle tasarlanmış deneyler bu sorunun yanıtını verecektir.

Geriye, karıncaseverlerle konakçıları arasındaki olağandışı etkin iletişim sisteminin nasıl evrildiği sorusu kalıyor; büyüleyici bir soru... Bu evrimi iki aşamalı bir süreç olarak düşünebiliriz. Önce, karıncasevere sinyal-alıcı olarak bakarsak, belirli bir karıncanın potansiyel misafirinin kendisine karıncanın kokusunu, karınca larvaları ile yetişkinler arasındaki ayırımları ve bir asalaklık ilişkisine götüren diğer sinyalleri tanıyabilme yeteneği veren alıcı sisteminin adım adım bir evrim geçirdiğini varsayabiliriz. İkinci olarak, karıncasevere bir sinyal-verici olarak bakarsak, böceğin karınca tarafından yuvaya alınıp beslenmesini sağlayan salgıları ve davranışları doğal seçilim yoluyla evrimleştirmiş olması gerektiğini görebiliriz. Böylece, konuk-konakçı ilişkisi, belirli bir konakçının doğasına göre, yalnızca konukta uyumsal değişimler gerçekleştirilmesini içerecektir. *Atemeles* ve *Lomechusa*'nın kendi konakçı karıncalarının yuvalarında kabul ve destek görmelerine yol açan bu olmalı.

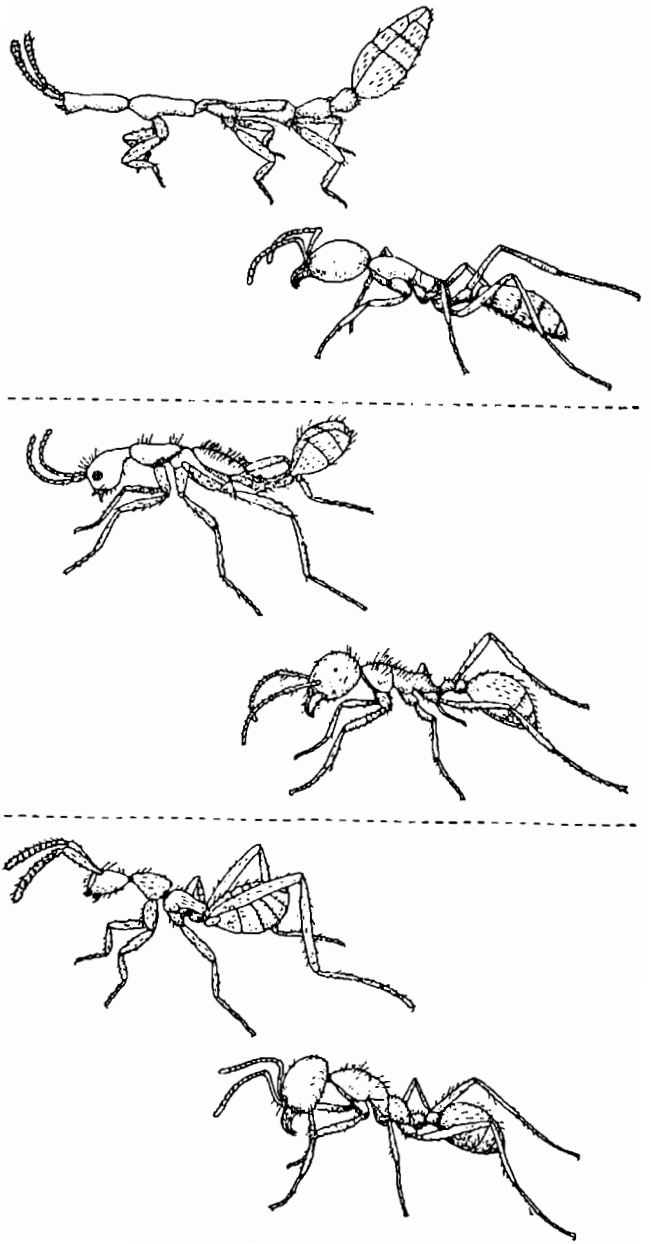








Şekil 61. *Amphotis* cinsinin yol kesen kınkanatlıları yiyecek toplayan orman karıncası *Lasius*'un izlerini kokusundan buluyor ve yiyecek yüklü işçileri pusuya düşürüyor. Karıncanın ağız kısımlarını uyaran (1) kınkanatlı, karıncaya kursağındaki yiyeceği çıkarttırıyor (2). Soyulan karınca saldırgan bir tavır takınıyor (3) ancak zırhlı kınkanatlı pasif savunmaya geçerek (4) saldırıyı savuşturtuyor.



Şekil 62. Orducu karınca konakçılarına benzeyen taklitçi kınkanatlılar arasında *Mimanommia spectrum* da var (*solda üstte*); bu kınkanatlının kafası yokmuş gibi görünüyor. Konakçısı ise Afrika sürücü karıncası *Dorylus nigricoms* (*sağda üstte*). Diğer asker karınca taklitçileri *Crematoxenus aenigma* (*solda ortada*) ve *Mimeciton antennatum* (*solda altta*). Bu kınkanatlıların konakçıları, sırasıyla, *Neivamyrmex melanocephalum* ve *Labidus praedator*. Bu çizimler asılları Roosevelt Kolejinden müteveffa Charles H. Seevers tarafından yapılan resimler temel alınarak yapılmıştır. Taklitçiliğin konakçı-konuk ilişkisini etkilediğine ilişkin hiçbir kanıt yok. Ancak, taklitçilik kınkanatlıları başka avcılardan koruyor olabilir.

Birbirleriyle akraba olan fakat konakçılarıyla farklı yakınlık dereceleri geliştirmiş kınkanatlı türlerini dikkatle inceleyerek, karıncaseverlerle karıncalar arasındaki toplumsal ilişkilerin ve iletişim sistemlerinin evrimi konusunda daha çok şey öğrenmeyi bekleyebiliriz.

Karıncalarda Kölelik



Bazı karınca türleri yuvalarında çalıştırmak amacıyla başka türlerin karıncalarına saldırırlar. Bu akıncı türlerin bir kısmı öylesine uzmanlaşmıştır ki, kendilerini besleyebilmekten aciz kalmışlardır.

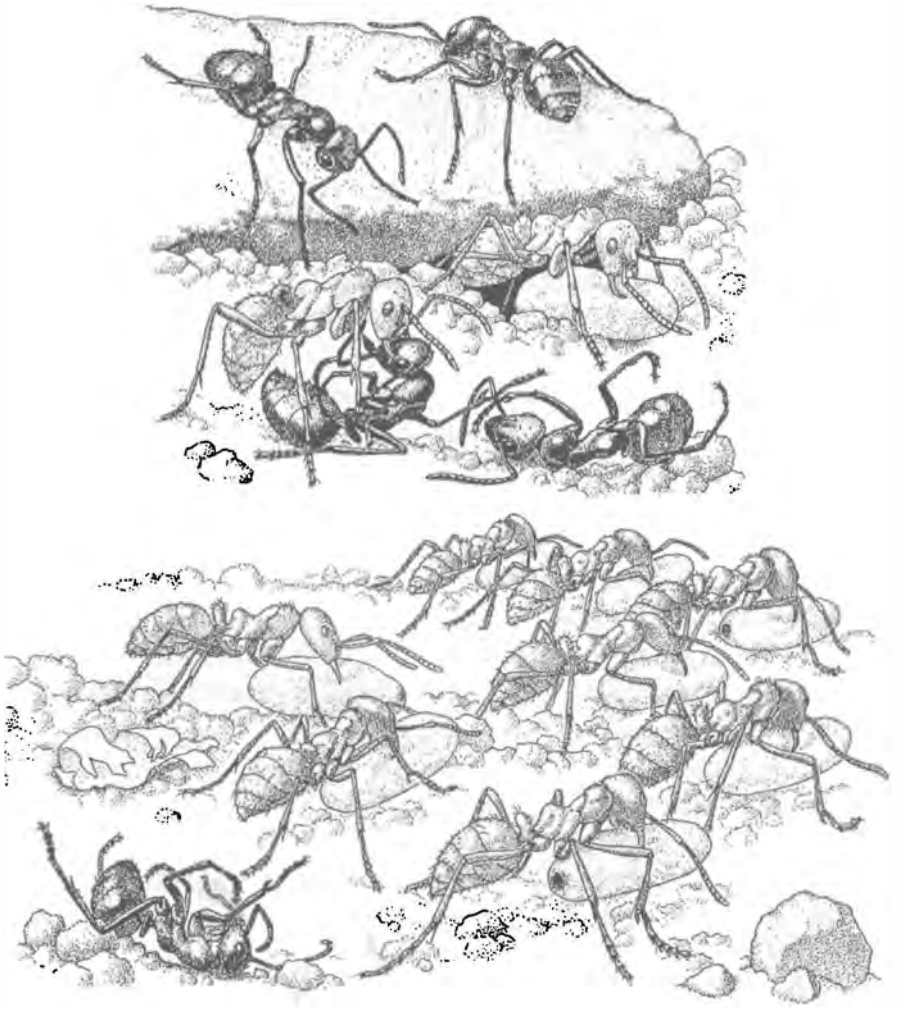
• • •

Edward O. Wilson
Haziran 1975

Kölelik kurumu yalnızca insan toplumlarına özgü değildir. 35'ten fazla karınca türü -ki, birbirinden bağımsız evrimleşmiş altı gruptan oluşurlar- varlıklarının devamı için, en azından bir dereceye kadar, kölelerin emeğine bağımlıdırlar. İşgüçlerini kuvvetlendirmek için başka karınca kolonilerine yaptıkları saldırılarda kullandıkları teknikler, böcekler dünyasında bulunabilecek en incelikli davranış biçimleri arasındadır. Köleci karınca türlerinin çoğu akıncılıkta öylesine uzmanlaşmıştır ki, kölelerini kaybettiklerinde açlıktan ölürler. Köleci karıncalar ve köleleri, birlikte, özgür kolonilere zaman zaman yapılan akınlarla başlamış, gelişmiş savaşçı toplumların evrilmesine yol açmış ve işçilerin artık akıncı olma yeteneklerini yitirdikleri dehşetli bir çürüme ile sonlanmış bir evrimsel düşüş sergilerler.

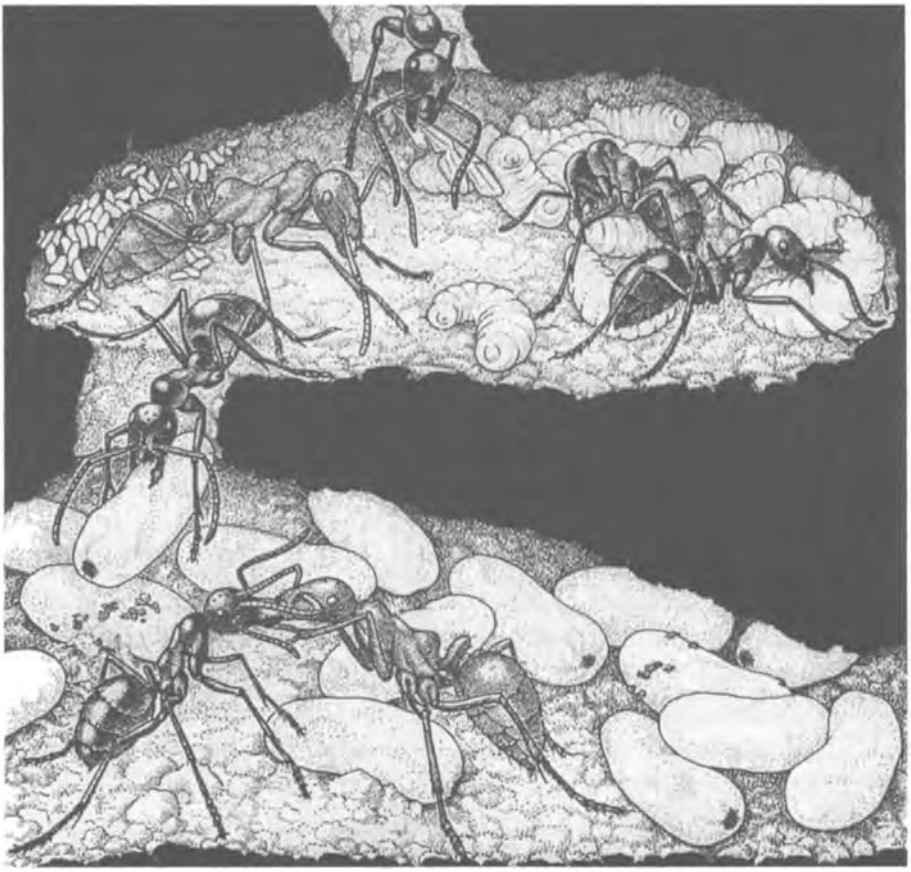
Karıncalardaki kölelik, insan toplumlarındaki kölelikten önemli bir noktada ayrılıyor: Köle karıncalar hep kendileri köleci olmayan, özgür türlerin üyeleri. Bu açıdan köle karıncalar daha çok evcil hayvanlara benziyorlar. Ancak, karıncalarda kölelerin üremesine izin verilmiyor ve köleler toplumsal örgütlenme içerisinde kölecileriyle aynı veya daha üst konumda bulunuyorlar.

Polyergus cinsinin meşhur Amazon karıncaları gelişmiş kölecilere mükemmel bir örnek. İşçi Amazonlar dövüşmek üzere özelleşmişler. Bu iş-



Şekil 63. *Polyergus rufescens* (*açık renkli*) türünün köleci Amazon karıncalarının köle türü *Formica fusca* (*koyu renkli*) kolonisine akını. *Fusca* karıncaları yuvalarını kuru toprakta bir taş altında yaparlar. Akıncı Amazon karıncaları direnmeye kalkışan *fusca* işçilerini kılıç benzeri altçene kemikleriyle vurarak öldürürler. Resimde Amazon karıncalarının çoğu, içinde *fusca* işçilerinin pupaları olan kozaları kendi yuvalarına taşıyor. İşçiler kozadan çıktıklarında köle olarak çalışacaklar. Direniş göstermiş iki ölü *fusca* işçisi yerde yatıyor. İki işçi ise yuvanın girişindeki kayanın üstüne kaçmış.

çilerin minyatür kılıç şeklindeki altçeneleri başka karıncaların gövdelerini delmek için ideal ancak sıradan işçi karıncaların günlük görevlerini yapmak için hiç uygun değil. *Polyergus* karıncalarının yuvalarındayken yaptıkları tek etkinlik kölelerinden yiyecek dilenmek ve kendilerini temizlemek (Hayvan davranışbilimcisi William Morton Wheeler bunu "kahrolası zırhlarını parlatmak" olarak tanımlamıştı bir seferinde).



Şekil 64. Bir Amazon karıncası kolonisinin yuvasının iç görünüşü. *Formica fusca* kölelerin (*koyu renkli*) ev işlerini yaptığı görülüyor. Üstte ortada, kölelerden biri yuvaya yiyecek olarak bir sinek kanadı getiriyor. Diğer köle işçiler küçük yumurtalara, tırtıl benzeri larvalara ve kendilerini tutsak edenlerin koza içindeki pupalarına bakıyorlar. Akın mevsiminde bu pupalardan bazıları *fusca* işçilerinin pupaları olacak. Köleciler (*açık renkli*) ise yemek yemekten başka bir şey yapamıyorlar (*sol üstte*). Yemek yiyebilmek için, Amazon karıncaları köle işçilerin ağızlarından sıvı damlaları çıkarmasını istemek zorundalar (*sol altta*). Bu karınca türleri Avrupa'da bulunuyor.

Ancak, *Polyergus* karıncaları bir akın başlattıklarında tümüyle değişiyorlar. Yuvadan kararlı bir alay halinde çıkıyor ve sırayı hiç bozmadan, doğrudan doğruya köle türün yuvasına yürüyorlar. Direnen karıncaları, gövdelerini parçalayarak bertaraf ediyor, işçi karıncaların pupalarını içeren kozalara el koyarak onları kendi yuvalarına götürüyorlar.

Kaçırılan pupalar kozadan çıktıklarında, kendilerini kaçıran karıncaları kardeşleri zanneden işçi karıncalar oluyorlar; *Polyergus* karıncaları ile genetik akrabaları arasında ayırım yapamıyorlar. Bu işçiler genetik olarak programlandıkları işleri yapmaya başlıyor, köleciler de bundan faydalanıyorlar. Köleler işçi kastının üyeleri oldukları için üreyemiyorlar. Bu yüzden de, köleci karıncalar yeterli iş gücünü koruyabilmek için düzenli akınlar yapmak zorunda kalıyorlar.

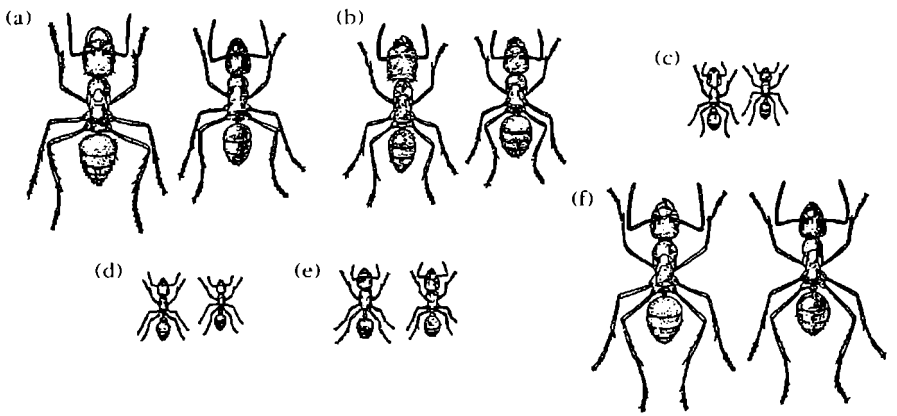
Köleci karınca türlerinin yalnızca soğuk iklimlerde bulunmaları ilginç bir nokta. Karıncaların büyük bir çoğunluğunun tropikal bölgelerde ve ılıman iklim kuşağında yaşıyor olmasına karşın, bu bölgelerdeki karıncaların hiçbiri, uzaktan da olsa, köleliği andıran bir etkinlikte bulunmuyor. Öte yandan, daha soğuk bölgelerin karıncaları arasında bu asalaklık biçiminin sıkça görülmesi şaşırtıcı. ABD'nin kuzey kesimindeki ormanlarda köleci türlerin kolonileri bol bol bulunabiliyor ve köle akınları Harvard Üniversitesi yerleşkesi gibi inanılmaz yerlerde bile görülebiliyor.

Köleci akıncılar Emery kuralı adı verilen bir ilkeye uyuyorlar. İtalyan karıncabilimcisi Carlo Emery, 1909'da tüm asalak karınca türlerinin kendilerine kurban seçtikleri karıncalara genetik açıdan görece yakın olduğuna dikkat etti. Bu ilişki karıncaların evriminde köleliğin kökenleri konusunda sağlayacağı ipuçları nedeniyle araştırılmalı. Karıncalardaki kölelik olgusuyla büyülenen Charles Darwin, ilk adımın basit avcılık olduğunu öne sürdü; köleci türlerin ataları diğer karınca çeşitlerine saldırmaya ve kendi evlerinde yiyebilmek için olgunlaşmamış karıncaları kaçırmaya başladılar. Birkaç pupa bu sondan kurtulup saldırganın yuvasında işçi karıncalar halinde gelebildiyse, yuvadaş olarak kabul edilmiş ve işgücüne katılmış olabilir. Tutsakların işçi olarak besinden daha değerli olduğunun anlaşılmasıyla, akıncı tür köleci olarak evrilecektir.

Darwin'in hipotezi çekiciyse de, kısa bir süre önce yaptığım deneylerde evrimsel itici gücün besinden ziyade bölgesel savunma olduğuna ilişkin kanıtlar elde ettim. Harvard Kıyaslamalı Hayvanbilim Müzesi'nde,

normalde köle emeğine bağımlı olmayan birçok farklı *Leptothorax* cinsine ait karınca türünü bir araya getirdim. Koloniler doğada olduklarından daha yakın yerleştirildiklerinde, daha büyük olan koloniler küçük kolonilere saldırdılar ve kraliçelerle işçileri öldürdüler veya püskürttüler. Saldırganlar buldukları pupaları kendi yuvalarına götürdüler. Bundan sonra da pupaların gelişip işçi karıncalar olmalarına izin verdiler. Yeni işçilerin aynı türden olduğu durumlarda, bu işçilerin etkin koloni üyeleri olmalarına izin veriliyordu. Fakat yeni pupadan çıkan işçiler *Leptothorax*'ın farklı türlerine aitseler, birkaç saat içerisinde öldürülüyorlardı. Bu davranışın akraba türlerin işçilerine de hoşgörülü davranmak üzere genişletilmesiyle köleliğin temellerinin atıldığını görebiliriz. Akıncılarla tutsaklar ne kadar yakın akrabaysa, uyum sağlamaları o kadar olanaklı olacaktır. Bu sonuç Emery kuralına uyuyor.

Köleciliğin eşiğini ancak geçebilmiş gibi görünen bir tür ise *Leptohorax duloticus:* Bugüne kadar yalnızca Ohio, Michigan ve Ontario'da belirli yerlerde bulunmuş nadir bir karınca türü. Bu türde işçi kastının anatomisi kölecilik davranışına yönelik pek az değişime uğramış. Bu durum, evrimsel bakış açısından bakıldığında, türün asalak yaşama geçişinin oldukça yakın bir zamanda gerçekleştiğini akla getiriyor.

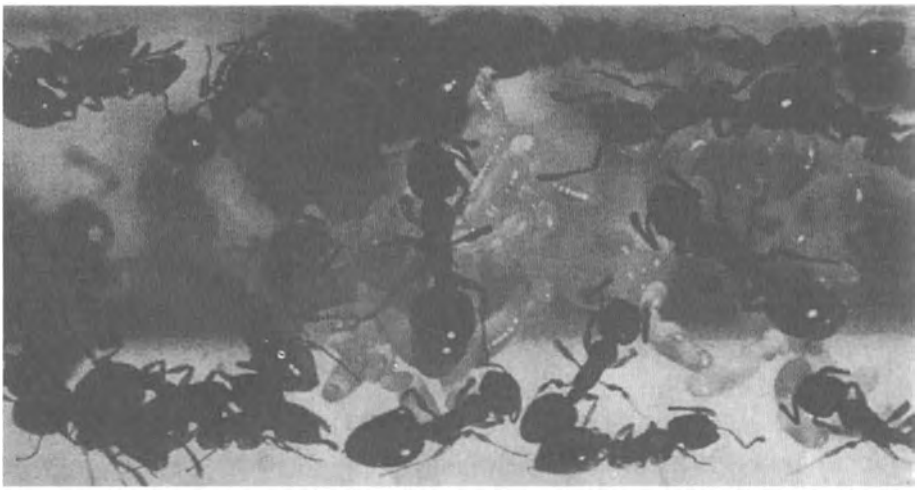


Şekil 65. Kölecinin ve kölenin birbirine benzediğine ilk olarak 1909 yılında İtalyan karıncabilimcisi Carlos Emery dikkat çekmiştir. Bu resimde gösterilen karınca çiftlerinde, köleci solda ve köle de sağda çizilmiştir. Gösterilen türler şunlardır: (a) *Polyergus rufescens* ve *Formica fusca;* (b) *Rossomyrmex proformicarum* ve *Proformica nasutum;* (c) *Harpagoxenus americanus* ve *Leptothorax curvispinosus;* (d) *L. duloticus* ve *L. curvispinosus;* (e) *Strongylognathus alpinus* ve *Tetramorium caespitum;* (f) *F. subintegra* ve *F. subsericea.*

Laboratuvar kolonilerinde yaptığım deneylerde *L. duloticus*'un geçirdiği davranış bozukluğunun derecesini ölçebildim. Tıpkı Amazon karıncaları gibi, *dulaticus* işçileri de akıncılıkta ve dövüşmede çok başarılılar. Başka *Leptothorax* türlerinin kolonileri bir *duloticus* yuvasının yanına yerleştirildiğinde işçiler yoğun saldırılar başlattılar ve diğer türün pupalarının hepsi tutsak alınana dek bu saldırılarını sürdürdüler.

Kendi yuvalarında olduklarında *duloticus* işçileri durgun kalıyorlar ve tüm sıradan işleri tutsaklarına bırakıyorlardı. Köleler geçici bir süre için ellerinden alındığında, işçiler yoğun bir etkinlik artışı sergiliyorlar ve daha önce kölelerin yaptığı işlerin çoğunu üstleniyorlardı. Sonuç olarak, *duloticus* işçilerinin çalışma konusunda gizil bir yetenekleri var; daha ilerlemiş köleciler olan karınca türlerinde olmayan bir yetenek bu.

Ancak, kölelerini kaybeden *duloticus* işçileri üstlendikleri görevleri hiç de iyi yapamıyorlardı. Larvaları beslemekte gecikiyor, yemek aralarını uzatıyorlardı. Yuvadaki malzemeleri amaçsızca oradan oraya taşıyor, hiçbir zaman da doğru yerlere yerleştiremiyorlardı. Seyreltilmiş balın toplanması ve paylaştırılması için gereksiz yere uzun süreler harcıyorlardı. Da-



Şekil 66. Cam bir tüpte, ender türlerden *Leptothorax duloticus* ve köle tür *L. curvispinosus*'tan oluşan karınca kolonisi. Ohio, Michigan ve Ontario'da bulunan *duloticus* karıncasının köleciliğe geçişi kısa bir süre önce olmuştur. Fotoğrafın ortasında bir *duloticus* işçisi görülüyor; onun aşağısında üç köle işçi var. Beyaz cisimler her iki türün olgunlaşmamış biçimleri. Köle işçiler koloniden alındıklarında, *duloticus* işçileri ev işlerini kendileri yapmaya çalışırlar ancak pek başarılı olamazlar.

ha da önemlisi, kölesiz kalan karıncalar, koloninin yaşamının devam edebilmesi için temel olan bir davranış biçiminden yoksundular: Ölü böceklerin ve diğer katı yiyeceklerin aranması. Önlerine konulan yiyecekleri bile görmezden geliyorlardı. Kolonide açlıktan ölme belirtileri görülmeye başlandığında, onlara *Leptothorax curvispinosus* türünden bazı köleler verdim. Acar işçi köleler yuvayı kısa zamanda düzene soktular ve köleciler de kısa zamanda eski üşengeç yaşamlarına geri döndüler.

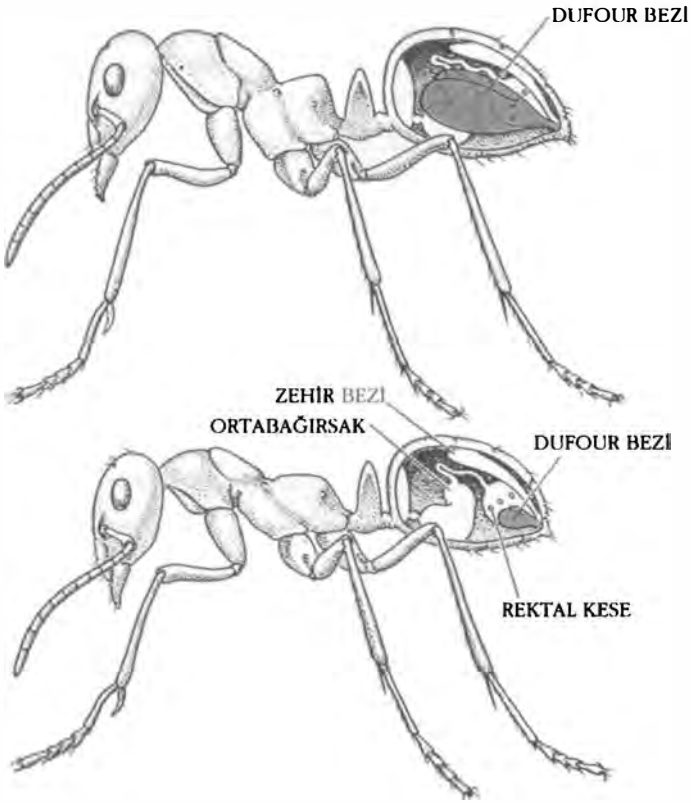
Köleci karıncaların hepsi kurbanlarına üstün gelmek için kaba kuvvet kullanmıyorlar. Purdue Üniversitesi'nden Fred E. Regnier ile birlikte çalışırken, kazara, bazı türlerin daha incelikli bir stratejisi olduğunu keşfettik. Karıncaların tehlikeyi haber vermek ve yuvalarını savunmak için kullandıkları kimyasalları araştırırken, o zamana dek incelediğimiz tüm diğer karıncalardan çok farklı maddeleri olan iki köleci türle karşılaştık. Bu karıncalar -*Formica subintegra* ve *Formica pergandei*- şaşırtıcı miktarlarda desil, dodesil ve tetradesil asetat üretiyorlardı. *F. subintegra* ile yaptığımız daha ayrıntılı incelemeler, bu maddelerin köle edinme akınlarında direnen karıncalara püskürtüldüğünü gösterdi. Bu asetatlar akıncı kölelerı çekiyor ve böylece de akıncılar kavganın koptuğu yerlerde toplanmış oluyorlardı. Püskürtülen asetatlar aynı zamanda direnen karıncaları da paniğe sokuyordu. Gerçekten de olağandışı güçlü ve kalıcı olan asetatlar, acil durum maddeleridir. *Formica* köle türlerinde bulunan undekan bileşiğine ve diğer kokulara benzerler; *Formica* bu maddeleri yuvadaşlarını tehlikeye karşı uyarmak için kullanır. Ancak, kölecilerin püskürttükleri asetatlar öylesine güçlü ki, uzun süren bozguncu etkileri oluyor. Bu nedenle, Regnier ile onlara "propaganda maddeleri" adını verdik.

İlk kez 165 yıl önce Pierre Huber'in Avrupa köleci karıncası *Formica sanguinea* ile yaptığı öncü çalışmalarda fark edilen bir noktayı açıkladığımıza inanıyoruz. Huber, bu köleciler tarafından saldırıya uğrayan bir koloninin ölmeyip de kurtulan karıncalarının uygun yuva yerleri az bulunur olsa bile aynı bölgede kalmak istemediklerini bulmuştu. Huber şunu gözlemlemişti: "Karıncalar hiçbir zaman, hatta saldırganlar kendi üslerine döndükten sonra bile, kuşatma geçirmiş yuvalarına geri dönmüyorlar; belki de orada hiçbir zaman güvende olamayacaklarını ve istenmeyen ziyaretçilerinin saldırılarına açık olacaklarını düşünüyorlar."

Regnier ile birlikte, köleci akınlarının başlangıç örgütlenmesinin nasıl yapıldığına ilişkin güçlü bir ipucu yakaladık. Başka karınca türlerinin yiyecek arama teknikleri konusundaki bilgimize dayanarak bir tahminde bulunduk: İzci karıncalar yuvadaşlarını yeni keşfettikleri köle kolonilerine yöneltmek için hedeften eve dönerken bıraktıkları koku izlerini kullanıyor olabilirlerdi. Bu varsayımı denemek amacıyla, *F. subintegra* ve *Formica rubicunda* (yaz mevsimi boyunca sık sık, iyi örgütlenmiş akınlar düzenleyen ikinci bir tür) gövdelerinden özütler çıkardık. Akınların normalde yapıldığı günlerde karıncalardan elde ettiğimiz özütlere daldırdığımız ince uçlu resim fırçalarını kullanarak yapay koku izleri bıraktık. İzler yuva girişinden bir veya iki metre ötede seçilmiş rasgele noktalara kadar gidiyordu.

Sonuçlar müthişti. Köleci işçilerin çoğu ileri atıldı; izler boyunca koşuşturdu; işçiler izlerin bazılarının sonuna geldiklerinde de karmaşa içinde dönüp durdular. İzlerin bazılarının sonuna köle türü *Formica subsericea* kolonilerinden parçalar yerleştirdiğimizde, köleciler, kendi izcilerinin bıraktığı izlerin başlattığı akınlarla görünürde aynı olan saldırılarla işlerine devam ettiler. Lindenwood Koleji'nden Mary Talbot ve çalışma arkadaşlarının köleci türler *Polyergus lucidus* ve *Harpagoxenus americanus* ile yaptığı çalışmalar, akınların hedef yuvaya götüren koku izleri bırakılarak örgütlendiğine ilişkin bizimkinden bağımsız kanıtlar içeriyor; bu iletişim türü köleci karıncalar arasında gerçekten de yaygın olabilir.

Karıncalarda toplumsal asalaklığın evrimi bir dişli mandalı gibi çalışıyor; bir türün asalak bağımlılığına doğru bir adım daha atmasına izin veriyor ancak gerisin geri özgür yaşama dönülemiyor. Hemen hemen eksiksiz bir davranış bozunması örneği Asya ve Avrupa'da yaşayan *Strongylognathus* cinsinin türlerinden birinde gözleniyor. Bu cinsin çoğu türü saldırgan köleci akınlar düzenliyor. Başka karıncaları öldürebilecek kılıç benzeri altçenelere sahipler. Fakat *Strongylognathus testaceus* savaşçı alışkanlıklarını kaybetmiş. Bu karıncalar, cinslerine özgü alt çenelerinin hâlâ olmasına karşın, köleci akınlar düzenlemiyorlar. Bunun yerine, S. *testaceus* kraliçesi bir köle karınca türünün yuvasına taşınıyor ve köle türün kraliçesiyle birlikte yaşıyor. İki kraliçe de işçi karıncalar olarak gelişen yumurtalar bırakıyor, fakat *S. testaceus* yavruları çalışmıyor, köleci türün işçileri tarafından besleniyor. İki kraliçenin birlikteliğinin nasıl oluş-



Şekil 67. Karıncalar arasında iletişim kokuları olarak işlev gören maddeler üreten Dufour bezleri köleci tür *Formica subintegra*'da (*üstte*) köle tür *F. subsericea*'da (*altta*) olduğundan daha büyük. Köle karınca *subsericea* kokusunu yuvadaşlarını tehlikeye karşı uyarmak için salıyor; *subintegra* ise salgılarını köle akını sırasında direnen karıncalara püskürtüyor. Bu salgılar o denli güçlü ki, saldırıya uğrayan kolonide panik yaratıyor.

tuğunu bilmiyoruz, fakat büyük olasılıkla asalak kraliçe doğduğu yuvayı yalnız başına terk ettikten sonra konakçı koloniyi kendisini benimsemeye zorluyor.

Bu yüzden de, *S. testaceus* artık gerçek bir köleci değil; genelde diğer karınca gruplarını işgal eden çeşitten ileri bir asalak haline gelmiş. Birçok karınca türü kınkanatlılar, arılar ve sinekler gibi asalaklara konakçılık ediyor, onları besliyor ve barındırıyor.

Karıncalardaki kölelikten kendimize ilişkin dersler çıkarabilir miyiz? Muhtemelen hayır. İnsanlarda kölelik, insan toplumlarının büyük çoğun-

luğunun ahlak sistemlerine ters düşen, kararsız bir sosyal kurum. Karıncalarda kölelik ise, köleci olmayan benzerlerinden daha başarılı olup olmadıkları tartışılabilecek belirli türlerde bulunan genetik bir uyum. Köleci karıncalar ilginç ve açık bir davranış evrimi örneği sergiliyor, ancak insan davranışlarıyla yapılacak benzetimler öylesine uzak düşüyor ki, ahlaksal ya da politik dersler çıkarmamıza izin vermiyor.

Tripanozom Kılıfını Nasıl Değiştiriyor?



Afrika'nın büyük bir kısmını et ve sütten yoksun bırakan bu asalak bağışıklık sisteminden paçayı kurtarmış, kanda yaşıyor. Asalağın hilesi, yeni yüzey antijenleri şifreleyen yeni genler açmak...

• • •

John E. Donelson ve Mervyn J. Turner

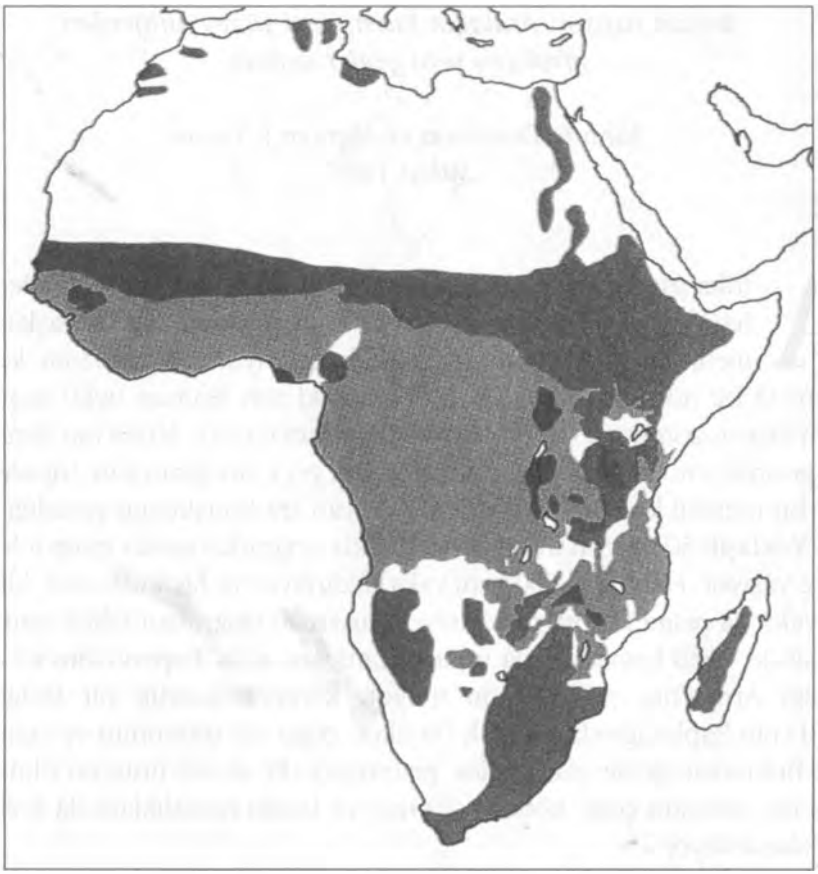
Şubat 1985

Afrika tripanozomu ancak mikroskop kullanılarak görülebilen bir hayvan; yaşam döngüsünün bir kısmını insanların ve başka memelilerin kanında asalak olarak geçiriyor. Tripanozom kanda ölümcül bir nörolojik hastalığa, insanlardaki son aşaması uyku hastalığı olan tripanozomiyaza neden oluyor. Tripanozomiyaz, Afrika'nın geniş bir bölgesinde endemik olarak görülüyor. Bu, çeçe sineğinin yani tripanozomu bir memeli konakçıdan diğerine taşıyan ara konakçının yaşadığı bölge. Yaklaşık 50 milyon insan bu hastalıkla doğrudan temas etme tehlikesi ile yaşıyor. Her yıl 20.000 yeni vaka bildiriliyor ve hiç kuşkusuz, binlerce vaka da resmi raporlara geçmiyor. İnsanları doğrudan tehdit etmenin ötesinde, evcil hayvanlar da tripanozomiyaza açık. Tripanozom ve çeçe sineği Afrika'nın yaklaşık on milyon kilometrekarelik bir bölgesini -ABD'nin kapladığından büyük bir alan- çoğu süt ürününün ve sığır etinin bulunmadığı bir alan haline getirmişler. Et ve süt ürünleri olmadığı için de, nüfusun çoğu kötü besleniyor ve başka hastalıklara da kolayca yakalanabiliyor.

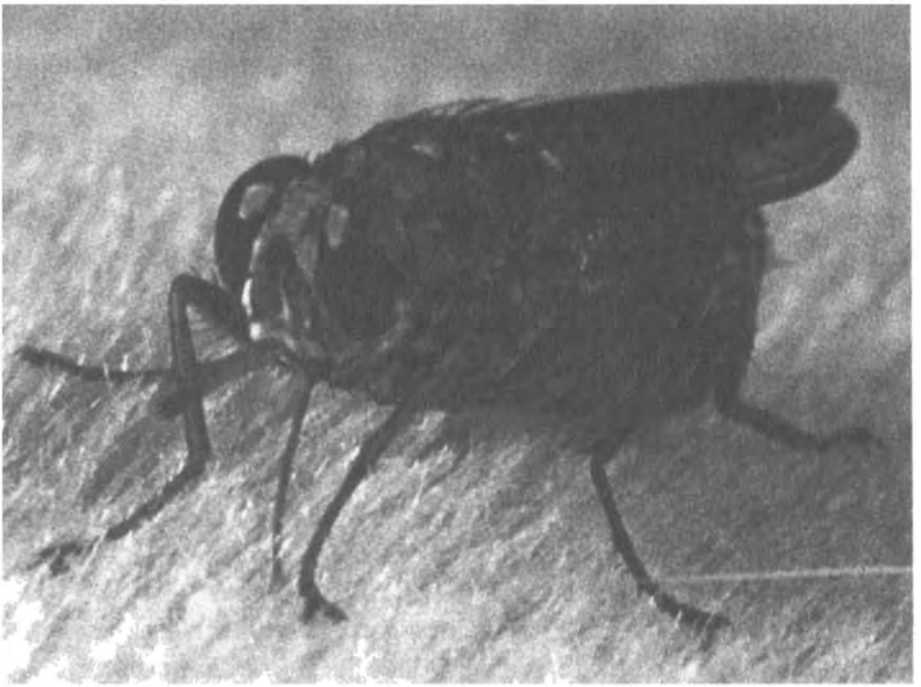
Tripanozomun bu başarısının anahtarı memeli bağışıklık sistemini atlatabilmesinde yatar. Bir memeli normalde virüslere, bakterilere ya da tripanozom gibi tekhücrelilere karşı, yabancı organizmanın yüzeyindeki

kendininkilerden olmayan moleküllere (antijenlere) karşı özgün antikorlar yaparak kendini savunur. Antikorlar antijenlere bağlanır ve işgalci organizmayı etkisiz bırakır ya da öldürür. Bazı antikor üretici hücreler kanda kalıcıdır ve süreğen bir bağışıklık sağlar. Böylesi bir bağışıklık, doğal bir enfeksiyonu taklit eden bir aşı ile de oluşturulabilir.

Ancak, ne bağışık yanıt ne de aşılama, tripanozomun bulaşmasına karşı koruma sağlıyor. Bu asalaklar, kanda sürekli olarak memeli bağışıklık sistemi ile karşı karşıya olmalarına rağmen (yaşam döngüsünün büyük



Şekil 68. Çeçe sineği ve asalağı Afrika'da otlama alanı olabilecek yaklaşık on milyon kilometrekarelik bir bölgeyi birçok çiftlik hayvanı için yaşanamaz hale getirmiştir. Çeçe sineğinin yaşadığı bölge (*pembe*) ve Afrika'nın sığır yetiştirilen yerleri (*gri*) hemen hemen hiç çakışmaz.



Şekil 69. Çeçe sineğinin hortumu ve şişkin karnı bir deney hayvanından emdiği kanla kıpkırmızı olmuş. Fotoğraf Walter Reed Askeri Enstitüsü'nden Edgar D. Rowton tarafından çekilmiştir. Sinek, tripanozomun ara konakçısı ve taşıyıcısıdır. Tripanozom burada birçok gelişim evresinden geçer; sonra da bir memeli konakçıya aktarılır.

bir kısmını hücreler içinde saklanarak geçiren malarya asalağının tersine), konakçının savunmasını boşa çıkartacak bir yol evrimleştirmişler: Yüzey kılıflarını oluşturan antijeni durmadan değiştiriyorlar. Bağışıklık sistemi yeni antijenlere bağlanacak yeni antikorlar yapana kadar, tripanozomların bazıları kılıflarını atmış ve antijenik açıdan farklı bir başka kılıf örtünmüş oluyorlar. Konakçının aşırı çalışan bağışıklık sistemi enfeksiyonla baş edemiyor ve asalaklar çoğalmaya devam ediyorlar.

Bu şaşırtıcı antijen çeşitliliğinin moleküler temelleri Afrika, Avrupa ve ABD'de bazı laboratuvarlarda yoğun olarak araştırılıyor. Bugüne kadar öğrendiklerimizi göz önüne alırsak tripanozom bir kez kana yerleştikten sonra bu asalaklarla baş edebilmesi için bağışıklık sistemine yardım etmemizin hiçbir yolu yok gibi görünüyor; fakat yine de, hastalığı önlemek veya sağaltmak üzere bazı yöntemler uygulanabilir.

Bu çok etkin savunma sistemini geliştirmiş olan asalaklar, uzunlukları milimetrenin binde 15'i ile 30'u arasında değişen tekhücreliler. Biçimleri ve bulaştıkları konakçılar temelinde birkaç tür halinde sınıflandırılıyorlar. İnsanları etkileyen iki önemli tür var: *Trypanosoma rhodesiense* ve *T. gambiense* (İlk kez tanımlandıkları koloni bölgelerine göre isimlendirilmişler). Öte yandan, büyükbaş ve küçükbaş hayvanlara bulaşan üç önemli tür var: *T. congolense, T. vivax* ve *T. brucei*. Araştırmalarda ise, laboratuvar hayvanlarında çoğaltması kolay olduğu ve insan kanında barınamadığı için *T. brucei* yeğleniyor.

Birçok başka asalak gibi, tripanozomlar da karmaşık yaşam döngülerinin farklı evrelerinde farklı biçimler alırlar. Çeçe sineğinin ısırmasıyla, hastalığı taşıyan bir memelinin kanındaki tripanozomlar sineğin ortabağırsağında yerleşir. Burada bir dizi biyokimyasal ve yapısal değişiklik geçirir ve bu süreç içerisinde yüzey kılıflarını kaybederler. Yaklaşık üç hafta sonra, sineğin tükürük bezlerinde metasiklik biçimleriyle ortaya çıkarlar; yeniden yüzey kılıfı edinmişlerdir.

Sinek bir memeliyi ısırdığında metasiklik tripanozomlar konakçının kanına girmiş olur; burada hızla çoğalabilecekleri bir biçime dönüşürler. Tripanozomun insanlarda yol açtığı hastalık, bulaşan türe bağlı olarak akut veya kronik olabilir. Her iki durumda da, hastalık önce kan damarlarını ve lenf bezlerini etkileyerek aralıklarla ateşlenmelere, vücutta lekelere ve şişmelere neden olur. İşte bu evrede konakçının bağışıklık sistemiyle sürekli bir mücadele başlar. Daha sonra asalaklar merkezi sinir sistemini işgal eder; beynin dış zarlarındaki yangı uyuşukluğa, komaya ve sonunda da ölüme götürecektir.

Tripanozom bulaşması konusunda ancak bu yüzyılın başında bazı ilerlemeler görüldü. Doktorlar tripanozomiyaza yakalanmış hastaların ateşinde belirgin bir düzen gözlediler. 1910'da, bir hastadan birkaç günde bir alınan kan örneklerini inceleyen İngiliz araştırmacılar Ronald Ross ve David Thomson, ateş iniş çıkışlarının kandaki asalak sayısında hızlı bir artış veya azalma ile birlikte geliştiğini buldular. Ross ve Thomson bu bulgularını açıklarken bir başka fikre atıfta bulunuyorlardı. Bu fikir bir önceki sene A. Massaglia adlı İtalyan bir doktor tarafından öne sürülmüştü: "Tripanolitik krizler kanda antikor oluşması nedeniyle ortaya çıkıyor. Birkaç asalak yok olmaktan kurtuluyor, çünkü bu antikorların etkilerine alı-

şıyorlar. Hastalığın nüksetmesine neden olanlar işte bu asalaklar..." Bu akıllıca öngörünün doğrulanması ve açıklanabilmesi için 50 yıl geçmesi gerekecekti.

Açıklamaya yönelik ilk işaretler 1965'te geldi. Asalağın hücre zarını örten kalın yüzey kılıfı ilk kez Glasgow Üniversitesi'nden Keith Vickerman tarafından tanımlandı. Kısa bir süre sonra, farklı tripanozom klonlarında (tek bir hücreden çoğaltılan popülasyonlar) farklı yüzey kılıfları olduğu keşfedildi. 1968'de, İngiltere Cambridge'de, Tıbbi Araştırma Konseyi Molteno Enstitüsü'nden Richard W. F. Le Page birkaç klondan yalıtılmış antijenik yüzey proteinleri çözümledi. Le Page, her klonda biyokimyasal açıdan farklı bir protein olduğunu buldu; bu farklar öylesine belirgindi ki, her antijenin farklı bir gen tarafından ifade edilmekte olduğunu düşündürüyordu. (Bir genin DNA'sının yazılımı* yapılarak bir elçi RNA (mRNA) oluşturulduğunda bu gen hücre tarafından ifade edilmiş olur; elçi RNA ise protein yapmak üzere çevrilecektir.**)

1970'lerin ortasında Molteno Enstitüsü'nde George A. M. Cross ve çalışma arkadaşları bir laboratuvar hayvanına bulaştırılmış bir tripanozom popülasyonundan dört farklı klon oluşturdular. Cross ve arkadaşları yüzey kılıfının birbirine eş glikoprotein moleküllerinden (karbonhidrat gruplarının bağlı olduğu proteinler) yapılmış bir matristen oluştuğunu ve bu glikoproteinlerin bir klonun tüm bireylerinde aynı olduğunu gösterdiler. Ellerindeki dört klonun glikoproteinlerinin başlangıcındaki aminoasit (protein zincirlerinin altbirimleri) dizisini belirleyen araştırmacılar, bu dizilerin dört klonda da farklı olduğunu buldular. Bu gözlem, Le Page'ın farklı yüzey antijenlerinin farklı genler tarafından şifreleniyor olması gerektiği yolundaki önerisini destekliyordu. Bu antijenlere günümüzde değişken yüzey glikoproteinleri (VSG'ler)*** diyoruz.

Bir enfeksiyonun ilk günlerinde bağışıklık sistemi, işgalci asalakların yüzey kılıfında "gördüğü" belirli VSG'lere bağlanmak üzere biçimlendirdiği antikorlar üretir. Bu antikorlar başlangıçtaki asalak popülasyonunun çoğunluğunu -belki de % 99'unu- öldürürler. Ancak, birkaç tane tripano-

* Yazılım: Tranksripsiyon. (ç.n.)
** Çevrilmek: Translasyon. (ç.n.)
*** VSG: İngilizcede *variable surface glycoproteins*. (ç.n.)

zom, farklı bir VSG genini açtıkları ve eldeki antikorların bağlanamayacağı yeni bir kılıf örtündükleri için kaçacaktır. Bu değişken bireyler yeni VSG'ler grubunu üreten yeni bir popülasyona yol açarlar; bağışıklık sistemi bu yeni antijenlere karşı yeni antikorlar üretirken popülasyon büyür. Yeni antikorlar yine asalakların % 99'unu öldürmeyi başarır, ancak o zamana kadar asalakların birkaçı kılıflarını tekrar değiştirmişlerdir; böylece bir başka yeni popülasyon çoğalmaya başlar. Bu, konakçı ölene dek böyle sürer gider. Elimizdeki kanıtlar, bir VSG'den diğerine geçişin kendiliğinden olduğunu gösteriyor. Bu geçişe neden olan konakçının bağışıklık sistemi değil; fakat konakçı, yeni bir antijenle başa çıkma konusundaki yeteneksizliği yüzünden yeni bir popülasyon başlatacak bir değişkeni seçmiş oluyor.



Şekil 70. İowa Üniversitesi'nden Steven T. Brentano'nun hazırladığı bu taramalı elektron mikrografında 5500 kez büyütülmüş tripanozom ve kırmızı kan hücreleri görülüyor. Çeçe sineğinin ısırmasıyla bir memelinin kanına geçen bu asalak, bir yanında uzanan tek bir kamçısı olan tekhücreli bir hayvandır (bir protozoa). Asalağın yüzeyi, değişken yüzey glikoproteinleri (VSG'ler) ile kaplanmıştır. Bu glikoproteinler antijeniktir: Memelinin bağışıklık sistemi bunlara bağlanarak asalağı öldüren antikorlar yapar. Ancak, tripanozom yüzey kılıfını değiştirerek konakçının antikor savunmasını atlatacak yeni bir asalak popülasyonu oluşturabilir.



Şekil . 71 Walter Reed Askeri Araştırma Enstitüsü'nden Klaus M. Esser tarafından hazırlanmış bu çift-pozlu floresan mikrografında antijenik çeşitlilik görünür hale gelmiş. Tripanozomların çoğu yeşil; çünkü yüzey VSG'lerini tanıyan ve bunlara bağlanan antikorlar, morötesi ışınım altında yeşil ışıltı veren bir boyayla işaretlenmiştir. Asalaklardan biri kırmızıdır. Bu tripanozom yüzey kılıfını değiştirmiştir ve farklı bir VSG taşımaktadır. Bu VSG başka bir antikor tarafından tanınır: Kırmızı floresan boyaya bağlanan bir antikor tarafından.

Bir tripanozomun toplam gizil VSG dağarcığı bilinmiyor. Denetimli deneylerde tek bir ebeveyn hücreden türetilen tripanozomların 100'den fazla farklı VSG oluşturduğu görüldü. Ayrıca VSG genlerinin tükendiğine dair hiçbir ipucuna da rastlanmadı. Kısa bir süre önce, tek bir organizmanın birkaç yüz, belki de 1000 kadar VSG geni olduğu öngörüldü (Bu, asalağın toplam genetik kapasitesinin % 5 ila 10'unun antijenik değişkenliğe ayrıldığı anlamına geliyor). Yabanıl yaşamda, tüm tripanozomların toplam gen havuzu büyük olasılıkla sonsuz sayıda antijenik açıdan farklı VSG'ler üretebilecek genetik bilgiyi taşıyor.

VSG'nin yapısı nedir ve VSG hücre zarına nasıl bağlanır? Asalak nasıl oluyor da, yüzlerce VSG geninden oluşan bir dağarcık içinden birini (tek bir tanesini) seçip, ifade edebiliyor? Araştırma gruplarında VSG'ler ve VSG'lerin tripanozom tarafından hangi sıra ile kullanıldıkları hakkında bir şeyler öğrenebilmek için, yeniden-birleştirilmiş DNA* teknolojisi üzerine temellendirilmiş işlemler kullanılıyor.

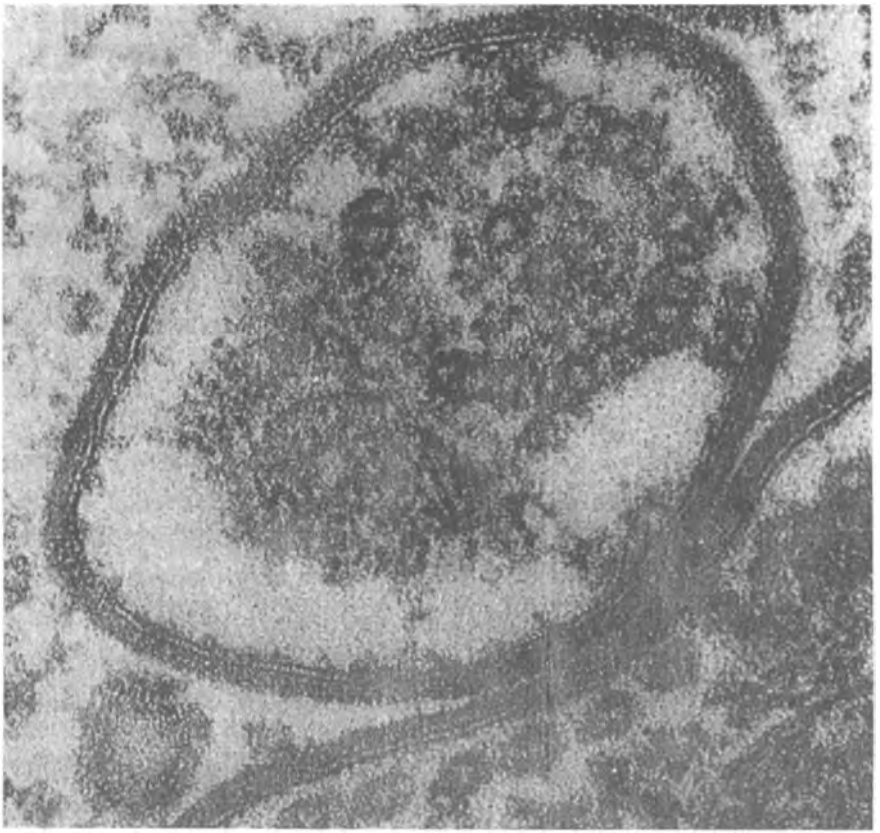
* Yeniden-birleştirilmiş DNA: Rekombinant DNA. (ç.n.)

İlk adım bir tripanozom klonundan elçi RNA'yı yalıtmak. Elçi RNA kopyalanarak bir tamamlayıcı DNA* yapılıyor. Tamamlayıcı DNA, bir taşıyıcı DNA ile birleştirilerek bakterilere veriliyor. Yeniden-birleştirilmiş bu DNA'yı barındıran bakterileri kullanarak tripanozom klonunda ifade edilen VSG geninin kopyası olan tamamlayıcı DNA molekülünü yalıtmak mümkün. Yalıtılan bu tamamlayıcı DNA'nın nükleotid (DNA'nın bileşenleri) dizisi saptanabiliyor ve genetik şifreye göre okunuyor. Böylece genin belirlediği VSG'nin aminoasit dizisi tahmin ediliyor.

15 kadar tamamlayıcı DNA'nın nükleotid dizisi -bir kısmı parça parça bir kısmı tümüyle- saptanmış. Bunlardan okunan aminoasit dizileri, her yeni sentezlenen VSG'nin yaklaşık 500 aminoasitten yapıldığını gösteriyor. Proteinin N-terminalindeki ilk 20 veya 30 aminoasit bir işaret peptidi (kısa bir protein zinciri) oluşturuyor. Bu peptidin işlevi oluşumunu henüz tamamlamamış VSG'nin tripanozomun hücre zarından geçirilmesine yardım etmek. Birkaç VSG için tamamlayıcı DNA'dan okunan aminoasit dizisinin gerçek dizi ile karşılaştırılması süreç içerisinde işaret peptidinin kesilip atıldığını gösteriyor. Bundan sonra gelen 360 aminoasitlik dizi ise çoğu VSG'de oldukça farklı ve bu değişebilen bölümün asalağın antijenik çeşitliliğinden sorumlu olduğu düşünülüyor. Son 120 aminoasit (proteinin C-terminali olarak adlandırılan ucundaki) çeşitli VSG'lerde birbirine benziyor. Bu türdeş bölgelerin benzeşme derecelerine göre VSG'ler iki türdeşlik grubuna ayrılıyor.

Normalde, bir yüzey proteinini hücre zarına bağlayan, proteinin C-terminali bölgesindeki peptid dizileridir; fakat VSG farklı. Yapımı tamamlanmış VSG'nin bu bölgesindeki son 20 aminoasit atılmış ve yerine hücre zarına bağlanmada rolü olan, olağandışı bir oligosakkarit (karmaşık bir şeker molekülü) yerleştirilmiş. Bu molekül, değişken bölge dizisi ne olursa olsun, tüm VSG'lerde çok benzer görünüyor, çünkü bir oligosakkarite karşı yapılan antikorlar tüm VSG moleküllerine bağlanabiliyor. Öyleyse, neden bu çapraz-tepkimeli** determinant (böyle adlandırılıyor) doğal bağışıklığa yol açmıyor ve neden bir aşının temeli olarak kullanılmıyor? Sorun VSG'lerin yüzey kılıfında paketleniş biçimleri: Bağışıklık sistemi ile karşı karşıya gelen VSG'nin değişken bölgesi; çapraz-tepki-

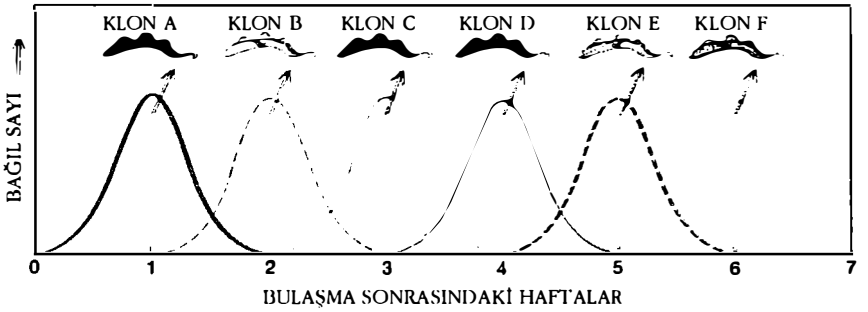
* Tamamlayıcı DNA: Komplementer DNA (cDNA). (ç.n.)
** Çapraz-tepkimeli: İngilizcede *cross-reacting*. (ç.n.)



Şekil 72. Tripanozomun VSG'lerden oluşan yüzey kılıfı bu elektron mikrografında yoğun, koyu bir tabaka olarak görülüyor. Mikrograf, Glasgow Üniversitesi'nden Laurence Tetley ve Keith Vickerman tarafından alınmıştır. Asalağın gövdesi ve kamçısının kesiti 190.000 kez büyütülmüştür. Yüzey kılıfının hemen içindeki çifte zar, hücre zarıdır.

meli determinantı oluşturan türdeş bölge, bağışıklık sistemi ile karşılaşmıyor.

Çapraz-tepkimeli determinant daha da büyük bir oligosakkarit molekülünün bir parçası. Bu büyük molekül ise, iki yağ asidi zinciri taşıyan bir fosfogliseride bağlı. Hücre zarının içinden geçen ve VSG'yi yerinde tutan işte bu yağ asitleri. Niçin tripanozomda hücre zarı bağlantısı olarak alışılmış C-terminali yerine bu karmaşık yapı var? Neden şu olabilir: Yüzey kılıfından hızla kurtulabilme yeteneği bu asalak için son derece önemli. Tripanozomda da yağ asidi bağlantısını kesebilecek ve VSG'nin zardan kur-



Şekil 73. Asalağın kanda, birbirini izleyen dalgalar halinde çoğalmasını tripanozomiyazın özelliklerinden biridir. Bunlar antijenik çeşitliliğin bir sonucudur. Yüzeylerinde belirli bir antijen taşıyan -diyelim ki VSG A- bir asalak popülasyonu kanda birkaç gün boyunca çoğalır. Bağışıklık sistemi bu popülasyonun antijenlerine karşı antikorlar yapar ve asalakların çoğunu öldürür. Birkaç tane asalak ise, yeni antijenlerin yapımını yönetecek yeni VSG genleri açarak yaşamlarını sürdürürler -örneğin, VSG B. Yeni VSG'yi yapan asalaklar yeni bir popülasyon oluştururlar; ta ki, bağışıklık sistemi yeni antijenlere karşı yeni antikorlar yapana dek. Kronik bir enfeksiyonda asalaklar yeni genler ifade ederek yeni VSG'ler yapmayı sürdürdükçe, bu döngü birçok kereler tekrarlanır. Birbirini izleyen popülasyonların her birinden tripanozomları yalıtmak ve belirli VSG'leri ifade eden klonlar üretmek mümkündür.

tulmasını sağlayabilecek bir enzim var. aminoasit dizilerine bakılmaksızın tüm VSG'lerde aynı enzim tarafından kırılabilen aynı özgün molekülün olması, bir kılıfın atılarak diğerinin yapılabilmesi için hızlı ve evrensel bir mekanizma sağlıyor.

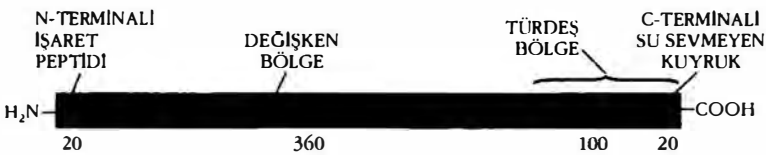
Tamamlayıcı DNA dizilerinin kıyaslanmasıyla VSG'ler arasında büyük farklar olduğu ortaya çıkmasına karşın, yalnızca birkaç aminoasit değişikliğinin bile antijenik açıdan farklı VSG'ler oluşturmaya yeteceğini biliyoruz. Büyük olasılıkla, bu değişiklikler 360 aminoasitlik değişken bölgede belirli antijenik noktalarda oluyor. Bu antijenik noktaların bulunabilmesi için değişken bölgenin üçboyutlu yapısının bilinmesi gerekecek. Harvard Üniversitesi'nden Don C. Wiley, Douglas M. Freymann ve Peter Metcalf ile Molteno Enstitüsü'nden Turner'ın (makalenin yazarlarından) işbirliği yaparak bu amaca yönelik yürüttükleri X ışını kristalografisi çalışmaları sonucu bazı ilerlemeler kaydedildi.

Bugüne dek beş VSG kristalize edildi; fakat elde edilen bilgilerin çoğu tek bir tanesinin değişken bölgesine ilişkin. Bu bilgiler, alfa-sarmal olarak bilinen, silindir benzeri bir yapı biçiminde kıvrılmış bir protein zinciri ortaya çıkarıyor. Değişken bölgenin hemen hemen yarısının bu yapıda olduğu anlaşılıyor.

Değişken bölge bir dimer (iki monomerden yapılmış çifte bir molekül) olarak kristalleşiyor. Öyle görünüyor ki, VSG'ler canlı tripanozomun kılıfında da dimerler halinde kümeleniyorlar. Kristalografi, dimerin (ya da en azından yarısının) alfa-sarmallardan oluşan bir demet olduğunu gösteriyor. Bu demetin çekirdeği, her monomer bileşenden birer tane olmak üzere saç tokası biçimli iki yapıdan oluşuyor. Dimerin bir ucunda, çekirdek iki sarmalla daha etkileşerek altı sarmallı bir demet oluşturuyor; diğer uçta ise monomerler birbirlerinden biraz ayrılarak belirgin bir baş kısım oluşturuyorlar. Bu çok bakışımlı yapı değişken bölge dizisinin diğer yarısı için bir çerçeve oluşturuyor olmalı. Diğer yarı ise henüz anlaşılmadı çünkü bir alfa-sarmal değil. Çerçeve yapının zarda nasıl yönlendiği -yani, hangi ucunun "dışarıda" olduğu hâlâ bulunamadı. Bu yüzden de, ana antijenik noktaların bu yapı üzerinde nerelerde yerleşmiş olabileceklerini bilemiyoruz.

Tripanozom birbiri peşi sıra VSG genlerini açarken ve her seferinde antijenik açıdan farklı yalnızca bir tek yüzey glikoproteini yaparken neler oluyor? Bu soruya yanıt bulmak için tasarlanan deneyler, yine yukarıda sözü edilen türden tamamlayıcı DNA'larla yapılacak. Böylesi DNA'ların her biri -aslında bunlar yapay VSG genleri-, tripanozom genomunda (genetik malzemenin tümü) nerede olursa olsun aynı genin kopyalarını saptayacak bir sonda olarak işlev görüyor.

Genomun tamamını oluşturan DNA belirli bir nükleotid dizisinin olduğu noktalarda bir kesici enzim ile kırpılıyor. Bunun sonucunda, genomik DNA, her biri farklı uzunluklardaki çok sayıda küçük parçacıklara bölünüyor. Bu parçacıklar jel elektroforezi adı verilen bir işlemle bo-



Şekil 74. Tipik bir VSG'nin protein zinciri 500 dolayında aminoasitten oluşur. Bu aminoasitlerin proteinin N-terminali denilen ucundaki ilk 20 kadarı bir işaret peptidi oluştururlar. VSG'nin hücre zarına yerleştirilmesinden önce bu peptid proteinden ayrılır. Bundan sonraki 360 aminoasit (*kırmızı*), antijenik açıdan farklı VSG'lerin her birinde değişiktir. C-terminalindeki son 120 aminoasit, iki VSG "türdeşlik grubu" için oldukça benzerdir. Bu bölgedeki son 20 aminoasit de zincirden ayrılır ve yerine VSG'yi hücre zarına bağlayacak büyük bir molekül yerleştirilir.

yutlarına göre ayrılıyorlar; nitroselüloz kâğıda aktarılıyor ve bu kâğıda sıkıcı yapışıyorlar. Radyoaktif izotopla işaretlenmiş bir tamamlayıcı DNA -ki, bir VSG genini temsil ediyor- kâğıda uygulanıyor. Tamamlayıcı DNA kâğıt üzerindeki kesilmiş parçacıklar arasında bulduğu benzer dizilerde melezleniyor (yani, bu benzer dizilere bağlanıyor). Bağlanmayan tamamlayıcı DNA'lar yıkanıyor ve otoradyografi ile melezleşme bölgeleri belirleniyor. Böylece, bir tripanozom klonunda tamamlayıcı DNA sondasının karşılık geldiği genin kaç farklı kopyası olduğunu ve farklı klonlarda genomun farklı bir yerinde olup olmadığını saptamak mümkün oluyor.

Bu yöntemi kullanan Amsterdam Üniversitesi'nden Piet Borst ve çalışma arkadaşları, İngiltere'de Wellcome Araştırma Laboratuvarları'ndan Cross ve yardımcıları, bazı VSG genlerinin ifade edilmesi sırasında, genomda okunmakta olan genin bir kopyasının daha var olduğunu buldular. Bu ek kopyaya "ifadeye bağlı kopya" adını verdiler. Brüksel Özgür Üniversitesi'nden Etienne Pays ve Maurice Steinert ifade edilen VSG geninin elçi RNA'sının yazılımının asıl genden (temel kopya) değil de, ifadeye bağlı kopyadan yapıldığını buldular. Yapılan daha ayrıntılı incelemeler, ifadeye bağlı kopyanın her zaman belirli bir tür noktada olduğunu gösterdi: Bir telomerin (kromozomun ucu) yanında. Diğer bir deyişle, VSG genleri dağarcığı içerisinden bir VSG geni, kopyalandığı ve bu kopya bir telomer yakınındaki ifade noktasına yerleştirildiğinde ifade ediliyor. Bir VSG'den vazgeçip diğerinin yapılması ise, kopyanın alınıp parçalanması ve yerine başka bir genin kopyasının yerleştirilmesiyle oluyor.

Bu kopyala-ve-yerleştir mekanizması antijen çeşitliliğinin tek kaynağı değil, Nairobi Uluslararası Hayvan Hastalıkları Araştırma Laboratuvarı'ndan John R. Young, Phelix A. O. Majiwa ve Richard O. Williams başka bir mekanizma daha buldular. Bazı deneylerde belirli bir tamamlayıcı DNA sondasının karşılık geldiği VSG geni ifade edildiğinde, sondanın melezlendiği farklı parçacıkların sayısı değişmiyordu; yani, ifadeye bağlı kopya yoktu. Bunun yerine, sonda, her tripanozom klonunda -klon geni ifade ediyor olsun ya da olmasın- farklı büyüklükteki bir parça ile melezleniyordu.

Bunun anlamı şu: Bazı VSG genleri kopyalanmaksızın ve yer değiştirmeksizin ifade ediliyor. Bu genlerin zaten bir telomer yakınında olduğu

anlaşılıyor. Bir telomere yakın olmaları da parçacıkların neden farklı büyüklüklerde olduklarını açıklıyor. Tripanozomlarda ve bazı başka organizmalarda kısa bir DNA dizisi bir telomer yakınında yüzlerce kez tekrarlanıyor. Bir VSG geni ile bir telomer arasındaki bu "koşun tekrarlar"* bir klondan diğerine farklılık gösteriyor. Sonuç olarak, belirli bir telomer-bağlantılı VSG genini taşıyan parçacık farklı klonlarda farklı boyutlarda olabiliyor.

Bugüne dek üzerinde çalışılan VSG genlerinin hemen hemen yarısı telomer-bağlantılı genler. Tripanozom genomunda yüzlerce farklı VSG geni olduğu için, yüzlerce de telomer-bağlantılı VSG geni olmalı; dolayısıyla, asalağın çekirdiğinde yüzlerce kromozom olmalı (insan kromozomlarının sayısı ise yalnızca 46'dır). Öte yandan, asalağın DNA miktarı tekhücreli bir canlı için normal düzeyde olduğundan, bu kromozomların çok küçük olmasını bekleyebiliriz; gerçekten de bazılarının epey küçük olduklarını biliyoruz. Borst'un bir öğrencisi, Lex H. T. van der Ploeg, tripanozomun çekirdek DNA'sını dört büyüklük sınıfına ayırmak için Columbia Üniversitesi'nden David C. Schwartz ve Charles R. Cantor tarafından geliştirilmiş bir teknik uyguladı. Bu sınıflar şöyleydi: Yaklaşık 100.000 nükleotid uzunluğundaki mini kromozomlar; bunun iki ila yedi misli uzunluktaki diğer küçük kromozomlar; orta büyüklükteki kromozomlar (yaklaşık iki milyon nükleotid uzunluğunda) ve bu yöntemle ölçülemeyecek kadar uzun olan diğer kromozomlar.

Van der Ploeg, her gruptan kromozomlar üzerinde VSG genleri olduğunu buldu. Bir kez de, temel kopya geninin büyük bir kromozomda ve bu gene karşılık gelen ifadeye bağlı kopyanın da orta büyüklükteki bir kromozomda olduğunu gözlemledi; bu kopyalanan molekülün başka bir kromozoma yerleştirilebildiğini gösteriyor. Başka bir deneyde, bir telomer-bağlantılı gen kopyalanmadı ve büyük bir kromozomun ucundaki normal yerinde ifade edildi. Bu gözlemler birçok başka laboratuvardan gelen önceki kanıtları destekliyordu. Genomda VSG geninin etkinleştirilebileceği birden fazla nokta olmalıydı; bu genlerin tümü belirli bir telomer yanındaki aynı ifade noktasına yerleştirilmiyordu. O halde, öyle anlaşılıyor ki, genin ifade edilebilmesi için bir telomere yakın olmak gereki-

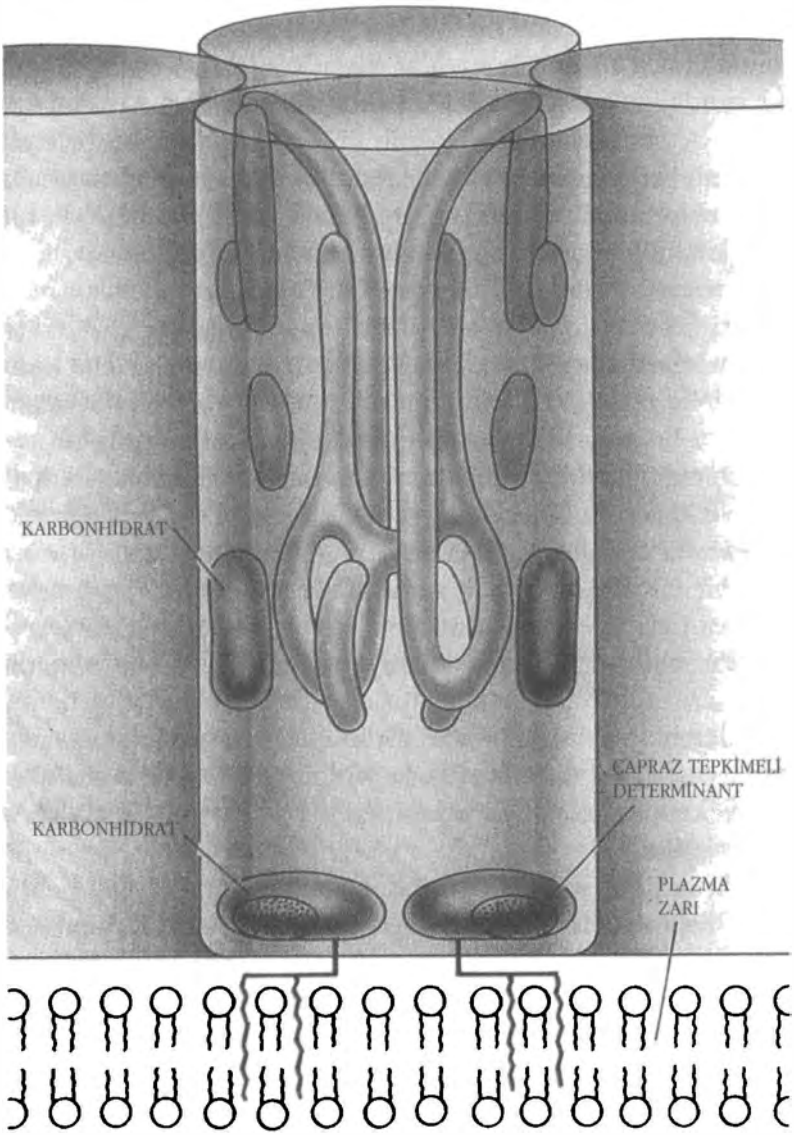
* Koşun tekrarlar: İngilizcede *tandem repeats*. (ç.n.)

yorsa da, bu yeterli değil. Belirli bir organizmada, belirli bir anda, tek bir VSG genini elçi RNA yapmak üzere seçmek ve etkinleştirmek için başka unsurların da rol alması gerek.

Bu etkinleşmede yer alan bazı olaylar da VSG çeşitliliğine katkıda bulunuyor olabilir. Pays, Steinert ve çalışma arkadaşları işlevsel bir ifadeye bağlı kopyanın, bir temel kopya geninin tıpkısının yapılması ile değil de, her biri son VSG geninin bir parçasını şifreleyen en azından iki telomer-bağlantılı genin bölümlerinin "yeniden-birleştirilmesi" ile oluşturduğu durumlar bildiriyorlar. Bu tür bir yineden-birleşme genel bir olguysa, tripanozom yüzlerce genomik VSG geninin belirlediğinden de çok VSG yapabiliyor olmalı. Ayrıca, ifade noktalarının telomer yakınlarında olmasına ilişkin bir açıklama da bulunabilir bu olguda: Telomer yakınlarındaki kısa koşun tekrarları gibi kendini çok sayıda tekrar eden kısa DNA parçalarının yeniden-birleşim geçirme olasılığı özellikle yüksektir.

Zaman zaman bir ifadeye bağlı kopya başka bir genin açılması sırasında ortadan kaldırılmıyor ve ifade noktasında bir süre "oyalanıyor". Kısa bir süre önce, Donelson (makalenin yazarlarından) İowa Üniversitesi'nde belirli bir ifadeye bağlı kopyanın sınırlarında bulunan dizilerin bir telomer-bağlantılı genin sınırlarındaki dizilerle aynı olduğunu gösterdi. Bu durum, başka çalışma gruplarından gelen benzer bulgularla birlikte değerlendirildiğinde, bazı telomer-bağlantılı VSG genlerinin daha önceden okunmuş ve yeni bir genin açılması sırasında işlevsel kalmış ifadeye bağlı kopyalar olabileceğini akla getiriyor. Belki de, iki kromozom telomerlerine bitişik bölgelerini birbirleriyle değiş tokuş ediyorlar; öyle ki, ifadeye bağlı kopya başlangıçtaki ifade noktasından ayrılıyor ve başka bir telomerin yanına, daha ileride okunabilmek üzere yerleştiriliyor. Belki de, öte yandan, genomdaki tek bir küçük DNA parçası hareketli bir denetim elemanı olarak görev yapıyor: Bir telomerden diğerine hareket edebilen ve farklı VSG genlerinin ifade edilmesine neden olan bir yazılım hızlandırıcı. Bu durumda, ifadeye bağlı kopya geni ifade noktasında kalacak ve denetim elemanının ayrılmasıyla kapatılmış olacaktır.

Tripanozomların ve ilişkin organizmaların bir tuhaflığı daha var. VSG-lerin (ve hepsi değilse de çoğu proteinin) elçi RNA'ları hep aynı 35 nük-



Şekil 75. VSG'nin yüzey kılıfının yapısı; aslında bu çizim biraz varsayımsal. Bir VSG'nin değişken bölgesinin bir kısmının yapısı (*kırmızı*) X ışını kristalografisi verilerine dayanılarak kurgulanmış; VSG'nin tamamı ve bitişik moleküller gri silindirler biçiminde gösteriliyor. Değişken bölge bir dimer, diğer bir deyişle, çifte bir moleküldür ve alfa-sarmal adı verilen protein yapılarından oluşan bir demet biçimindedir. Karbonhidrat molekülleri demetin yan tarafındadır. VSG'nin tabanındaki iki karbonhidrat molekülü ise küçük bir şeker molekülü -çapraz tepkimeli determinant- ile bağlantı sağlar. Bu iki karbonhidrattan çıkan yağ asitleri ise VSG'yi zara sabitler.

leotidlik dizi ile başlar. Bu dizi VSG'yi şifreleyen genin kendisinde ya da genin etrafındaki DNA'da bulunmaz; elçi RNA'daki bu dizi VSG geninden ayrı ve kendini tekrarlayan bir DNA dizisi ile şifrelenir. Kendini tekrarlayan bu DNA'dan yazılımlanan küçük RNA molekülleri, bir biçimde, her elçi RNA'nın başlangıcındaki 35 nükleotidlik dizi için kopyalar sağlar. Bu dizinin muhtemelen tripanozom genlerinin ifade edilmesinde bir rolü var, ancak henüz bu rolün ne olduğunu bilemiyoruz.

Şimdi, tripanozomdaki antijen çeşitliliğinin mekanizmaları hakkında bilinenleri özetleyelim. Her organizmanın genomunda VSG'leri şifreleyen yüzlerce gen var. Bu genler telomerlerin yakınında ya da kromozomun içlerinde olabiliyor. Belirli bir anda yalnızca bir tek VSG yazılımlanabiliyor ve bu gen de her zaman bir telomer yakınındaki bir gen oluyor. Yazılımın gerçekleştirilebilmesi için bir iç-genin (temel kopya) eşlenmesi ve hepsi de bir telomer yakınında olan birçok ifade noktasından birine yerleştirilmesi gerekiyor (ifadeye bağlı kopya olarak). Öte yandan, bir telomer-bağlantılı genin ifade edilebilmesi için eşlenmesi gerekmiyor (aslında zaman zaman eşlenmesine karşın). Antijen çeşitliliği yeniden-birleşme ile daha da artıyor. Bir VSG geninden diğerine geçişi başlatan moleküler mekanizmaların neler olduklarını henüz tam olarak bilemiyoruz. Ancak öyle görünüyor ki, bu mekanizmalar çok karmaşık ve değişken, onlarla başa çıkabilmek de çok zor; dolayısıyla gelecekte kandaki tripanozomlara karşı bir aşı geliştirilebilmesi çok uzak bir olasılık.

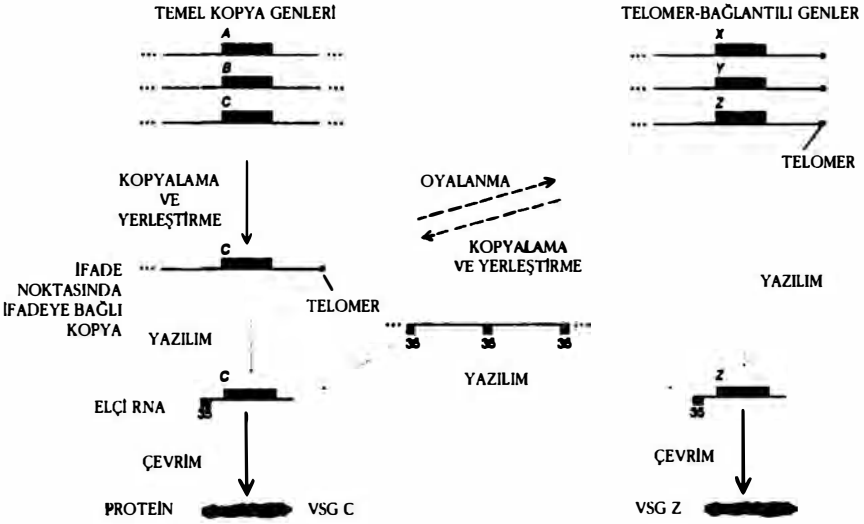
Bununla birlikte, metasiklik tripanozomlara karşı bir aşı geliştirmek mümkün olabilir. Önceden de bahsettiğimiz gibi, metasiklik evre çeçe sineğinin tükürük bezlerindeki son gelişim evresidir; sinek bir memeliyi ısırdığında kana geçen de bu metasiklik asalaklardır. Washington Walter Reed Askeri Enstitüsü'nden Klaus M. Esser ve Glasgow'dan Steven L. Hajduk, J. David Barry ve Vickerman, metasiklik asalakların yüzeylerinde taşıdıkları VSG çeşitlerinin sayısının çok az olduğunu buldular; 15 kadar değişik VSG. Donelson ve Esser, sayısız metasiklik VSG'nin tamamlayıcı DNA'larını incelediklerinde bu proteinlerin kandaki VSG'lerle hemen hemen aynı C-terminali benzeşme bölgesine sahip olduklarını buldular; yani, bu VSG'lerin hücre zarına bağlanış biçimleri aynı. Bunun da ötesinde, metasiklik VSG'lerin genleri de tıpkı kandaki VSG'lerin genleri gibi telo-

mer-bağlantılı. Ancak metasiklik asalakların neden tüm VSG çeşitlerini sergileyemedikleri henüz açık değil; yine de, etkin bir aşı yapabilmek için dağarcıklarının kısıtlı olmasından veya gen değiştirme mekanizmalarından yararlanacak bir yol olabilir.

Şu anda, tripanozomiyaz sağaltımı için kullanılan ilaçlar son derece zehirleyici ve ayrıca tekrar bulaşmayı da önleyemiyorlar. Ancak yeni kemoterapi yöntemleri bulunabilir. Tripanozom yüzey kılıfı olmadan memeli konakçıda yaşayamaz; dolayısıyla, VSG'yi hücre zarına bağlayan fosfogliseridi engelleyecek veya VSG'yi yerinden çıkartan enzimi etkinleştirecek bir ilaç etkili bir sağaltım sağlayabilir. Memelilerdeki elçi RNA'larda yukarıda sözü edilen 35 nükleotidlik olağandışı dizi yok; dolayısıyla bu dizinin sentezini bozan bir ilaç konakçıya zarar vermeksizin asalağı safdışı edebilir. Ayrıca tripanozomlara özgü iki hücre-içi organcığa etki eden ilaçlar bulunabilir. Bu organcıklardan biri zarla çevrili bir enzim kümesi olan glikozom; diğeri de asalağın tek büyük mitokondrisinin bir uzantısı olan kinetoplast. Bunların metabolik işlevlerini veya tripanozoma özgü henüz keşfedilmemiş bir metabolik mekanizmayı etkileyen bir ilaç, memeli konakçısına zarar vermeksizin tripanozomu öldürebilir.

Başka olası yaklaşımlar da var. Küçük bölgelerde çeçe sineği haşere öldürücüler püskürtülerek veya kısır erkek sinekler dağıtılarak temizlenebilir. Fakat böylesi yöntemler birkaç ülkeyi kapsayan on milyon kilometrekare büyüklüğündeki bir bölgede etkili olamaz. Göçebe kabilelerin yetiştirdiği birkaç sığır dölünde tripanozomiyaza karşı kısmi bir direnç olduğu görülüyor; bu hayvanlar fazla süt veya et vermiyorlar fakat daha üretken döllerle çiftleştirilmeleri mümkün. Ayrıca, boğa antilopu veya büyük Güney Afrika antilopu gibi tripanozomdan zarar görmeyen yabanıl hayvanlar ehlileştirilerek sığır yerine kullanılabilir.

Son birkaç yılda Afrika tripanozomlarının mükemmel deney canlıları oldukları görüldü. Değişken yüzey kılıfları üzerinde durmadan yapılan deneylerle gen ifadesinin denetimi; zar proteinlerinin bağlanması ve işlevleri; kromozomal telomerlerin yapısı ve eşlenmesi; biyolojik çeşitliliği oluşturan moleküler mekanizmalar gibi birbirinden farklı konularda bilgi sağlanabilecek.



Şekil 76. Tripanozomun kromozomlarının iç kısımlarında bulunan temel kopya genleri (*solda*) normalde elçi RNA yapımında kullanılmaz. Bu genlerden birinin ifade edilebilmesi için (c) kopyalanması ve ifadeye bağlı kopyanın yapılması gerekir. Kopya DNA bir telomer (bir kromozomun ucu) yakınındaki ifade noktasına yerleştirilmelidir; bundan sonra ifadeye bağlı kopyanın yazılımı yapılarak elçi RNA elde edilir ve elçi RNA'da VSG proteinine çevrilir. Başka VSG genleri ise zaten bir telomer yakındadır (*sağda*). Bu telomer-bağlantılı genler bir ifadeye bağlı kopya oluşturmaksızın ifade edilebilirler, ancak zaman zaman bunların da eşlendiği ve yer değiştirdiği görülür. Bir antijenden diğerine geçiş sırasında genellikle kaybolur, ancak bazen "oyalanarak" ifade edilmeyen bir telomer-bağlantılı gen halini alır. Elçi RNA'nın bir ucundaki 35 nükleotidlik bir dizi VSG geni tarafından şifrelenmemesi tuhaftır. Bu diziyi tekrarlanan DNA'nın ayrı bir bölgesi belirler.

Böylesi temel bilgiler de bu çok önemli halk sağlığı sorununa, tripanozomiyazın denetimine katkıda bulunacak. Önümüzdeki birkaç sene içerisinde tripanozoma ilişkin yeni temel bilgilerin tripanozomiyazın denetimine ve belki de ortadan kalkmasına uygulanıp uygulanamayacağı belli olacak.

Viroidler



Onlar bulaşıcı hastalıkların bilinen en küçük etmenleri: Küçük RNA iplikçikleri. Bitkilerde birçok hastalığa neden oluyorlar ve büyük olasılıkla insanlarda ve hayvanlarda rastladığımız esrarengiz hastalıklarda rol oynuyorlar.

• • •

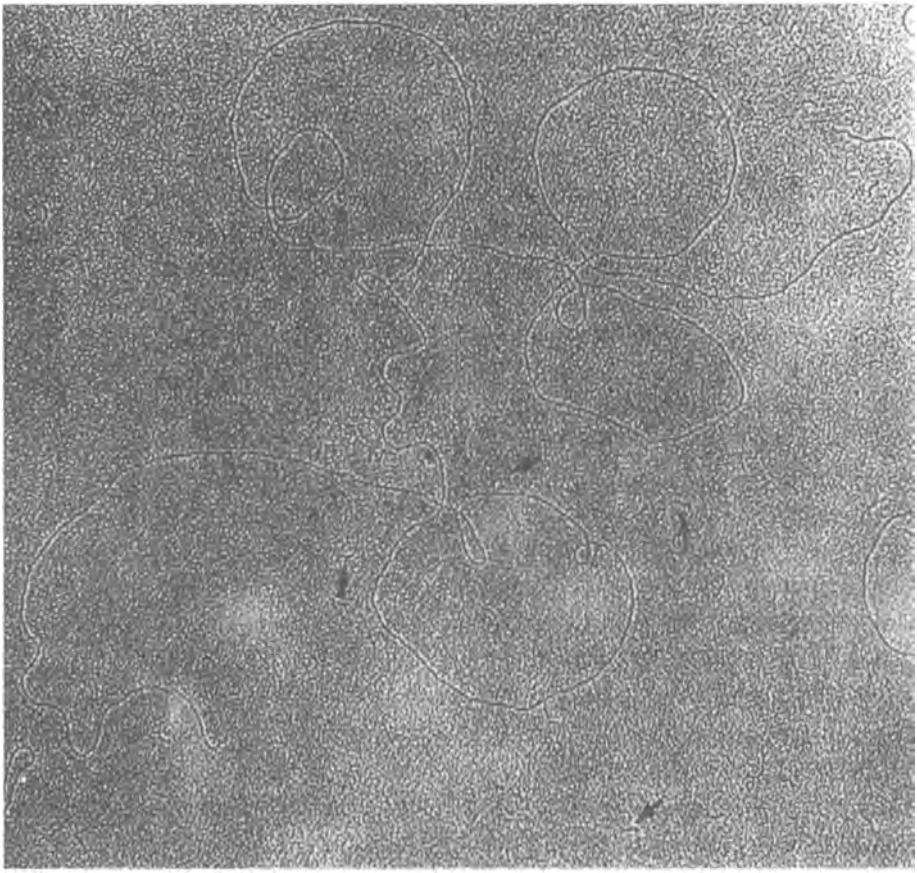
T. O. Diener
Ocak 1981

Bitkilerde mantar, mikroorganizma ya da virüs gibi alışılmış nedensel etmenlerle hiçbir bağlantısı saptanamayan birtakım bulaşıcı hastalıklar vardır. Bu hastalıklardan birine yakalanmış bir bitkide ilginç bir nokta göze çarpar: Bu bitkinin dokularından, genetik malzeme ribonükleik asidin (RNA) olağandışı bir biçimine bürünmüş küçük moleküller yalıtılabilir. Böylesi moleküller aynı türden sağlıklı bir bitkide bulunmaz; sağlıklı bitkinin bünyesine sokulduklarında da çoğalarak hastalığa özgü belirtilere yol açarlar. Diğer bir deyişle, viroid adı verilen bu RNA molekülleri söz konusu hastalığa neden olan etmenlerdir ve bulaşıcı hastalıklara neden olan tüm etmenler arasında bilinenlerin en küçükleridir.

Viroidler virüslerden çok daha küçük ve çok daha basittir. Tipik bir virüs bir protein kılıf ile çevrili genetik malzemeden (DNA ya da RNA) oluşur. Halbuki, bir viroid yalnızca çok kısa bir RNA ipliğidir. Bugüne dek viroidler, hepsi de yüksek bitkileri etkileyen bir düzineden daha az sayıda özel hastalığa ilişkin olarak saptanabildi, ancak hayvan hastalıklarına ve hatta insanları etkileyen bazı ender sinir hastalıklarına da yol açtıklarına ilişkin belirtiler var.

Viroidlerin keşfi bazı açılardan 75 yıl öncesinin virüs keşfini hatırlatıyor. Louis Pasteur, Robert Koch ve daha başkalarının mikroorganizmala-

rın -özellikle de bakterilerin- birkaç bulaşıcı hastalıktan sorumlu olduklarını kanıtlayan deneyleri, 1890'larda tüm bulaşıcı hastalıkların sebebinin mikroorganizmalar olduğu yolunda genel bir varsayıma yol açtı. Rus mikrobiyolog Dmitri İvanovski'nin ve Hollandalı botanikçi Martinus Beijerinck'in bir bitki hastalığı olan tütün-mozaiği üzerine yaptığı araştırmalar



Şekil 77. İğsi patates yumrusu viroidleri, İsviçre Federal Teknoloji Enstitüsü'nden José M. Sogo ve Theo Koller'in hazırladığı bu elektron mikrografında her biri 3,5 milimetre kadar uzunlukta görülen, dağınık, kısa çubuklardır. Bu viroidler kısa, tek-iplikli RNA molekülleridir fakat burada olduğu gibi "doğal" biçimlerinde bozulmuş daire veya saç tokası yapısındadırlar; bu yüzden de, mikrografta bir büyüklük standart sağlama amacıyla verilen bakteriyofaj (bakteriyal virüs) T7'nin uzun, çift-iplikli DNA'sının kalınlığı ile karşılaştırıldıklarında çift-iplikli moleküller gibi görünürler. T7 DNA'sı yaklaşık 14 mikrometre (bir milimetrenin binde biri) uzunluktadır; doğal viroid ise (*oklara bakınız*) yalnızca 50 nanometre (0,05 mikrometre) uzunluğundadır.

bu genellemenin yanlış olduğunu gösterdi: Bu hastalığa neden olan etmen, bakterileri tutabilecek kadar küçük delikleri olan bir filtreden geçebiliyordu. İvanosvki ve Beijerinck'in "filtreden geçen virüs" kavramı, virüs parçacıklarının tanımlanmasına ve patojen rollerinin anlaşılmasına götürdü.

Yeni bir genelleme eskisinin yerini aldı: Hayvanlarda ve bitkilerde görülen tüm bulaşıcı hastalıkların nedeni ya mikroorganizmalar ya da virüslerdir. Yakın zamana kadar, hiçbir mikroorganizma ya da başka bir etmenle bağlantısı saptanamayan taşınabilen hastalıkların nedeninin otomatikman bir virüs olduğu kanısı geçerliydi; bu virüs yalıtılamadığında da bilinen tekniklerden yakasını sıyırabildiği düşünüldü hep. Bu genellemeyi bozan ve ilk kez bir viroidin yalıtılmasıyla sonuçlanan da yine bir bitki hastalığı üzerine yapılan araştırmalar oldu.

Patateslerde uzun, çarpık ve zaman zaman yüzeyde büyük çatlaklarla kesilmiş yumrulara neden olan iğsi-yumru hastalığı ilk kez 1920'lerde ABD'nin kuzeydoğusunda saptandı. Bitki dokubilimcileri kısa zamanda bu hastalığın taşınabildiğini, hiçbir bakteri ya da başka mikroorganizma ile ilişkisi olmadığını buldular; böylece hastalığa bir virüsün yol açtığı varsayıldı. Bunu izleyen yıllarda bu varsayımsal virüs yalıtılmaya çalışıldı, ancak sonuç hep başarısızdı. Bu, kimseye şaşırtıcı gelmiyordu, çünkü birçok virüsün yalıtılması ve arıtılması oldukça zordur.

1962'de Maryland, Beltsville'de ABD Tarım Bakanlığı'nın Tarım Araştırma Merkezi'nde çalışan William B. Raymer ve Muriel J. O'Brien, iğsi-yumru etmeninin patates bitkisinden genç domateslere geçebildiğini buldular; bu etmen domateste çoğalıyor ve iki hafta içerisinde hastalığa özgü belirtilere (cılız ve kıvrılmış yapraklar) neden oluyordu. Halbuki, patateslerde hastalık daha uzun bir süre içerisinde, ancak yumrular geliştikten sonra kendini gösteriyordu. Bu gözlem sistematik deneylerin çok daha hızlı yapılabilmesini mümkün kıldı. Raymer kısa bir süre içerisinde hastalığı kapmış domates yapraklarını bir fosfat çözeltisinde ufalayarak, yüksek düzeyde bulaşıcı özütler hazırlanabildiğini keşfetti. Virüsün arıtılması çok zor olmamalı, bir veya iki ayrımsal santrifüj çevrimi işi halledebilmeliydi.

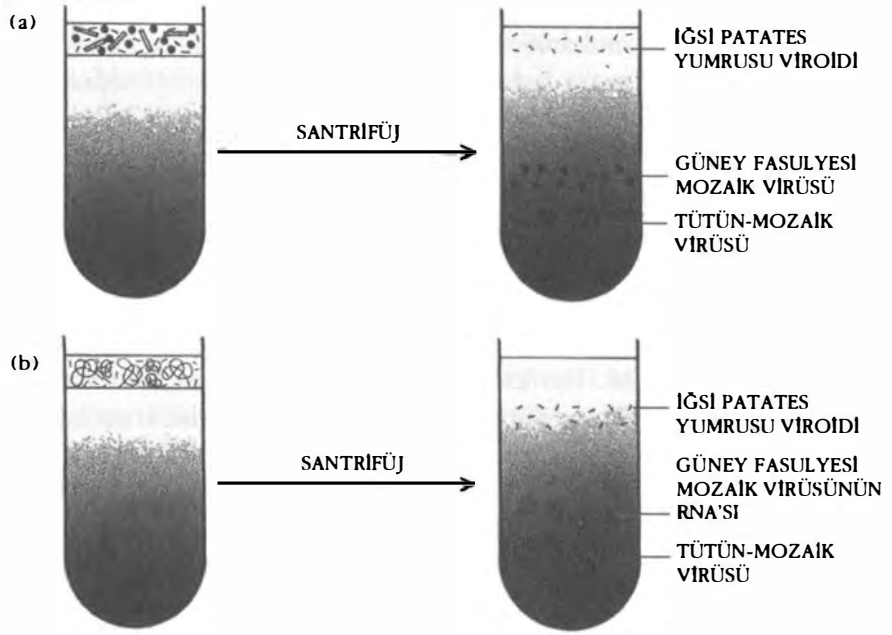
Bu işlemde bulaşıcı özüte, sırayla, orta ve çok yüksek merkezkaç kuvvet uygulanıyor. Yerçekiminin 10.000 misli kuvvette yapılan santrifüj, saf-

sızlıkları çöktürür ve virüs parçacıkları üst-sıvıda* asılı kalır. Bir ultrasantrifüjde üst-sıvıya 100.000 g'lik ya da daha yüksek bir kuvvet uygulanması virüs parçacıklarını topak halinde çöktürecektir. Topak tekrar asıltı haline getirilir. Bu asıltıya daha fazla safsızlık ayırmak üzere tekrar santrifüj ve virüsleri topaklaştırmak üzere tekrar ultrasantrifüj uygulanır. Raymer, hastalık bulaşmış domates yaprağı özütlerini bu işleme tabi tuttuğunda, bulaşıcı maddenin çoğunun 100.000 g veya daha yüksek bir kuvvette yapılan dört saatlik santrifüj sonunda bile üst-sıvıda kaldığını buldu. Yani, üst-sıvı yüksek düzeyde, topaklar yalnızca bir parça bulaşıcı oluyordu. Bu sonuçta sıradışı bir şeyler vardı ve Raymer dikkatimi bu konuya çektiğinde bulmacayı birlikte çözmeye karar verdik.

Olası bir açıklamanın, etmenin yoğunluğunu çok düşürecek miktarda lipid (yağ) içeren bir virüs olması olasılığının, doğru olmadığı zaten görülmüştü: Lipid çözücüler etmeni etkisiz hale getirememişti. Geriye kalan tek mantıklı açıklama ise, bulaşıcı etmenin müthiş küçük olmasıydı. Etmenin çökelme özelliklerini daha iyi anlayabilmek için yoğunluk eğimli sakaroz içerisinde santrifüj yapmaya karar verdik. Bu Nebraska Üniversitesi'nden Myron K. Brakke tarafından geliştirilmiş, çok güçlü bir tekniktir. Bulaşıcı etmenin yalnızca çoğu virüs parçacığından daha yavaş çökelmekle kalmayıp, aynı zamanda böylesi parçacıkların nükleik asit bileşeninden de daha yavaş çökeldiğini görerek şaşırdık. Etmenin DNA veya RNA'dan başka bir şey olmadığından şüphelenmekten başka çıkar yol kalmamıştı elimizde. Bulaşıcı madde RNA-parçalayıcı enzim ribonükleazla işleme tabi tutulduğunda ise, etmen etkisini kaybetti. Öte yandan, DNA'yı ya da proteinleri parçalayan enzimlerle yaptığımız işlemler etmenin ne bulaşıcılığını ne de çökelme davranışını etkiliyordu. Bu, ana bulaşıcı etmenin RNA olduğu ve büyük olasılıkla proteinlerin bu işte hiçbir rolü olmadığı anlamına geliyordu. Yaptığımız birçok başka deney bu sonuçları doğruladı ve bulaşıcı RNA'nın canlı bitkide ve laboratuvarda virüslerdeki gibi bir protein kılıf içinde olmadığı konusunda bizi ikna etti. 1967'de hastalığın etmeninin serbest RNA olması gerektiğini öne sürdük.

Bu bulaşıcı RNA molekülü ne kadar küçüktü? Soru zordu, çünkü bu RNA'nın hastalıklı dokuda çok düşük derişimlerde olması ancak dolaylı yoldan, biyolojik etkinliği gözlenerek saptanabileceği anlamına geliyor-

* Üst-sıvı: Süpernatan. (ç.n.)



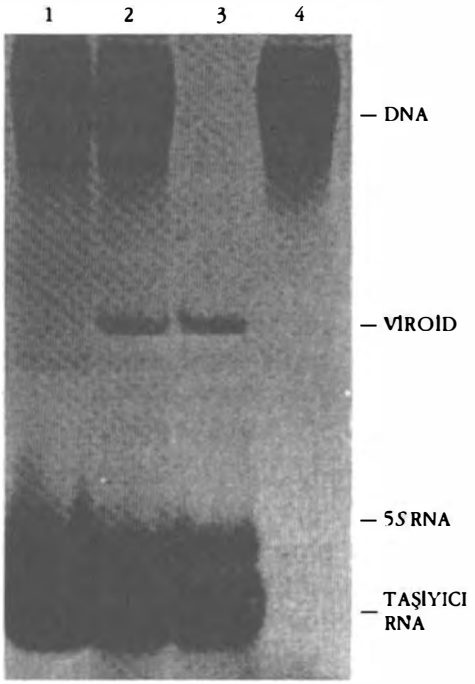
Şekil 78. Yoğunluk eğimli sakaroz içinde yürütülen santrifüj, iğsi-yumru hastalığının etmeninin çıplak nükleik asitten yapılmış, küçük bir molekül olması gerektiğini gösterdi. Santrifüj tüpü (a)'da viroidle iki virüsten oluşan bir karışım, içindeki sakaroz derişiminin yukarıdan aşağı doğru arttığı bir çözeltinin üzerine, tabaka halinde yerleştiriliyor. Yaklaşık 60.000 g'de üç saat boyunca sürdürülen santrifüj, karışımın içeriğini üç banda ayırıyor ve bu bantlar bulaşıcılık deneyleriyle belirleniyor; PSTV tüpün üst kısmında kalıyor. Viroid iki virüsün RNA'sı ile birlikte 16 saat süreyle santrifüje tabi tutulduğunda (b) virüs RNA'ları tüpün içinde iyice aşağıya doğru hareket ediyorlar, fakat daha küçük olan viroid üst kısmın yakınlarında kalıyor.

du; yani domates bitkilerinin yapraklarına sürtüldüğünde hastalığa özgü belirtileri verme yeteneği gözlenerek... RNA'nın çökelme hızını bilmek bile yeterli değildi. Aynı büyüklükteki nükleik asit molekülleri tek veya çift-iplikten oluşup oluşmadıklarına ve gevşek veya sıkışık yapıda olup olmadıklarına bağlı olarak oldukça farklı hızlarda çökelebilirler. İğsi-yumru etmeninin bu gibi yapısal özelliklerini bilmekten çok uzaktık...

İğsi-yumru RNA'sının büyüklüğünü tahmin edebilmem ancak yoğunluk eğiminde çökeltme ve jel elektroforezi ile elde edilen sonuçları, Dennis R. Smith'in de yardımlarıyla birleştirerek mümkün oldu. Jel elektroforezi negatif yüklü nükleik asit moleküllerinin bir elektrik alanında pozitif kutba doğru hareket etmesi olgusundan yararlanır. İncelenecek karışım, poliakrilamid bir jelin bir ucundaki kuyuya yerleştirilir. Elektrik akımı uy-

gulandığında, çeşitli moleküller jel içinde molekül ağırlıklarının logaritması ile ters orantılı bir hızda hareket ederler ve böylece büyüklüklerine göre ayrılırlar. Sonuç olarak, her biri aynı büyüklükteki moleküllerden oluşan bir derlemeyi temsil eden bir dizi bant biçimlenir. Bu bantlar boyanarak görünür hale getirilir; her banttaki maddenin molekül ağırlığı başlangıç noktasına ya da büyüklüğü bilinen belirlenebilir moleküllerin bantlarına olan uzaklık ölçülerek tahmin edilir. Örneklerimizdeki az miktarda iğsi-yumru etmeni boyandığında görünür hale gelmedi. Bu yüzden, jellerdeki konumunu belirleyebilmek için tekrar biyolojik etkinliğine bakmak zorunda kaldık. Her jeli ince dilimlere ayırdık ve dilimleri domates bitkilerinin yapraklarına sürterek bulaşıcı olup olmadıklarına baktık.

Sonuç su götürmezdi: Bulaşıcı RNA gerçekten de çok küçüktü. İlk tahminimiz bu RNA'nın molekül ağırlığının 50.000 dolaylarında olduğuydu; daha ayrıntılı ölçümlerimiz 130.000 gibi bir değer verdi. Bu bulgu yanıtlanması gereken bir başka soru getirdi önümüze: Böylesine küçük bir RNA nasıl canlı bir bulaşıcı etmen olabiliyordu? Virüsbiliminde, çoğu vi-



Şekil 79. Sonunda viroid nükleik asitin RNA olduğu jel elektroforezinde tartışmasız biçimde görülüyor ve saptanıyor. Domates bitkisinin nükleik asitleri jelin üst kısmındaki oyuklara yerleştirilmiş. Elektrik gerilimi uygulandığında, nükleik asitler molekül ağırlıklarının logaritması ile ters orantılı bir hızla pozitif bir kutba (*altta*) doğru hareket ediyorlar ve böylece boyama ile görünür hale getirilen bantlara ayrışıyorlar. 1 no'lu iz sağlıklı bitkilerden alınan nükleik asitler; enfekte yapraklardan alınan nükleik asitler 2, 3 ve 4 no'lu izlerde yürütülmüş. 1 no'lu izde viroid görülmüyor; 2 no'lu izde görülüyor. Viroid, DNA'yı parçalayan deoksiribonükleaz enziminden etkilenmiyor (*3 no'lu iz*) fakat ribonükleaz enzimi kullanıldığında diğer RNA ile birlikte parçalanmış olduğu gözleniyor (*4 no'lu iz*).

rüsün, molekül ağırlığı en azından bir milyon olan bir genomları (toplam DNA veya RNA içeriği) olduğu genel kabul görmüştür. Bir virüsün konakçı hücrenin genetik donanımını ele geçirmesi ve kendi çoğalması için çalıştırması ve ayrıca virüse özgü gerekli proteinleri şifrelemesi için bu nükleik asit miktarı zorunlu görünüyor. Genetik bilgisi daha az olan bir virüs "hatalı" olarak adlandırılır; kendi kendine çoğalamaz ve aynı hücre içinde bulunan bir başka virüsün -bir "yardımcı" virüsün- sağlayacağı genetik bilgiye bağımlıdır.

Patatesteki iğsi-yumru RNA'sının virüslere özgü kılıf proteinleri şifrelemek zorunda olmadığını gördük; öyleyse büyük olasılıkla, tipik bir virüsünkinden daha az genetik bilgiyle idare edebilir. Bununla birlikte, bizim öngördüğümüz büyüklükteki bir genom toplam molekül ağırlığı yalnızca 10.000 civarında olan bir proteini şifreleyebilecek kadardı ki, bu da çok küçük bir enzimden bile daha küçüktü. İğsi-yumru RNA'sı çoğalabilmek için tümüyle olmasa da kısmen konakçıda önceden var olan enzimlere bağımlı olmalıydı. Ancak bu kabul edilmesi zor bir kavramdı, çünkü bitki hücrelerinde iğsi-yumru RNA'sını kalıp olarak kullanıp yeni RNA sentezleyebilecek bir enzim olacağı düşünülememişti. Bu tür RNA-yönetimli RNA polimerazlar yalnızca virüslerin bulaştığı hücrelerde saptanmıştı ve viral genler tarafından şifrelendikleri çok açıktı.

Bu durumda, bulaşıcı RNA'ya bitki hücrelerinde bir yardımcı virüsün desteğiyle çoğalabilen kılıfsız bir hatalı virüs olarak bakmak mantıklı görünüyordu. Böylece, hastalık bulaşmamış domates bitkilerinde gereken tamamlayıcı genetik bilgiye sahip bir virüs aramaya başladık. Bu yöndeki tüm çabalarımız sonuçsuz kaldı. Sonunda bulaşıcı RNA'nın küçücük boyuna karşın, bir biçimde herhangi bir yardımcı virüsten bağımsız olarak çoğalabildiğine inandım. Bununla birlikte, saptadığımız RNA'nın tek bir çeşit molekülü değil, daha tipik bir genom oluşturmak üzere bir araya gelebilen ve yaklaşık aynı büyüklükteki farklı RNA moleküllerinden oluşan bir popülasyonu temsil ediyor olma olasılığı vardı. Bu olasılığı seyreltmenin ve morötesi ışınımın RNA karışımlarımızın bulaşıcılığı üzerindeki etkisini gösterecek deneylerle sorguladık. Her iki durumda da bulaşıcılık eğrilerinin eğimleri birçok farklı molekülün işe karışıyor olma olasılığını ortadan kaldırdı. Patatesteki iğsi-yumru hastalığının etmeninin virüslerden çok farklı olduğu ve virüs-altı patojenlerin yeni keşfedilen bir

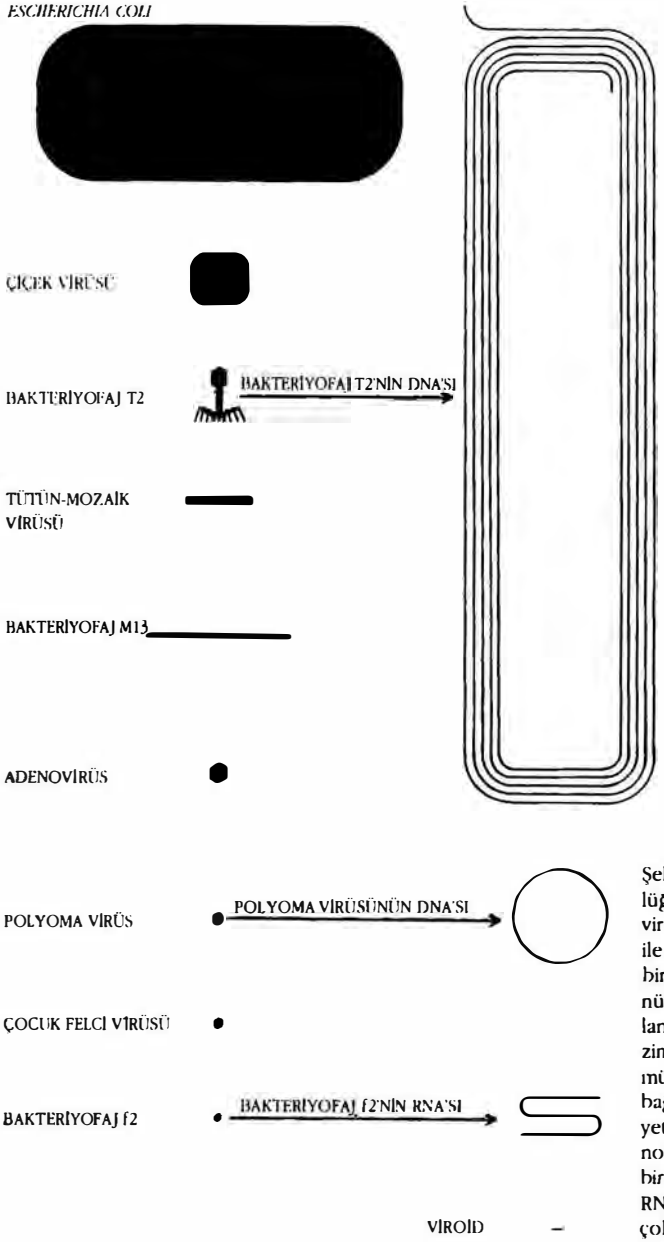
sınıfına ilişkin ilk örneklerden birini temsil ettiği çok açıktı. 1971'de böylesi etmenlere viroid adı verilmesini önerdim.

1972'ye gelindiğinde, Riverside'daki Kaliforniya Üniversitesi'nden Joseph S. Semancik ve Lewis G. Weathers, turunçgil ağaçlarında görülen bulaşıcı bir hastalık olan ekzokortisin etmeninin (o zamana dek bir virüs olduğu düşünülüyordu) aslında bir viroid olduğunu göstermişlerdi. Sonra da, Beltsville merkezinden Roger H. Lawson krizantem cücesi adı verilen önemli bir hastalığın etmeninin iğsi patates yumrusu viroidininkine (PSTV)* benzer özellikleri olduğunu buldu. Lawson ile birlikte yaptığımız çalışmalar bu etmenin gerçekten de bir viroid olduğunu ortaya koydu.

Bugün en az beş başka bitki hastalığına daha viroidlerin neden olduğunu biliyoruz. Hollanda, Wageningen'deki Tarım Üniversitesi'nden H. J. M. van Dorst ve Dirk Peters, salatalıkta görülen soluk-meyve hastalığından bir viroidin sorumlu olduğunu buldu. Cornell Üniversitesi'nden Charles P. Romaine ve R. Kenneth Horst, başka bir krizantem hastalığının, renkli beneğin etmeninin; Hokkaido Üniversitesi'nden Matsuo Sasaki ve Eishiro Shikata da, cüce şerbetçiotu hastalığının etmeninin bir viroid olduğunu saptadılar. Adelaide Üniversitesi'nden John W. Randles, Filipinler'de milyonlarca hindistan cevizi ağacını öldüren ve büyük ekonomik kayıplara yol açan bir hastalık olan kadang-kadangın viroid benzeri RNA'larla ilişkili olduğunu buldu. Kısa bir süre önce, Yeni Zelanda Bilimsel ve Endüstriyel Araştırmalar Bakanlığı'ndan N. A. Mohamed ve Wayne Thomas; ve Adelaide Üniversitesi'nden Peter Palukaitis, Robert H. Symons ve çalışma arkadaşları, avokado güneş lekesi hastalığına neden olan etmenin bir viroid olabileceğine dair kanıtlar sundular. Hiç kuşku yok ki, gelecekte viroidlerin nedeni bilinmeyen birçok başka bitki hastalığının etmeni olduğu ortaya çıkacak.

Fiziksel-kimyasal özelliklerinin araştırılmasından önce viroidleri bulaştıkları hücrelerin nükleik asitlerinden ayrıştırmak ve saflaştırmak gerekiyordu. Bitki dokularındaki viroid RNA'sının derişiminin konakçı RNA'sı ile kıyaslandığında çok düşük olması ayrıştırma işlemini zorlaştırıyordu; protein kılıflı virüs parçacıklarına uygulanan alışılmış arıtma yöntemleri hiçbir işe yaramıyordu. RNA'nın ayrıştırılması ve arıtılması için geliştirilmiş yöntemler uygulayarak ve hastalık bulaşmış dokudan çok miktarda

* PSTV: *Potato spindle-tuber viroid.* (ç.n.)



Şekil 80. Bir viroidin küçüklüğü, iğsi patates yumrusu viroidinin (PSTV) doğal hali ile *Escherichia coli* bakterisi, birkaç virüs ve virüslerin nükleik asit genomları kıyaslanarak anlaşılabilir. Bu çizimler 36.000 kez büyütülmüş halleridir. Eşlenmesini bağımsız olarak yürütmeye yetecek kadar büyük genomların en küçüklerinden biri olan f2 bakteri virüsünün RNA'sı, viroid RNA'sından çok daha uzun.

kullanarak sonunda viroidleri yalıtmayı başardık. Sağlıklı domates yapraklarından ve PSTV bulaşmış yapraklardan elde ettiğimiz özütlerdeki küçük RNA'ları elektroforez jelleri üzerinde kesitlere ayırdık ve her RNA kesitinin soğurduğu morötesi ışınımı ölçtük. Hastalık bulaşmış yaprakların grafiğinde sağlıklı yapraklarınkinde olmayan belirgin bir tepe vardı. Hastalıklı yapraklardan elde edilen kesitlerin sağlıklı bitkileri etkileme özelliklerini denediğimizde, bulaşıcılık dağılımında gözlenen tepelerle soğurma tepelerinin tümüyle çakıştığını gördük.

Birlikte değerlendirildiklerinde bu gözlemler viroidin fiziksel bir varlık olarak ilk kanıtını oluşturuyordu. Viroid RNA'sının derişimini artırmayı başardıkça, viroid kesitini görünür kılmak daha olanaklı hale geldi. Bu fraksiyon nükleik asitleri renklendiren bir boyayla işlem görmüş bir jel üzerinde belirgin bir bant oluşturuyordu. Bu bant yalnızca hastalığın bulaşmış olduğu özütlerde vardı ve ribonükleaz enzimi ile yok edilebiliyordu. Başka nükleik asitlerin karışmadığı PSTV'den biyofiziksel ve biyokimyasal incelemeler için yeterli miktarda elde edebilmek amacıyla çok sayıda jelden PSTV içeren dilimi kestik; RNA'yı bir çözücü ile ayrıştırdık; tekrar derişikleştirdik; bir ya da iki kez daha elektroforez çevrimi uyguladık.

Viroid karışımlar bir kez arıtıldıktan sonra, bu bulaşıcı molekülün yapısını incelemek mümkün oldu. Karşımıza çıkan ilk soru şuydu: Molekül tek iplikten mi yoksa çift iplikten mi oluşuyordu? Genomu RNA'dan yapılmış virüslerde her iki biçim de bulunur; hücrenin DNA genomundan genetik bilginin okunmasında çeşitli roller alan hücre-içi RNA'ların ise hemen hemen hepsi tek iplikten oluşur. Yapılan ilk deneylerin bazılarında (örneğin, ribonükleaz ile işlem gören PSTV karışımlarının bulaşıcılığının ne hızla azaldığını temel alan) viroidin çift-iplikli olduğu yolunda işaretler elde edilmişti. Ancak farklı çözümleme yöntemleri kullanıldığında çelişkili sonuçlar ortaya çıkıyordu. Arıtılmış viroidlerin elektron mikrografında açıkça görülebilmeleri halinde, bunların enini ölçmenin karışıklığı ortadan kaldıracağını umuyorduk. Zürih'teki İsviçre Federal Teknoloji Enstitüsü'nde çalışan José M. Sogo ve Theo Koller'in bizim karışımlar üzerinde aldığı ilk başarılı mikrograflar ortalama uzunlukları 50 nanometre (milimetrenin milyonda biri) olan, birörnek çubuklardan oluşan bir popülasyon ortaya çıkardı; bu büyüklük konusunda yaptığımız ilk tahminlere oldukça uygundu. Viroidlerin kalınlığı aynı mikrografta görülen

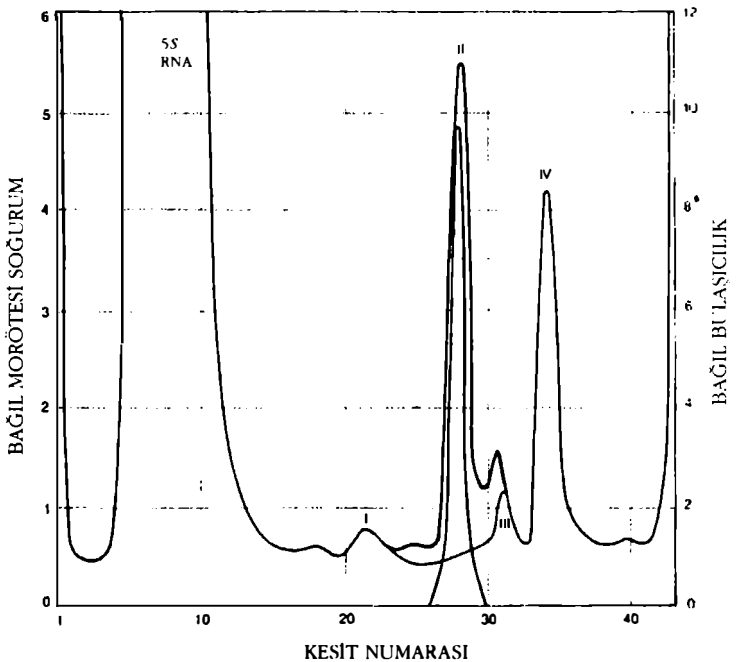
çift-iplikli viral DNA'nınkine benziyordu; buysa viroidin de çift-iplikli olduğunu düşündürüyordu. Ancak, viroidin denatürasyon özelliklerini saptadığımızda bu düşüncenin doğru olmadığını gördük.

DNA ve RNA'nın yapılarını kısaca hatırlayalım. Bir nükleik asit ipliği, yapısında nükleotid adı verilen dört altbirim bulundurur. Her nükleotid, molekülden dışarı uzanan ve baz adı verilen bir kimyasal grup ile karakterize edilir. DNA'da bu bazlar adenin (A), guanin (G), sitozin (C) ve timindir (T); RNA'da ise ilk üç baz aynıdır fakat timin yerine urasil vardır. Bu bazlar birbirini tümler; öyle ki, RNA'da A ile U ve G ile C (bazen de G ile U) eşleşir. İki tek ipliği bir araya getirerek çift-iplikli bir molekül oluşturan işte bu birbirini tümleyen bazları eşleştiren hidrojen bağlarıdır. Bazların eşlenmesi tek iplik üzerinde de olabilir: İpliğin bir bölgesi kendini tümleyecek bir başka bölge üzerine katlanarak saç tokası benzeri bir halka oluşturur. Nükleik asit molekülü tümdeş bazlar arasındaki hidrojen bağları kırılacak biçimde ısıtıldığında, baz eşleşmesi ile bağlanmış bölgeler "denatüre" olur, yani birbirlerinden ayrılır. Denatürasyonun gerçekleştiği hız ve sıcaklık aralığı molekül yapısına göre değişir. Isıl denatürasyonun derecesi, nükleik asit karışımının morötesi ışınımı soğurması ölçülerek kolayca saptanabilir; denatürasyon arttıkça morötesi ışınımın soğurulması da artacaktır.

Tek-iplikli RNA için morötesi soğurumu sıcaklığa bağlayan karakteristik bir eğri vardır; çift-iplikli RNA'nın karakteristik eğrisi ise çok daha farklıdır. Viroid RNA için bulduğumuz eğri çift-iplikli RNA'nın eğrisine hiç benzemiyordu; tek-iplikli RNA eğrisini andırıyordu, fakat çok daha dikti. Viroidlerin "doğal" ya da denatüre olmamış hallerinde iplik üzerinde yoğun baz eşleşmesi içeren, saç tokası biçiminde katlanmış, tek-iplikli moleküller olduğu sonucuna vardık. Bu, viroidlerin elektron mikrograflarında neden çift-iplikli moleküller gibi göründüklerini ve daha önceden yapılan deneylerde neden çelişkili sonuçlar elde edildiğini açıklıyordu. Viroid tek-iplikli bir RNA molekülüdür, ancak iplik üzerinde öylesine yoğun eşleşmeler vardır ki, çift-iplikli bir RNA'nın bazı özelliklerini gösterir.

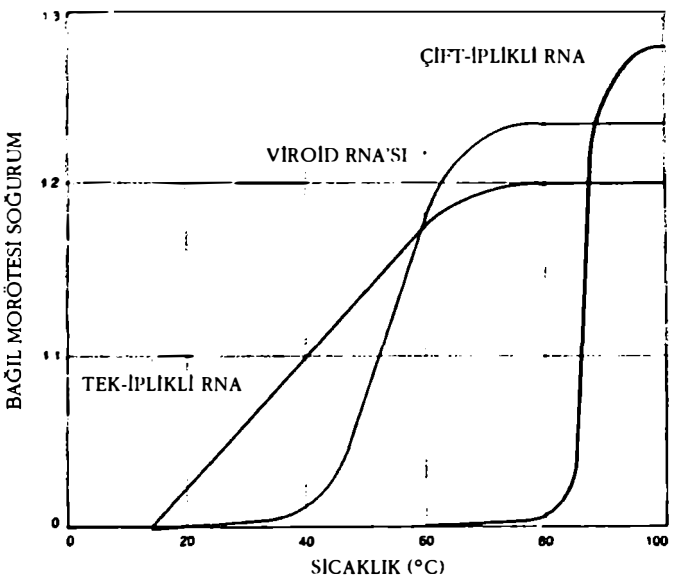
Kısa bir süre içerisinde, her iki araştırma grubu da tümüyle denatüre olmuş viroid moleküllerinin elektron mikrograflarını almayı başardılar. Wisconsin Üniversitesi'nden William L. McClements ve Paul J. Kaesberg,

PSTV mikrograflarında iki çeşit molekül içeren bir karışım gözlendiğini bildirdiler: Çoğunluğu oluşturan ipliksi, çizgisel moleküller doğal çubukların kabaca iki katıydılar; az bir miktar ise çevresi çizgisel moleküllerin uzunluğuna hemen hemen eşit dairesel moleküllerdi. Öte yandan, Batı Almanya'daki Giessen Üniversitesi'nden Heinz L. Sänger başkanlığındaki bir grup ise viroidlerin tümünün dairesel olduğunu bildirdi. Sänger ve çalışma arkadaşları mikrograflarda ender görülen çizgisel moleküllerin arıtma işleminin neden olduğu hatalar olduğunu düşünüyorlardı. Bununla birlikte, her iki grup da dairesel moleküllerin nükleotid zincirindeki kovalent bağların oluşturduğu kapalı halkalar olduğu, ve iki ucundaki birbirini tümleyen bölgeler arasında iplik-içi baz eşlemesi ile bağlanan çizgisel moleküller olmadığı konusunda aynı düşüncedeydi.



Şekil 81. Sağlıklı ve hastalıklı bitkilerin yapraklarındaki küçük RNA'lar jel elektroforezi ile büyüklüklerine göre ayrılıyor ve morötesi ışınımı ne kadar soğurdukları saptanıyor. Hem sağlıklı hem de enfekte yapraklardan alınan karışımlar bir ribozomal RNA (*5S RNA*) ve üç hücre-içi RNA için (*I, III ve IV no'lu tepeler*) soğurma tepeleri veriyor. Enfekte karışımı ise, ek olarak diğerinde olmayan beşinci bir tepe gösteriyor. (*II*). Sağlıklı bitkide II no'lu tepenin olmayışı ve bulaşıcılık tepesi (*kırmızı*) ile çakışması, bu tepenin viroid RNA'sını temsil ettiğine işaret ediyor.

Canlı bitkilerde çizgisel ve dairesel biçimlerin var olup olmadığını ve biyolojik olarak önemli olup olmadıklarını araştırmaya karar verdik. Laboratuvarımdan Robert A. Owens, denatüre olmuş çizgisel moleküllerde dairesel molekülleri ayırmayı başardı. Arıtılmış ve denatüre olmuş PSTV'ye, tekrar doğal haline dönmesini engelleyen koşullarda jel elektroforezi uyguladı; çizgisel moleküller dairesel olanlardan daha hızlı hareket ettiler ve her iki biçim ayrı ayrı bantlar oluşturdular. Russell L. Steere ve Eric Erbe ile işbirliği yaparak, her iki biçimin de bulaşıcı olduğunu gösterdik. Bundan sonra, Ahmed Hadidi PSTV bulaşmış domates bitkilerine radyoaktif bir fosfor izotopu soktu ve viroidin kendini eşlemesi sırasında izotopun RNA bünyesine alınışını izledi. Eşleme başladıktan kısa bir süre sonra radyoaktif işaretli PSTV'nin çoğu daire biçimini almıştı; eşleme ve izotopun yerleştirilmesi ilerledikçe daha çok sayıda işaretli molekülün çizgisel biçim aldığı gözlendi. Bu sonuç viroidin bulaştığı bitkilerde hem dairesel hem de çizgisel biçimlerin var olduğunu doğruluyor; ayrıca dairesel moleküllerin çizgisel olanların öncülü olduğunu düşündürüyordu.



Şekil 82. DENATÜRASYON EĞRİLERİ, sıcaklık artırıldığında baz çiftli bölgeleri ayıran RNA'nın morötesi ışınımı soğurmasındaki değişimi ölçer. Burada, tek-iplikli ve çift-iplikli RNA'nın karakteristik eğrileri, viroid RNA'sının eğrisi ile karşılaştırılıyor. Viroidin çift-iplikli RNA değil de sıradışı bir tek-iplikli RNA olduğu anlaşılıyor.

Bu arada başka araştırmacılar viroidlerin kimyasal bileşimini belirlemeye başlamışlardı; önce parmak izi olarak bilinen teknik kullanıldı. Bir RNA, nükleotid zincirini yalnızca belirli noktalarda kıran bir enzimle parçalanıyor ve oluşan bir nükleotidlik, belki de bir düzine nükleotidlik parçacıklar elektroforez ve kromatografi ile ikiboyutlu olarak ayrılıyorlar. Noktalardan oluşan ikiboyutlu bir desen ortaya çıkıyor. Bu desen baz dizilimine (A, G, C ve U bazlarının düz bir çizgi halinde düzenlenmiş hali) bağlı ve dolayısıyla farklı moleküller için farklı desenler elde ediliyor. Parmak izi yönteminin kullanılmasından önce farklı hastalıklara neden olan viroidlerin gerçekten de farklı moleküller olup olmadıkları kuşkuluydu. Rockefeller Üniversitesi'nden Elizabeth Dickson ve çalışma arkadaşları PSTV'nin ve turunçgil ekzokortis viroidlerinin birbirlerinden oldukça farklı olduklarını gösterdiler: Bu iki viroid ayrı RNA türleridir. Başka viroidler de çözümlendikçe her birinin kendilerine özgü nükleotid dizilimine sahip ayrı moleküller olduğu açıkça ortaya çıktı. Öte yandan PSTV gibi tek bir viroidin farklı suşlarının zincir boyunca birkaç konumda birbirlerinden farklı dizilimleri oluyor. Bu ve benzeri sonuçlar viroidlerin, tıpkı diğer genetik öğeler gibi, özellikleri sahip oldukları nükleotid dizilimi ile belirlenen işlevsel genetik sistemler olduklarına işaret ediyor.

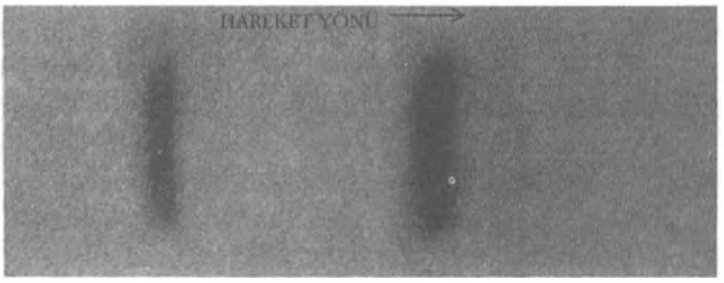
1978'de Münih'teki Max Planck Biyokimya Enstitüsü'nde Hans J. Gross'un başını çektiği bir grup, PSTV'nin birincil yapısını -tüm nükleotid dizilimini- eksiksiz olarak tanımladı. PSTV, 359 nükleotidden olu-



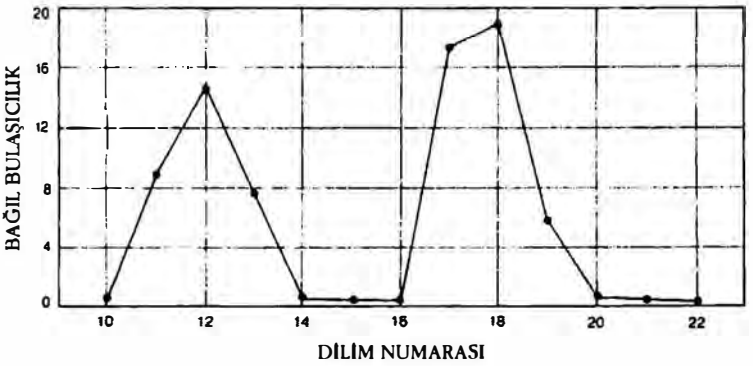
Şekil 83. Wisconsin Üniversitesi'nden William L. McClements ve Paul J. Kaesberg tarafından yapılan elektron mikrograflarında (400.000 kez büyütülmüş) denatüre olmuş viroid molekülleri görülüyor. Doğal PSTV, formaldehitle işlem görerek denatüre edilmiş ve baz çiftlerinin tekrar bağlanmasını büyük ölçüde engelleyen koşullarda mikroskop çalışması için hazırlanmış. Yine de bazı PSTV molekülleri doğal yapılarını tekrar almışlar (*solda*). Denatüre olmuş moleküllerinse bir kısmı dairesel (*ortada*) ancak çoğu çizgisel (*sağda*) olarak görülüyor.

şan bir dizi: 73 A, 77 U, 101 G ve 108 C (Birçok diğer viroid türünün baz bileşimine ilişkin tahminler, G ve C'lerin daha fazla olduğunu ortaya koyuyor; bu durum viroidlerin genel bir özelliği gibi görünüyor). Gross ve çalışma arkadaşları bir adım daha atarak doğal PSTV için bir ikincil yapı önerdiler: Birincil dizilim mümkün olan en fazla baz eşlemesine olanak tanıyacak ve molekülün diğer özelliklerini -örneğin, ribonükleazlar tarafından kesilmeye karşı gösterilen direnç- açıklayacak biçimde katlanıyor.

Gross ve arkadaşlarının modeli fiziksel gözlemler sonucu öngörülenlere uyuyor: Birbirini izleyen kısa çift-iplikli bölgeler (aslında iplik-içi baz eşleşmesi) ve daha da kısa tek-iplikli bölgeler (eşlenmemiş bazlardan



DAİRESEL ÇİZGİSEL



Şekil 84. Dairesel ve çizgisel viroid moleküllerinin bulaşıcılığı, PSTV'yi denatüre ederek ve iki örneği tekrar doğal halini almayı engelleyen koşullarda elektroforeze tabi tutarak saptandı. Jellerden biri, boyandığında iki PSTV bandı verdi (*üstte*); elektron mikroskobu bantlardan birinden dairesel PSTV, diğerinde ise çizgisel PSTV olduğunu gösterdi. Diğer jelde bantlara karşılık gelen dilimler öğütüldü ve bulaşıcılıkları saptandı. Hem dairesel hem de çizgisel biçimlerin bulaşıcı olduğu saptandı (*altta*).

oluşan halkalar) içeren, kapalı, tek-iplikli bir RNA. Bu yepyeni ve belki de hiçbir eşi olmayan bir yapı. Doğada daha önce kapalı, dairesel, tek-iplikli RNA molekülleri gözlenmemiş. Moleküle bozuk daire veya saç tokası yapısını veren çok sayıdaki iplik-içi eşleşmeler de sıradışı. Bu yapısal tuhaflıkların viroidlerin biyolojik etkinlikleriyle hiçbir bağlantısı olmadığına inanmak çok zor.

Ancak bu bağlantı henüz açık değil. Viroidlerin moleküler düzeyi ve de özellikle konakçı hücrede nasıl eşlendikleri ve hastalığa nasıl neden oldukları hakkındaki bilgimiz oldukça sınırlı. Kesin olan bir şey varsa, o da şu: Bir viroid konakçı hücreye girdikten sonra bir yardımcı virüsün desteği olmaksızın kendini eşleyebiliyor.

Böylesine küçük bir RNA molekülü enfekte hücrede kendi eşlenmesini nasıl gerçekleştirebiliyor? Viroid RNA eşlenmek için gerekli bir polipeptidin (kısa bir protein zinciri) yapımını şifreliyor olabilir mi? Yoksa viroidin tek kullandığı sağlıklı bitkide zaten var olan enzimler mi? Viroid RNA'nın doğrudan okunarak proteine çevrilmediği, yani belirli proteinleri şifreleyen elçi RNA'lar gibi davranmadıkları yolunda genel bir kabul var. RNA'nın proteine çevrilmesi amacıyla tasarlanan laboratuvar karışımlarında viroid RNA yalnızca etkisiz olmakla kalmıyor, aynı zamanda bu karışım içindeki gerçek elçi RNA'ların çevirisi işine de karışmıyor. Bunun da ötesinde, şimdiye dek PSTV veya ekzokortis viroidi bulaşmış bitkilerde var olan, ancak sağlıklı bitkilerde görülmeyen hiçbir proteine rastlanamadı. Hastalıklı bitkilerde bazı proteinlerin sentezi artıyor; fakat Valencia Politeknik Üniversitesi'nden Vicente Conejero ve çalışma arkadaşları bu proteinlerin viroide özgü proteinler değil, konakçı proteinler olduklarını gösterdiler (en azından ekzokortis viroidinden etkilenmiş bitkilerde).

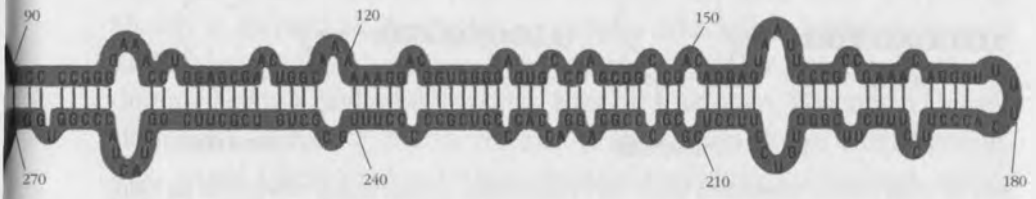


Şekil 85. PSTV'nin yapısını önerenler Münih'teki Max Planck Biyokimya Enstitüsü'nden Hans J. Gross ve çalışma arkadaşları oldu. Bu araştırmacılar viroidin 359 nükleotidlik dizilimini çıkardılar ve dizilimi en fazla baz eşlemesi olacak biçimde düzenlediler. Dikey çizgiler baz çiftleri arasındaki hidrojen bağlarını gös-

Eğer viroidler çevrilmiyorsa, enzim şifreliyor olamazlar. Öyleyse, viroidin eşlenmesi tümüyle konakçı bitkinin enzim sistemlerine bağımlı olmalı. Daha önceleri yapılan varsayımların aksine, domates dahil birkaç bitki türünün viroid bulaşmamış hücrelerinde bir RNA kalıbı üzerinde DNA eşlemesi yapabilecek enzimler vardır. Bu enzimlerin yeni viroid RNA'nın sentezinde görev aldıkları çok açık, fakat gördükleri işin ne olduğunu henüz saptayamadık.

Eşleyici enzimlerin kaynağı ne olursa olsun, bu enzimler yalnızca bir kalıp -yani viroidin dizilimini tümleyici bir baz dilimine sahip bir nükleik asit- boyunca yeni viroid iplikleri oluşturabilirler. Bu kalıp, yazılımı viroidden yapılan bir ara RNA mı, yoksa RNA-yönetimli DNA polimeraz adı verilen enzim kullanılarak viroidden yazılımlanan bir DNA mı? Enfekte hücrelerde bu iki tür kalıptan birinin varlığının bulunabilmesi gerekiyor. İlk kez Larry K. Grill ve Semancik tarafından da gösterildiği gibi, hastalıklı hücrelerde turunçgil ekzokortis viroidinin bir kısmının tümdeşi RNA dizilimleri bulunabiliyor fakat sağlıklı hücrelerde bu yok. İşlevsel kalıplar oluşturabilmek için bu tümdeş dizilimlerin bütün viroide eksiksiz karşılık gelmesi gerekir, ancak şu ana dek bu gösterilemedi. Öte yandan, hem sağlıklı hem de PSTV bulaşmış bitkilerden elde edilen DNA'da PSTV'yi tümleyici bazı dizilimler saptadık, ancak bu bulgularımız henüz başka araştırmacılarca doğrulanmadı. Sonuç olarak, viroid eşlenmesinde böylesi DNA dizilimlerinin rol aldığı şu ana dek saptanamadı.

Bu tür araştırmalarda esas olarak melezleşme deneyleri kullanılır. Tanınabilmesi için işaretlenen viroid RNA (veya viroidle aynı nükleotid dizilimine sahip DNA) hastalıklı bitki dokularından alınan özütle karıştırılır. Baz eşleşmesini artıran koşullarda, işaretlenmiş bu nükleik asit sondaları

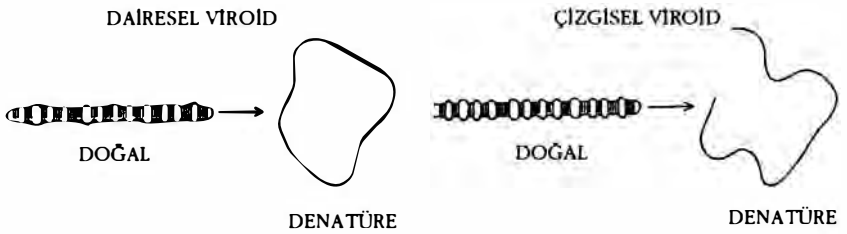


teriyor: A-U, G-C ve G-U; kırmızı bant, molekülün kovalent bağları içeren iskeletini gösteriyor. Kısa baz eşlemeli bölgelerin, daha da kısa eşlenmesiz bölgelerin birbirini izlediği görülüyor. Bu biçim, çift-iplikli RNA'yı andıran bir yapı oluşturuyor.

bitki özütündeki tümleyici iplikleri "bulur" ve bunlara yapışarak melez, çift-iplikli moleküller oluştururlar. İpliklerden biri işaretli olduğu için çift-iplikli molekül kolaylıkla izlenebilir. Bugüne dek bildirilen incelemelerin çoğunda kullanılan sonda, hastalıklı bir bitkiden yalıtılan, mümkün olduğunda arıtılan ve işaretlenen bir viroid oldu. Böylesi sondalar kullanıldığında, gözlenen melezleşmelerin viroidin kendisiyle değil, konakçı RNA'sı veya viroid sondayı kirletmiş bitki RNA'sını tümleyici DNA ile yapılan baz eşlemeleri sonucu görülüyor olması olasılığını göz ardı etmek pek mümkün değil.

Son zamanlarda birçok araştırmacı bir viroidin dizilimini tümleyici DNA iplikleri sentezleyecek sondalar hazırlamayı başardılar. Laboratuvarımda, Owens ve Dean E. Cress PSTV'nin bütün dizilimine hemen hemen tümdeş bir DNA sentezlediler; bu birinci DNA'yı tümleyen ikinci bir DNA ipliği yaptılar; çift-iplikli DNA'yı bir plazmide (küçük, daire biçimindeki bakteri DNA'sı) yerleştirdiler; ve plazmidi *Escherichia coli* bakterisine yerleştirerek burada çoğalmasını sağladılar. Bu moleküler klonlama tekniği bilinen bir sondadan büyük miktarlarda elde etmeye yarıyor ve bu sondayı kullanarak kısa bir süre içerisinde viroid eşlemesinin moleküler mekanizmalarını açığa çıkartmayı umuyoruz.

Yanıtlanması gereken temel bir soru daha var: Viroidler hastalık belirtilerini nasıl oluşturuyorlar? Ve, neden başka bitkilerde fark edilir hasarlara yol açmaksızın çoğalırken yalnızca söz konusu hastalığa açık belirli bitkilerde etkili oluyorlar? Hastalık belirtilerinin çoğu büyüme bozuklukları; dolayısıyla, hastalık büyüme hormonundaki dengesiz etkinlik sonucu



Şekil 86. Doğal dairesel moleküllerin bozuk-daire yapısı (*solda*) ve doğal çizgisel moleküllerin saç tokası yapısı (*sağda*) arasındaki yakın benzerlik, bu yapıların elektroforezle veya elektron mikroğraflarında ayırt edilebilmesini olanaksız kılıyor. Ancak bu yapılar denatüre olduklarında, şekilde görüldüğü gibi, belirginleşiyor. Denatüre olmuş dairesel moleküllerle denatüre çizgisel moleküller, elektroforez jellerinde (Şekil 84'e bakınız) ve elektron mikroğraflarında (Şekil 85'e bakınız) ayırt edilebiliyorlar.

olabilir. Viroidlerin bunu nasıl yaptığı hâlâ bir muamma. Viroidler genelde hastalıklı hücrelerin çekirdeğinde bulunuyor; çekirdekte ise genlerin ayarı yapılıyor, genler açılıp kapatılabiliyor. Viroidlerin normal-dışı düzenleyici moleküller olarak görev yapıyor ve belirli hormonları şifreleyen genlerin denetimini bir biçimde bozuyor olma olasılığı var mı?

Bugüne dek viroidlerin açıkça tanımlanabilmesi yalnızca yüksek bitkilerde gerçekleşebildi; ancak diğer yaşam biçimlerinde de viroidler (ya da benzeri etmenler) bulunabilir. Bulaşıcı bir hastalığın nedeninin bir virüs olduğu varsayıldığı ancak bu virüs parçacıklarının henüz belirlenemediği durumlarda viroid aramak mantıklı görünüyor. Hayvanlarda görülen ve ikincil akut süngersi beyin yangıları* olarak bilinen bir grup beyin hastalığına ilişkin durum aynı böyle. Bu grupta insandaki, kuru ve Creutzfeldt-Jakob hastalıkları, keçi ve kuzulardaki skrapi hastalığı, bataklık samurlarındaki bulaşıcı beyin yangısı var.** Bu dört hastalığın da bulaşıcı ve bakteriyel olmayan hastalıklar olduğu biliniyor ve genelde "yavaş" virüsler olarak adlandırılan virüslerle bulaştığı düşünülüyor. Yine de, birçok araştırmacının yoğun çabalarına karşın, bu hastalıkların herhangi biri ile ilişkili bir virüs saptanamadı. Bunlara neden olan etmenlerin hiç bilinmeyen ya da alışılmış virüslerde çok ender görülen özellikler taşıdığı gözlendi: Yüksek ısıl kararlılık, morötesi ve iyonlaştırıcı ışınıma karşı yüksek dayanıklılık ve belirli kimyasallara karşı olağandışı direnç.

PSTV ile keçi ve koyunlardaki skrapi hastalığının etmeninin özelliklerine ilişkin yaptığım kıyaslamalara dayanarak, 1972'de skrapi hastalığının etmeninin de bir viroid olabileceğini öne sürdüm. Bugüne dek skrapi hastalığına yakalanmış hayvanların beyninden bulaşıcı olduğu açıkça belirgin olan bulaşıcı bir nükleik asit yalıtılamadı. Ancak, İngiltere'de Hayvan Hastalıkları Tarımsal Araştırma Konseyi Enstitüsü'nden Gordon D. Hunter'la Richard H. Kimberlin ve çalışma arkadaşları hastalıklı dokuda sağlıklı hayvanların beyninde bulunmayan küçük bir DNA molekülü olduğuna ilişkin kanıtlar bildiriyorlar. Kısa bir süre önce, Wisconsin Üniversitesi'nden Richard F. Marsh ve çalışma arkadaşları skrapi enfeksiyonundaki temel bileşenlerden birinin deoksiribonükleaz kullanılarak etkisiz hale getirildiğini bildiriyorlar; bu, skrapi hastalığına neden olan etmenin

* İkincil akut süngersi beyin yangıları: İngilizcede *subacute spongiform encephalopathies*. (ç.n.)

** Uzun süre gündemde kalan "deli dana" hastalığı da bu gruptan. (ç.n.)

kılıfsız bir DNA molekülü olduğunu düşündürüyor. Bu araştırmacıların bulgularının doğrulanması ve bu DNA'nın özelliklerinin belirlenmesi gerekiyor. Ancak, öyle görünüyor ki, viroid benzeri nükleik asitlerin yalnızca bitkilerde değil hayvanlarda da -ve hatta belki insanlarda da- bulaşıcı hastalık nedeni olma olasılığı var.

Yazarlar

J. William Schopf ("İlk Hücrelerin Evrimi") Los Angeles, Kaliforniya Üniversitesi'nde paleobiyoloji profesörüdür. Lisans çalışmasını Oberlin Kolejî'nde yapmış ve 1968'de Harvard Üniversitesi'nden biyoloji doktorası almıştır. Bundan sonra da, UCLA fakültesinde göreve başlamıştır. Schopf, ilk fosil kayıtları üzerine yaptığı araştırmalar kapsamında Kuzey ve Güney Amerika'da, Avustralya'da, Hindistan'da, SSCB'de ve Çin Halk Cumhuriyeti'nde saha çalışmaları yürütmüştür.

Mark A. S. McMenamin ("Hayvanların Ortaya Çıkışı") Mount Holyoke Koleji'nde jeoloji doçentidir. Lisans çalışmasını Stanford Üniversitesi'nde yapmış, bundan sonra da beş yıl boyunca ABD Jeolojik Araştırmalar için çalışmıştır. Doktorasını Santa Barbara, Kaliforniya Üniversitesi'nden almıştır. Alaska, İsveç ve başka birçok yerde jeolojik saha çalışmaları yapmıştır. McMenamin'in hobileri arasında, bilgisayar programlama, bahçecilik, kayak, bisiklete binme, kırlarda uzun yürüyüşler ve "çocuklarımla evi dağıtmak" sayılabilir.

James J. Childress Horst Felbeck ve George N. Somero ("Denizin Derinliklerinde Ortakyaşam") uzun yıllardır birlikte çalışarak denizin derinliklerindeki volkanik ağızların eşsiz ortamında hayvanların yaşayıp çoğalmasını sağlayan uyum biçimleri üzerine araştırmalar yapmışlardır. Childress, Santa Barbara, Kaliforniya Üniversitesi'nde biyoloji profesörüdür. Biyoloji doktorasını Stanford Üniversitesi'nden almış ve 1969'da Santa Barbara'daki fakültede çalışmaya başlamıştır. Felbeck, Scripps Okyanusbilim Enstitüsü'nde biyoloji doçentidir. Doktorasını 1979'da Münster Üniversitesi Zooloji Enstitüsü'nden almış ve öğretim üyesi olmazdan önce Scripps'te çeşitli araştırmalar yapmıştır. Scripps Enstitüsü'nde denizbiyolojisi araştırma bölümünde biyoloji profesörü olan Somero, doktorasını 1967'de Stanford Üniversitesi'nden almış İngiliz Kolumbiyası Üniversitesi'nde doktora-sonrası araştırmalarda bulunmuş; 1970'te Scripps'e gitmiştir.

Joseph T. Eastman ve Arthur L. DeVries ("Antarktik Balıkları"), sırasıyla, Ohio Üniversitesi'nde anatomi ve zooloji doçenti; Urbana, İllinois Üniversitesi'nde fizyoloji profesörü olarak görev yapmaktadırlar. Eastman, lisans ve lisansüstü çalışmalarını Minnesota Üniversitesi'nde yapmış ve 1970'te doktorasını buradan almıştır. Bundan sonra, Oklahoma Üniversitesi Tıp Okulu'nda bir yıl boyunca ders vermiş ve sonra da burada anatomik bilimler doçenti olarak atanmıştır. 1973'ten 1979'a kadar Brown Üniversitesi Tıp Okulu'nda görev yapmış; sonra da şu andaki konumuna atanmıştır. Eastman, Güney Kutbu'nda üç kez saha çalışması yapmıştır: Bir seferinde Güney Kutbu foklarının anatomisini, iki kez de Güney Kutbu balıklarının anatomisini incelemiştir. DeVries, lisansüstü çalışmasını Montana Üniversitesi'nden, doktorasını da Stanford Üniversitesi'nden almıştır. Soğuk su balıklarındaki biyolojik antifriz bileşikleri üzerine araştırmalarına lisanüstü çalışması sırasında başlamıştır. 1971-1976 arasında Scripps Okyanusbilimleri Enstitüsü'nde yardımcı araştırma fizyoloğu olarak çalışmıştır. Bundan sonra U-

bana-Champaign'deki Illinois Üniversitesi'nde görev almış ve 1984'te profesörlüğe yükseltmiştir.

Michael H. Horn ve Robin N. Gibson ("Medcezir Balıkları") birlikte Akdeniz'de ve Fransa'nın Atlantik kıyısında saha çalışmaları yapmışlardır. Horn, Fullerton'da Kaliforniya Devlet Üniversitesi'nde biyoloji profesörüdür. Yüksek lisans derecesini 1965'te Oklahoma Üniversitesi'nden; doktorasını 1969'da Harvard Üniversitesi'nden almıştır. Woods Hole Denizbilim Enstitüsü'nde ve İngiltere Doğa Tarihi Müzesi'nde bir yıl geçirdikten sonra Fullerton'a gitmiştir. Oban'da İskoç Deniz Biyolojisi Birliği'nde bilim müdürü olarak çalışan Gibson, doktorasını 1965'te Wales Üniversitesi'nden almış ve buradaki lisansüstü çalışmaları sırasında medcezir balıkları konusu ilgisini çekmiştir. Avrupa ve Orta Doğu'da balıklar üzerine çalışmalarını sürdürmüş, zaman zaman Pasifik'te araştırmalar yapmıştır. Gibson, sığ deniz balıkları biyolojisine yaptığı katkılardan dolayı ödüllendirilmiştir.

Bernd Heinrich ("Kış Güvelerinde Isıl Düzenleme") Vermont Üniversitesi'nde zooloji profesörüdür ve yaklaşık 20 yıldır böceklerde ısıl düzenleme üzerine çalışmaktadır. Maine Üniversitesi'nden lisans ve yüksek lisans derecelerini aldıktan sonra, Los Angeles Kaliforniya Üniversitesi'ne gitmiş ve 1970'te buradan doktora almıştır. Bundan sonraki 10 yılını Berkeley Kaliforniya Üniversitesi'nde geçirmiş; sonra da doğuya, Vermont'a geri dönmüştür. Heinrich şu anda kuzgunların yiyecek arama alışkanlıklarını incelemekte, fakat çalışma alanını değiştirmediğini de vurgulamaktadır: "Yalnızca aynı soruları araştırmak üzere farklı organizmalar kullanıyorum."

Robert Degabriele ("Koalanın Fizyolojisi") Avustralya, Yeni Güney Galler'de, Wagga Wagga şehrinde Riverina İleri Eğitim Koleji'nde biyoloji öğretmenidir. Yeni Güney Galler Üniversitesi'nde eğitim görmüş ve biyoloji yüksek lisans derecesini 1977'de almıştır. Kendi sözcükleriyle, "keseli hayvanlara duyduğum ilgi T. J. Dawson'un -*Scientific American*'ın 1977 yılı ağustos sayısında yayımlanan "Kangurular" adlı makalenin yazarı- bir öğrencisi olmamdan kaynaklanıyor."

Yolande Heslop-Harrison ("Etçil Bitkiler"), şu anda Wales Üniversitesi Koleji'nde Welsh Bitki Yetiştirme İstasyonu'nda Leverhulme araştırma görevlisidir. Durham Üniversitesi'ne devam etmiş ve buradan botanik doktorası almıştır. Bundan sonra Londra Üniversitesi'nde öğretim elemanlığı yapmış ve Kew Kraliyet Botanik Parkı'nda araştırmalar yürütmüştür. Etçil bitkilere ek olarak Victoria devri bilim adamlarının mektuplarını ve yaşamlarını, ayrıca İngiltere'de teknoloji tarihinin arkeolojisini incelemektedir.

Bert Hölldobler ("Karıncalar ve Misafirleri Arasındaki İletişim") Harvard Üniversitesi profesörlerindendir. 1965'te Würzburg Üniversitesi'nden doktorasını aldıktan sonra, toplumsal böceklerde iletişim konusunda çalışmaya başlamıştır. Özel bilimsel ilgi alanı, böcek davranışlarının fizyolojik ve ekolojik yönleridir.

Edward O. Wilson ("Karıncalarda Kölelik") Harvard Üniversitesi'nde profesör olarak çalışmaktadır. Alabama Üniversitesi mezunlarından olan Wilson, biyoloji doktorasını 1955'te Harvard'dan almış ve o zamandan bugüne dek Harvard fakültesinin bir üyesi olmuştur. Araştırma alanları toplumsal böcekler, karıncalarda sınıflandırma, sosyobiyoloji ve biyocoğrafya konularında odaklanmıştır. Wilson'un bu konular üzerine sayısız kitabı vardır: *The Insect Societes*

(1971); *Sociobiology: The New Synthesis* (1975) gibi ... *On Human Nature* başlıklı kitabı 1979'da Pulitzer Ödülü almıştır.

John E. Donelson ve Mervyn J. Turner ("Tripanozom Kılıfını Nasıl Değiştiriyor?"), sırasıyla, Iowa Üniversitesi'nde biyokimya profesörü ve Rahway, Merck Sharp ve Dohme Araştırma Laboratuvarları'nda biyokimya-asalakbilim profesörü olarak görev yapmaktadırlar. Donelson, Iowa Devlet Üniversitesi'nden yüksek lisans ve Cornell Üniversitesi'nden biyokimya doktorası sahibidir. Cambridge ve Stanford üniversitelerinde doktora-sonrası çalışmalar yaptıktan sonra Iowa Üniversitesi'ne katılmıştır. Donelson'un tropik asalak hastalıklarına olan ilgisi, lisans-öncesi yıllarında Gana'da Barış görevlisi olarak çalışması sırasında uyanmıştır; bu ilgi Donelson'u 1980'de tekrar yurtdışında, Kenya'da Uluslararası Hayvan Hastalıkları Araştırma Laboratuvarı'nda misafir bilimci olarak çalışmaya götürmüştür. Donelson şu anda moleküler asalakbilim üzerine Burroughs-Wellcome görevlisidir. Turner, Sheffield Üniversitesi mezunlarındandır; organik kimya doktorasını 1970'te buradan almıştır. Harvard Üniversitesi'nde (1971-1974 yılları arasında) ve Londra'da Queen Victoria Hastanesi'nde (1974-1977 yılları arasında) doktora-sonrası çalışmaları sırasında zar proteinlerinin biyokimyası üzerine araştırmalarını sürdürmüştür. 1977'de Cambridge Üniversitesi'nde Tıbbi Araştırmalar Konseyi'nin Molteno Enstitüsü'nde görev almış; 1985'te Merck Sharp ve Dome'da çalışmaya başlamıştır.

T. O. Diener ("Viroidler") Maryland, Beltsville'de Tarım Bakanlığı'nın Bitki Virolojisi Laboratuvarı'nda araştırma patoloğudur. Lisans ve lisansüstü eğitimini Zürih'te İsviçre Federal Teknoloji Enstitüsü'nde yapmış ve bitki patolojisi üzerine doktorasını 1948'de buradan almıştır. ABD'ye 1950'de gelmiş ve bundan sonraki 10 yılını Washington Devlet Üniversitesi'ndeki bir deney biriminde virüs bulaşmış meyve ağaçlarını inceleyerek geçirmiştir. 1959'da Tarım Bakanlığı için çalışmaya başlamadan önce, bitkilerdeki virütik hastalıkların çeşitli yönlerini incelemiştir. Diener, bu araştırmaları sırasında viroidler olarak bilinen yeni bir grup hastalık etmenini keşfetmiştir.

Kaynakça

1. İlk Hücrelerin Evrimi

Margulis, Lynn. 1970. *Origin of eukaryotic cells.* Yale University Press.

Carr, N. G. ve B. A. Whitton, ed. 1973. *The biology of blue-green algae.* University of California Press. Schopf, J. William. 1975. Precambrian paleobiology: Problems and perspectives. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*: Cilt 3, ed. Fred A. Donath, Francis G. Stehli ve George W. Wetherill. Annual Reviews Inc.

——. 1977. Biostratigraphic usefulness of stromatolitic Precambrian microbiotas: A preliminary analysis. *Precambrian Research* 5 (Ağustos): 143-173.

2. Hayvanların Ortaya Çıkışı

Brasier, M. F. 1979. The Cambrian Radiation event. *The origin of major invertebrate groups.* ed. M. R. House. Academic Press.

McMenamin, Mark A. S. 1982. A case for two late Proterozoic-earliest Cambrian faunal province loci. *Geology* 10 (Haziran) 290-292.

Bengtson, Stefan ve Morris Simon Conway. 1984. A comparative study of lower Cambrian *Halkieria* and middle Cambrian *Viuraxia, Lethaia*, 17: 307-329.

Glaessner, Martin. 1985. *The dawn of animal life: A biohistorical study.* Cambridge University Press.

Cowie, John W. 1985. Continuing work on the Precambrian-Cambrian boundary. *Episodes* 8 (Haziran): 93-97.

3. Denizin Derinliklerinde Ortakyaşam

Janasch, Holger W. ve Michael J. Mottl. 1985. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science* 229 (23 Ağustos): 717-725.

Jones, Meredith L., ed. 1985. Hydrothermal vents of the eastern Pacific: An overview. *Bulletin of the Biological Society of Washington* (Aralık).

4. Antarktik Balıkları

DeWitt, Hugh H. 1971. Coastal and deep-water benthic fishes of the Antarctic. *Antarctic Map Folio Series, Folio 15*, ed. Victor C. Bushnell. American Geographical Society.

DeVires, Arthur L. 1982. Biological antifreeze agents in coldwater fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology.* 73A: 627-640.

Eastman, J. T. 1985. The evolution of neutrally buoyant Antarctic fishes: Their specializations and potential interactions in the Antarctic marine food web. *Antarctic nutrient cycles and food webs (Proceedings of the Fourth SCAR Symposium on Antarctic Biology)*, ed. R. W. Siegfried, P. R. Condy ve R. M. Laws. SpringerVerlag.

5. Medcezir Balıkları

Gibson, R. N. 1982. Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 20: 363-414.

——. 1986. Intertidal fishes: Life in a fluctuating environment. *The behavior of teleost fishes*, ed. Tony J. Pitcher. John Hopkins University Press.

Horn, Michael H., Margaret A. Neighbors ve Steven N. Murray. 1986. Herbivore responses to a seasonally fluctuating food supply: Growth potential of two temperate intertidal fishes based on the protein and energy assimilated from the macroalgal diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 103 (16 Aralık): 217-234.

6. Kış Güvelerinde Isıl Düzenleme

Heinrich, Bernd. 1971. Temperature regulation of the sphinx moth, *Manduca sexta*: II, Regulation of heat loss by control of blood circulation. *Journal of Experimental Biology* 54 (Şubat): 153-166.

Casey, Timothy M. ve Barbara A. Joss. 1983. Morphometrics, conductance, thoracic temperature and flight energetics of noctuid and geometrid moths. *Physiological Zoology* 56 (Nisan): 160-173.

7. Koalanın Fizyolojisi

Montgomery, G. G., ed. 1978. *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press.

Bergin, T. J., ed. 1978. *The koala: Proceedings of the Taronga symposium on koala biology, management, and medicine*, Zoological Parks Board of N. S. W.

Degabriele, Robert ve T. J. Dawson. 1979. Metabolism and heat balance in an arboreal marsupial, the koala (*Phascolarctos cinereus*). *Journal of Comparative Physiology* 134: 293-301.

8. Etçil Bitkiler

Darwin, Charles. 1875. *Insectivorous Plants*. Murray of London.

Heslop-Harrison, Yolande. 1975. Enzyme release in carnivorous plants. *Lysosomes in biology and pathology*. Cilt IV, ed. J. T. Dingle ve R. T. Dean. A. S. P. Biological and Medical Press.

Williams, Stephen E., 1976. Comparative sensory physiology of the *Droseraceae* -the evolution of a plant sensory system. *Proceedings of the American Philosophical Society* 120 (15 Haziran): 187-204.

9. Karıncalar ve Misafirleri Arasındaki İletişim

Seevers, Charles H. 1965. The systematics, evolution and zoogeography of staphylinid beetles associated with army ants (*Coleoptera, Staphylinidae*). *Fieldiana: Zoology* 47 (22 Mart): 139-351.

Akre, Roger D. ve Carl W. Rettenmeyer. 1966. Behavior of *Staphylinidae* associated with army ants (*Formicidae: Ecitonini*). *Journal of the Kansas Entomological Society* 39 (Ekim): 745-782.

Hölldobler, B. 1970. Contribution to the physiology of guest-host relations (myrmecophily) in ants. II: The relation between the imagos of *Atemeles pubicollis* and *Formica* and *Myrmica*. *Zeitschrift für Vergleichend Physiologie* 66: 215-250.

10. Karıncalarda Kölelik

Talbot, Mary. 1967. Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche*, Cambridge 74: 299-313.

Wilson, Edward O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press.

Regnier, F. E. ve E. O. Wilson, 1971. Chemical communication and "propaganda" in slave-maker ants. *Science* 172 (16 Nisan): 267-269.

Wilson, E. O. 1975. *Leptothorax duloticus* and the beginnings of slavery in ants. *Evolution* 29: 108-119.

11. Tripanozom Kılıfını Nasıl Değiştiriyor?

Desowitz, Robert S. 1981. New Guinea tapeworms and Jewish grandmothers: Tales of parasites and people. *The fly that would be king*. W. W. Norton and Co.

Turner, M. J. 1982. Biochemistry of the variant surface glycoproteins of salivarian trypanosomes. *Advances in Parasitology* 21: 69-153.

Ransford, Oliver. 1983. *Bid the sickness cease - disease in the history of black Africa*. John Murray, Ltd.

Freymann, D. M. P., Metcalf, M. Turner ve D. C. Wiley. 1984. 6 Å-resolution x-ray structure of a variable surface glycoprotein from *Trypanosoma brucei*. *Nature* 311 (13 Eylül): 167-169.

12. Viroidler

Diener, T. O. 1979. Biology of viroids. *Slow transmissible diseases of the nervous system*. ed. Stanley B. Prusiner ve William J. Hadlow. Academic Press.

Sanger, H. L. 1979. Structure and function of viroids. age.

Diener, T. O. 1979. *Viroids and viroid diseases*. John Wiley and Sons, Inc.

Gross, H. J. ve D. Riesner. 1980. Viroids: A class of subviral pathogens. *Angewandte Chemie: International Edition in English* 19 (Nisan): 231-243.

Olağandışı Yaşamlar,
yaşamın zor bir doğumla dünyaya gelişini ve
ilk bakışta canlılar için hiç de konuksever olmayan
fiziksel çevreyi işgal edişini anlatıyor.
Antarktik'in karanlık ve buz gibi sularında yaşayan
balıklar; kuzey yarımkürede kışın karların arasında
beslenen, uçan, çiftleşen kelebekler; zehirli bitkilerle
beslenen hayvanlar; rolleri tersine çevirip hayvanları
yiyen bitkiler; konakçılarının tüm savunmalarını
yenebilen asalaklar...
Bu olağandışı canlılar, doğal seçilimin kör,
yararcı ve olağanüstü yaratıcı niteliğini
kavramaya ve yaşamın temel bileşenlerini
anlamaya yardımcı olmak için doğa tarafından
sunulmuş birer örnek sanki...



ISBN 975-403-062-6



Fiyatı: 6,00 YTL (KDV DAHİL)
6.000.000 TL (KDV DAHİL)

Basılı fiyatından farklı satılamaz