Mc Graw Hill

Biyoloji

Çeviri Editörleri
Prof. Dr. Mehmet KARATAŞ
Yrd. Doç. Dr. Gökhan SADİ

Biology
Fourth Edition

Dördüncü Basımdan Çeviri
George H. Fried, Ph.D.
George J. Hademenos, PhD

nobel

SCHAUM'S outlines

Biology

Fourth Edition

Biyoloji

Dördüncü Basımdan Çeviri

865 çözümlü problem

BU DERSLERLE BİRLİKTE KULLANINIZ

Temel Biyoloji • Biyolojiye Giriş • Biyokimya
Anatomi/Fizyoloji • Zooloji

George H. Fried, Ph.D. • George J. Hademenos, PhD

Çeviri Editörleri
Prof. Dr. Mehmet KARATAŞ - Yrd. Doç. Dr. Gökhan SADİ

Mc Graw Hill

nobel

SCHAUM'S. outlines

Biyoloji

Dördüncü Basımdan Çeviri

Çeviri Editörleri

Prof. Dr. Mehmet Karataş
Yrd. Doç. Dr. Gökhan Sadi

Yazarlar

George H. Fried, PhD
Professor of Biology, Brooklyn College

George J. Hademenos, PhD
Former Visiting Assistant Professor
Department of Physics, University of Dallas

nobel

Mc Graw Hill Education

NOBEL AKADEMİK YAYINCILIK EĞİTİM DANIŞMANLIK TİC. LTD. ŞTİ.

YAYIN NO.: 1237
Fen Bilimleri No.: 100
ISBN: 978-605-320-142-7
4. Basımdan Çeviri, © Eylül 2015

Schaum's outlines Biology
Schaum's outlines Biyoloji
George H. Fried, PhD - George J. Hademenos, PhD
Çeviri Editörleri: Prof. Dr. Mehmet Karataş - Yrd. Doç. Dr. Gökhan Sadi

Copyright 2015, NOBEL AKADEMİK YAYINCILIK EĞİTİM DANIŞMANLIK TİC. LTD. ŞTİ. SERTİFİKA NO.: 20779
Bu baskının bütün hakları Nobel Akademik Yayıncılık Eğitim Danışmanlık Tic. Ltd. Şti.ne aittir. Yayınevinin yazılı izni olmaksızın, kitabın tümünün veya bir kısmının elektronik, mekanik ya da fotokopi yoluyla basımı, yayımı, çoğaltımı ve dağıtımı yapılamaz.

Original edition copyright 2013 by The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved. Turkish edition copyright 2015 by Nobel Akademik Yayıncılık. All rights reserved.

Genel Yayın Yönetmeni: Nevzat Argun -nargun@nobelyayin.com-
Dizi Editörü: Prof. Dr. Mehmet Karataş -mkaratas@nobel.gen.tr- -www.nobel.gen.tr-
Kahraman Boğaz -kahraman@nobelyayin.com-

Redaksiyon: Kahraman Boğaz -kahraman@nobelyayin.com- Nilay Balin -nilay@nobelyayin.com-
Sayfa Tasarım: Şerikan Kara -serikan@nobelyayin.com-
Kapak Tasarım: Sevgi Pınar Özen -pinar@nobelyayin.com-
Basım Sorumlusu: Halil Yeşil
Basım ve Cilt: Göktuğ Ofset Sertifika No.: 29767
İstanbul Cad., Sedef Sok., No.:1 Kazımkarabekir/ANKARA

Dağıtım: Volkan Kurt -volkankurt@nobelyayin.com- +90 312 418 20 10
Emrah Dursun -emrah@nobelyayin.com-
Çetin Erdoğan -cetin@nobelyayin.com-
Serhat Geçkaldı -serhat@nobelyayin.com-
Tanıtım: Sadık Küçükakman -sadik@nobelyayin.com-
Yavuz Şahin -yavuz@nobelyayin.com-
Onur Uysal -onur@nobelyayin.com-
Emre Akkuş -emre@nobelkitap.com-
e-satış: -esatis@nobelkitap.com-
Sipariş: -siparis@nobelyayin.com-

KÜTÜPHANE BİLGİ KARTI

Fried H, George., Hademenos J. George
Schaum's outlines Biology / *George H. Fried, PhD - George J. Hademenos, PhD -*
Schaum's outlines Biyoloji */Çeviri Editörü: Prof. Dr. Mehmet Karataş, Yrd. Doç. Dr. Gökhan Sadi*
4. Basımdan Çeviri, xiv+458 s., 195x275 mm
Kaynakça yok, dizin var.
ISBN: 978-605-320-142-7
1.Biyolojinin Temelleri 2. Biyolojiye Giriş 3. Biyoloji Eğitimi 4.Biyokimya 5. Anatomi / Fizyoloji 6. Zooloji

NOBEL AKADEMİK YAYINCILIK EĞİTİM DANIŞMANLIK TİC. LTD ŞTİ.
Ankara Büro: Mithatpaşa Cad. No.: 74/4 Kızılay / ANKARA
Tel: 0312 418 20 10 **Faks:** 0312 418 30 20
Rasimpaşa Mah. Söğütlüçayır Sok. No.: 16/21 Kat: 5
Kadıköy / İSTANBUL **Tel / Faks:** +90 (216) 449 20 01
nobel@nobelyayin.com - www.nobelyayin.com

www.nobelkitap.com

GEORGE H. FRIED; Brooklyn Kolejinde Biyoloji Profesörüdür. Uygulamalı lisans diplomasını Brooklyn Kolejinden almış ve Yüksek lisans ve Doktorasını Knoxville'deki Tennessee Üniversitesinde tamamlamıştır. Araştırmalarında ilgi alanları, karşılaştırmalı fizyolojinin metabolik yönleri ve genetik ve deneysel obezitelerde enzimatik faktörler üzerinedir. 1983'den 1987'ye kadar Brooklyn Koleji Biyoloji bölüm başkanı olarak görev yapmıştır. 30 yıllık öğretim kariyeri boyunca, Genel Biyoloji ve Hayvan Fizyolojisi dersleri vermiş ayrıca Biyoloji ve Toplum dersini geliştirmiştir.

GEORGE J. HADEMENOS; Dallas Üniversitesinde ziyaretçi Fizik Yardımcı Doçentidir. Uygulamalı lisans diplomasını Angelo State Üniversitesinden almış, yüksek lisans ve doktorasını Dallas'taki Texas üniversitesinde tamamlamıştır. Doktora sonrası araştırmalarını Nükleer Tıp alanında Massachusetts Üniversitesi Tıp Merkezi ve UCLA Tıp Merkezi radyolojik bilimler / biyomedikal fizik bölümünde tamamlamıştır. Araştırmalarının ilgi alanları, özellikle serebrovasküler hastalıklar ve felç üzerine fiziğin biyolojik ve tıp bilimlerinde potansiyel uygulamalarını içermektedir. Çalışmalarını American Scientist, Physics Today, Neurosurgery ve Stroke gibi dergilerde yayınlamıştır. Ayrıca, Springer-Verlag ve The McGraw-Hill MCAT tarafından yayınlanan "The Physics of Cerebrovascular Diseases: Biophysical Mechanisms of Development, Diagnosis, and Therapy" gibi kitapların da dahil olduğu bir çok kitap yazmıştır. Halen Genel Fizik ve İleri Fizik dersleri vermektedir.

ÇEVİRİ KURULU

1 Bilimin Temel Yapısı
Yrd. Doç.Dr. Özlem SADİ & Prof. Dr. Mehmet KARATAŞ
Karamanoğlu Mehmetbey Ünversitesi, Eğitim Fakültesi, Eğitim Bilimleri Bölümü
Karamanoğlu Mehmetbey Ünversitesi, Kamil Özdağ Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

2 Yaşamın Kimyası: İnorganik Bakış Açısı
Yrd. Doç. Dr. Didem SUTAY KOCABAŞ
Karamanoğlu Mehmetbey Ünversitesi, Mühendislik Fakültesi, Gıda Mühendisliği Bölümü

3 Hayatın Kimyası: Organik Seviye
Prof. Dr. Tülin GÜRAY
Orta Doğu Teknik Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyolojik Bilimler Bölümü

4 Hayatın Hücresel Organizasyonu
Prof. Dr. Muhsin KONUK
Üsküdar Üniversitesi, Mühendislik ve Doğa Bilimleri Fakültesi, Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü

5 Enerji Dönüşümleri
Prof. Dr. Munir OKTAY
Karamanoğlu Mehmetbey Ünversitesi, Eğitim Fakültesi, İlköğretim Bölümü

6 Fotosentez
Yrd. Doç. Dr. Banu MANSUROĞLU
Yıldız Teknik Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü

7 Genin Doğası
Prof.Dr. Dilek TURGUT-BALIK
Ayşegül ERDEMİR
Ebru Özkan OKTAY
Ekrem AKBULUT
Yıldız Teknik Üniversitesi, Kimya Metalurji Fakültesi, Biyomühendislik Bölümü

8 Hücre Bölünmesi
Dr. Aslı ÖZDİLEK
Orta Doğu Teknik Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyolojik Bilimler Bölümü

9 Kalıtımın Mekanizması
Yrd. Doç. Dr. Meğri İĞCİ & Yrd. Doç. Dr. Yusuf ZİYA İĞCİ
Gaziantep Üniversitesi, Tıp Fakültesi, Tıbbi Biyoloji Anabilim Dalı

10 Genetikte Kontrol Mekanizmaları
Prof. Dr. Leyla AÇIK
Gazi Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

11 Embriyoloji
Yrd. Doç. Dr. Aytaç KOCABAŞ & Uzm. Dr. Ahmet ÇİZMECİOĞLU
Karamanoğlu Mehmetbey Üniversitesi, Kamil Özdağ Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü
Karaman Devlet Hastanesi

12 Hayvanlarda Üreme
Dr. Aslı ÖZDİLEK
Orta Doğu Teknik Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyolojik Bilimler Bölümü

13 Damarlı Bitkilerdeki Temel Yapılar ve Fonksiyonları
Yrd. Doç. Dr. Musa KAVAS
Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü

14 Damarlı Bitkilerin Çevreleri ile Etkileşimleri
Prof. Dr. Yüksel BÖLEK & Arş. Gör. Elif DAĞGEÇEN
Kahramanmaraş Sütçü İmam Ünversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü

15 Homeostaz: Fizyolojik Fonksiyonların Regülasyonu
Yrd. Doç. Dr. M.Cengiz BALOĞLU
Kastamonu Üniversitesi, Mühendislik ve Mimarlık Fakültesi, Genetik ve Biyomühendislik Bölümü

16 Hayvanlarda Beslenme ve Sindirim Sistemi
Yrd. Doç. Dr. Gamze TURGAY İZZETOĞLU
Ege Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

17 Boşaltım Sistemi
Yrd. Doç. Dr. Sezer OKAY
Çankırı Karatekin Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

18 Dolaşım Sistemi
Yrd. Doç. Dr. Aytaç KOCABAŞ
Karamanoğlu Mehmetbey Üniversitesi, Kamil Özdağ Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

19 Bağışıklık Bilimi
Prof. Dr. Zihni DEMİRBAĞ
Karadeniz Teknik Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

20 Solunum Sistemi
Dr. Serdar KARAKURT & Dr. Derya DİLEK KANÇAĞI
Selçuk Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyokimya Bölümü
Orta Doğu Teknik Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyolojik Bilimler Bölümü

21 Hormonlar ve Endokrin Sistem
Yrd. Doç. Dr. Gökhan SADİ & Doç. Dr. Muhammad AASİM & Arş. Gör. Gözde YALÇIN
Karamanoğlu Mehmetbey Ünviversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü
Recep Tayyip Erdoğan Üniversitesi, Mühendislik Fakültesi, Biyomühendislik Bölümü

22 Sinir Sistemi
Yrd. Doç. Dr. Abdullah TAHİR BAYRAÇ
Karamanoğlu Mehmetbey Ünversitesi, Mühendislik Fakültesi, Biyomühendislik Bölümü

23 İskelet-Kas Sistemi: Destek ve Hareket
Yrd. Doç. Dr. Gökhan SADİ
Karamanoğlu Mehmetbey Ünversitesi, Kamil Özdağ Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

24 Hayvan Davranışı
Yrd. Doç. Dr. Mustafa ULAŞLI & Dr. Sevil KIRKBEŞ
Gaziantep Üniversitesi, Tıp Fakültesi

25 Evrim: Süreç
Prof. Dr. Mehmet KARATAŞ & Yrd. Doç. Dr. Aytaç KOCABAŞ
Karamanoğlu Mehmetbey Üniversitesi, Kamil Özdağ Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

26 Ekoloji
Yrd. Doç. Dr. Fatih TEMEL
Artvin Çoruh Üniversitesi, Orman Fakültesi, Orman Mühendisliği Bölümü

27 Yaşamın Kaynağı
Dr. Can YILMAZ
Yüzüncü Yıl Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

28 Monera Alemi (Prokaryotlar)
Prof. Dr. Gülgün TINAZ
Marmara Üniversitesi, Eczacılık Fakültesi, Temel Eczacılık Bilimleri Bölümü

29 Protista Alemi
Prof. Dr. Medine GÜLLÜCE
Atatürk Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

30 Mantarlar Alemi
Prof. Dr. Sezai TÜRKEL
Uludağ Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü

31 Bitkiler Alemi
Dr. Yeliz Tümbilen ÖZER & Arş. Gör. Pelin KESKE
Orta Doğu Teknik Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü

32 Hayvanlar Alemi
Arş. Gör. Mustafa DURMUŞ & Lütfiye ÖZDIREK
Su Ürünleri Fakültesi, Su Ürünleri Avlama ve İşleme Teknolojisi

33 Primatlar
Dr. Can YILMAZ
Yüzüncü Yıl Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

Ön söz

Biyoloji, Watson ve Crick'in son derece önemli katkılarıyla açılan moleküler biyoloji döneminden (1953) beri muazzam değişikliklere uğramıştır. Doğa tarihi gibi eski biyoloji kavramlarıyla ilişkili olan alanın daha açıklayıcı yönleri, DNA, RNA ve protein gibi makromoleküllerin kesin özelliklerine dayanarak hayatı anlayabilmeye imkan sağlayan araştırmacı anlayışlar tarafından tamamlanmıştır. Belirgin ölçüde, kalıtım, gelişim, hücre fonksiyonu kontrolü ve evrim bile moleküler biyolojinin kavramları uygulanarak daha anlaşılır hale gelmiştir.

Ancak, yaşamın kendisini, gelişen çeşitliliğini ve kapsamını tam anlamıyla anlayabilmek için zaman perspektifinin ve titiz tanımlayıcı detaylarının değerinin bilinmesi gereklidir. Biyokimyasal ve moleküler yaklaşımları titizlikle aydınlatırken, tanımlayıcı ve tarihi yönlerini kapsayabilmek modern biyolojiyi öğrenen herkese yıldırıcı bir zorluk getirir. Burada devam eden gaye, böyle bir dengeyi sürdürebilmektir.

Anahatlarıyla, kitapta bulunan her ünite, ana temasının materyallerini birbirinden bağımsız olarak özetlemektedir. Ayrıca, her üniteyi öğrencilerin tam olarak anlayamadığı materyali açıklığa kavuşturmak için bir fırsat sağlayan büyük bir derinliğe çözülmüş problemler dizisi izlemektedir. Kitapta, başlangıç düzeyindeki bir yıllık biyoloji dersinde beklenen ana temaların hepsi otuz üç bölümde ele alınmıştır.

Bu kitap genel biyoloji derslerinde temel metin olarak hizmet vermek ve ayrıca, öğrencinin anlayışını ve dersteki başarısını geliştirmek için destekleyici bir metin olarak kullanılması bu kitabın öncelikli amaçlarındandır. Her ünitenin son kısmında bulunan problemlere sunulan çözümlerde, temel konulara hakim olmanın önemi açık bir şekilde vurgulanmıştır. Burada kullanılan problemlerin çoğu gerçek sınıf durumlarda elde edilmiştir.

Biyoloji bilimi ilgi ve talep gerektirmez. Çünkü bizim canlılığımız biyoloji disipliniyle günlük endişelerimiz arasındaki bağın yakınlığını vurgulamaktadır. Burada toplanan materyallerin okurların anlamasını teşvik edeceğine ve kendini sorumlu hisseden korumacı bir vatandaş gibi yaşam için heyecan ve saygı geliştireceğine inanıyorum.

Bizi cesaretlendiren ve kendi keskin editoryal zekası ile orijinal ürünlerimizi filtrelemede önemli rol oynamış olan Elizabeth Zayatz'a teşekkür etmeliyim. Ayrıca yayının son aşamalarına rehberlik eden Meg Tobin'e de teşekkürler. Fakat en büyük borç, bilginin peşinde maceranın paylaşıldığı öğrenci nesillerinedir.

GEORGE H. FRIED
GEORGE J. HADEMENOS

Çeviri Editörlerinden

En genel ifadeyle canlı bilimi ya da yaşam bilimi olarak tanımlanan Biyoloji, hızla ilerleyen teknolojik gelişmeler içerisinde dinamik yapısıyla önemli bir yere sahiptir. Biyoloji alanındaki ilerlemeler ve elde edilen yeni bilgiler, özellikle tıp, biyomühendislik ve ziraat gibi diğer bilim alanlarında somut bir şekilde karşımıza çıkmaktadır. Bunun yanında, gen (genom) bilimindeki gelişmelerle insanın kendi gen yapısına müdahale edebilecek bir düzeye gelmesi, genetik hastalıkların önceden tahmin edilmesi ve alınabilecek önlemlerin araştırılması, Biyoloji bilimine olan ilgiyi daha da arttırmıştır.

"Schaum's Outlines of Biology" kitabı, George H.Fried ve George J. Hademenos tarafından yazılmış, bilimin ve bilimsel yöntemin özelliklerinden başlayarak Biyolojinin kapsadığı temel alanlara ait bilgilerin yer aldığı oldukça kapsamlı ve nitelikli bir eserdir. Kitap, Bilimin Temel Yapısı, Yaşamın Kimyası: İnorganik Bakış Açısı, Hayatın Kimyası: Organik Seviye, Hayatın Hücresel Organizasyonu, Enerji Dönüşümleri, Fotosentez, Genin Doğası, Hücre Bölünmesi, Kalıtımın Mekanizması, Genetikte Kontrol Mekanizmaları, Embriyoloji, Hayvanlarda Üreme, Damarlı Bitkilerdeki Temel Yapılar ve Fonksiyonları, Damarlı Bitkilerin Çevreleri ile Etkileşimleri, Homeostaz: Fizyolojik Fonksiyonların Regülasyonu, Hayvanlarda Beslenme ve Sindirim Sistemi, Boşaltım Sistemi, Dolaşım Sistemi, Bağışıklık Bilimi, Solunum Sistemi, Hormonlar ve Endokrin Sistem, Sinir Sistemi, İskelet-Kas Sistemi: Destek ve Hareket, Hayvan Davranışı, Evrim: Süreç, Ekoloji, Yaşamın Kaynağı, Monera Alemi (Prokaryotlar), Protista Alemi, Mantarlar Alemi, Bitkiler Alemi, Hayvanlar Alemi ve Primatlar olmak üzere 33 bölümden ve bu bölümlerin sınıflandırıldığı yedi kısımdan oluşmaktadır. Her bölümün sonunda, öğrencilerin öğrendiklerini test edebilmelerine olanak sağlayan 'Çözümlü Problemler' başlığı altında açık uçlu sorular ve 'Tamamlayıcı Problemler' başlığı altında da çoktan seçmeli, Doğru- Yanlış ya da boşluk doldurma şeklinde sorular yer almaktadır.

"Schaum's Outlines of Biology" kitabının 4. Baskısından "Biyoloji - Schaum'ın özetleri" şeklinde Türkçe'ye çevrilen bu değerli eserin hazırlanma aşamasında kitaptaki bilgilerin Türkçe karşılığını ifade ederken bilimsel olarak en uygun kavramların seçilmesinde büyük bir titizlik gösterilmiş ve dil açısından bilgilerin herhangi bir kayba uğramamasına özen gösterilmiştir. Çeviri kurulunda 18 farklı kurumdan, alanında yetkin 41 bilim insanı yer almaktadır. Özverili bir şekilde çalışarak çok fazla zaman ve emek harcayan değerli çeviri kurulumuza çok teşekkür ediyoruz. Ayrıca, kitabın kaliteli bir şekilde basılmasında, katkılarını esirgemeyen ve bu değerli eseri okuyucularımıza ulaştırmada önemli rol oynayan NOBEL YAYINCILIK'a ve emeği geçen herkese teşekkürlerimizi sunuyoruz.

"Biyoloji - Schaum'ın özetleri" kitabının Biyoloji öğretiminde önemli bir kaynak olacağını düşünüyor, tüm öğrenciler ve bilim insanlarına hayırlı olmasını diliyoruz.

Çeviri Editörleri
Mehmet KARATAŞ
Gökhan SADİ

İçindekiler

KISIM I ***Biyolojinin Temelleri***

BÖLÜM 1 **Bilimin Temel Yapısı** **3**

1.1 Bilim Yöntemleri **1.2** Bilim Olarak Biyoloji **1.3** Evrimin Önemi **1.4** Hayatın Organizasyonu

BÖLÜM 2 **Yaşamın Kimyası: İnorganik Bakış Açısı** **12**

2.1 Atomlar, Moleküller ve Kimyasal Bağlanma **2.2** Kimyasal Tepkimeler ve Denge Kavramı **2.3** Çözeltilerin Bağlaşık Özellikleri **2.4** Termodinamiğin Yasaları **2.5** Suyun Özel Durumu **2.6** Canlı Sistemlerde pH Değerinin Sabit Tutulması

BÖLÜM 3 **Hayatın Kimyası: Organik Seviye** **28**

3.1 Giriş **3.2** Karbonhidratlar **3.3** Proteinler **3.4** Lipitlerin Yapısı ve İşlevleri **3.5** Yaşayan Sistemlerin Kimyasal Temelleri

KISIM II ***Hücre Biyolojisi***

BÖLÜM 4 **Hayatın Hücresel Organizasyonu** **43**

4.1 Hücre Doktrini **4.2** Hücresel Organizasyon **4.3** Hücre Organelleri **4.4** Bitki ve Hayvan Hücreleri: Doku Organizasyonu **4.5** Hücre Boyutu ve Sınırlamaları **4.6** Hücre İçi ve Dışına Hareket

BÖLÜM 5 **Enerji Dönüşümleri** **60**

5.1 Enerji ve Hayat **5.2** Termodinamik **5.3** Hücre Metabolizması **5.4** Biyoenerji

BÖLÜM 6 **Fotosentez** **79**

6.1 Fotosenteze Genel Bakış **6.2** Işık Reaksiyonu **6.3** Karanlık Reaksiyon (Calvin-Benson Devri) **6.4** Fotosolunum **6.5** C_4 Metabolik Yolu **6.6** Kloroplasttaki Yapı ve Fonksiyon

KISIM III ***Genetik ve Kalıtım***

BÖLÜM 7 **Genin Doğası** **93**

7.1 Hücredeki Bilgi İşleme Süreci **7.2** Kalıtımın Kimyasal Temellerinin Aranışı **7.3** Bilginin Kodlanması-Genlerin Dili **7.4** Bilginin İşlenmesi-Protein Sentezi **7.5** Bilginin Üretilmesi – DNA Replikasyonu **7.6** Bilginin Modifikasyonu – Mutasyon **7.7** Genetik Mühendisliği

BÖLÜM 8 **Hücre Bölünmesi** **110**

8.1 Hücre Döngüsü ve Yaşam Döngüsü **8.2** Kromozomlar Paketlenmiş Genler Gibidir **8.3** Mitoz **8.4** Mayoz **8.5** Krossing Over Mekanizması **8.6** Eşeyli Üreme ve Genetik Çeşitlilik

BÖLÜM 9 **Kalıtımın Mekanizması** **124**

9.1 Mendel Öncesi Kavramlar **9.2** Mendel Kanunları **9.3** Bağlantı **9.4** Kromozom Haritalama **9.5** Cinsiyet Bağlantısı **9.6** Gen İfadesinde Çeşitlilikler **9.7** Kromozomlar ve Gen İfadesi **9.8** Genetik Hastalıkların Tedavisi

BÖLÜM 10 **Genetikte Kontrol Mekanizmaları** **139**

10.1 Operon Hipotezi **10.2** Sistron, Recon ve Muton **10.3** Ökaryotlarda Gen Düzenlenmesi **10.4** Genetik Anormallik Olarak Kanser

BÖLÜM 11 **Embriyoloji** **150**

11.1 Hayvan Gelişimi **11.2** İnsan Gelişimi **11.3** Bitki Gelişimi **11.4** Farklılaşmanın Kontrolü **11.5** Embriyoloji Alanına Büyük Katkılar

BÖLÜM 12 **Hayvanlarda Üreme** **166**

12.1 Evrimsel Bakış **12.2** İnsanlarda Erkek Üreme Sistemi **12.3** İnsanda Dişi Üreme Sistemi **12.4** İnsanlarda Cinsel Tepki (İlişki) **12.5** Doğum Kontrolü **12.6** Cinsel Tercih **12.7** Cinsel Fonksiyon Bozukluğu

KISIM IV ***Bitki Biyolojisi***

BÖLÜM 13 **Damarlı Bitkilerdeki Temel Yapılar ve Fonksiyonları** **181**

13.1 Bitki Besin Elementleri **13.2** Odun Borularında Su ve Minerallerin Hareketi **13.3** Besin Maddelerinin Soymuk Borusunda Taşınması

BÖLÜM 14 **Damarlı Bitkilerin Çevreleri ile Etkileşimleri** **196**

14.1 Tropizma **14.2** Bitki Hormonları **14.3** Fotoperiyodizm **14.4** Bitki Hastalıkları

KISIM V ***Hayvan Biyolojisi***

BÖLÜM 15 **Homeostaz: Fizyolojik Fonksiyonların Regülasyonu** **207**

15.1 Genel Bakış **15.2** Geri Besleme Kontrolü **15.3** Sıcaklığın Düzenlenmesi **15.4** Kan Şekerinin Düzenlenmesi

BÖLÜM 16 **Hayvanlarda Beslenme ve Sindirim Sistemi** **217**

16.1 Besin Elde Etme **16.2** Sindirim ve Emilim **16.3** Omurgalılarda Karaciğer **16.4** Beslenme ve Sağlık **16.5** Vitaminlerin Özel Durumu **16.6** Obezite ve Yeme Bozuklukları **16.7** Eksiklik Hastalıkları

BÖLÜM 17 **Boşaltım Sistemi** **236**

17.1 Omurgasızlarda Boşaltım **17.2** Omurgalılarda Böbreğin Yapısı **17.3** Omurgalılarda Böbreğin İşlevi **17.4** İnsanda Böbreğin İşlevi **17.5** Böbreğin Homeostatik İşlevi **17.6** Boşaltımda Yardımcı Yapılar

BÖLÜM 18 **Dolaşım Sistemi** **249**

18.1 Omurgalıların Kardiyovasküler Sisteminin Karşılaştırılması **18.2** İnsan Kalbi **18.3** Arterler, Venler ve Kılcallar (Kapiller) **18.4** Kan Basıncının Kontrolü **18.5** Kan ve Lenf Bileşenleri **18.6** Ozmoregülasyon

BÖLÜM 19 **Bağışıklık Bilimi** **265**

19.1 İnsan Bağışıklık Sistemleri **19.2** Bağışık Cevap **19.3** Hibridomalar **19.4** AIDS **19.5** İnsan Kan Grupları

BÖLÜM 20 **Solunum Sistemi** **275**

20.1 Dış Solunumun Mekanizması **20.2** Memeli Solunumu **20.3** Soluk Alıp-Vermenin Kontrolü **20.4** Kanda O_2 ve CO_2 Alış Verişi

BÖLÜM 21 **Hormonlar ve Endokrin Sistem** **286**

21.1 Erken Endokrin Sistemi **21.2** Omurgalı Endokrin Sistemi **21.3** Hormonların Çalışma Biçimleri

BÖLÜM 22 **Sinir Sistemi** **303**

22.1 Genel Bakış **22.2** Sinir Sisteminin Filogenetik Gelişimi **22.3** Sinir Aktivitesinin Fonksiyonel Birimi Olarak Nöron **22.4** Sinir İmpulsu **22.5** Sinaps **22.6** Refleks Arkı **22.7** Reseptörler ve Efektörler **22.8** Duyu Organları **22.9** Beyin ve Omurilik **22.10** Otonomik Sinir Sistemi

BÖLÜM 23 **İskelet-Kas Sistemi: Destek ve Hareket** **321**

23.1 Omurgasız Destek Sistemleri **23.2** Omurgalı İç-iskelet **23.3** Omurgalı Kasının Anatomisi ve Fizyolojisi

BÖLÜM 24 **Hayvan Davranışları** **331**

24.1 Davranış Nedir? **24.2** Davranışın Unsurları **24.3** Döngüsel Davranış Biçimi **24.4** Cinsel Davranış **24.5** Sosyal Organizasyon **24.6** İletişim Biçimleri **24.7** Biyolojik Belirlenimcilik ve Davranış

KISIM VI ***Evrim ve Ekoloji***

BÖLÜM 25 **Evrim: Süreç** **345**

25.1 Organizmalarda Değişim Kavramının Kısa Tarihi **25.2** Gen Havuzu Kavramı: Hardy-Weinberg Dengesi **25.3** Doğal Seçilim: Bir Modern Sentez **25.4** Sıçramalı Denge **25.5** Evrimsel Değişimin Moleküler Biyolojisi **25.6** Gen Havuzlarının Kontrolü **25.7** Türleşme **25.8** Mikroevrim Makroevrime Karşı

BÖLÜM 26 **Ekoloji** **357**

26.1 Bir Ekosistemin Anatomisi **26.2** Ekosistem Tipleri **26.3** İstikrar ve Ekolojik Süksesyon **26.4** Biyokütle ve Türlerin Dağılımı **26.5** Ekosistem İstikrarının Bozulması

BÖLÜM 27 **Yaşamın Kaynağı** **370**

27.1 Oparin Hipotezi **27.2** Heterotroflardan Ototroflara **27.3** Hücrelerin Kökeni

KISIM VII ***Biyolojik Çeşitlilik***

BÖLÜM 28 **Monera Alemi (Prokaryotlar)** **379**

28.1 Arkebakteriler ve Öbakteriler **28.2** Organellerin Önemi ve Kökeni (Kaynağı) **28.3** Bakteriler, Ekosfer ve İnsan Etkileşimleri

BÖLÜM 29 **Protista Alemi** **385**

29.1 Protozoanlar **29.2** Algsi Protistler **29.3** Mantarsı Protistler

BÖLÜM 30 **Mantarlar Alemi** **395**

30.1 Mantarların Temel Yapısı **30.2** Mantarların Sınıflandırılması **30.3** Mantarların Üreme Stratejileri **30.4** Faydalı ve Zararlı Organizmalar Olarak Mantarlar

BÖLÜM 31 **Bitkiler Alemi** **403**

31.1 Biryofitler ve Karasal Ortamın Meydan Okuması **31.2** Vasküler Bitkiler **31.3** Tohumlu Bitkiler **31.4** Bitkilerin Ekonomik Önemi **31.5** Yeşil Devrim

BÖLÜM 32 **Hayvanlar Alemi** **413**

32.1 Alt Alem Parazoa: Süngerler **32.2** Radiata: Sölenterler ve Taraklılar **32.3** Bilateraller: *Döterostomlar* ve *Protostomlar* **32.4** Sölomsuz Canlılar **32.5** Yalancı-sölomlular: Rotiferler ve Nematodlar **32.6** Protostom (İlkin Ağızlı) Sölomlular **32.7** Deuterostom (İkincil Ağızlı) Sölomlular

BÖLÜM 33 **Primatlar** **430**

33.1 Primat Soyları **33.2** Primat Özellikleri **33.3** İnsanoğlu ve Kaderi **33.4** İnsanlar ve İnsansı Maymunlar arasındaki Evrimsel Bağlantıya Ait Kavramsal Yanılgılar

Sözlük **439**

İsim Dizini **449**

Konu Dizini **451**

KISIM I

Biyolojinin Temelleri

BÖLÜM 1

Bilimin Temel Yapısı

1.1 Bilim Yöntemleri

Bilim, doğal dünyanın belirli yönlerini sistematik olarak çalışmak için organize edilen bir sistemdir. Bilimin kapsamı, duyular (görme, dokunma, işitme, vb.) tarafından anlaşılanlar ile sınırlıdır. Genel olarak bilim, çalışılmış olayları nesnel bir yaklaşım ile vurgular. Bilim insanları tarafından doğa hakkında yöneltilen sorular, olayların neden değil, nasıl olduklarını vurgulama eğilimindedir. Bilim, belirli bir disiplin içerisinde eğitimli beyinler tarafından formülize edilmiş problemler için bilimsel yöntemlerin uygulanmasını içerir.

Daha geniş anlamda bilimsel yöntem, bilim adamlarının meraklarının yönlendirdiği olaylar arasındaki ilişkileri, pratik olarak çalışma alışkanlıklarını ifade eder. Sağduyulu ve titiz bir uygulama ile çalışmadaki verileri analiz etme ve bilimin yöntemlerini tanımlamadır. Daha resmi anlamda bilimsel yöntem, Francis Bacon (1561-1626) tarafından geliştirilen araştırma modelini göstermektedir. Bu model, aşağıdaki sırayı içermektedir:

1. Sorunu tanımlama
2. Sorun alanından verilerin toplanması (gözlemler, ölçümler, vb.)
3. İlişkiler, anlamlı bağlantılar ve kurallar için verileri ayıklama
4. Var olan verileri açıklayan, araştırma için başka yollar öneren ve eğitimli çıkarımlar için hipotezler üretme (genelleme)
5. Yeni verileri toplayarak hipotezi titizlikle test etme
6. Yeni buluşlar ışığında hipotezi onaylama, değiştirme ya da kabul etmeme.

Bilim adamları, doğanın farklı yönleri ile ilgilenebilirler ancak çalışmalarını yönlendirmek için benzer entelektüel yaklaşımları kullanırlar. Bilim insanı, ilk olarak cevabını aradığı problemi açık ve kesin bir şekilde ifade etmelidir. Cevap, genellikle doğadaki düzen ve süreç ilişkilendirilerek açıklanır. Bilim insanı, nihai amacı sorgulamak yerine, ilk olarak doğal dünyanın nasıl çalıştığının mekanizması ile ilgilenir.

Herhangi bir problem ortaya çıktığında bilim insanı problem ile ilgili verileri toplayarak cevap arar. Gözlemleri, ölçümleri, sayımları ve geçmiş bilgilerin kayıtlarını içerebilen veriler, düzenli ve ilişkilerine göre dikkatlice ayıklanır ve analiz edilir. Ardından hipotez olarak adlandırılan eğitimli bir tahmin ortaya çıkartılır. Bu verileri kavramsal bir çerçeve içine yerleştirir.

Yapılandırılmış bilimsel bir anlayış olan hipotezler bir ağ oluştururlar. Genellikle "eğitimli tahmin" olarak adlandırılan hipotez, genellemeler yaparak belirli bir alanda araştırmanın ilişkilerini açıklar. Verimli hipotezlerin formülasyonu, yaratıcı bilimsel hayal gücününe bağlıdır. *İndaktif mantık* bir hipotezi formüle etmek için kullanılır. Mantıkta indüksiyon genel için özel bir hareketi ifade eder. Bu nedenle, belirli (spesifik) bir veri setinden hipotez oluşturulması (genelleme) bilimsel yöntem içinde indaktif bir sıçrama oluşturmaktadır. Bilimsel yöntem, özünde böyle bir indaktif süreci içerdiği için genellikle *indaktif yöntem* olarak tanımlanır.

Günümüzde bilimsel yöntem olarak adlandırılan ve Bacon tarafından geliştirilen hipotez oluşturmanın indaktif aşamasına, Bacon son derece şüpheli bakıyordu. Yeterli veri toplanması ve büyük müzeler

ağının kurulması ile doğanın gizli gerçeklerinin indaktif yöntem olmadan da açığa çıkabileceğini düşünüyordu.

ÖRNEK 1 Kuş gözlemi yapan ve çeşitli türlerden kuşların çiftleşmesini gözlemleyen bir adam defalarca sadece renksiz kuşların yumurtalarını bıraktığını görmüştür. Bu gözleme dayanarak erkek kuşlar renkli ve dişi kuşlar renksiz sonucuna varmıştır.

Bir hipotez hem mantıklı hem de test edilebilir olmalıdır. Birinci örnek indaktif mantığının kullanılmasını gösterse de, sonuçlar test edilemez ve bilimsel hipotez olarak geçersizdir. Tümdengelim mantığına göre düşünce süreci genelden özele doğru gitmektedir. Bir hipotez test edilirken genellikle "Eğer ..... ise ....." formatı kullanılır.

ÖRNEK 2 Bir önceki örnekte varılan sonuç şu şekilde tekrar ifade edilebilir: Eğer belirli bir türdeki (çiftleştiklerinde kısır olmayan yavrular veren) kuşların renkleri farklı ise daha renkli olanlar erkeklerdir*.

Çalışılabilir bir hipotez oluşturulduktan sonra deneyler oluşturularak ve yeni veriler toplayarak kurulan hipotez desteklenir ya da çürütülür. *Not:* Bilimsel yöntemin uygulanması bir hipotezi çürütmek için kullanılabilir fakat *hiçbir şeyi kesin bir şekilde asla ispatlamaz.* Bundan dolayı, bugünün testlerinin zorluklarına karşı dayanıklı bir hipotez, yarın elde dilecek kanıtlarla değiştirilmek zorunda kalabilir.

Bir deney hatasız ve ön yargısız olarak verileri toplamak için oluşturulmalıdır. Bu nedenle deneyin geçerliliği, kontrol ve deney grubu olarak kullanılacak organizmaların dikkatli bir şekilde seçilmesine bağlıdır. Yaş, genetik faktörler, önceki uygulamalar arasındaki farklılıklar deney sonuçlarını etkilememelidir. Her grupta yeterli sayıda bireyin olması çok önemlidir. Çünkü küçük gruplarda bireysel özellikler ön plana çıkabilmektedir. Aynı zamanda bir deney tekrarlanabilir olmalıdır. Yani başka bilim insanları deneyi tekrarladığında aynı sonucu elde etmelidir.

ÖRNEK 3 Bir bilim insanı, diyete kemik tozu ilavesinin sığır gelişimini geliştirip geliştirmediğini anlamak istemektedir. Kemik tozunun diğer hayvanlar üzerindeki besinsel faydalarını gösteren önceki verilere dayanarak, sığır besinlerine kemik tozu ilavesinin sığır gelişimini geliştirdiği hipotezini kuruyor. (Not: Yaşayan bütün sığırlar incelenemeyeceği için, bu genelleme hiç bir zaman tamamıyla ispatlanamayacaktır.)

Hipotezini test etmek için bilim insanı sığırlardan karşılaştırılabilir iki grup kurar. Deneysel grup, gelişimleri için gerekli diğer besinlere ilave olarak kemik tozu alırken diğer grup, kontrol grubu, kemik tozu haricinde aynı besinlerle beslenir. Düzgün bir şekilde kurulan bir deneyde, kontrol ve deneysel grupta meydana gelecek değişiklikler, sadece test edilen tek bir faktöre bağlı olmalıdır. Bu örnekte iki grup arasındaki tek fark yalnızca besinlerinde kemik tozu bulunup bulunmamasıdır. Bu nedenle büyüme modellerindeki herhangi bir farklılık bu maddeye atfedilmelidir. Eğer deneysel grup kontrol grubuna göre daha fazla gelişme gösterirse sonuçlar hipotezi desteklemektedir. Deneysel grubun gelişiminde kontrol grubuna göre herhangi bir gelişim farklılığı görülmez ise hipotez çürütülür. Deney grubunda görülebilecek düşük büyüme performansı sadece hipotezi çürütmez, aynı zamanda kemik tozunun sığır gelişimi üzerine olası baskılayıcı etkilerini akla getirir ve bu sonuçlar yeni bir hipotezi oluşturur.

Örnek 3'te görüldüğü gibi deneyler tamamlandığında sonuçlar hipotezi kabul etmek, değiştirmek ya da red etmek için analiz edilir.

Bilim adamlarının önceden belirlenen bir programı nadiren tam olarak takip ettikleri not edilmelidir. Hipotezler verilerin gerçek birikimine öncülük edebilir, ya da veriler toplanıp analiz edildikten sonra hipotez düzenli bir ilerleme yerine kendiliğinden geliştirilir. Ayrıca, bilim insanları düşüncelerinde çok meraklı ve çok yaratıcı olmalarına rağmen, merakları geçmişte uzun süre kabul edilen görüşler tarafından kısıtlanabilmektedir. Kurulan kavramlardan devrimci farklılıklar oldukça nadirdir.

* Çoğu zaman gerçekte durum böyle iken, eşeysel olarak dimorfik bazı kuş türlerinde tam tersi doğru olabilmektedir.

1.2 Bilim Olarak Biyoloji

Biyologlar, canlı organizmaları anlamak için bilim yöntemlerini uygularlar. Biyoloji kapsamında hayatı, kimyasal ve fiziksel yaklaşımlarla analize duyarlı karmaşık bir konu olarak kabul etmek yararlıdır. Yaşayan sistemlerde mekanik bir yaklaşım ötesinde birçok olgu bulunmasına rağmen, madde ve enerji dönüşümleri üzerine yoğunlaşarak hayatın anlayışına ulaşmada biyologlar çok başarılı olmuşlardır. Yaşayan organizmalar, kendi metabolizmalarını ve üremelerini kendileri düzenleyebilen fiziko-kimyasal malzemelerin karmaşık birimi olarak tanımlanmışlardır. Bu nedenle, yaşayan organizmalar çevresiyle etkileşebilme yeteneğine sahip, büyüyen, hareket eden ve adaptasyona uğrayan canlılardır.

Biyologlar kendi ömürleri içinde yaşamın tümünü çalışmazlar. Bu nedenle canlılar dünyasının tümünü pek çok farklı türe bölüp araştırmalarını belirli organizma türü ile sınırlandırır ya da çeşitli organizma türlerinin belirli bir özelliğini ya da birbirleri ile olan etkileşimlerini çalışırlar.

ÖRNEK 4 Böcek biyolojisi alanında uzmanlaşmış entomologlar, eforlarının çoğunu böceklerin çeşitli yönlerini anlamak için kullanırlar. Ancak, gelişim biyologları çeşitli organizma türlerinin embriyonel gelişim özelliklerini araştırır, diğer alanları araştırmak için gayret göstermezler.

Araştırmanın farklı alanlarda işaretli sınırları, biyolojinin kendine özgü disiplinlerini oluşturur ve bu sınırlar sabit bir akış içerisindedir.

1.3 Evrimin Önemi

Canlılar dünyasını araştırmayı takip ederken, biyologlar yaşamın çeşitliliğini düzenleyen teoriler tarafından yönlendirilirler. Bilimde bir teori uzun süre boyunca tekrarlanan testlere direnen bir varsayımdır (ispatsız varsayım ya da hayali bir fikrin gerçek anlamından çok farklı). Biyolojinin bütün dallarını bir araya getiren tek önemli teması, yaşayan bütün canlıların tek bir atadan geldiğini ve zaman içerisinde sürekli bir değişimin olduğunu söyleyen bir teori olan evrim kavramıdır. Evrim terimi değişim ve gelişim kavramlarını taşımaktadır. Böyle bir değişimin modelleri, bütün biyoloji disiplinleri içerisinde temel araştırmaları yansıtmaktadır.

Günümüz biyolojik çeşitliliğini açıklayan evrimin kabulü nispeten yenidir. Ondokuzuncu ve yirminci yüzyılın başlarında birçok saygın biyolog, katı bir şekilde türlerin değişmezliğine inanmışlardır. Sadece Charles Darwin evrimin biyolojik çeşitliliği açıkladığını kabul etmiştir. Türleşmenin dinamik olmadığını uzun tarih boyunca açıklayanlar, günümüz yaratılış hareketidir.

Günümüze kadar çok yaygın olarak kabul edilmemesine rağmen, evrim kavramı yeni değildir. Evrimsel değişimin mekanizmasını anlamak sadece bir asırdan biraz daha fazla geçmişe sahiptir. 1801 yılında Jean Baptiste Lamarck evrimin mekanizması için ilk kapsamlı açıklamayı ileri sürmüştür. Lamark canlıların hayatta kalabilmek için yeni özellikler kazandığına ve bu özellikleri yeni nesillere aktardıklarına inanmaktaydı. Günümüzde kalıtımın genler tarafından gerçekleştiğini ve bu nedenle kazanılmış karakterlerin yeni nesillere geçemeyeceğini biliyoruz. 1859 yılında Charles Darwin tarafından yazılan ve yayınlanan Doğal Seçilim ile Türlerin Temeli kitabında evrimin temel mekanizmasının doğal seçilim olduğu ileri sürülmektedir. Darwin kitabında evrimin yaşamın temasını oluşturduğuna dair ikna edici argümanlarını sunmuştur.

Darwin, doğa bilimci (biyolog) olarak sadece Beagle adlı beş yıllık gemi yolculuğu deneyimlerinden değil, aynı zamanda kendi toplumu içerisindeki jeologların, ekonomistlerin ve hatta çiftçilerin buluşlarından da etkilenmiştir. Bilimin evrenselliği Darwin'in kavramsal gelişmesine uygun bir şekilde görüntülenmiştir.

Doğal seçilim çevrelerine en iyi şekilde adapte olabilen özelliklere sahip bireylerin hayatta kalmasını teşvik etmektedir. Bütün türlerin yavruları arasında, onları ebeveynlerinden farklı kılan küçük farklılıklar meydana gelmektedir. Eğer bu farklılık hayatta kalabilmek için elverişli değil ise, bu özelliklere sahip bireyler üremek için hayatta kalamaz ya da daha az yavru üretirler. Sonuç olarak, olumsuz özelliklere sahip bireyler sonunda popülasyon içerisinde yok olurlar. Ancak farklılıklar, belirli bir çevre içerisinde hayatta kalma olasılığını arttırıyor ise, bu özelliklere sahip bireyler başarılı bir şekilde üremeye daha yatkın olurlar ve yavrularına bu özelliklerini aktarırlar. Zaman içerisinde hayatta kalabilmek için destekleyici özellikler, genel popülasyonun bir parçası olur.

ÖRNEK 5 Gibbonlar zamanlarının büyük bir bölümünü ağaçların tepelerinde geçiren küçük bir maymun türüdür. Daldan dala uçmak yerine nadiren karaya iner ve hareket ederler. Güneydoğu Asya ve Doğu Hint Adalarında bulunan ağaçların tepelerinde yeşillik ve meyvelerle beslenirler. Gibbonların elleri uzun ve cılız, parmakları çok kısa ve incedir. Gibbonların bu anatomik özelliği, dalları kolayca kavrayabilmelerine ve daldan dala hareket edebilmelerine, aynı zamanda meyve ve tomurcukları koparmalarına izin verir. Ancak (goril ve şempanzelerden farklı olarak) nesneleri düz bir yüzeyden (örneğin zeminden) kolaylıkla alamaz ve kendi elleri ile maharetlerini gösteremezler. Gibbonlar yaşam alanlarında hayatta kalabilmek için bu özelliklere ihtiyaç duymazlar.

Ortak bir atadan gelen tüm maymunlar gibi Gibbonlar, şansa bağlı olarak evrimleşen ve çevrelerindeki doğal seçilim baskısına cevap veren bir el anatomisine sahiptir. Ağaçların tepelerinde yiyecekler için çok az yarış ve avcılara karşı daha az tehlike bulunmaktadır.

1.4 Hayatın Organizasyonu

Evrimsel çalışmalar organizmaları sınıflandırmak için önemlidir, çünkü organizmaların kronolojik ve morfolojik (yapı ve şekil) olarak birbirleri ile olan ilişkilerini ortaya çıkarmaktadır. Organizmaların sınıflandırılması taksonomi olarak bilinir. Taksonomistler evrimsel ilişkileri gruplama yaparken kullanırlar. Sınıflama şemaları rastgele olmasına rağmen, günümüzün farklı yaşam biçimlerinin soyağacını muhtemelen yansıtmaktadır. Tüm canlılar beş büyük alemden birinde yer almaktadır. Alem en geniş taksonomik kategoridir. Beş alem içerisinde Moneralar, Protistalar, Mantarlarlar, Bitkiler ve Hayvanlar alemi yer almaktadır. Monera alemi çekirdeği ve organel olarak adlandırılan özelleşmiş hücre bölümleri olmayan, tek hücreli canlıları kapsamaktadır. Bu organizmalar prokaryotik (Pro = "önce"; karyotik= "çekirdek") olarak anılır ve bakterileri içerirler. Bunun dışında kalan bütün alemler çekirdek ve birçok organel içeren, ökaryotik (eu = "gerçek") organizmaları kapsamaktadır. Tek hücreli ökaryotlar Protista aleminde bulunur ve protozoaları, bitki ve mantar benzeri protistaları içerisine alır. Kendi besinlerini kendileri yapan çok hücreli organizmalar Bitkiler aleminde gruplandırılır ve çiçekler, yosunlar ve ağaçlar örnek olarak gösterilebilir. Besinlerini çevrelerinden alan tek ve/veya çok hücreli bitki benzeri organizmalar, mayalar ve küfleri içerisine alan Mantarlar alemi içinde bulunur. Kendi besinlerini yakalayan ve sindiren çok hücreli organizmalar ise Hayvanlar alemi içerisinde sınıflandırılır, yılanlar ve insanlar örnek olarak gösterilebilir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

1.1 Hipotezler her zaman gerçek bir durumun doğru varsayımları olarak mı kurulur?

Hipotezler her zaman doğru olarak kurulmak zorunda değildir. Bir hipotezi oluştururken bilim insanı sadece gerçeği amaçlar. Hipotezler durumu açıklamak için çalışan yeni veriler bulunduğunda değişebilmektedir. Bu durum bir dağcının dağa tırmanırken, tırmanma aparatını bir o eline bir öbür eline almasına benzemektedir. Bir hipotez, erişilebilen bütün veriler ile uyumlu olmalı ve her bir veriye mantıksal bir açıklama getirmelidir. Birçok hipotez bunu yaparken gerçeğin genel kavramı ile çelişkili görülebilir. Örneğin, ışığın dalga özelliği gösterdiği bulunmuştur. Daha sonra ayrı tanecikler şeklinde davrandıkları keşfedilmiştir. Bunlardan hangisi doğrudur? Kuantum teorisi olarak adlandırılan teori, ışığın hem dalga hem de parçacık olduğu fikrini devam ettirmiştir. Kulağa hoş gelmemesine ve bunun gibi çelişkili durumları açıklayıcı modellerin oluşturulmasını zorlamasına rağmen, kuantum teorisi veriler ile uyumlu, onları açıklayan ve fizikçiler tarafından kolaylıkla kabul edilen bir teoridir.

1.2. İyi bir hipotezin özellikleri nelerdir?

1. İyi bir hipotez elde edilen verilerle uyumlu olmalı ve verileri açıklayabilmelidir.
2. İyi bir hipotezin öngörüleri yanlışlanabilmelidir. Yani hipotezin doğru olmadığını gösteren sonuçlar elde edilebilmelidir.

1.3. Oluşturulduktan sonra bir hipotezin kaderi nedir?

Bir hipotez sıkı bir teste uğrar ve öngörüleri deneysel yöntemlerle onaylanır. Hipotezin tekrarlanan teyitleri hipotezi bir teori durumuna yükseltir. Bazen bir hipotezin ana doktrinleri doğrulanır fakat hipotez üzerinde yeni kanıtlar ışığında bazı değişiklikler olabilmektedir. Bir hipotez çok uzun süreler boyunca sürekli teyit ediliyorsa kanun olarak nitelendirilebilmektedir. Ancak bazı bilim filozofları "bilimsel kanun" teriminin kullanımına katılmamaktadır. Hipotezler yeni bulgularla önemli ölçüde çelişirse, yeni hipotezlerin oluşturulabilmesi için red edilebilmektedir.

1.4 İleri kanıtlara ihtiyaç duymadan bir hipotezi formülüze edilebilmek için hangi faktörlerin oluşması gereklidir?

Hipotezler şu anda bilinenleri açıklamak için tasarlanmıştır. Yeni gelişmeler, daha önceden formülüze edilen ve yetersizlikleri olan hipotezlerin gerçekliklerinin daha geniş bir kapsamda görünmesine yol açabilir. Ayrıca, bir araştırmacı hipotezi doğru bir şekilde temsil etmeyen, küçük ve ilişkili olmayan veri grupları elde edebilir. Bu örnekleme hataları istatistiksel yöntemler kullanılarak minimum düzeye indirilebilir. Bilim haklı bir şekilde objektifliği ve ön yargılardan uzak oluşu ile övünürken, veri toplama ve hipotez oluşturma sırasında davetsiz öznel bir ön yargı oluşabilir ve araştırmacı ön yargıları desteklemeyen kanıtları göz ardı edebilmektedir. Yetkin otoriteler tarafından çok kabul görmüş fikirleri kabul etme eğilimi bilimselliğe ön yargı katabilmektedir.

1.5 Yaşayan bir canlı nedir?

Yaşayan canlı öncelikle yüksek derecede karmaşık, kendi kendini kontrol edebilen, metabolizma gerçekleştirebilen ve kendini zaman içerisinde sürdürebilen fizikokimyasal bir malzemedir. Birçok biyoloğa göre yaşam, maddenin artan karmaşıklığı içerisinde canlı ya da canlı olmayan keskin bir ayırımın olmadığı dünyada herhangi bir aşamadır. Yaşam materyalleri proteinler, lipitler, nükleik asitler ve küçük organik-inorganik moleküller gibi makromoleküllerin son derece yapılandırılmış dizilerini içermektedir. Canlı bir organizma yerleşik düzenleyici mekanizmalara sahiptir ve kendi yapısal ve fonksiyonel bütünlüğünü korumak için çevresiyle etkileşir. Bir yaşamsal birimde gerçekleşen reaksiyonların hepsine metabolizma adı verilir. Yapılarında bilgi bulunduran spesifik moleküller, hücresel reaksiyonları düzenlemede ve yeni yaşamsal birimleri oluşturmada kullanılmaktadır.

1.6 Canlı organizmaların nitelikleri nelerdir?

Yaşayan organizmalar genellikle aşağıdaki özellikleri göstermektedir:

1. ***Hareket:*** Organizma içerisindeki hareket veya organizmanın bir yerden başka bir yere hareket etmesi (locomotion).
2. ***Uyarılabilirlik***: Organizmanın iç ve dış çevre içerisinde uyartı olarak bilinen uyaranlara cevap verebilme kapasitesi.
3. ***Büyüme:*** Organizmanın kitlesinin çevreden yeni materyaller alarak artması.
4. ***Adaptasyon:*** Organizmanın belirli bir çevre içerisinde hayatta kalma kapasitesini yükselten yapı, fonksiyon ya da davranışlarını değiştirme eğilimi.
5. ***Üreme:*** Organizmanın kendisine benzer yeni bireyler oluşturabilme yeteneği.

1.7. Biyologlar yaşayan organizmaları nasıl çalışır?

Yaşamın büyük içeriği, tek bir araştırmacı tarafından tamamıyla çalışılabilmesi için oldukça karmaşıktır. Yaşayan canlıların dünyası (1) organizmaları çeşitli özelliklerine göre ayırarak ve bir çeşidini derinlemesine çalışarak, (2) araştırmacı yaklaşımları ayırıp, bir ya da birkaçına odaklanarak daha kolay çalışılabilmektedir.

Bir ya da daha fazla organizmanın organize olarak araştırılmasına izin veren, yaşayan canlıları sınıflandırma sistemi, biyoloji içerisinde yapılandırılmıştır. Bir zamanlar, yaşayan bütün canlılar tek seferde iki ana gruba ya da aleme ayrılmışlardı. Botanik alanının çalışma konusu bitkiler ve Zooloji alanının çalışma konusu hayvanlardır. Günümüzde ise bütün canlıları beş aleme göre sınıflandırmanın temelleri bulunmaktadır. Bu alemler daha küçük kategorilere ayrılarak belirli bir disiplin için çalışma materyali sağlanır. Bu nedenle tüylü, dört ayaklı, yavrularını emziren yaratıkları (memeli) araştıranlara mamolojist, yumuşak vücutlu, kabuklu hayvanları araştıranlara *malacolojist*, sadece tek bir bitkiyi, yosunları çalışanlara ise *bryolojist* denmektedir.

Biyoloji disiplinleri aynı zamanda yaşayan canlıları nasıl araştırdıklarına bağlı olarak farklılaşmıştır. Örneğin yapı üzerine odaklananlar morfolojist, fonksiyon üzerine çalışanlara ise fizyolojist adı verilir. Taksonomistler kendilerini sınıflandırma bilimine adarken, sitologlar yaşamın temel birimi olan hücreleri çalışır. Ekologlar organizmaların kendileri, diğer organizmalar ve dış çevre ile olan ilişkileri ile ilgilenirler. Biyolojinin nispeten daha yeni ama son derece heyecan verici ve verimli, hayatı protein ve nükleik asit gibi makromoleküllerin davranışları ile inceleyen dalı moleküler biyolojidir. Biyolojinin bu dalı, moleküler düzeyde hayatı anlamayı sağlayan ve belli organizmaların kalıtım özelliklerini toplum ihtiyaçlarına göre değiştirebilen çalışmaları kapsamaktadır.

1.8. Evrim teorisi biyolojide neden merkezi bir yere sahiptir?

Hayatın çeşitliliği ve kompleksliği, bu karışıklığı anlamamızı kolaylaştıran organize edici bir disipline ihtiyaç duymamızı sağlar. Evrim hayatı tamamı ile anlamamız için tutarlılık oluşturmayı sağlayan bir kavramdır. Yaşayan canlıları tarihsel bir pencerede açıklayan ve günümüzde yaşayan organizmaların çeşitliliğini açıklayan bir anlatı sunar. Organizmaların kendi içerisinde ve çevre ile olan ilişkilerinin doğasını aydınlatır. Günümüz sınıflandırması neredeyse tamamen evrimsel ilişkilerden temel alır. Hatta moleküler biyoloji bulguları bile evrimsel değişimin doğası üzerine yoğunlaşır. Evrim genişleyen dünyanın yaşayan canlılarının dinamik doğasını anlamak için bir anahtardır.

1.9. Evrim nedir?

Evrim uzun bir süreç içerisinde bütün canlıların adaptasyonel değişikliklerle tek bir atasal organizmadan köken aldıklarını savunan sürekli olarak doğrulanmış bir teoridir. Bu değişiklikler yok olmakta olan ve hatta günümüzde yok olmuş yaşamın değişik formlarını oluşturmaktadır.

Bir grup organizmanın yapı, fonksiyon ve davranışlarında meydana gelen evrimsel değişikliklerin hızının uzun süreler boyunca genellikle sabit olduğu düşünülse de, kısa sürelerde incelendiğinde değişimin temposu hakkında keskin bir tartışma ortaya çıkmıştır. Değişim oranı her zaman aynı olmamakla birlikte bazen hızlı patlamaları içermektedir. Bu tip ani değişimler aslında bazı organizmalarda görülmektedir.

1.10. Evrim teorisinin alternatifleri var mıdır?

Hemen hemen bütün pratik biyologlar evrim teorisini güçlü bir şekilde desteklese de, biyolog olmayan bazı insanlar yaşayan bütün canlıların doğaüstü bir güç tarafından ayrı ayrı yaratıldıklarına ve zaman içerisinde değişmediklerine inanmaktadır. Yaratılış olarak bilinen bu görüş, hayatın kökeninin ve gelişmesinin kutsallığı ile uyumludur. Günümüzde bazı bilimsel gerçekler ile yaratılış teorisi bilimsel yaratılış teorisine dönüştürülmüştür.. Buna göre, bilimsel gerçekler yaratılış görüşleri ile birleştirilerek canlı organizmaların ilk yaratılışlarından sonra sadece sınırlı bir değişime uğradıkları görüşü gelişmiştir. Bilimsel yaratılışçılar kendi teorilerinin dini yönlerini küçümsememeye çalışmış ve kendi görüşlerini biyoloji kitaplarına koymayı talep etmiş olmalarına rağmen, birçok biyolog bu kavramları bilimsel olmadığı için kabul etmemiştir. Şimdiye kadar, Amerika Birleşik Devletleri mahkemeleri bilimsel yaratılışçılığı eğitimin laik dünyasına dini bir saldırı olarak yorumlamıştır.

1.11. Evrim ve doğal seçilim arasındaki fark nedir?

Evrim, günümüz organizmalarının kökenini geçmişteki atalarından kademeli bir modifikasyon süreci içerisinde nasıl oluştuğunu açıklayan bilimsel bir teoridir. Doğal seçilim ise bu değişimin nasıl gerçekleşebileceğinin; örneğin evrimin mekanizmasını, açıklamasıdır. Evrim kavramı Atina Yunanlıları arasında da düşünülmekteydi. On sekizinci yüzyılda Fransız doğa bilimci Comte Georges de Buffon türlerin değişime uğrayabildiğini ve bunun da bitki ve hayvan formlarının çeşitliliğine katkıda bulunduğunu öne sürmüştür. Charles Darwin'in dedesi olan Erasmus Darwin de birçok türün soyunda meydana gelen değişim kavramları üzerinde çalışmıştır. Fakat onun bu fikirlerinin Charles Darwin'in evrimsel değişim konseptinin gelişmesinde katkıda bulunduğu söylenemez. Evrimin mekanizmasını kapsamlı olarak ilk ileri süren 1801 yılında Lamarck idi. Tıpkı Charles Darwin gibi Lamark da jeolojinin yeni bulgularından derinden etkilenerek dünyanın çok eski olduğunu ve bugünkü jeolojik süreçlerin geride kalan binlerce yılda olduğu gibi aynı şekilde işlediğini öne sürmüştür.

1.12. Lamarck'ın evrimin mekanizması ile ilgili teorisinin temel kavramları nelerdir?

Lamark, bir organizmada yaşamı boyunca belirli bir çevreye adapte olmanın bir sonucu olarak değişikliklerin olduğuna inanırdı. Buna göre kullanılan parçalar belirgin olma ve kullanılmayanlar ise dejenere olma eğilimindedir (kullanma-kullanmama kavramı). Bundan başka, bir organizmanın hayatında

meydana gelen değişiklikler, yavrulara aktarılmaktadır. Yani yavrular kazanılan bu karakterleri kalıtım yoluyla elde ederler. Lamarck'ın teorisine tamamlayıcı, her canlının hayatta daha yüksek bir durumu arama isteği ile donatılmış olması gibi organizma içerisindeki daha karmaşık yapıya ulaşma dürtüsüdür.

Lamarck'ın teorisindeki en önemli kusur, kazanılan karakterlerin kalıtım yoluyla aktarıldığı fikridir. Genetik araçlarla kalıtımın kontrolü hakkındaki şimdiki bilgilerimize dayanarak, sadece genlerde meydana gelen değişikliklerin yavrularda kalıcı değişikliklere neden olduğunu fark ediyoruz. Ancak Lamarck'ın formülasyon zamanında genetiğin mekanizması hakkında çok az şey biliniyordu. Darwin bile kendi kişisel düşüncesinde Lamarck'ın kazanılan karakterlerin kalıtımı görüşlerinden bazılarını kullanmıştır.

Lamarck'ın evrim teorisi sadece kavramsal bir hata olarak düşünülmemeli, aksine doğal sürecin tarifinde doğruluğun sürekli geliştirilebilmesi için gerekli bir adım olarak görülmelidir. Bilim daha kesin sonuçlara varmak için geçici adımlarla yavaş hareket eder. Günümüz biliminin gerçekleri, önceki araştırmacıların zihinsel girişimlerine bağlıdır ve diğer bilim insanlarının daha verimli açıklama yapabilmeleri için basamak oluşturmaktadır.

1.13. Doğal seçilim teorisi, evrim sürecini nasıl açıklamaktadır?

Darwin'in evrimin mekanizması hakkındaki teorisi, organizmalardaki değişimi şu şekilde açıklar:

1. Her nesil içinde bulunduğu habitattaki sınırlı kaynakları, avcıları, çevrenin fiziksel tehlikeleri göz önünde bulundurularak yaşayabilecek olandan daha fazla yavru üretilir.
2. Sonuçta hayatta kalabilmek için her türün içinde bir yarış meydana gelir.
3. Yarışın doğal katılımcıları birbirlerinden tamamen farklı değildir, aslında az veya çok bir dereceye kadar değişme eğilimindedir.
4. Bu yarışmada, çevreye daha fazla uyum gösteren organizmalar hayatta kalma eğiliminde, daha az uyum gösterenler ise yok olma eğilimindedir. Bu süreçte doğal çevre, sınırları belirleyen güçtür.
5. Hayatta kalan ve üreyebilen varyantlar kendi özelliklerini yeni nesillere aktarırlar.
6. Nesiller boyunca türler, hayatta kalabilmek için en başarılı özelliklerini yansıtma ve daha az adapte olan karakterleri yok etme eğilimindedir.

Darwin yavru varyasyonlarının kaynağının ne olduğu hakkında fikir sahibi değildi ancak bir türün içindeki kalıtsal varyasyonların farkındaydı. Biz bu değişiklikleri şimdi eşeysel üreme (Bölüm 8) ile açıklanan gen değişimleri ve genin yapısında meydana gelen ve *mutasyon* olarak bilinen değişmelerle açıklayabilmekteyiz.

1.14. "Güçlü olanın hayatta kalması" ne demektir?

Seçim işlemi, şans eseri seçilmiş ve iyi adapte olan organizmaların hayatta kalma eğiliminin yüksek olması ile gerçekleşmektedir. Aslında bireylerin daha uzun ya da daha güçlü olanlarının hayatta kalmak için daha uygun oldukları pek doğru değildir. Çünkü seçilim işlemi, sadece genlerini yeni nesillere aktarabilen bireyler tarafından belirlenir. Daha uzun yaşayanların daha fazla yavru ürettikleri ve daha güçlü olanların eşleşme ihtimalinin yüksek olması doğru olmasına rağmen, her iki durumda da çiftleşme başarısı anahtar görevi üstlenmiştir. Mevcut organizmalar kendi soylarını, hayatta kalma savaşında geçmişte üreme için kazananları taklit ederek devam ettirmişlerdir. Üreme başarısının sadece çiftleşme ve kaynaklar için aktif olarak savaşmaya bağlı olmadığı ve bireysel başarıyı arttıran iş birliğine dayalı fedakarlık özellikleri de içerdiğinin farkına varılmalıdır. Ayrıca yarış tek bir kazanan ve birçok kaybedenlerin var olduğu ya hep-ya hiç olayıdır. Varoluş için mücadele ve güçlü olanın hayatta kalması kademeli üreme mekanizması olarak görülebilir. Daha iyi adaptasyonlu olan bireyler, daha güçlü olanlardan daha başarılı ürerler. Uzun süre boyunca türler, daha iyi adapte bireyler tarafından aktarılan başarılı genleri biriktirme eğilimindedir.

1.15. Evrim eğer tür içersinde uygunluğun artması ile sonuçlansaydı, eninde sonunda mükemmel uyumlu ve daha fazla değişim göstermeyen bir duruma ulaşabilir miydik?

Hayır, bu olmaz, çünkü çevre sürekli değişmektedir ve bugünün uyumlu grupları yarının tarihi olabilir. Bu nedenle süreç hiçbir zaman sonuçlanmaz. Zaman içerisinde evrimleşen türlerin yüzde doksanı beşinden fazlası, dünyanın değişen özellikleri neticesinde günümüzde yok olmuştur. Daha önce yaşamış organizmaların korunmuş kalıntıları olan fosiller, uyum sağlamak için sürekli çalışmış ve sadece geçici başarıya ulaşmış olup, yok olan türlerin geniş yelpazesini kanıtlamaktadır. Bütün organizmaların yaşam tarzındaki sürekli değişiklikler ve yeryüzünde değişimin devamı birbirlerinden ayrılamaz. İnsanların dünya üzerindeki nüfusunu arttırmadaki başarısı, değişen çevreye mükemmel düzeyde uyum sağlama için evrimleşmesinden değil, çevremizi ihtiyaçlarımıza göre değiştirebilme yeteneğimizden kaynaklanmaktadır.

1.16. Değişimin bir mekanizması olan doğal seçilim, canlıların çeşitliliğini nasıl oluşturmaktadır?

Eşeyli üreme esnasında meydana gelebilen mutasyonlar, genlerin yer değiştirmesi ve kromozomal düzenlenmeler aynı tür içerisindeki bireyler dahil olmak üzere muazzam bir varyasyon oluşturur. Bu varyasyonlar seçilim baskısına karşı olası uyum cevaplarının potansiyelini karşılar. Zorunlu olarak uyum sağlama ya da yok olmak, her yerde benzer bir şekilde gerçekleşir. Ancak, dünya üzerinde bulunan çevresel baskılar arasındaki sayısız etkileşim ve bu strese karşı genetik varyasyonların varlığı, her biri hayatta kalabilmek için benzersiz çözüm oluşturmuş ve yaşam formlarının büyük bir çeşitliliği ile sonuçlanmıştır. Organizmalar evrimsel gelişimleri sırasında, özelliklerin birleştirilmesi için tek bir yol izlemek zorunda değildir. Evrimin son ürünü ideal yaşam çeşidi değil, aslında sadece çalışan özelliklerin dizisidir (hipotez gibi). Dünya üzerinde bulunan canlıların farklı çeşitleri, bazen kendi başlarına daha mükemmel ve daha zarif vücut planını bekleyen yaratılışa ters biçimde, evrimsel gelişime kanıt oluşturmaktadır.

1.17. Hayatın çeşitliliği üzerine düzen empoze edilebilir mi?

Organizmaları daha açık ve rahat araştırabilmek için bütün organizmalar kategorilere ayrılmıştır. Bu kategoriler ya da taksonlar en geniş bölüm olan alem ile başlar. Alemler şubelere, şubeler sınıflara, sınıflar takımlara, takımlar ailelere, aileler cinslere, cinsler ise türlere ayrılır. Türler en küçük ve en iyi tanımlanmış sınıflandırma birimidir. Türler ortak bir gen havuzunu paylaşan benzer organizmaların olduğu bir gruptur. Çiftleştiklerinde doğurgan yavrular oluştururlar. Bir organizmanın belirli bir taksonomik kategoriye dahil edilmesi, bireyin taksonomik grup içerisinde bulunan diğer üyeler ile olan evrimsel ilişkisine göre belirlenir. Bu nedenle maymunlar ve insanlar aynı alem, şube, sınıf ve takım içerisinde olmalarını sağlayan karakterleri paylaşırlar. Fakat birbirlerinden aile düzeyinde ayrılırlar.

1.18. Beş alem ve her birinin başlıca ayırt edici özellikleri nelerdir?

ALEM	AYIRT EDİCİ ÖZELLİK	ÖRNEK ORGANİZMALAR
1. Monera	Tek hücreli *prokaryotik* organizmalar: hücreler çekirdek ve diğer bazı özel bölümlerden yoksundur.	Bakteriler
2. Protista	Tek hücreli *ökaryotik* organizmalar: hücreler çekirdek ve birçok özelleşmiş yapı içerir.	Protozoalar
3. Bitkiler	Çok hücreli, kendi gıdalarını üretebilen ökaryotik organizmalar.	Eğrelti otları, ağaçlar
4. Mantarlar	Ökaryotik, bitki benzeri organizmalar, tek ya da çok hücreli, besinlerini çevreden emerek kazanır.	Mayalar, küfler
5. Hayvanlar	Ökaryotik, besinlerini yakalayan ve iç sindirim yapan çok hücreli organizmalardır.	Balıklar, kuşlar, inekler

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

1.19. Bilim aşağıdaki sorulardan hangisinin çözümü ile ilgilenir? (*a*) Neden? (*b*) Nasıl? (*c*) Etik? (*d*) Mantıklı?

1.20. İndüksiyon aşağıdakilerden hangisini içerir? (*a*) Hipotezleri test etme (*b*) Doğrular arasındaki ilişkileri belirleme (*c*) Hipotez oluşturma (*d*) Hiçbiri

1.21. Bilimsel yöntem ilk olarak kim tarafından oluşturulmuştur? (*a*) Darwin (*b*) Buffon (*c*) Bacon (*d*) Lamarck

1.22. İyi bir hipotez nasıl olmalıdır? (*a*) Yanlışlanabilmelidir (*b*) Verilerle uyumlu olmalıdır

(*c*) En basit açıklama olmalıdır (*d*) Hepsi

1.23. Birçok kez teyit edilmiş bir hipotez, aşağıdakilerden hangisi ile adlandırılır? (*a*) Teori (*b*) Dini kural (*c*) Yalancı bilim (*d*) Hiçbiri

1.24. Bir biyoloğa göre hayat aslında, (*a*) Ruhanidir (*b*) Fiziko-kimyasaldır (*c*) Mekaniktir (*d*) Hiçbiri

1.25. Hayvanları çalışma alanı aşağıdakilerden hangisidir? (*a*) Botanik (*b*) Zooloji (*c*) Sitoloji (*d*)Evrim

1.26. Türlerin sabitliği (değişmezliği) aşağıdakilerden hangisi tarafından kabul edilmiştir?

(*a*) Lamarckçılar (*b*) Yaratılışçılar (*c*) Evrimciler (*d*) Ekologlar

1.27. Evrim ve doğal seçilim aynı kavramlardır. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

1.28. Lamarck kazanılan karakterlerin kalıtsal yolla aktarıldığına inanırdı. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

1.29. Evrim, değişmeyen yeryüzünde oynanan bir süreçtir. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

1.30. İnsanlar ve maymunlar aynı tür grubuna aittir. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

1.31. Bakteriler büyük bir çekirdeğe sahip hücrelerdir. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

1.19 (*b*)
1.20 (*c*)
1.21 (*c*)
1.22 (*d*)
1.23 (*a*)
1.24 (*b*)
1.25 (*b*)
1.26 (*b*)
1.27 (*b*)
1.28 (*a*)
1.29 (*b*)
1.30 (*b*)
1.31 (*b*)

BÖLÜM 2

Yaşamın Kimyası: İnorganik Bakış Açısı

2.1 Atomlar, Moleküller ve Kimyasal Bağlanma

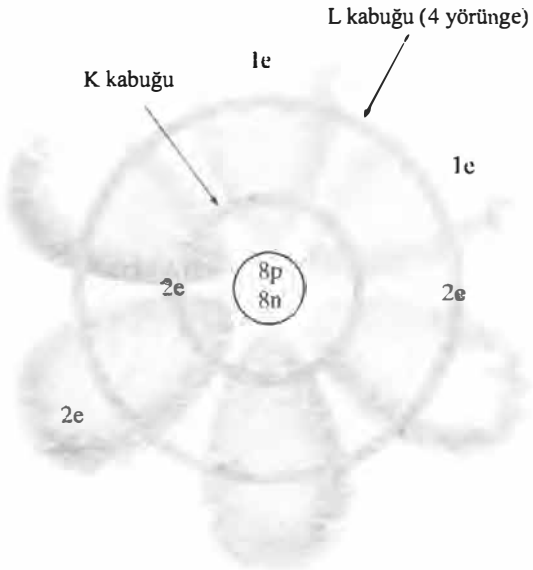
Tüm maddeler *atom* adı verilen basit birimlerden oluşur. *Atom* kelimesi kesilemeyen anlamına gelmesine rağmen (a="olumsuzluk ön eki", tom="kesik"), gerçekte bu temel partiküller bölünebilen birçok küçük parçadan meydana gelmektedir. *Elementler*, tek tip atomlardan oluşan maddelerdir. *Bileşikler*, belirli bir düzende birleşen atomların (bileşikler durumunda, farklı atomlar) yakın birlikteliği olan, *molekül* adı verilen birimlerden oluşur.

Sıcaklık, basınç ve maddenin doğası koşullarına bağlı olarak madde üç farklı halde bulunabilir. *Katı* hal belirli hacim ve şekle, *sıvı* hal belirli hacim ancak belirsiz şekle ve *gaz* hal belirsiz hacim ve şekle sahiptir. En yüksek moleküler ve atomik hareket gazlarda görülürken, katılarda bağıl olarak daha düşüktür.

Her atom artı yüklü çekirdek ve çekirdeği çevreleyen bir dizi yörüngesel eksi yüklü elektrondan oluşur. Basit bir atomun, örneğin hidrojenin, çekirdek etrafında dönen tek bir elektronu varken, daha karmaşık atomların çekirdek çevresinde farklı eş merkezli kabuklarda 106'ya varan sayıda elektronu olabilir. Her kabuk, üzerinde elektronların konumlandığı bir veya birden fazla *yörünge* içerebilir. Elementin her atomu, çekirdekteki artı yüklü *protonların* sayısına eşit sayıda yörüngesel elektron içerir. Yüklerin bu eşitlenmiş sayısı elementin *atom numarasıdır*. Elementin *atom ağırlığı* veya kütlesi, elementin çekirdeğindeki proton ve nötronların toplamıdır. Bir elementin atomlarının atom ağırlıkları, çekirdeklerindeki farklı sayıdaki yüksüz nötronlar nedeniyle değişebilir. Elementin bu farklı halleri *izotop* olarak adlandırılır.

ÖRNEK 1 Oksijen, atom numarası 8 ve atom ağırlığı 16 olan bir elementtir. Çekirdeği sekiz proton ve sekiz nötron içerir. Çekirdeğinin etrafında dönen sekiz elektron vardır. Bu elektronlardan ikisi, birinci (K) kabuğun (veya enerji seviyesinin) bir küresel yörüngesinde bulunmaktadır. En fazla 8 elektrona sahip olabilen ikinci kabuk (L) ise kalan 6 elektronu barındırmaktadır. Her biri 2 elektrona sahip yörüngelere dağılmışlardır. Oksijende, ikinci kabuğun 4 yörüngesinden birinde elektron çifti bulunmamaktadır. (bk. Şekil 2.1)

Çekirdeğe yakın yörüngelerdeki elektronlar, çekirdekten uzak yörüngelerdeki elektronlara oranla daha hızlı döndüklerinden, daha az enerjiye sahiptirler. Bu nedenle, bir atom enerji aldığında, çekirdeğe yakın yörüngedeki elektron düşük enerji seviyesinden uzaktaki yüksek enerji seviyesine sahip yörüngeye hareket eder. Elektronlar atomun ayrık yörüngelerinde bulunamayacağından, modern teoriye göre (bk. *Schaum's Outline of College Chemistry*), atomdaki enerji değişimi sadece kuanta (tekil: kuantum) adı verilen ve iki yörünge arasındaki ortalama enerji farkına eşit olan tanımlı "paketlerde" bulunabilir. Uyarılmış bir elektron kendi ilk yörüngesine döndüğünde, enerji farkı, atomdan ışık şeklinde yayılan kuanta olarak açıklanır. Elektronlar "dönme" gibi başka özelliklere de sahiptirler.



Şekil 2.1

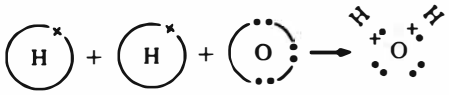
Atomlar diğer atomlarla kimyasal topluluklar oluşturmak için etkileşime girerler. Molekül topluluklarını oluşturan ve birbirlerine sıkıca bağlanmış atomlar kimyasal bağlarla bir arada tutulurlar. Sadece soy gazlar –neon ve helyum gibi inert elementler- tamamen dolu dış kabuğa sahiptirler. Diğer elementler dış kabuklarının elektronlarla dolu olduğu daha kararlı yapıya sahip olmak için değişime uğrarlar.

Dış kabuğunda az sayıda elektron olan bir atomun daha kararlı olan bu hale erişmesi için bir yol, elektronlarını dış kabuğu neredeyse tamamen dolu olan bir atoma vermesidir. Elektronlarını veren atomda proton sayısı elektron sayısından fazla olacağı için artı yüke sahip olur ve *katyon* olarak isimlendirilir. Elektronları alan atom ise eksi yüklü olacağından *anyon* olarak adlandırılır. Bu zıt yüklü iyonlar birbirlerini elektrostatik olarak çekerler ve *iyonik* veya polar, bağa sahiptirler.

ÖRNEK 2 Aşındırıcı (korozif) bir metal olan sodyumun (Na) atom numarası 11'dir, üçüncü kabuğunda (M) sadece bir elektron bulunur. (K kabuğunda iki, L kabuğunda sekiz elektron olabilir; M kabuğuna bir elektron kalır) Zehirli bir gaz olan klorun (Cl) ise atom numarası 17 olup, en dış kabuğunda yedi elektronu (17 – 2 – 8 = 7) vardır. Bu iki atomun etkileşimi sonucunda sodyum, klora bir elektron verir. Bu sayede sodyum tam dolu ikinci kabuğa ulaşır, klor ise en dış kabuğunda sekiz elektrona sahip olur. Bir elektron veren Na +1 artı yüke, bir elektron alan Cl ise -1 eksi yüke sahip olur ve Na ile NaCl (sofra tuzu) oluşturmak üzere elektrostatik olarak bağlanır.

Elektronların en dış kabuklarını doldurmak için bir araya gelmelerinin ikinci yolu elektron çiftlerini *paylaşmalarıdır*. Bağlanan iki atomdan her biri bir elektron sağlayarak paylaşılan bir elektron çifti meydana getirirler. Bu elektron çifti iki atomu bir arada tutan *kovalent* bağ oluştururlar. Bu bağ, bileşiğin formülünde düz bir çizgiyle gösterilir.

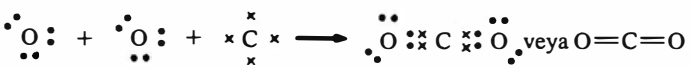
ÖRNEK 3 Hidrojen (H) dış (K) kabuğunda sadece bir elektrona sahiptir ancak kabuğu doldurmak için iki elektrona ihtiyaç duyar. Oksijenin (O) ise dış kabuğunda altı elektronu vardır ve dolu hale gelmesi için sekiz elektron olması gereklidir. Bir hidrojen atomu, oksijen atomunun dış kabuğunun küresel etkisi altında, bir elektronunu oksijenle paylaşmak için hareket eder. Aynı zamanda, oksijenin atomunun elektronlarından biri de hidrojenle, hidrojenin dış kabuğundaki elektron sayısını ihtiyaç duyulan iki elektron seviyesine çıkarmak için paylaşılır. Eğer ikinci bir hidrojen de bu süreci tekrarlamak için kullanılırsa, oksijen sekiz elektrona ve her bir hidrojen de iki elektrona sahip olur. Bu süreçte, iki hidrojen bir oksijene bir su molekülü (H_2O) oluşturmak üzere kovalent bağ ile bağlanır (bk. Şekil 2.2).



Şekil 2.2

Birçok molekülde kovalent bağ sadece tekli (bir elektron çifti paylaşarak) olmaz, iki ve hatta üç elektron çiftinin paylaşıldığı ikili (çift) veya üçlü bağlar meydana gelebilir. Bu ikili ve üçlü bağlar, molekül yapısına katılan atomların konumlarının sabit kalmasını sağlar. Bu durum, tekli bağın sağladığı eksende atomların serbestçe döndüğü tekli bağ durumundan farklıdır.

ÖRNEK 4 Karbon dioksit (CO_2), iki oksijen atomunun, bağ yapmamış halde dış kabuğunda dört elektrona sahip olan bir karbon (C) atomu ile ikili bağ yaptığı bir bileşiktir. Bu reaksiyonda karbon atomundan iki elektron oksijen atomundan iki elektronla birleşerek ikili bağ oluşturur; C atomunun dış kabuğunda kalan iki elektron da başka bir O atomunun dış kabuğundaki iki elektronla birleşerek ikinci bir ikili bağ meydana getirir. Bu molekülde C atomu dış kabuğundaki sekiz elektron ile, her bir O atomu da dış kabuklarındaki sekiz elektron ile Şekil 2.3'te gösterildiği gibi tam dolu hale gelir.



Şekil 2.3

Birçok kovalent bağda elektron çifti atomlardan biri tarafından daha yakın tutulur. Bu durum moleküle belli seviyede *polarlık* (*kutuplaşma*) getirir. Özellikle oksijen çekirdeklerinin elektronları güçlü çekmesi nedeniyle su yüklü bir molekül, bir ucunda eksi yüklü oksijen ve diğer ucunda artı yüklü karbon nedeniyle *dipol* (*çift kutuplu*) gibi davranır. Bu tip moleküllerin aktivitelerinde polar oldukları düşünülür ve bağları *polar kovalent* bağ olarak sınıflandırılır. Suyun birçok özelliği, diğer maddelerin iyonizasyonuna neden olan yetisi de dahil, molekülün bu polarlığına dayanır.

Tüm moleküller, atomlar arasında elektron transferi ile oluşan tamamen polar bağlar ile, birçok organik bileşikteki gibi, elektron çiftinin bağ yapmış atomlar arasında eşit şekilde paylaşıldığı polar olmayan durum arasındaki geniş aralıkta bağ yapma özelliğine sahiptir.

Bazen tek bir atomda bulunan elektron çifti elektronlarını paylaşmayan başka bir tek atomla paylaşılabilir. Amonyum iyonunun (NH_4^+) oluşmasında bir amonyak molekülü (NH_3) hidrojen iyonuyla (H^+), N atomu üzerinde bulunan ve moleküldeki hidrojen atomlarıyla yapılan kovalent bağlarda kullanılmayan elektronları paylaşmak için etkileşebilir. Elektron çiftinin etkileşen taraflardan sadece birinden gelmesi ("yapıştırıcı" sağlanması) durumundaki bağa *koordine kovalent* bağ denmektedir. Kimyasal önem açısından bu tip bağlar daha önce sözü edilen ve daha yaygın olan kovalent bağlardan farklı değildir.

Moleküller arası çekim kuvvetleri *van der Waals* kuvvetleri olarak bilinir. Bu çekimler kimyasal değişimleri etkilemez ancak gazların ve sıvıların fiziksel özelliklerini önemli derecede etkiler.

Bir protonun (H^+), iki molekül arasında veya büyük bir molekülün farklı bölümleri arasında bağlantı sağladığı *hidrojen bağı* biyolojide daha önemlidir. H bağları, kovalent bağlara göre oldukça zayıf olmalarına ve yeni kimyasal birleşimlere sebep olmamalarına rağmen, protein ve nükleik asitler gibi büyük moleküllerin üç boyutlu yapılarında önemli rol oynarlar. DNA'nın çift sarmal yapısındaki iki polinükleotit zincirinin zayıf bağına neden olan şey H bağlarıdır. Hayatın sürdürülmesinde önemli rol oynayan suyun birçok özelliği, su molekülleri arasındaki hidrojen bağdan etkilenir.

1 IA	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13 IIIA	14 IVA	15 VA	16 VIA	17 VIIA	18 VIIIA
1 H 1.0079	IIA																2 He 4.0026
3 Li 6.941	4 Be 9.0122											5 B 10.81	6 C 12.011	7 N 14.007	8 O 15.999	9 F 18.998	10 Ne 20.179
11 Na 22.989	12 Mg 24.305											13 Al 26.981	14 Si 28.086	15 P 30.974	16 S 32.06	17 Cl 35.453	18 Ar 39.948
19 K 39.098	20 Ca 40.08	21 Sc 44.956	22 Ti 47.88	23 V 50.941	24 Cr 51.996	25 Mn 54.938	26 Fe 55.847	27 Co 58.933	28 Ni 58.69	29 Cu 63.546	30 Zn 65.38	31 Ga 59.72	32 Ge 72.59	33 As 74.922	34 Se 78.96	35 Br 79.904	36 Kr 83.80
37 Rb 85.468	38 Sr 87.62	39 Y 88.906	40 Zr 91.22	41 Nb 92.905	42 Mo 95.94	43 Tc (98)	44 Ru 101.07	45 Rh 102.91	46 Pd 106.42	47 Ag 107.87	48 Cd 112.41	49 In 114.82	50 Sn 118.69	51 Sb 121.75	52 Te 127.60	53 I 126.90	54 Xe 131.29
55 Cs 132.91	56 Ba 137.33	57 *La 138.90	72 Hf 178.49	73 Ta 180.95	74 W 183.85	75 Re 186.21	76 Os 190.2	77 Ir 192.22	78 Pt 195.08	79 Au 196.97	80 Hg 200.59	81 Tl 204.38	82 Pb 207.2	83 Bi 208.98	84 Po (209)	85 At (210)	86 Rn (222)
87 Fr (223)	88 Ra 226.0	89 #Ac 227.03	104 Rf (261)	105 Db (262)	106 Sg (263)	107 Bh (262)	108 Hs (265)	109 Mt (266)	110 Uun (269)	111 Uuu (272)	112 Uub (277)						

lantanitler	58 Ce 140.12	59 Pr 140.91	60 Nd 144.24	61 Pm (145)	62 Sm 150.36	63 Eu 151.96	64 Gd 157.25	65 Tb 158.92	66 Dy 162.50	67 Ho 164.93	68 Er 167.26	69 Tm 168.93	70 Yb 173.04	71 Lu 174.97
aktinitler	90 Th 232.03	91 Pa 231.03	92 U 238.03	93 Np 237.05	94 Pu (244)	95 Am (243)	96 Cm (247)	97 Bk (247)	98 Cf (251)	99 Es (254)	100 Fm (257)	101 Md (257)	102 No (255)	103 Lr (256)

Şekil 2.4 Elementlerin periyodik tablosu

Atomların kimyasal özellikleri dış kabuklarındaki elektron sayısıyla ilişkilidir. Dış kabuklarında bir elektron olan tüm atomlar benzer davranışlar gösterirken, dış kabuklarında iki elektrona sahip atomlar farklı kimyasal özellikler gösterirler. Atomların artan atom numaralarına göre bir tablo düzenlenebilir. Her yatay sıra dış kabuğunda tek elektron olan bir atomla başlar ve dış kabuğu tamamen dolu bir atomla sonlanır. Atomların Şekil 2.4'te gösterilen bu tip dizilişi *elementlerin periyodik tablosu* olarak isimlendirilir. Dikey sıralardaki elementler dış kabuklarında aynı sayıda elektrona sahiptirler ve bu sayede tabloda basit elementlerden karmaşık elementlere doğru gidildikçe kimyasal özelliklerin periyodikliği (tekrarlanma) gözlenir. Helyum, neon, argon, vb. gazlar soy gazlardır ve bu gazların tepkimeye girmeme özellikleri dış kabuğu tam dolu olan gruba her ulaşıldığında geçerlidir. Dış kabuklarında bir elektron olan ve bu elektronu diğer atomlarla etkileşerek vermek isteyen lityum, sodyum, potasyum, vb. gibi metaller için de benzer ilişki durumu söz konusudur. Bu tip bir tabloda atomların dizilişi 100'den fazla elementin belli düzende sıralanmasını sağlar ve basit atomlardan karmaşık atomlara doğru gidildikçe atom yapısının kimyasal fonksiyonla ilişkisini açıklar.

2.2 Kimyasal Tepkimeler ve Denge Kavramı

Kimyasal tepkimeler, tepkimeye giren maddelerin (*tepken*) solda, ürünlerin ise sağda gösterildiği denklemlerle ifade edilir. Tepkimenin yönü bir ok ile gösterilir. Tepkimeye katılan maddeler, yapılarının kolay şekilde ifade edilmesini sağlayan bir yöntem olan *empirik formüllerle* belirtilir. Moleküldeki her element özgün bir sembolle (örneğin; hidrojen için H ve oksijen için O) gösterilir ve bu atomlardan her birinin sayısı, her sembolün sağ altına yazılan indis ile verilir (örneğin; H_2O). Tepkimede yer alan moleküllerin sayısı ise katılan her molekülün sol tarafına yazılan bir sayısal katsayı ile ifade edilir (örneğin; $2H_2O$).

Bazı tepkimelerde basit bir ayrışma meydana gelebilir ve bu ayrışma $AB \rightarrow A + B$ şeklinde gösterilir. Diğer tepkimeler basit bir birleşme içerebilir: $A + B \rightarrow AB$. Daha karmaşık tepkimelerde iki veya daha fazla molekülün etkileşimi ile tepken moleküllerden tamamen farklı ürünler ortaya çıkabilir: $A + B \rightarrow C + D$. Tüm bu tepkimelerde, solda görülen *atomların* sayıları ve tipleri sağda görülen ürünlerde de bulunmalıdır.

Tepkimelerin çoğu tamamlanmaz; bunun yerine, tepkenlerin ürün oluşturmak için girdiği etkileşim, ters yöndeki tepkime olan, ürünlerin tepken oluşturmak için girdiği etkileşimle tamamen denk olduğu bir *denge* haline ulaşır. *Kütle etki yasasına (law of mass action)* göre, denge halindeyken denklemin sağ taraftaki moleküllerin derişimlerinin çarpımının, tepkenlerin molar derişimlerinin çarpımına bölümü her zaman sabittir. (Molar derişimler aşağıda açıklanmıştır.) Eğer tepkime dengeye daha yüksek miktarda ürünle ulaşma eğilimdeyse *denge sabiti* büyük olur. Eğer tepkenler baskın ise (tepkime sağ yöne fazla ilerlemiyorsa), bu durumda denge sabiti küçük olur. Tepken veya ürün moleküllerinden herhangi biri sisteme eklenirse, tepkime, derişimlerin oranı denge sabitine eşit olduğu duruma ulaşmak için gerçekleşir. $A + B \rightarrow C + D$ denkleminde kütle etki formülü;

$$\frac{[C] \cdot [D]}{[A] \cdot [B]} = K_d$$

şeklinde yazılır. Burada [ ] gösterimi molar derişimi ifade eder ve K_d denge sabitidir.

Derişim (konsantrasyon), bir maddenin belirli bir hacim içerisindeki miktarının ölçüsüdür. Birçok tepkimenin gerçekleşme eğilimi tepken maddelerin ne kadar kalabalık olduğuna kısmen bağlı olduğundan, derişim, kimyasal olayları belirlemede önemli bir etkendir. Bir çözeltinin derişimini ifade etmek için, çözeltinin litresi başına çözünenin mol sayısı (molarite), genel bir yoldur. Bir molekülün gram cinsinden moleküler ağırlığı olan *mol* (mol), atom ve moleküller için özgün bir sayı olarak düşünülebilir. Herhangi bir bileşiğin bir molü, Avogadro sayısı olarak bilinen, $6{,}02 \times 10^{23}$ adet molekül içerir. Bu nedenle 1 mol H_2O, 1 mol CO_2 ile aynı sayıda molekül içerir, bu durum 2 mol veya 1/3 mol için de geçerlidir. Benzer sebeple, 1 molar (1 *M*) çözelti, 0,5 *M* çözeltinin iki katı kadar molekül içerir. Moleküller kimyasal dönüşümlerde yer alan birimler olduğundan, molar derişim, etkileşen birimler için aynı tip ölçüm sağlar ve kimyasal etkileşimlerin değerlendirilmesinde mutlak ağırlıklardan daha anlamlıdır.

Bazı durumlarda derişimi ifade etmek için molarite yerine *normalite (N)* tercih edilir. Normalite, molaritenin molekülün *değerliğine* veya *kimyasal gücüne* bölümü olduğundan, çözeltideki maddelerin kimyasal

tepkinirliğini kesin olarak ölçer. Birleştirme gücü 2 olan maddelerin, belirli bir etkiye yol açmak için, değerliği 1 olan maddelerin derişiminin yarısı kadar bulunmaları yeterlidir.

ÖRNEK 5 Baz NaOH, asit H_2SO_4 ile su meydana getirmek üzere tepkimeye giriyor. Bu tepkime için denkleştirilmiş denklem;

$$2NaOH + H_2SO_4 \rightarrow Na_2SO_4 + 2H_2O$$

Eğer bir litre 1 *M* NaOH kullanırsak, tepkimenin gerçekleşmesi için gerekli olan asiti sağlamak için 1 litre 0,5 *M* H_2SO_4'e ihtiyacımız olurdu çünkü denklem yarı oranda H_2SO_4 gerektiğini göstermektedir. Bununla birlikte, eğer derişimi normalite kullanarak ölçseydik, bir litre 1 *N* NaOH için yine bir litre 1 *N* H_2SO_4 kullanırdık. Bunun nedeni, 1 *N* H_2SO_4 çözeltisinin 0,5 *M* çözelti olmasıdır. Benzer şekilde, 1,0 *N* H_3PO_4 çözeltisi de 0,33 *M* çözeltidir. İyonlar için ise, 1,0 *N* Na^+ çözeltisi 1,0 *M* Na^+ çözeltisi ve 1,0 *N* Ca^+ çözeltisi 0,5 *N* Ca^+ çözeltisidir.

2.3 Çözeltilerin Bağlaşık Özellikleri

Çözücüde çözünenlerin bulunması sıvı moleküllerinin buhar basıncını veya kaçma eğilimini, düşürme yönünde etki eder. Çözünen partiküller nedeniyle donma noktası düşer, kaynama noktası yükselir. Osmotik basınç da, aşağıda açıklandığı gibi, çözünen partiküller nedeniyle artar. Bu özellikler bir araya toplandığında çözeltinin bağlaşık (koligatif) özellikleri olarak bilinir. Bunlar sadece partiküllerin sayısından etkilenir, partiküllerin tipinden veya kimyasal tepkenliklerinden etkilenmez. Eğer bir molekül birkaç iyona ayrışırsa, bu durum, ayrışma derecesine göre bağlaşık özellikleri etkiler; örneğin, eğer bir bileşik iki iyona ayrışırsa, 1 *M* konsantrasyona sahip olan çözelti, osmoz, donma noktasının düşmesi gibi özelliklere olan etkisi açısından 2 *M* konsantrasyona yakın bir çözelti gibi davranır.

Bir kabı, çözüneni geçirmeyen ancak çözücüyü geçiren (*yarı geçirgen*) bir membran (zar) ile ikiye bölersek ve membranın her iki tarafına farklı derişimlerde çözelti koyarsak, çözünen moleküller membrandan geçemez ancak çözücü moleküllerin daha az kalabalık oldukları bölgeye doğru hareket eder. Daha seyreltik bölme daha çok çözücü molekülü içerdiğinden, su veya benzer çözücü, çözünen derişiminin düşük olduğu bölgeden yüksek olan bölgeye doğru hareket eder. Bu olay *osmoz* olarak bilinir. Membrandan geçme eğilimi gösteren moleküllerin neden olduğu basınca *osmotik basınç* adı verilir. Bir bölmenin hacmi diğerine oranla arttığında, daha derişik olan bölmedeki yükseklik artışına bağlı yerçekimi kuvveti derişim farkına bağlı olan osmotik basınca eşit olana kadar çözelti yükselir. Eğer derişimdeki sürekli değişim açıklanırsa, bir kaptaki su kolonunun yükselmesinin ölçümü gerçek osmotik basıncı belirlemek için kullanılabilir.

2.4 Termodinamiğin Yasaları

Termodinamik, tüm enerji türlerinin dönüşümü ile ilgilenir. Her ne kadar kelime anlamı "hareket" veya "ısının değişimi" olsa da, enerjinin tüm türleri ısıya indirgenebilir, böylece ısı dönüşümleri için geçerli olan tüm kurallar enerji değişimlerini de genel olarak tanımlar.

Enerji, iş yapabilme kapasitesidir. İş, genel olarak bir yol boyunca uygulanan kuvvet olarak tanımlanır. *Kuvvet*, bir cismin hareketini değiştiren itme veya çekmeyi ifade eder. Biyolojide enerji, şeker moleküllerinin derişim gradyanına karşı göçünde olduğu gibi, doğal fiziksel yönelimin tersine hareket için kullanılır.

Enerji çeşitli biçimlerde bulunur. *Isı*, sıvı ve gaz moleküllerinin hızlı iç hareketleriyle ilişkilidir. *Mekanik enerji*, cisimlerin hareketinde; *kimyasal enerji*, moleküller içinde atomları birarada tutan bağlarda bulunur; ve *ışınım enerjisi*, güneş veya diğer dalga yayılmalı enerji kaynaklarından elde edilir. Enerjinin bütün biçimleri, düşmekte olan bir taşın *kinetik enerjisi* gibi gerçeğe dönüşmüş halde veya dağın tepesine konan bir taşın ya da organik moleküllerde kırıldığında yüksek enerji açığa çıkaran yüksek enerjili bağların *potansiyel enerjisi* gibi gizli halde bulunabilir.

Termodinamiğin üç kanunu dünyadaki bütün enerji dönüşümlerini kapsar. *Enerjinin korunumu* olan birinci kanun, enerjinin yoktan var edilemeyeceğini ve vardan yok edilemeyeceğini savunur. Fizikçiler maddeyi şimdilerde enerjinin özel bir durumu olarak görmektedir, böylece atomik fizyon ve füzyonla bağlantılı olan tepkimeler birinci yasaya dayanarak anlaşılabilir. Atom ve hidrojen bombalarında, az miktardaki kütle çok büyük miktarlardaki enerjiye Albert Einstein'ın kütle kaybının ışık hızının karesiyle çarpımı olan $E = mc^2$ denklemine göre dönüşmektedir.

Termodinamiğin ikinci yasası bazen ısının aktarımına bağlı olarak belirtilir: ısı, sıcak cisimlerden soğuk cisimlere doğru hareket eder. Bununla birlikte, bu formül ikinci yasanın gerçek önemi için yeterli anlayış sağlamamaktadır. Daha iyi bir açıklama ise, bir dönüşümde enerjinin faydalı iş için artan şekilde kullanılamaz olmaya eğilim göstermesidir. Faydalı iş, ortaya çıkan düzen ile ilişkili olduğundan, ikinci yasayı, doğada sistemlerin düzensiz veya rastlantısal duruma olan eğilimi olarak da tanımlayabiliriz. Düzensizliğin terimi *entropidir*, bununla birlikte, bu terim faydalı iş için gerekli enerjinin olmaması (düzensizliğin sonucu) olarak da tanımlanır. İkinci yasa potansiyel enerji olarak da incelenebilir: dış enerjinin rol oynamadığı kendiliğinden gerçekleşen bir tepkimede, potansiyel enerji azalmaya eğilim gösterir. Tüm bu formülasyonlar karamsar bir yoruma indirgenirse, evrenin durumunun kötüleştiği ve entropi en yüksek seviyeye çıktığı için tüm enerjinin, enerji dönüşümünün mümkün olmadığı bir çevreye düzgün şekilde dağılacağı söylenebilir.

Üçüncü yasa, sadece en yüksek seviyede düzenli olan mükemmel bir kristalin -273°C'de (mutlak sıfır) entropisinin olmayacağını ifade eder. Bu ideal koşul asla sağlanamayacağından, tüm doğal sistemler belli derecede düzensizlikle karakterize edilir.

Faydalı işin performansıyla ilişkili olan *serbest enerjinin* salınmasıyla sonuçlanan tüm tepkimeler, *ekzergonik tepkimeler* olarak sınıflandırılırlar. Bunlar kendiliğinden gerçekleşme eğilimi olan tepkimelerdir. Canlı sistemlerde ekzergonik tepkimeler genellikle, bağları düzenli enerji deposu olarak görev yapan karmaşık moleküllerin, bağları daha az düzenli enerji içeren daha basit moleküllere parçalanması ile bağlantılıdır. Bu tip ekzergonik tepkimelerin doğasını açıklayan bir benzerlik, bir yokuşun tepesinden aşağı yuvarlanan bir taştır. Taşı yokuşun tepesine yerleştirmek için kullanılan enerji, konumu sayesinde potansiyel (depolanmış) enerji olarak bulunur. Taş yokuştan aşağı bir ek enerji uygulaması olmadan hareket eder, bu şekilde aşağı inerken depolanmış enerjisini mekanik biçimde verir. Hareketin enerjisi, "hareket" anlamına gelen Yunanca kökenden *kinetik enerji* olarak tanımlanır. Her ne kadar taşın yokuştan aşağı inme eğilimi olsa da, harekete geçmek için bir başlangıç itişine ihtiyaç duyabilir. Bu, kendiliğinden gerçekleşen bir tepkimenin başlaması için de gerekli olan *aktivasyon enerjisini* ifade eder. Depolanmış enerjinin tamamı mekanik enerji olarak salınmaz, çünkü başlangıç enerjisinin bir kısmı taşın hareketi sırasında yokuşun yüzeyiyle sürtünme nedeniyle ısı olarak verilir.

Düşük enerji durumundan yüksek enerji durumuna değişim içeren tepkimeler *endergonik tepkimeler* olarak adlandırılır. Bu durumda serbest enerji, enerji harcanarak yokuş yukarı yuvarlanan bir taşta olduğu gibi, sisteme dışarıdan gelmelidir. Biyolojik sistemlerde endergonik tepkimeler, sadece, ihtiyaç duyulan enerjiyi sağlayan bir ekzergonik tepkime ile eşleşmeleri durumunda mümkündürler. Canlı sistemlerdeki bir takım ekzergonik tepkimeler, adenozin trifosfat (ATP) gibi moleküllerin yüksek enerjili bağlarında depolanan serbest enerjiyi açığa çıkarırlar. ATP, organizmaların sentezleme aktivitelerini oluşturan endergonik tepkimelerin gerçekleşmesi için gerekli olan enerjiyi sağlamak amacıyla parçalanır.

2.5 Suyun Özel Durumu

Su, bütün yaşam biçimlerinde en önemli inorganik moleküldür. İnorganik ve organik moleküllerin geniş bir spektrumunu çözmeye olan eğilimi nedeniyle karmaşaya katkıda bulunur. Polar özelliği nedeniyle, birçok molekülün kasların kasılması, geçirgenlik ve sinir uyarı iletimi gibi biyolojik özelliklerin düzenlenmesinde önemli rol oynayan iyonlara ayrışmasını destekler.

Su, hücredeki birçok makromolekülün yapısı için tahrip edici olan sıcaklık değişimlerinin engellenmesinde yardımcıdır. Doğal maddeler içinde en yüksek *özgül ısıya* sahip olanlardan biridir; bu özellik, büyük miktarda enerjinin, sıcaklıktaki küçük değişimlerle su tarafından alınmasını sağlar. Su aynı zamanda, sıvıdan katı (buz) fazına geçtiğinde, büyük miktarda ısı açığa çıkardığı anlamına gelen, yüksek *gizli füzyon ısısına*

sahiptir. Tersine, buz eridiğinde yüksek miktarda ısı soğurur. Bu özellik, donma noktası civarında sıcaklık değişimlerine bir direnç oluşturur. Suyun yüksek *gizli buharlaşma ısısı* (buharlaşma sırasında soğurulan ısı), sıvı suyun su buharına dönüşümü ile vücut yüzeyinin yüksek miktarda ısıdan kurtarılmasına yardımcı olur.

ÖRNEK 6 Suyun her gramı (g) buharlaşma ile 540 kalori soğurur. Vücut yüzeyinden 10 g su buharlaştığında, 5 santimetre kare (cm^2) yüzeyden gerçekleşen ısı kaybı miktarını hesaplayınız.

Suyun 1 gramı buharlaşma ile 540 kalori soğurduğu için, 10 g su 5-cm^2 alanda 5400 kalori veya cm^2 başına 1080 kalori soğurur. Isı kaybı için bu yol, hava suyla doygun olup buharlaşmanın olmadığı durumda yok olur, bu durum sıcak ve bunaltıcı bir günde hissedilen rahatsızlığı açıklar.

Yukarıda bahsedilen niteliklerle birlikte, yüksek yüzey gerilimi ve suyun donma ile genleşme özelliği, büyük oranda, su moleküllerinin, bitişik su molekülleri arasındaki hidrojen bağlarının sabit oluşumu ile birbirine sıkıca bağlanmasından ileri gelir.

Son olarak, su şeffaftır; bu nedenle, her ikisi de ışığa gereksinim duyan fotosentez (sığ derinliklerde) ve görme gibi süreçleri engellemez.

2.6 Canlı Sistemlerde pH Değerinin Sabit Tutulması

Asitlik veya bazlık suyun kısmi iyonizasyonunu temel alan bir standartla ölçülür. Bazlık OH^- derişiminin bir fonksiyonu iken, asitlik H^+ derişimiyle belirlenir, bu nedenle suyun iyonizasyonu $H_2O \rightarrow H^+ + OH^-$ kuramsal olarak nötr sistem ortaya çıkarır. Saf suda ayrışma, denge durumunda 1 mol (18 g) sudan 10^{-7} mol H^+ ve 10^{-7} mol OH^- oluşacak kadar az olur. İyonizasyonu çok az olduğu için, iyonize olmamış suyun 1 *M* konsantrasyona sahip olduğunu düşünebiliriz. Bu nedenle

$$\frac{[H^+][OH^-]}{[H_2O]} = \frac{[10^{-7}][10^{-7}]}{1} = K_d = 10^{-14}$$

Uygulamalı koşullarda bu bağıntının anlamı, H^+ molar derişiminin OH^- molar derişimiyle çarpımının, denge sabitinin, her zaman 1/100.000.000.000.000 veya 10^{-14} olacağıdır. Bu nedenle, H^+ derişimi arttıkça, OH^- derişimi düşmelidir. Böyle kullanışsız kesirler veya eksi üsler kullanmaktan kaçınmak için asitliği artı tam sayılar olarak ifade etmeye olanak sağlayan bir sistem geliştirilmiştir. *pH* ifadesi "H'nin gücü" anlamına gelir ve hidrojen iyonu derişiminin eksi logaritması (veya 1/logaritması) olarak tanımlanır. pH bir güç veya bir üstel fonksiyon olduğu için, her pH birimi H^+ derişiminde 10-kat değişimi ifade eder. pH ne kadar düşükse, hidrojen iyonu derişimi o kadar fazladır (örneğin, pH 3, 10^{-3} mol H^+ iyonunu ifade eder ancak pH 2, 10^{-2} molü belirtir). Nötr sistemler pH 7'ye sahipken, sulu çözeltilerde en yüksek asitlik pH 1 ile verilir. 7'den yüksek pH bazik çözeltiyi ifade ederken, bir çözeltinin en yüksek bazlığı pH 14 ile belirtilir.

Çoğu organizma ve onları oluşturan parçalarında karşılaşılan pH genellikle nötre yakındır. İnsan kanının pH'ı (7,35) 0,1 birim değişirse, ciddi hasar meydana gelir. (Her ne kadar midenin sindirimle ilgili sıvıları kuvvetli asit aralığına düşse de, bu organın iç kısmı aslında vücudun içinde sayılmaz; daha doğrusu, "içteki dışsal" çevreyi ifade eder: esasen, gelişim sırasında vücut dış boşluk etrafında kıvrılır ve içteki tüp oluşur.) Metabolik tepkimeler sırasında üretilen fazla H^+ veya OH^- iyonları, *tampon* adı verilen kimyasal sistemler tarafından nötralize edilir veya absorplanır. Bu tampon sistemleri genellikle bir zayıf asit ve onun tuzundan oluşur. Fazla H^+ iyonları, bağıl olarak ayrışmadan kalan zayıf asitten daha fazla meydana getirmek için tuzun anyonu tarafından tutulur. Fazla OH^- zayıf asitle birleşir ve onun çözeltiye H^+ iyonu bırakmasına neden olur. Bu durum, hidrojen iyonu derişiminde büyük değişim olmasını ve buna bağlı pH artışını engeller. Kanın asit-bikarbonat iyonu sistemi ve bazı hücrelerdeki asetik asit-asetat iyonu sistemi pH'ın bağıl kararlılığını sağlayan tampon sistemleri arasındadır. Tampon sistemleri, orta dereceli pH hasarlarıyla mücadelede etkilidir ancak asit ve bazdaki büyük artışlarda yetersiz kalabilir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

2.1 Atom Nedir?

Atom tüm maddelerin (elementlerin) temel birimidir. Hızlı hareket eden eksi yüklü elektronlarla çevrili, artı yüklü çekirdekten oluşur. Bir atomun, iyonik olmayan halde, çekirdeğinin etrafında dönen elektronların sayısı, çekirdekteki artı yüklü protonların sayısına eşittir.

2.2 Bir elementin atomlarının atom numarası ile atom ağırlığı arasındaki fark nedir?

Atom numarası, çekirdekteki protonların sayısına veya yörüngesel elektronların sayısına eşittir. *Atom ağırlığı*, çekirdekteki protonlar ve nötronların sayılarının toplamına eşittir. Nötron, çekirdekte bulunan ve kütlesi yaklaşık olarak protona eşit olan ancak elektriksel yükü olmayan bir partiküldür. Çekirdekte bulunan farklı partiküller, nükleonlar olarak isimlendirilir ancak biyologların ilgilendikleri temel partiküller nötron ve protonlardır. Fizikçiler, temel partiküller olarak düşünülen birçok nükleonun kendilerinden daha küçük kuark olarak isimlendirilen birimlerden oluştuğunu düşünmektedirler.

2.3 Bir elementin tüm atomlarının yapıları aynı mıdır?

Aynı elementin tüm atomlarının atom numaraları aynıdır ancak atom ağırlıkları farklı olabilir. Bu fark, atom çekirdeğindeki nötronların sayısındaki değişiklikten kaynaklanır. Bu değişkenler *izotoplar* olarak bilinir. Kimyasal tablolarda verilen standart atom ağırlıkları, belirli izotopların sıklığına bağlı olarak ortalamalarının alınmasıyla bulunur. Birçok izotop, fazla nötronların çekirdeğin yapısında ortaya çıkardığı değişiklikler nedeniyle kararsızdır. Bu durum, radyoaktif partiküller ve ışınların salımına neden olur. Bu tip radyoaktif izotoplar, belirli atomlar için işaret sağladığı için araştırmalarda önemlidir.

Bir atomun *kimyasal* özellikleri yörüngesel elektronların dizilimine bağlı olduğu için, bir elementin farklı izotopları kimyasal nitelikler açısından benzer davranır.

2.4 Elektronlar çekirdek etrafında nasıl bir düzende bulunurlar?

Daha önceki teorilerde, elektronların çekirdek etrafında güneş sistemindeki gezegenler gibi belirli yollarda döndüğü düşünülmekteydi. Şimdi ise elektronların kendilerine tanımlanmış konumlarında değişebileceklerine ancak çekirdeği çevreleyen belirli bir yolda veya yörüngede olmalarının en yüksek olasılık olduğuna inanılmaktadır. Bazı formülasyonlarda yörüngeler bulutlar (gölgeler) halinde gösterilir, bu bulutların en yoğun olduğu bölgeler, elektronun bulunma olasılığı en yüksek olan bölgedir. Bir atomun çekirdeğinin etrafındaki çok büyük boşlukta elektronun konumu, olasılık için matematiksel bir eşitliğe indirgenebilir.

2.5 Elektronları çekirdek etrafındaki orbitalinde tutan şey hakkında tahmininiz nedir?

Tanımlı yörüngelerinde dönen elektronların kararlılığı, artı yüklü çekirdek ile eksi yüklü elektronlar arasındaki çekim gücünün dengesinden ve dönen elektronların merkezkaç kuvvetinden (merkezden dışarı doğru) kaynaklanmaktadır.

2.6 Bir yörünge ile kabuk arasındaki fark nedir?

Kabuk, çekirdek etrafında bir veya birden fazla yörünge içeren enerji seviyesidir. *K kabuğu* olarak isimlendirilen birinci kabuk, iki elektrona kadar bulundurabilen bir küresel yörünge içerir. Çekirdekten daha uzak olan ikinci kabuk dört yörünge içerir. Bu yörüngelerden her biri iki elektron bulundurabildiğinden, bu ikinci, daha yüksek enerji seviyeli kabuk tam dolu hale gelirken sekiz elektron içerir. Bu ikinci kabuk *L kabuğu* olarak adlandırılır; *M kabuğu* olarak isimlendirilen üçüncü kabuk, dört ile dokuz arasında yörüngeye sahip olabilir. Daha karmaşık atomlarda yediye kadar kabuk sayısı (K ile Q boyunca) olabilir. İlk kabuk tek bir küresel yörünge içerir. İkinci kabuk bir küresel yörünge ve merkez eksenleri birbirine dik olan üç halter şekilli yörüngeyi kapsar.

Atom yapısının inceliği, elektronların çekirdeği çevreleyen eş merkezli kabuklara aşamalı olarak eklenmesine bağlıdır. En basit atom, hidrojen, çekirdeğinin etrafında dönen bir elektron içerir. Helyum K kabuğunda iki elektrona sahiptir. Atom numarası üç olan lityum iç kısımda tamamlanmış K kabuğu ve L kabuğunda bir elektron içerir. Atomlar, her bir açık kabuğu tam olarak dolana kadar bu kabuklara elektron ekleyerek karmaşıklık açısından artış gösterirler. Genelde (ancak her zaman değil), çekirdeğe en yakın kabuklar dıştaki kabuklara elektron eklenmeye başlamadan önce dolar, çünkü atomsal kararlılık uzayda elektronların belirli düzenine ait en düşük enerji seviyesine bağlıdır.

2.7 Atomların diğer atomlarla etkileşimlerinin temeli nedir?

Doğada gerçekleşen tüm kimyasal tepkimelerin sebebi, atomların dış kabuklarını dolu hale getirmeye olan ihtiyaçlarıdır. Dış kabuklarında halihazırda elektronların tam doluluğuna sahip atomlar kimyasal olarak tepkimeye girmez; bağıl olarak inert olan ve soygaz olarak bilinen element serisini oluşturur. Örnekler, atom numarası 2 olan ve dolu K kabuğuna sahip helyum ve atom numarası 10 olup dolu L kabuğuna sahip olan neondur.

Hemen hemen diğer tüm atomlar, dolu dış kabuklarla sonuçlanan yapılar oluşturmak için bir diğeriyle etkileşir (tepkimeye girer). Atomların bu kombinasyonları moleküller olarak isimlendirilir. Bazı moleküller yüzlerce hatta binlerce atomdan oluşup yüksek derecede karmaşık olabilirken, diğerleri iki veya üç atom içerebilir. Tek tip atomlar elementleri oluşturan birimler iken, farklı tip atomların kombinasyonları (molekülleri) bileşikleri oluşturur.

2.8 Atom ve moleküller arasında oluşan etkileşim tiplerine dört adet örnek veriniz.

İyonik bağlar, kovalent bağlar, hidrojen bağları ve van der Waals kuvvetleri.

2.9 Kalsiyumun (Ca) atom numarası 20'dir. İyonik bağ yaptığı bilindiğine göre, kalsiyumun iyonik durumundaki yükünün ne olmasını beklersiniz? Klor (Cl) ile hangi bileşiği oluşturmasını beklersiniz?

Kalsiyum dış kabuğunda fazladan 2 elektron barındırır (20 = 2 – 8 - 8 – 2). Bu iki elektronu vererek dış kabuğunda sekiz elektron ile kararlı duruma ulaşır. Bu nedenle iyonik halinde +2 yüke sahiptir ve Ca^{+2} şeklinde gösterilir. Klorun dış kabuğunu doldurması için bir elektrona gereksinim duyması nedeniyle, iki klordan her biri kalsiyumun bir elektronunu alır ve bir iyonik bileşik olan $CaCl_2$ (kalsiyum klorür) ortaya çıkar.

2.10 Azotun atom numarası 7'dir ve kendisiyle N_2 oluşturmak üzere kovalent bağ yapar. Azotun kovalent bağ yapmasını elektronlar açısından açıklayınız.

Toplam yedi elektronu olan azot dış kabuğunda beş elektrona sahiptir ve bu nedenle sekiz elektron içeren kararlı bir dış kabuğa ulaşmak için üç elektrona daha ihtiyacı vardır. Her bir azotun üç elektronunu bir başka azotla kovalent olarak paylaştığı bir üçlü bağ yaparak, iki azot atomu da dış kabuklarında kararlı hale ulaşır.

2.11 Elementlerin gerçekleştirdikleri kimyasal tepkimeler ile periyodik tablodaki yerleri arasındaki ilişki nedir?

İlk olarak 1869 yılında Dmitri Mendeleev tarafından geliştirilen periyodik tablo, tüm elementlerin artan ağırlıklarına göre bir dizilimi ifade eder. Şu anda yaklaşık 106 farklı element mevcutken, on dokuzuncu yüzyılda sadece 89'u bilinmekteydi. Listelenen elementlerin kimyasal özelliklerinin bir periyodiklik veya tekrarlayan düzen gösterdiği bulunmuştu. Eğer elementler artan atom numarasına göre sıralanırsa, yatay sıralardaki atomların bir elektron durumundan dolu dış kabuk durumuna kadar bir örüntü belirir. İlk sıra hidrojenle başlar ve helyum ikinci ve son üyedir, çünkü helyum K kabuğundaki iki elektronla tam dolu haldedir. Bununla birlikte, bir sonraki en yüksek atom ağırlığına (3) sahip olan element lityum da dış kabuğunda sadece bir elektron bulundurur. Dış kabuklarında artan sayıda elektrona sahip altı diğer element takip eder. Bunlardan sonuncusu, atom numarası 10 olan ve sekiz elektronlu dolu dış kabuğa sahip neondur. Üçüncü satır, atom numarası 11 olan sodyumla başlar ve atom numarası 18 olan soy gaz argonla biter.

Atom numarasının arttığı her yatay sıra *periyot* olarak isimlendirilir. Dış elektronlarının sayısı bakımından benzer olan dikey sıralar *grup* oluşturur. Periyot serilerinin son elementi olan soy gazlar bir grup meydana getirir; dış kabuklarında bir elektron bulunduran tüm elementler de başka bir grup oluşturur. Elementlerin kimyasal özellikleri dış elektronlarının düzenine doğrudan bağlı olduğundan, bir grup oluşturan bütün elementler genellikle benzer kimyasal özelliklere sahiptir. Tüm elementlerin periyodikliğinin temelinde ilk gözlemlenen özellik budur.

2.12 Kimyasal tepkimeler nasıl ifade edilir?

Bütün kimyasal tepkimeler bağların tekrar yapılandırılmasını içerir. Bu tepkimeler genellikle tepkenlerin (değişime uğrayan moleküllerin) solda ve oluşan ürünlerin sağda konumlandırıldığı kimyasal bir denklem şeklinde ifade edilir. Tepkimenin yönünü bir ok, tepkenlerden ürüne doğru belirtir. Tipik bir tepkime $A + B \rightarrow C + D$ şeklinde ifade edilir. Tepkimede rol alan tüm moleküller (veya atomlar), atomların çeşitlerini ve sayılarını basit şekilde gösteren bir formül olarak yazılır. Bu sayede, eğer A su ise, hidrojenin sembolü H ve oksijenin sembolü O olduğundan, H_2O şeklinde yazılır; bir su molekülünde iki hidrojen atomu bir oksijen atomuna kovalent bağ ile bağlanmıştır.

2.13 Bir kimyasal denklemin iki tarafı neden denk olmalıdır? Suyun hidrojen (H_2) ve oksijenden (O_2) üretimi için denklemi denkleştiriniz.*

Kütlenin korunumu kanunu bize maddenin vardan yok, yoktan var edilemeyeceğini söylediğinden, tüm denklemler denkleştirilmek zorundadır; bu, denklemin bir tarafında bulunan atomların yok edilemeyeceğini, aynı sayı ve çeşitte atomun denklemin diğer tarafında gözükmesi gerektiğini ifade eder. Suyun, hidrojen ve oksijenin basit birleşimiyle oluşmasını göstermek için aşağıdaki denklemi seçebiliriz

$$H_2 + O_2 \rightarrow H_2O$$

Ancak bu denklem denkleştirilmemiştir çünkü denklemin her iki tarafında farklı sayıda atom vardır. Denklemde her molekülden kaç tane bulunduğunu gösteren katsayılar değiştirilerek denkliğe erişilir:

$$2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O$$

Denklem şimdi denkleştirilmiştir.

2.14 Bütün tepkimeler tamamen sonlanır mı?

Gerçekte tüm tepkimeler tamamen sonlanmaz. Tepken ve ürünlerin derişimlerinin oranının sabit bir orana eriştiği noktada denklik durumuna veya dengeye ulaşılır. Bu oran *denge sabiti* olarak bilinir ve her kimyasal tepkime için farklıdır.

Bir denklem, iki tepkime arasında bir denklik olarak görülebilir- tepkenlerin ürüne dönüştüğü bir ileri tepkime ve ürünlerin tepkenleri oluşturmak için etkileşime girdiği bir geri tepkime. Tepkimelerin çoğu geri döndürülebilirdir (tersinirdir) ve okların her iki yönü gösterdiği bir kimyasal tepkime yazılması daha uygundur:

$$A + B \rightleftharpoons C + D$$

Tepkenler ilk karıştırıldığında ileri yöndeki tepkime baskındır. Ürünler oluştukça, tepkenleri meydana getirmek üzere etkileşime girerler ve geri yöndeki tepkime artar.

Dengedeyken ileri ve geri yöndeki tepkimelerin devam ettiği ancak net değişimin olmadığına dikkat edilmelidir; başka bir deyişle, ileri tepkime geri tepkime tarafından tam olarak dengelenir. Bu denge durumu sadece belirli sıcaklık, basınç vb. koşullarda görülür. Eğer bu çevresel koşullar değişirse denge de değişir. Kimyasal etkileşim alanını terk eden bir maddenin oluşumu da dengeyi değiştirmeye eğilim gösterir. Sonucunda gaz veya çökelti oluşan tepkimelerde, ürünlerin geri tepkime gerçekleştirmek için birbirleriyle etkileşime girmeleri için yeterli olanakları olmadığından, tepkime ileriye yönlenir. Her ne kadar bazı kimyacılar tüm tepkimeleri teoride tersinir olarak görse de, birçok tepkimede ileri veya geri yöndeki tepkime o kadar baskındır ki, bütün pratik uygulamalarda tersinmez olarak kabul edilir.

2.15 Molekül veya atomlar kimyasal değişimler ortaya çıkarmak için nasıl etkileşime girerler?

Bütün kimyasal maddelerin "sosyal etkileşimlerinin" temeli, atomların dış kabuklarını doldurmak için bağ yapmaya olan eğilimleridir. Bu bağlar bozulabilir, sadece arkadaşça yeni bağlar oluşabilir ve evlilikler değişime uğrayabilir, yeniden düzenlenebilir. Bununla birlikte, çoğu kimyasal madde, katılan moleküller birbirleriyle yakın temas halinde bulunmadığı sürece değişim göstermez. Katı blok halindeki maddeler, kendi sınırları haricinde diğer maddelerle gözle görünür şekilde etkileşmez. Çözelti oluşturmak amacıyla sıvıda çözünen gazlar ve diğer maddelerin, diğer moleküllerle etkileşime girmesi olasılığı daha yüksektir. Gazların *kinetik moleküler hipotezine* göre, bir gazın molekülleri sabit hızlı harekettedirler ve sürekli çarpışırlar. Bu çarpışmalar kimyasal değişimin temelini oluşturur. Benzer şekilde, bir çözeltide sıvı (çözücü) içinde çözünen maddeler çok iyi şekilde dağılırlar, rastlantısal ve hızlı hareket halindedirler ve bu nedenle kimyasal değişim için olanakları vardır.

Sıcaklıktaki artış hareketi hızlandırır, partiküllerin çarpışma sayılarını çoğaltır ve etkileşim hızını arttırır. Moleküllerin ortamda dağılım derecesi de artar (tamamen çözünmüş moleküller kısmen çökelmiş olanlara göre daha

* Hidrojen ve oksijen gibi atomlar, doğada elementlerin tek atomu yerine, iki veya daha fazla atomu şeklinde bulunmaya eğilim gösterir.

fazla etkileşime girer). Tepkimeye giren maddelerin derişiminin artması da, daha fazla çarpışma olma olasılığını arttırdığından, tepkime hızının artmasına neden olur.

2.16 Bir çözeltide derişim nasıl ölçülür?

Bir maddenin derişimi, o maddenin, bir ortamın belirli hacmindeki miktarıdır. Kandaki bileşenlerin derişimleri genellikle yüzde olarak, o bileşenin 100 mililitre (ml) kanda miligram (mg) olarak miktarı ile ifade edilir. Bu nedenle, yüzde 95 kan şekeri derişimi, tam kanın her 100 ml'sinde 95 mg şeker (genellikle glikoz) olduğu anlamına gelir.

Kütlece yüzde, derişimleri ifade etmek için en iyi yol değildir çünkü ağır moleküller içeren çözelti, aynı yüzde değerine sahip ancak daha hafif moleküller içeren çözeltiden daha az sayıda molekül içerir. Bu durum, bir odada toplam 1000 lb kütleye sahip obez insanların sayısının, aynı toplam kütleye sahip zayıf insanların sayısına göre daha az olması ile örneklenebilir. Kimyasal tepkimelerin hızları ortamda var olan moleküllerin sayısına bağlı olduğundan, derişim için sadece molekül sayısını hesaba katan bir standartın kullanılması tercih edilir.

Mol, bir maddenin molekül kütlesinin gram cinsinden ifadesi olarak tanımlanır. Bu nedenle, bir mol su 18 g sudan oluşurken, bir mol amonyak (NH_3) 17 g gaz içerir. Herhangi bir molekülün (veya atomun) bir molü aynı sayıda moleküle (veya atoma) sahip olduğundan, kimyasal tepkimelerde tepkenler ile ürünlerin karşılaştırılmasında molar derişiın daha kullanışlıdır. Molar derişim (*M*), bir litre toplam çözeltide çözünen maddenin mol sayısı olarak ifade edilir. Bir maddenin eşmolar derişimleri eşit sayıda moleküle sahiptir. Bir maddenin 1 *M* çözeltisindeki moleküllerin sayısı $6{,}02 \times 10^{23}$'tür ve *Avogadro sayısı* olarak bilinir. Bu aynı zamanda bir gazın standart sıcaklık ve basınçta 22,4 litresindeki molekül sayısıdır.

Bazı moleküller, hidrojen gibi basit atomların birden fazlası ile bağlanma kapasitesine sahip atom veya iyonik gruplardan oluşur. Bu nedenle oksijen, iki farklı hidrojen atomuyla kovalent bağ yapabilir. Benzer şekilde, sülfat iyonu (SO_4^{2-}) iki sodyum iyonuna iyonik olarak bağlanabilir. Atomların veya iyonların birleştirme kapasitesi *değerlik* olarak bilinir. Açıkça görülmektedir ki, değerliği 3 olan bir atom, kimyasal bir birleşimde değerliği 1 olan üç atom kadar etkilidir. Birleştirme gücündeki değişikliği açıklamak için derişimler bazen normalite (*N*) biriminde ifade edilir. Bu birim, çözeltinin litresindeki eş değer gram ağırlığı sayısıdır. *Eş değer gram ağırlığı* molar ağırlığın değerliğe bölümüdür. Farklı çözeltilerin benzer normaliteleri, hacimler aynı olduğu durumda her zaman birbirine denktir.

2.17 *Difüzyon*, moleküllerin içinde bulundukları bir ortam veya kabın her tarafına dağılmaya olan eğilimleridir. Difüzyon osmozdan ne açıdan farklıdır; ne açıdan benzerdir?

Difüzyon, yarı-geçirgen bir zar (membran) olmadığı durumda *çözünen maddenin* hareketidir. Osmoz, çözücü moleküllerinin yarı-geçirgen bir membrandan geçişini kapsayan, difüzyonun özel bir durumudur. Bu iki süreç, her ikisinde de moleküllerin hareketinin çarpışma ve geri sekme sonucunda çarpışmaların daha az olduğu bölgelere, yani, aynı tip molekülden daha az bulunan alana (kalabalık bölgeden daha az kalabalık bölgeye) doğru ilerlemesi açısından benzerdir.

2.18 Bir marul yaprağının suya konması yaprağı neden daha taze hale getirir?

Yaşayan hücreler bir ortama konduğunda çevreleriyle osmotik dengede olabilirler, bu durumda hücre içine ya da dışına net su akışı olmaz. Böyle bir ortam *izotonik* veya *izosmotik* olarak tanımlanır. Eğer ortamda çözünenlerin derişimleri hücredekinden fazlaysa, çevre hipertonik olur ve daha yüksek osmatik basınca sahip derişik ortam tarafından hücreden su alınır. Eğer hücre, hücre içi derişimine göre daha seyreltik bir ortama konursa, bu hipotonik çevreden su alır ve şişer. Yaprağın taze hale getirilmesi, özenli salata hazırlayıcıları tarafından salata yaprağının suya konmasıyla gerçekleştirilir, hücreler su absorblar ve kısıtlayıcı hücre duvarına karşı şişer, sonuç olarak genel bir tazelik ortaya çıkar. Bir diğer osmotik olay da magnezyum tuzlarının bağırsağın iç kısmına su çekmesi sayesinde kabızlık giderici olarak etki etmesidir.

2.19 Enerjinin değişimlerini kapsayan kanunları açıklayınız.

Enerji dönüşümleriyle ilgili kurallar termodinamiğin üç yasasıdır. Birinci yasa (enerjinin korunumu) enerjinin yoktan var, vardan yok edilemeyeceğini, bir dönüşümde enerji girişinin enerji çıkışına eşit olması gerektiğini belirtir.

İkinci yasa, enerjinin değiştiği sürece faydalı iş kapasitesinin yok olduğu dağınık durumlara düşmeye eğilim gösterdiğini belirtir. *Entropi*, enerjinin düzensiz ve gelişigüzel niteliğinin bir ölçüsüdür ve ikinci yasa, bir dönüşümde entropinin doğal eğiliminin artış yönünde olduğu şeklinde ifade edilebilir. Bu nedenle, toplam enerji

girdisi geri kazanılan toplam enerjiye her zaman eşitken, bu enerjinin faydalı iş için kullanılabilme yeteneği sürekli azalır. Yüksek derecede karmaşık düzenin sürdürülmesi gereken canlı sistemlerde sürekli direnç gösteren düşman entropi veya düzensizliğe eğilimdir.

Üçüncü yasa, mükemmel bir kristalin mutlak sıfır sıcaklıkta sıfır entropiye sahip olduğunu ifade eder; yani, kristal en yüksek düzen durumundadır. Bu yasa biyologlar için ilk iki yasa kadar faydalı değildir, ancak, ideal kristal halini şüphesiz içermeyen veya moleküler hareketin mümkün olmadığı mutlak sıfır sıcaklığına ulaşamayan hemen hemen bütün doğal hallerde düzensizliğin hakim olduğunu vurgular.

2.20 Nükleer tepkimelerdeki enerji girişi ile çıkışı arasındaki belirgin tutarsızlık termodinamiğin birinci kanunu ile neden çelişmemektedir?

Fizyon ve füzyon gibi (atom ve hidrojen bombalarında olduğu gibi) nükleer dönüşümlerde çok büyük miktarda gerçekleşen enerji salımını, bu tepkimeler sırasındaki kütlenin kaybolması ve bu kütlenin Einstein'ın $E = mc^2$ eşitliğine göre enerjiye dönüşmesi ile olmaktadır. Madde (kütle) bu durumda enerjinin özel bir durumu olarak kabul edilir ve nükleer mekanizmalardaki çok yüksek miktardaki enerji salımının hesaplanması için nükleer tepkimeler sırasındaki kütle kaybı, ışık hızının karesi olan c^2 ile çarpılır.

2.21 Ekzergonik tepkime ifadesi ile ne kastedilmektedir?

Ekzergonik tepkime, tepkime sürecinde enerjinin salındığı bir tepkimedir. Başlangıç durumunun potansiyel enerjisi, bitişteki durumun potansiyel enerjisinden fazladır, bu tepkime, yokuşun tepesindeki bir taşın aşağı yuvarlanma eğilimi gösterdiği gibi, kendiliğinden gerçekleşme eğilimindedir. Her ne kadar bir ekzergonik tepkime gerçekleşme eğilimde olsa da, yokuşun tepesindeki taşın aşağı yuvarlanmaya başlaması için itilmesinin gerektiği gibi, bir aktivasyon sürecine ihtiyaç duyabilir. Enzimlerin tepkimelerin başlatılmasında veya tepkime hızlarının değiştirilmesindeki rolü Bölüm 3'te ele alınmıştır.

Ekzergonik tepkime kavramının tam olarak anlaşılması için matematiksel bir analiz yardımcı olabilir. Sistemin toplam enerjisi H (ısı) olarak tanımlanır. Her tepkimede sistemin toplam enerjisinde başlangıçtaki duruma göre değişiklik olur. Yunanca bir harf olan delta (Δ) değişimi ifade ettiği için, ΔH sembolü toplam enerji değişimini (*entalpi* değişimi olarak da bilinir) temsil eder. Toplam enerjideki değişim iki bileşenden oluşur. Biri, ΔG ile gösterilen, sistemin serbest enerjisindeki değişimdir. Serbest enerji faydalı işe dönüşebilen veya bu tip bir işe daha sonra dönüşmek üzere depolanan bileşendir.

Toplam enerjinin ikinci bileşeni entropideki değişimdir ΔS. Eğer entropi artarsa, ulaşılabilir toplam enerji de artar çünkü sistem "yokuş aşağı" hareket etmektedir. Entropi değişimi sıcaklığa bağlı olduğundan, entropi faktörü $T\Delta S$ ile gösterilir. Şimdi, bir dönüşümün toplam ısı (veya enerji) değişimi için bir eşitliğe sahibiz:

$$(1) \qquad \Delta H = \Delta G + T\Delta S$$

Eğer ΔH eksi olursa ısı çevreye verilir ve tepkime ekzotermiktir. Bununla birlikte, tüm ekzotermik tepkimeler aynı zamanda ekzergonik (iş yapabilir) değildir. Bir tepkimenin ekzergonik olduğunun düşünülebilmesi için, serbest enerji açığa çıkarması (ΔG'nin eksi olması) gerekir. Eşitlik 1'den, eğer entropideki değişim (ΔS) eksi ve yeterince büyük olursa, ΔG artı (*endergonik*) olsa bile ΔH'ın eksi (ekzotermik) olabileceği açıktır. Eşitlik 1'i daha iyi ifade etmenin yolu belki şu şekilde olabilir:

$$(2) \qquad \Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

Burada ΔH artı olsa (enerji alsa) bile, entropideki artışın yeteri kadar büyük olması koşuluyla, ΔG'nin eksi de olabileceğini (serbest enerji açığa çıkarabileceğini) açıkça görmekteyiz. Deriye eter uygulanırsa, buharlaşmanın çevreden ısı alınmasıyla (ΔH artı) gerçekleşmesine rağmen, buharlaşır. Bu ekzergonik tepkime, ısı (enerji) alınmış olduğu halde yokuşaşağıdır veya kendiliğinden gerçekleşir. Bir gazın oluşumundaki entropi artışı o kadar büyüktür ki, G'nin değeri eksidir.

2.22 Endergonik tepkime ifadesi ile ne kastedilmektedir ve endotermik tepkimeden farkı nedir?

Endergonik tepkimeler yokuş yukarı tepkimelerdir ve artı G değerleriyle karakterize edilirler. Endergonik tepkimelerde serbest enerji tepkime sürecinde alınır; kimyasal tepkimelerde bu serbest enerji ürünlerin yüksek enerjili bağlarında depolanabilir. Serbest enerji yaratılamadığından, endegonik süreci devam ettirmek için serbest enerjinin salındığı, eşlik eden bir ekzergonik tepkimeden gelmesi gerekir. Bir organizmadaki çeşitli endergonik veya yapım süreçleri, her zaman, enerji açısından zengin moleküllerin yıkıldığı bir ekzergonik süreçle bağlantılıdır. Bir otomobilde mekanik hareket, enerji açısından zengin yakıtın, su ve karbon dioksit gibi enerji açısından fakir yan ürünlere yıkımsal dönüşümü ile elde edilir.

Her ne kadar çoğu endergonik süreçler, ısı sistem tarafından soğurulduğundan aynı zamanda endotermik olsa da, bu durum her zaman geçerli değildir. Bir kez daha entropideki değişim göz önünde bulundurulmalıdır. Biyolojide biz genelde bir tepkimenin ekzergonik olup olmadığıyla, kendiliğinden gerçekleşip gerçekleşmeyeceğiyle veya endergonik olup olmadığıyla, serbest enerji eklenmesinin gerekip gerekmediğiyle ilgileniriz. Isının aktarımı genellikle ikincil derecede önemlidir.

2.23 Suyun hangi niteliği suyu bu kadar özellikle hayat için vazgeçilmez yapar?

Hayati fonksiyonları destekleyen suyun özellikleri, büyük oranda moleküldeki hidrojen ve oksijen arasındaki bağların düzeniyle ve elektronların buna bağlı dağılımlarıyla ilişkilidir. Sudaki oksijen ve hidrojenler kovalent bağ oluştursa da, ortaklaşılan elektron çifti oksijenin etki küresine daha yakın durur ve bu nedenle dipol oluşturur. Herhangi bir H_2O molekülünün hidrojenleri dipolün artı uçları iken, oksijen ucu çift eksi kutbudur. Bir H_2O molekülünün iki hidrojen ucu diğer iki su molekülünün oksijen uçlarına çekilirken, oksijen ucunun çift eksi yükü başka iki su molekülünün hidrojen uçları tarafından çekilir. Diğer dört su molekülünün hidrojen bağı yapması, sulu sistemleri kararlı hale getirme eğilimi olan suyun özelliklerini meydana getirir. Hidrojen bağları sürekli oluşturulur ve bozulur, bu süreç, bir yandan suyun akmasını sağlarken, eş zamanlı olarak sıcaklık ve basıncın geniş bir aralığında suyu sıvı halde tutan güçlü bir bağlılık sağlar.

2.24 Suyun dipol doğası hangi özgün yollarda hayatın devamını destekler?

Canlı maddeler son derece karmaşıktır. Bu karmaşıklığı destekleyen her ortam, çok çeşitli maddeleri barındırır. Su evrensel bir çözücü olup, bilinen diğer tüm sıvılara göre daha fazla çeşitte çözünen madde tuttuğundan, karmaşıklığı destekleyen ideal ortamdır. Su aynı zamanda, var olan en kararlı maddelerdendir. Bu durum, su bazlı moleküllerin uzun vadeli sürekliliğini garantiler. Suyun sıvı olarak kalma eğilimi, kuruma veya donmanın kolayca olmamasını sağlar. Bu özellik, sıvı haldeki suyun hali hazırda yüksek olan kaynama noktasını yükselten ve donma noktasını düşüren çözünmüş maddelerin etkisiyle pekiştirilir. Su aynı zamanda içinde bulunduğu kabın çeperlerine yapışma eğilimi gösterir. İnce tüplerde (kapiler) su, yapışan moleküllerin suyun diğer moleküllerini hidrojen bağları nedeniyle kendileriyle birlikte sürüklemesiyle oldukça yükseğe çıkar. Bu özellik, suyun topraktaki çok küçük boşluklardan bitkinin köklerine taşınmasında büyük rol oynar. Bitişik su molekülleri arasında var olan büyük bağlılık, bazı böceklerin yoğun yüzey molekülleri üzerinde yürümesini sağlayan, suyun yüksek yüzey gerilimine neden olur. Yüzey gerilimi yüksek olduğunda, *yüzey aktif madde (sürfaktan)* adı verilen çeşitli maddelerle düşürülebilir. Yüzey geriliminin düşürülmesi, organizmalarda bazı gerekli hareketlere olanak sağlar.

Suyun davranışlarından belki de en özgünü, donma sonucu genleşme eğilimidir. Diğer tüm maddeler gibi, su, sıcaklığı düştükçe küçülme eğilimi gösterir. Bu nedenle yoğunluğu (birim hacim başına kütlesi), azalan sıcaklıkla artar. Ancak 4°C'de, sıcaklık düşüşü devam ettikçe genleşmeye başlar. Donma sırasında genleşme devam eder, öyle ki buz, aynı sıcaklıktaki sudan bile daha az yoğundur. Düşük sıcaklıklardaki bu aykırı durumun birkaç faydalı sonucu vardır. Buz oluştuğunda, bir gölet veya akarsuyun yüzeyinde batmadan yüzme eğilimi gösterir, böylece bu su kütleleri yukarından aşağı doğru donar ve sucul organizmaların hayatta kalmasını ve dondurucu havada aktivitelerini sürdürme olanağı sağlayan yalıtkan bir buz tabakası meydana getirir. Aynı zamanda, göllerin ve göletlerin yüzey ve dip suları her yıl iki kere besin maddelerini yüzeye ve oksijeni dip bölgelere taşıyacak şekilde karşılıklı yer değiştirir (dikey taşınım). Bu durum doğrudan doğruya, sıcaklıktaki düşüş ve bunu izleyen, 0°C'ye yaklaşan çok düşük sıcaklıktaki suyun yüzeye geri hareket etmesi ve donmaya başlamasına neden olan 4°C'nin altındaki genleşmenin sonucu olan suyun artan yoğunluğuna bağlıdır. Sonuç olarak, su, organizmalara sıcaklık dalgalanmalarına karşı içsel ve dışsal kararlılık sağlar.

2.25 Su organizmalar için iç ve dış sıcaklık kararlığını nasıl sağlar?

Su, organizmanın ve destekleyen dış çevresinin sıcaklık kararlılığını sağlamada en önemli rolü oynar. Uç değerlerdeki sıcaklık, hücrenin yapısal bileşenlerini tehdit ettiği ve kimyasal aktivitenin temposunu değiştirdiği için, suyun organizma içinde ve dışındaki sıcaklık tamponu rolü yaşamsal öneme sahiptir. Alışılagelmiş maddeler içinde su, en yüksek özgül ısıya sahiptir, bu özellik, soğurulan ısının miktarıyla bu ısı soğurması sonucu sıcaklıkta meydana gelen artışı ifade eder. Bir gram su, sıcaklığını bir derece arttırmak için bir kalori ısı soğururken, alüminyum gibi maddeler bir kalorinin küçük bir kısmıyla benzer şekilde bir derecelik artış gösterir. Bu açıdan, su bir ısı deposu gibi davranır; sıcaklıkta düşük seviyede bir artışla büyük miktarda ısı soğurur. Bu tamponlama nedeniyle, suya yakın olan alanlar, iç bölgelere göre daha ılıman sıcaklıklara sahip olmaya eğilim gösterirler.

Su aynı zamanda, sıvı su katı buz oluşturduğunda ısı salınımını içeren bir olgu olan, yüksek gizli füzyon ısısına sahiptir. Bu nedenle suyun donması, sıcaklığın daha fazla düşmesine ters etki gösteren ısı ortaya çıkarır. Buz ve suyun karışımı sıcaklık açısından kararlı bir sistem oluşturur-sıcaklıktaki düşüş donmaya neden olur ve ısı açığa çıkar; sıcaklıktaki artış buzun erimesine neden olur ve yaklaşık 80 kalori ısı soğurulur. Çevrede, bu

dönüşümler sıcaklıktaki keskin değişimlere direnç gösterir ve organizmaların değişen mevsimlerle ortaya çıkan sıcaklık dalgalanmalarına daha kolay uyum sağlayabilmelerine imkan verir.

Su aynı zamanda, alışılagelmiş tüm doğal maddeler içinde en yüksek gizli buharlaşma ısısına sahiptir. Su molekülleri arasındaki güçlü çekim kuvvetleriyle ilişkili olan bu özellik, 1 g sıvı suyu kaynama sıcaklığında (100°C) 1 g su buharına dönüştürmek için gerekli ısı enerjisi miktarı olarak ifade edilir. Bununla birlikte su, daha düşük sıcaklıklarda da buharlaşır ve ne zaman bu durum gerçekleşse, sıvı moleküllerini daha hızlı hareket eden buhar moleküllerine dönüştürmek için büyük miktarda ısı alınır. Bu durum, neden terleme ve ardından gelen buharlaşmanın vücudun yüzeyini soğutmaya ve sıcak bir günde aşırı ısı artışını engellemeye eğilim gösterdiğini açıklar. Nemli günlerde buharlaşma yoluyla soğutma engellenir.

2.26 Neden pH değerlerinde 0 alt limit ve 14 üst limit vardır?

Bu 0 ile 14 aralığı sulu sistemlerle ilişkili bir aralıktır. pH 0, suda en güçlü asitlerin çözünmesiyle karşılaşılabilecek en yüksek konsantrasyon olan $[10^0]$ veya 1 *M* hidrojen konsantrasyonunu ifade eder. Her ne kadar asitin daha güçlü konsantrasyonları kuramsal olarak elde edilebilse de, H^+ için 1 *M* seviyesinin ötesinde çözünemezler. Benzer bir durum yüksek pH seviyelerindeki güçlü bazlar için de geçerlidir.

2.27 Eğer bir sulu çözeltinin litresinde $6{,}02 \times 10^{-15}$ OH^- molekülü varsa, çözeltinin pH'ı kaçtır?

pH molar derişime bağlı olduğundan, öncelikle litredeki OH^- iyonlarının molü belirlenmelidir:

$$6.02 \times 10^{15} \quad \text{molekül} \quad \frac{1 \text{ mol}}{6.02 \times 10^{23} \text{ molekül}} = 10^{-8} M$$

Bu nedenle çözelti 10^{-8} *M* derişimde OH^- iyonu içerir. Ancak, pH H^+ iyonlarının derişimine bağlıdır. Bu derişim, suyun denge sabiti eşitliğinden belirlenebilir.

$$[H^+][OH^-] = 10^{-14} M$$

Bu nedenle,

$$[H^+][10^{-8}] = 10^{-14} M$$

$$[H^+] = 10^{-6} M$$

ve

$$\text{pH} = -\log[H^+] = -\log 10^{-6} = -(-6) = 6$$

2.28 Karbon dioksit (CO_2), hücreler tarafından metabolizmanın bir yan ürünü olarak hücre dışı sıvıya salındığında, birçoğu suyla karbonik asit meydana getirmek için birleşir:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3$$

Hücrelerin düzgün şekilde çalışabilmesi için dar bir pH aralığı verildiğine göre, bu asitin oluşması organizmaya neden zarar vermemektedir?

Yüksek hayvanlarda hücre dışı sıvı, diğerlerinin yanında, karbonik asit-bikarbonat iyon sistemi ile tamponlanır. Sodyum, potasyum, magnezyum ve kalsiyum bikarbonat gibi bikarbonat iyonu (HCO_3^-) tuzları, karbonik asitin parçalanması sonucu ortaya çıkan H^+ iyonlarına karşı sıvıları tamponlar ve böylece kayda değer bir pH düşüşünü engeller.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

2.29 Bir atomun kimyasal özellikleri daha çok, atomun (*a*) atom numarasıyla. (*b*) atom kütlesiyle. (*c*) çekirdeğindeki nötron sayısıyla, (*d*) yukarıdakilerin hepsiyle. (*e*) yukarıdakilerin hiçbiriyle, ilişkilidir.



2.30 Aynı atom numarasına ancak farklı atom kütlesine sahip atomlara ..... denir.

2.31 İkinci elektron kabuğunda (en fazla) (*a*) toplam iki elektron. (*b*) toplam sekiz elektron. (*c*) iki yörünge. (*d*) dört yörünge. (*e*) (*b*) ve (*d*)'nin ikisi birden, bulunabilir.

2.32 Soy gazlar diğer elementlerle kolayca birleşir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.33 Polar bağlar, bir elektron çiftinin iki atom tarafından paylaşılmasıyla oluşur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.34 Hidrojen bağları göreceli olarak zayıftır ancak protein ve nükleik asitlerin üç boyutlu yapılarında önemli rol oynarlar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.35 Periyodik tabloda tek bir grup oluşturan atomlar benzer kimyasal özelliklere sahiptir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.36 Denge sabitinin yüksek değeri, denge durumunda tepkimenin sağa ilerlediğini gösterir çünkü tepkimenin ürünlerinin (C, D) derişimi tepkenlerin (A, B) derişiminden fazladır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.37. Bir maddenin 3 *M* derişimi, o maddenin 1 *M* derişiminin üçte biri kadardır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.38 Bir çözeltinin bağlaşık özellikleri çözeltide bulunan çözünen partiküllerin sayısına bağlıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.39 Marul, bir hipertonik çözeltiye konarak taze hale getirilebilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.40 H_2SO_4'ün 1 *N* çözeltisi, çözeltinin litresi başına yaklaşık 0,5 mol bileşik içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

2.41 Suyun hangi faydalı özelliği okyanuslarda fotosentez gibi ışık tepkimelerinin olmasına olanak sağlar?

2.42 Eğer bir amip, bir yengeç için hipertonik olan bir çözelti ile izotonik ise, bu organizmalar çözeltiye batırıldığında su hangi organizmanın içine net akış gösterir?

2.43 Suya çözünen maddeler eklenmesi neden antifiriz gibi davranır?

2.44 Eğer 3 g H_2O bir yüzeyden buharlaşırsa, soğurulan kalori miktarı _____ olur.

2.45 0,001 *M* asit çözeltisinin pH'ı kaçtır?

2.46 Balıklar oksijenlerini ortamlarındaki su moleküllerinden mi alırlar?

CEVAPLAR

2.29 (*a*)

2.30 İzotoplar

2.31 (*e*)

2.32 (*b*)

2.33 (*b*)

2.34 (*a*)

2.35 (*a*)

2.36 (*a*)

2.37 (*b*)

2.38 (*a*)

2.39 (*b*)

2.40 (*a*)

2.41 Şeffaflık

2.42 Yengeç

2.43 Eklenen çözünen madde donma noktasını düşürür

2.44 1620 kalori

2.45 $pH = \log \frac{1}{0.001} = -\log 10^{-3} = -(-3) = 3$

2.46 Hayır, oksijenleri suda çözünen havadaki oksijenden gelir.

BÖLÜM 3

Hayatın Kimyası: Organik Seviye

3.1 Giriş

Organik bileşikler oldukça karmaşık karbon bileşikleridir. Karbon atomları kolayca birbirleriyle bağ yapabildiği için çoğu organik bileşiklerin omurgası genellikle hidrojen, oksijen ve nitrojen atomlarına bağlı değişen uzunluk ve şekilde karbon zincirlerinden oluşur. Her karbon atomunun 4 değerlikli olması oluşturulabilecek bileşiklerde önemli ölçüde karmaşıklığı artırır. Karbon atomunun yanındaki ile çift hatta üçlü bağ oluşturabilmesi organik bileşiklerin moleküler yapılarında daha fazla çeşitlilik olasılığını artırır.

ÖRNEK 1 Doğada organik bileşiklerin arasında bulunan hidrokarbonlar, karbon ve hidrojen moleküllerin birleşmesinden oluşur, suda çözünmez ve yaygındırlar. Aldehitler, oksijenle çift bağ kurmuş bir terminal karbon atomu içeren organik bileşiklerdir; bu karbon oksijen kombinasyonu karbonil grup olarak adlandırılır. Ketonlar içerdeki karbon atomuna çift bağla bağlanmış oksijen içerir. Bir organik alkol, bir veya daha fazla hidroksil (OH) grubu ve bir organik asit, bir karboksil grubu (bir hidroksil ve çift bağlı oksijen atomu sondaki karbon atomuna bağlıdır) içerir. Organik bileşiklerin birçok sınıfının sadece canlı organizmalardan ortaya çıktığı düşünülüyordu ancak 1828'de üренin sentezi (Wohler) ile organik bileşiklerin daha basit inorganik bileşiklerden sentezlenebileceği açıkça anlaşıldı.

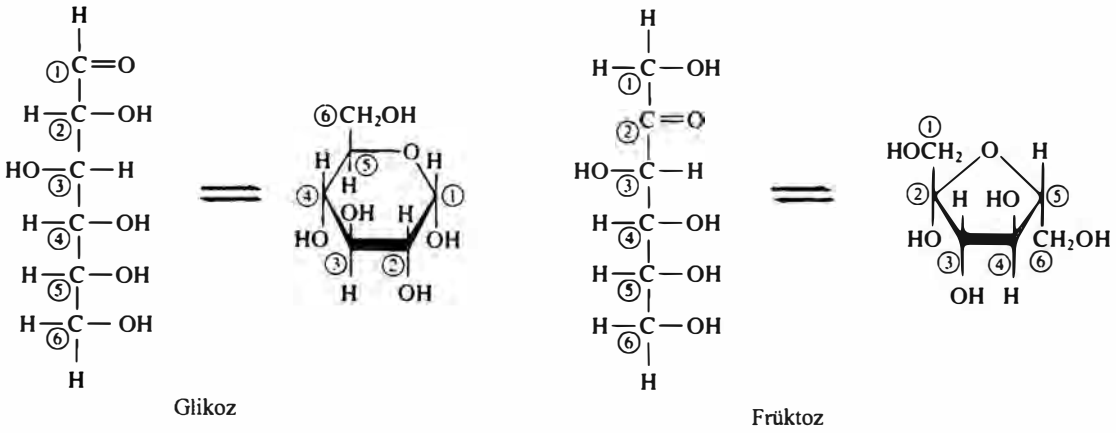
Temel yaşam süreçleriyle en yakın ilişkili organik bileşikler arasında karbonhidratlar, proteinler, lipitler ve nükleik asitler (polinükleotit) bulunmaktadır. Bu son bileşik sınıfı Bölüm 7'de "Genin Doğası"nda ele alınacaktır çünkü polinükleotitler temel olarak, hücre içinde bilginin işlenmesinde görev alırlar.

3.2 Karbonhidratlar

Karbonhidratlar genel ampirik formülü $C_x(H_2O)_y$ olan karbonun hidratlarıdır. Karbonhidratlar şekerleri kapsarlar.Temel şeker birimi monosakkarit veya basit şekerdir. Üç yedi arası veya daha fazla karbon içerirler fakat yaygın monosakkaritler altı karbon atomu içerir ve heksoz olarak bilinir.

ÖRNEK 2 Tipik bir heksoz monosakkarit olan glukoz (dekstroz da denir) hidroksil gruplarına bağlı karbon zincirinden oluşur. (Şekil 3.1, glikozun ve diğer heksoz früktozun yapısal formülünü göstermektedir.) Bu OH grupları molekülün hem tatlılık hem de suda çözünebilirliğini sağlamaktadır. Glikozda son karbona çift bağlı oksijen onu aldo şeker yapar. Eğer merkezdeki karbon oksijenle çift bağ yaparsa (früktozdaki gibi) bu monosakkarit bir keto şeker olarak adlandırılır.

Monosakkaritler yoğunlaşma veya dehidrasyon sentezi yoluyla birleşebilir.Bu işlemde iki monosakkarit birleşerek bir disakkarit oluşturur ve su molekülü çıkar.



Şekil 3.1

(İki monomer veya basit şeker arasında C-O-C bağı oluşturmak için bir monosakkaritten bir OH grubu diğer monosakkaritten bir H çıkarılır.) Yaygın masa (çay) şekeri, glikoz ve früktozun yoğunlaşmasından oluşan bir disakkarittir. Yoğunlaşma tekrarlanarak trisakkaritleri ve sonunda polisakkaritleri oluşturabilir.

Glikojen gelişmiş hayvan türlerinde bulunan başlıca polisakkarittir. Bitkilerde bulunan başlıca polisakkarit nişasta ve selülozdur. Bütün bu polisakkaritler temel monomer olarak glikozdan oluşur.

Glikojen hayvanlarda özelikle kas ve karaciğerde enerji depo molekülü olarak görev yapan glikoz birimlerinin son derece dallanmış bir zinciridir.

Düz zincir kısmı glikoz birimleri arasında α(1→4) bağlantıları ile ilişkilidir. (Bir glikoz biriminin birinci karbonu (C-1) ile ikinci glikozun dördüncü karbonu (C-4) birleşir.) Dallanmış kısmı ise α(1→4) bağlantısı ile oluşturulur. Glikojen sentaz enzimi glikojenin düz zincir oluşumunu sağlarken amilo-(1,4→1,6)-transglikolaz dallanma oluşumunu katalize eder. Glikojen parçalanması iki enzim, 1→4 bağlantısını kıran glikojen fosforilaz ve 1→6 bağlantılarını kıran α(1→6)-glukosidaz, tarafından etkilenir. Bağları kırmak, kondensasyon (yoğunlaşma) işleminin tersi ile yapılır. Su molekülü geri eklenir. Dolayısıyla -OH ve -H geri yüklenir ve bağ kırılır. Bu sürece hidroliz denir.

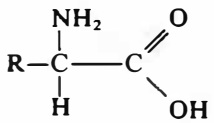
Glikozdan glikojen sentezini düzenleyen enzimler, kandaki şeker seviyesi artmaya başladığı zaman kan dolaşımına bırakılan hormon olan insülin ile artar. Glikojen kendini oluşturan glikoz moleküllerine, glukagon ve epinefrin hormonları tarafından aktive edilen, fozforilaz gibi enzimler ile parçalanabilir.

Bitkilerde, nişasta glikozun birincil depo edilme formudur. İki yapıda bulunur: bu yapılardan biri uzun dallanmamış zincir α-amiloz ve diğeri 1→6 bağlantılı dallanmış zincir amilopektindir. Bitkilerdeki birincil yapısal birim selülozdur, dallanmamış 1→4 bağlantılı zincir suda çözünmeyen bir polisakkarittir. Bu zincirler bir araya gelir ve bitkilerin hücre duvarını oluştururlar. Onların paralel yapıları ve dallanmaması hidrolize karşı direnç ve dayanıklılık verir. Selülozun β(1→4) bağlantılarındaki farklılık nedeniyle, normal olarak polisakkarit sindirimi ile ilişkilendirilen hayvan enzimleri selüloz üzerinde etkisiz kalır. Geviş getiren ve diğer hayvanlar selülozu parçalayabilirler çünkü sindirim sistemlerinde bulunan simbiyotik bakteriler selülozu parçalayabilen selülaz enzimine sahiptir.

Kitin, yapısal olarak selüloza benzeyen fakat genellikle mantar ve böceklerin dış iskeletinde bulunan polisakkarittir. Kitin, hidroksillerin yerine bir amino grubunun geçmesiyle oluşan glikoz zincirine sahiptir.

3.3 Proteinler

Proteinler, neredeyse tamamen karbon, oksijen, hidrojen ve nitrojenden oluşan organik bileşikler sınıfıdır. Protein gerçekte *amino asit* olarak bilinen birkaç alt birimlerden oluşan bir polimerdir. Amino asitler proteinlerde bu yapıda bulunurlar.



Karboksil (COOH) grubu bütün organik asitlerde karakteristiktir ve amin grubuyla aynı karbona bağlıdır. Bu karbon, α-karbon atomu; amino asidin tamamı da α-amino asit olarak adlandırılır. R, doğada bulunan 20 değişik amino asiti birbirinden ayıran, çeşitli yan grupların genel tanımlanmasıdır. Bir proteinin suda çözünmesi veya yükü gibi özellikleri onun amino asit yapısında bulunan R grubundaki çeşitlerine bağlıdır.

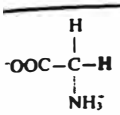
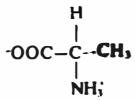
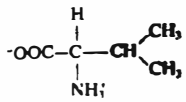
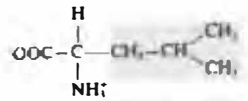
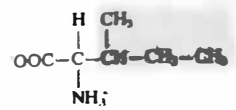
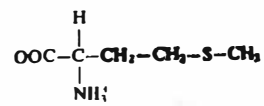
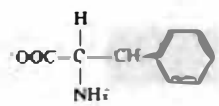
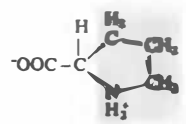
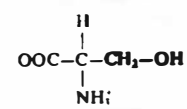
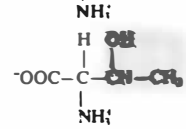
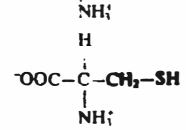
Aynı monosakkaritlerin birleşerek polisakkarit oluşturmasında su çıkarması gibi amino asitlerde su çıkararak birleşir. Bir amino asidin karboksil grubundan -OH çıkar ve diğer amino asidin amino grubundan bir -H çıkar. Karbon nitrogen atomları arasındaki sonuçlanan bağa *peptit bağı*, oluşan bileşiğe de *dipeptit* denir. Bir dipeptit diğer amino asitle ikinci bir peptit bağı oluşturmak için birleşir ve tripeptit oluşur. Eğer daha fazla amino asit birleşirse sonuç polipeptittir. Amino asit zincirinin uzunluğu 100'den az olabileceği gibi 1000'den fazla da olabilir.

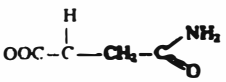
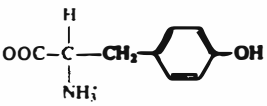
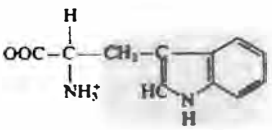
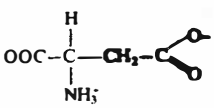
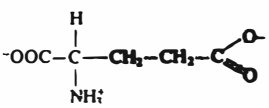
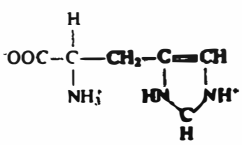
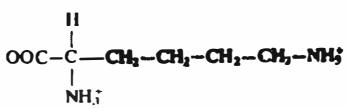
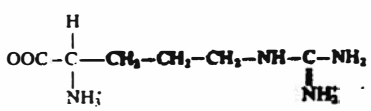
Birincil, İkincil, Üçüncül ve Dördüncül Yapı

Bir proteinde amino asitlerin düz sıra yapısı, birincil yapısını oluşturur. Gerçekte genetik şifre de kodlanan bu birincil yapı kromozomların DNA'sında korunur ve ebeveynden çocuğa aktarılır. Birincil yapıdaki bağlı amino asitler arasındaki etkileşim protein zincirinde kıvrılma ve katlanmaya neden olabilir. Genellikle protein zincirlerindeki bu değişikliklerden hidrojen bağları sorumludur. α heliks ikincil yapılardan olduğu varsayılmaktadır-döner sarmal ya da gergin spirale benzeyen bir yapıdır. Diğer ikincil yapı beta (β-plili) yapraktır. Yan yana polipeptit zincirleri hidrojen bağları ile çapraz bağlanır. Bu form gerginliğe karşı direnç oluşturarak güçlü ve esnek bir yapı sağlar. Üçüncü bir tip kolejenin *üçlü heliks* yapısıdır.

İkincil yapının birleştirilmesi molekülün üç boyutlu şeklinde, aşırı katlanmalar ya da karmaşık dönüşler içeren oldukça karışık küre ya da globüler gibi göze çarpan değişimler sağlayabilir. Buna üçüncül yapı denir. Böyle bir karakteristik katlama özellikle proteinlerle ilgilidir. Örnek olarak miyoglobin ve enzimlerin çoğu gösterilebilir--proteinler taşıyıcı ve katalistik moleküllerdir. Bu proteinlerin çoğu üçüncül yapıda disufit bağları, yük etkileşimleri ve hidrojen bağlarından etkilenir. Proteinlerin üç boyutlu yapılarına konformasyon denir. Sonunda bazı proteinler iki veya daha fazla ayrılabılır polipeptit zincirlerinden oluşur. Çoklu polipeptitlerin kümeleşmesi tek bir fonksiyonel protein oluşturur. Buna dördüncül yapı denir. Metabolizmada fonksiyonları olan enzimlerin çoğu dört veya altı polipeptit alt birimlerinden oluşur. Bu alt birimlerin tiplerinde veya düzenlenmelerindeki değişimler enzimde izozim denilen alternatif formları oluşturur.

ÖRNEK 3 Amino asitlerin çeşitliliği ve etkileşimleri çok farklı protein tiplerini oluşturur. İpliksi (fibrous) proteinler (saç, ipek, tendonlar) sıklıkla ikincil yapıdaki α-heliks ve β-plili (yaprak) tabaka konfigürasyonuna yansıyan birincil yapıdaki uzun bir zincirden oluşan belirli amino asitlerin tekrar eden desenleriden oluşur. İpliksi proteinler genelde yapısal rollerde görev alır. Globüler proteinler ipliksi proteinlerde görülen birincil ve ikincil yapılardaki

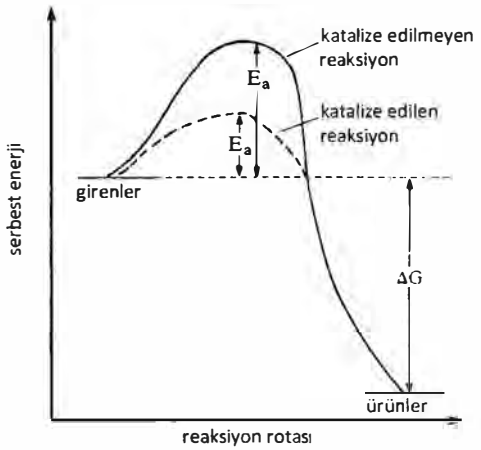
Yapı	Adı
	Glisin
	Alanin
	valin
	Leusin
	izoleusin
	metionin
	fenilalanin
	prolin
	serin
	threonin
	sistein

Yapı	Adı
	asparajin
	glutamin
	tirozin
	triptofan
	aspartat
	glutamat
	histidin
	lizin
	arjinin

Şekil 3.2

düzene sahip değildir fakat karmaşık katlanma göstererek bir globüler üçüncül yapı üretiler. Globüler proteinler mikrotübüler gibi, bazı yapısal rollerde yer alsalar da genellikle enzim, hormon ve diğer aktif moleküller olarak bulunurlar.

Isı ve pH'daki değişimler gibi çevresel travmalar, proteinlerin ikincil, üçüncül, dördüncül yapılarında değişimlere neden olabilir. Buna denaturasyon denir. Denature olmuş protein enzimatik aktivitesini kaybeder ve fiziksel özelliklerinde değişikler olabilir. Bu, proteinde özellikle konformasyonun önemini göstermektedir. Birçok protein, protein olmayan organik veya inorganik gruba bağlanarak, *konjuge proteinleri* oluşturur. Protein olmayan grupların arasında karbohidratlar, lipitler ve hemoglobinin hem grubu gibi özelleşmiş bileşikler vardır. Bu prostetik gruplar bağlandıkları proteinlerin özelliklerini büyük ölçüde değiştirebilirler.



Şekil 3.3 Katalize edilmeyen reaksiyon, katalize edilen reaksiyona göre daha yüksek aktivasyon enerjisi, E_a gerektirir. ΔG kimyasal reaksiyonda salınan enerji miktarını gösterir ve katalize edilen ve edilmeyen reaksiyonlarda aynıdır.

Enzim olarak Proteinler- Aktif Merkez ve Konformasyon

Proteinler canlı organizmalarda hem yapısal birim hem de enzim olarak önemlidir. Enzim olarak, proteinler katalist olarak hücrede birçok reaksiyonun hızını düzenler ve hücre canlılığı için gerekli moleküler trafiğin akışını kontrol ederler. Enzimler, tipik olarak -az takısı ile karakterize edilir, Şekil 3.3'te gösterildiği gibi, hücre metobolizmasındaki birçok biyokimyasal reaksiyonun aktivasyon enerjisini düşürerek kolaylaştırır. Katalize olan reaksiyonun hızı katalize olmamış reaksiyondan 10^6-10^8 kat daha hızlıdır. Enzimler genelikle aktif merkez denilen özel bir bölgesi olan karmaşık globular proteinlerdir. Enzimlerin tepkimelerinde işlenen maddeye substrat denir Substratlar enzimlerin aktif merkezinde bulunan bir oyuğa veya yarığa uyum sağlar. Burada bulunan tamamlayıcı yüklere bağlanır. Bu bağlanmanın sonucu substrat gerilir diğer bir deyişle bozulur ve uygun kimyasal değişikliğe gider. Özellikle substrat ve enzimin birleşmesi substratin değişime direncini düşürerek, substrattan ürün oluşturacak reaksiyonu teşvik eder.

Eskiden aktif merkezin protein içindeki amino asitlerin yan zincirin hareketsiz olduğu ve substratın anahtar kilit ilişkisi gibi bu bölgeye uyum sağladığı kabul ediliyordu. Daha sonra Daniel Koshland ve onun Bekeley'deki araştırma grubu aktif merkezin üç boyutlu yapısını daha esnek ve son konformasyonun, aynı elin içine girdiği eldivenin son şeklini belirlemesi gibi, substrat enzime bağlandığı zaman oluştuğunu göstermişlerdir. Aktif merkez, protein birincil yapısındaki yakın olmayan bölgeleri içerebilir ancak nihai katlanma proteinin bir zamanlar uzak olan bölgelerini yakına getirerek, final enzim-substrat kompleksini oluşturur.

Esansiyel amino asitler

Proteinler 20 doğal amino asitten oluşur. Amino asitlerin çeşidi ve sayısı her protein için değişir. Bazı durumlarda organizma bir amino asidi diğerine çevirebilir. Bu yüzden organizma tarafından yenen protein, her bir 20 amino asidi içermek zorunda değildir. Fakat 8 veya 9 amino asit örnek olarak triptofan ve fenilalanin, özellikle hayvan türlerinde diğer amino asitlerden sentezlenmezler. Bu amino asitlere *esansiyel amino asit* denir ve mutlaka yiyeceklerle alınmalıdırlar. Birçok gerekli amino asit, et ve günlük süt ürünlerinde zengin olarak sağlanırlar ancak sebzelerde az miktarda bulunmaktadırlar.

Beslenmede proteinlerin çeşitliliği proteinlerin üretilmesi için gerekli bütün amino asitlerin alınmasını sağlayacaktır. Gerekli amino asitlerin beslenmede alınmaması durumunda yanlış protein üretimi veya bazı proteinlerin üretilmesi durdurulabilir. Bu da önemli enzimlerin ve yapısal proteinlerin olmaması ve işlev görmemesi demektir.

Vücut normalde belli miktar kendi proteinini amino asitlerine (deaminasyon veya oksidasyon ile) parçalar. Bu kayıp yeterli protein alımı ile dengelenmezse vücuttan daha fazla nitrojen gider ve negatif nitrojen dengesine neden olur. Bu da kademeli olarak kas ve önemli organların kaybına ve son olarak ölüme neden olmaktadır.

3.4 Lipitlerin Yapısı ve İşlevleri

Lipitler, suda ve diğer polar çözücülerde çözünmeyen ancak toluen veya eter gibi organik çözücülerde çözünen, organik bileşikler sınıfıdır. İçerikleri büyük oranda karbon, hidrojen, oksijendir ama diğer elementler de içerebilirler.

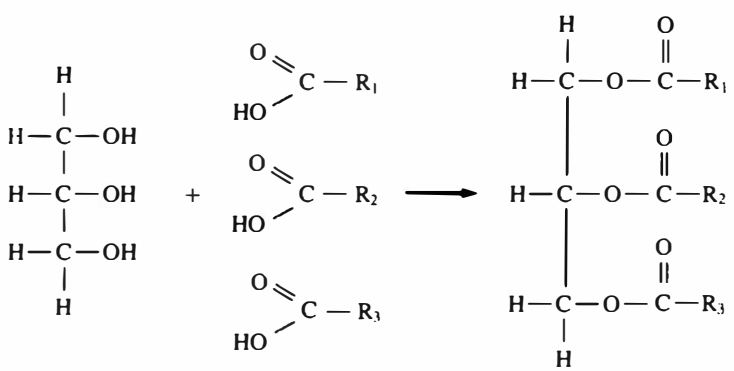
Trigliseritler ve diğer lipitler, bağ yapılarıyla, karbonhidratlardan ve proteinlerden daha fazla enerji verirler. Karbonhidratların çoğunun bir gramı oksidasyonla 4.3 kcal, bir gram protein 4.6 kcal enerji verirken, 1 gram trigliserit 9 kcal'den daha fazla enerji üretir. Yağlar bir enerji depo ortamı olarak daha az yer kaplarlar ve karbonhidratlardan daha az ağırlığa sahiptirler. Bunun nedeni, karbonhidratlar depo edilirken su ile birleşir ama yağlar depo molekülü üretirken, ara ürünlerde veya son depo formunda suya ihtiyaç duymaz.

Enerji depolamasının yanında lipitler vücüdümuzdaki iç organları korur ve birçok memelide hemen derinin altında bir yağ tabakası oluşturarak düşük sıcaklıklara karşı izolasyon görevi görür.

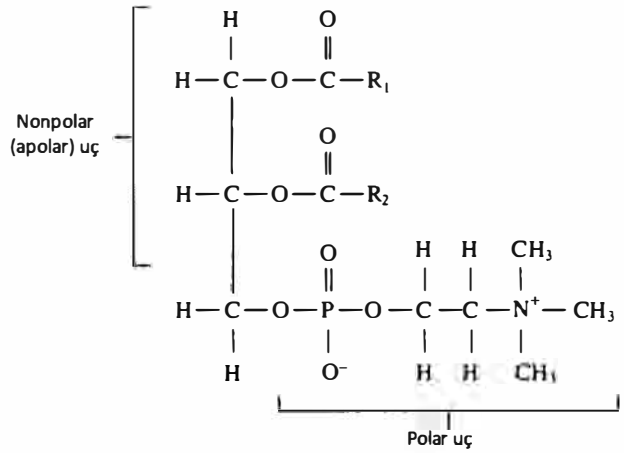
Lipitleri sınıflandırmak, lipit gruplarındaki çeşitlilik nedeniyle, karbonhidratlardan veya proteinlerden daha zordur. Canlı organizmada görev yapan lipitlerin ana sınıfları, nötr (neutral) yağlar (trigliseritler), fosfolipitler ve steroitlerdir. Wax'lar (bal mumu) birçok bitki ve hayvanın yüzeyinde koruyucu tabaka olarak bulunurlar.

Trigliseritler ve Fosfolipitler

Nötr yağlar veya *trigiliseritler* lipitlerin en yaygın ve bilinen çeşitleridir. Üç yağ asidinin, üçlü alkol gliserolün, üç hidroksil grubunun herbirine bağlanması ile oluşurlar (Şekil 3.4). Bir asitle bir alkolün birleşmesi ester oluşturduğu için, trigliseritler aynı zamanda *triester* olarak bilinirler .



Şekil 3.4



Şekil 3.5

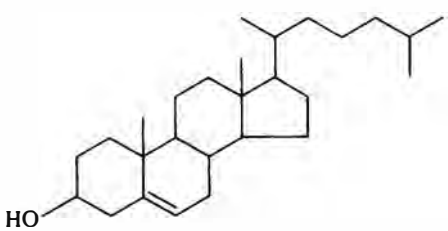
Yağ asitleri doymuşluk oranlarına göre sınıflandırılabilirler. Doymuşluk, nötr yağlarda bulunan yağ asitlerinin uzun karbon zincirlerindeki hidrojen miktarı ile belirlenir. Eğer her bir yağ asidinin karbon zinciri maksimum sayıda hidrojen atomu tutuyorsa ona doymuş yağ asidi denir; sığır ve domuz etleri doymuş yağ içerirler. Ancak, eğer karbon atomlarının arasında ikili ya da üçlü bağlar var ise, bu karbon atomlarının tuttuğu hidrojen atomlarının miktarında buna bağlı olarak azalma olur ki bu yağlara da doymamış yağlar denir. Doymamış yağlar çoklu bağlarından dolayı, doymuş yağlardaki düz zincirlerinden ziyade, kıvrımlı zincir yapma eğilimindedirler. Yağ asidi zincirlerinde birçok ikili ya da üçlü bağlar var ise bunlar çoklu doymamış yağlar olarak isimlendirilir. Balıklar ve sebzeler çoklu doymamış yağlarca zengindirler. Trigliserit eğer normal koşullarda katı ise buna *katı yağ* (fat) denir. Eğer bu koşullarda sıvı ise buna *sıvı yağ* (oil) denir. Katı ve sıvı yağların her ikisi de oldukça zengin enerji kaynaklarıdır.

Fosfolipitler kimyasal yapı olarak trigliseritlerle benzerdirler. Gliserolün ilk iki hidroksil grubu, ester bağı ile iki yağ asidine bağlanmış ancak üçüncü pozisyon fosfat grubu tarafından doldurulmuştur. Çoğu fosfolipit fosfat kısmına bağlı değişik yüklü grup içerir. Karakteristik fosfolipit yapısı Şekil 3.5'te gösterilmektedir. Fosfat kısmındaki yüklere dikkat edin. İşte bu yükler fosfolipitlere eşsiz özelliklerini verir - bir ucu polar ve suda çözünebilirken, molekülün geri kalan kısmı apolar ve suda çözünemezdir. Fosfolipitler hücre zarının polar-apolar tabakalı yapısının sağlanmasında önemli bir rol oynarlar. Fosfolipitler, yağ materyallerinin kan gibi sulu ortamların içinde taşınmasında da kullanışlıdırlar.

Steroitler

Steroitler yapısal olarak nötr yağlar ve fosfolipitlerden belirgin şekilde farklıdırlar. Steroitler suda çözünemedikleri için yağ olarak sınıflandırılırlar. Steroitler birbirine bağlı dört karbon atom halkasından oluşurlar; bu halkalardan üçü altı elemanlı, biri beş elemanlı halkadır.

ÖRNEK 4 Kolesterol tipik bir steroit yapısıdır (bk. Şekil 3.6). Kolesterol insanlarda damar sertliğinin ortaya çıkmasıyla ilişkilendirilmesine rağmen, aslında kolesterol hücre zarının hayati yapısal bir bileşenidir ve kan, sinir gibi çeşitli hayvansal dokuların düzgün işlev yapmasında anahtar rol oynar.



Şekil 3.6

Kolesterole ek olarak steroitler, D vitamini gibi yağda çözünen vitaminleri de içerirler; eşey hormonları ve adrenal korteks hormonları da steroittirler ve vücutta üretilen kolesterolden elde edilirler.

Bal Mumları

Bal mumu son derece hidrofobik (su sevmez) özellikleri ile birlikte apolar çözünürlük niteliğinden dolayı lipittir. Bal mumları, son derece karmaşık bir alkol ile uzun zincirli yağ asitlerinin ester bağı ile bağlanmasıyla oluşur. Bal mumları yapraklar, kökler, saç ve deri gibi yapıların yüzeylerinde sıklıkla bulunan koruyucu katman gibi önemli yapısal yağlardır. Balmumları su kaybı için etkili bir bariyer oluştururlar ve bazı durumlarda,bal kovanlarındaki petekler gibi kuvvetli sert bir yapı oluştururlar. Balmumları mobilya cilalama, otomobil kaplama malzemeleri, zemin cilalama gibi ticari amaçlarla da kullanılabilirler.

3.5 Yaşayan Sistemlerin Kimyasal Temelleri

Tüm canlılar organik ve inorganik maddelerden meydana gelen karmaşık bir sistemden oluşurlar. Yüksek oranda kompleks yaşamayan sistemler ile daha basit gelişmekte olan yaşam formları arasındaki sınır bir oranda gelişigüzeldir.

ÖRNEK 5 Virüsler değişik görüşlere göre hem canlı hem de cansız organizmalar olarak sınıflandırılabilirler. Yaşam sisteminin karmaşıklığı gerekli bir durumdur fakat yaşamsal birimler için, karmaşık sistemlerin büyüme kabiliyeti, kendi kendine çoğalabilme, iç düzenini koruyabilme ve birbirleriyle iletişim kurabilmeleri çok daha fazla önemli bir durumdur. (daha ayrıntılı bilgi için bk. Problemler 1.5-1.7)

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

3.1. Bir monosakkarit için yapısal ve kapalı (ampirik) formülleri arasındaki fark nedir?

Kapalı (ampirik) formüller molekülde bulunan atomların yalnızca sayılarını ve tiplerini gösterirler fakat bu atomların dizilimlerini göstermezler. Kapalı formülü $C_6H_{12}O_6$ olan bir çok çeşit tek şeker vardır, örneğin glikoz, früktoz, mannoz ve galaktoz gibi. Yapısal formül ise molekülü oluşturan atomların sayılarını, çeşitlerini ve dizilimlerini anlamamızı sağlar. Buna göre, glikoz kendisinin izomeri olan früktozdan, düz zincir yapısı veya halkalı formu ile gösterilmiş yapısal formülü ile farklılaşabilir. Monosakkaritler her iki formda da bulunabilirler.

3.2. Yaygın polisakkaritlerden glikojen, nişasta ve selülozun aralarındaki farklar nelerdir?

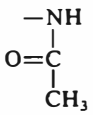
Her üç polisakkaritte uzun dallanan glikoz zincirlerinden oluşurlar. Glikojen ve nişastanın her ikisi de başlıca enerji depo formları olarak kullanılır ve enzimler tarafından kolayca yıkılırlar ki bu enzimler daha sonra yıkılabilecek glikoz monomerlerini serbest bırakırlar. Selüloz, bitkilerin çoğunun hücre duvarında bulunan önemli yapısal bir makromoleküldür ve kendini oluşturan monosakkaritlere kolaylıkla parçalanamaz. Ormanlık alan ve çimenlerde yaşayan – onunla beslenmek zorunda olan canlılar, sindirim sistemlerinde bulunan mikroorganizmalar sayesinde selülozu parçalayabilme kapasitesindedirler. Eğer ki insanlar bu selülozu parçalayabilen mikroorganizmalarla ortak yaşam ilişkisini geliştirebilselerdi, hep birlikte dışarı çıkıp otlayarak, dünyadaki besin krizi büyük ölçüde kolaylaştırılabilirdi.

Selüloz, yapısındaki uzun dallanmamış zincirlerinden dolayı nişasta ve glikojenden farklıdır ki bu zincirler polimere güç ve sertlik verirler. Ayrıca, selülozun kimyasal yapısı ve bağlarının türü, aynı köprülere birbirine geçen gerilebilir kuvveti veren kablolar gibi, değişik noktalarda bağlanarak kuvvetli, fibril yapısı ile uzun iplikler oluşturmaya yatkındır.

Nişasta hem düz zincir hem de dallanmış zincirlerden oluşur, aynı zamanda glikojen de dallanmış yapı olarak tanımlanabilir. Nişasta ve glikojendeki bu dallanma her iki moleküle de az miktarda çözünebilir özellik sağlamakta ve aynı zamanda enzimatik parçalanmaya karşı hassasiyete neden olmaktadır.

3.3 Kitinin bileşimi nedir?

Kitin böcekler ve diğer eklembacaklıların dış iskeletini oluşturan temel bileşendir ve ayrıca mantarlarda da bulunur. Kitin, azot ihtiva eden grup eklenen, uzun glikoz türevlerinin zincirinden oluşan, sert, suya dayanıklı polimerdir. Kitin polisakkarit olarak bilinmesine rağmen aslında modifiye bir polisakkarit olarak düşünülebilir.



Bu modifikasyon her bir glikozun ikinci karbon atomuna hidroksil (-OH) grubu bağlanması ile olur.

3.4 Glikojen seviyesini kontrol eden enzimlerin ve hormonların etkileşimlerini açıklayınız.

Glikojenin Claude Bernard, Fransız Fizyolojist, tarafından bulunuşu ve incelenmesi glikojenin yaşayan canlıların değişmeyen iç düzeninin sürdürülmesinde rol oynayan süreçlerin anlaşılmasına izin vermiştir. Daha sonradan homeostaz olarak adlandırılan bu kavram, vücut sıvılarında bazı bileşenlerin artıp bazılarının düşmesini kapsayan mekanizmaların dengesi olduğunun, hastalıkta ve sağlıkta görev yaptığının anlaşılmasında anahtar olmuştur.

Glikojen seviyesi enzimlerin ve hormonların birbirleriyle etkileşimleri ile kontrol edilir. Glikojen üretimi, glikojenin ön maddesi olan glikoz 6-fosfat seviyesindeki yükselme ile artar ki bu glikojen 6-fosfat glikojen sentazı uyarırken, glikojen fosforilazı baskılar. İnsülin glikojen sentazın etkinleşmesini uyarır ve böylece glikojen üretilir. İnsülinin tersine glukagon ve adrenalin, glikojenin glukoza parçalanmasını uyarırlar. Böylece, kandaki şeker dengesinin korunması, kandaki monosakkarit seviyesi yükseldiğinde glikozun glikojen olarak depo edilmesi veya, kan şekeri seviyesi düştüğünde glikojenin yıkımını destekleyen hormonların dikkatlice düzenlenmesi ile sağlanır.

3.5 DNA'daki genetik bilgi proteinin birincil yapısı için bir kod içerir. Proteinin ikincil, üçüncül, dördüncül yapısındaki düzeni ne belirler?

Proteinlerin birincil yapısı, onu oluşturan amino asitlerin çizgisel sırasından belirlenir, ileriki yapıların otomatik olarak oluştuğu düşünülür. Proteinlerin üç boyutlu konfigürasyonlarındaki başkalaşımları da içeren bu değişiklikler, su seven ya da sevmeyen bölgelerin bir araya getirilmesiyle ya da moleküllerdeki yük etkileşimleriyle oluşur. Ek olarak, proteinin yüksek yapısal seviyesi, proteinin katlanma, dolanma ve kırılmasını sağlayan, protein zincirinin uzak ya da komşu bölgeleri arasında oluşan H bağlarıyla oluşur. Polipeptit molekülünde bulunan sülfidril gruplarının (-SH) oluşturduğu S-S bağları, dördüncül yapıyı oluşturan polipeptitlerin bir arada bulunmasında oldukça önemlidir. İnsülin molekülündeki 2 polipeptit zincirinin arasında bulunan S-S bağları buna örnektir.

3.6 Proteinler nasıl benzer ve farklıdır?

Tüm proteinler belirli ortak özellikleri paylaşırlar. Proteinler peptit bağı ile birleşmiş amino asit topluluğudur ki bu amino asitler polipeptit diye bilinen uzun zincirler oluştururlar. Bu polipeptit zincirlerinin biçimleri değişikliğe uğrayabilir, böylece ikincil yapıyı oluştururlar ve daha sonraki konfigürasyondaki değişiklikler superfolding (süperbükülüm) veya karmaşık eğimli üçüncül yapıyı oluşturur. Bir kısım polipeptit zincirleri bir araya gelerek dördüncül yapıyı oluşturabilirler. Ancak yaygın ortak özelliklerin ötesinde, proteinler özellikle karmaşıklık derecelerinde büyük farklılıklar gösterirler.

İpliksi (fibrous-fibröz) proteinler, genellikle belirli amino asitlerin düzenli dizilerinin uzun zincirlerinden oluşan yapıya sahiptirler ve suda çözünmezler. Amino asitlerin içeriğindeki bu düzen ipliksi proteinin yapısındaki düzeni belirler. İpliksi proteinlerin birçoğu α-helix ikincil yapı gösterirlerken (saçtaki α-keratin gibi) diğerleri kıvrımlı tabaka düzeni gösterirler (pamuktaki β-keratin gibi). Proteinlerin üçüncül yapısı diğer tiplerinden daha basit ve düzenlidirler. İpliksi bir protein olan kollajen ise üçüncü tip bir yapı sergiler. Bu yapı üç polipeptit zincirinin birbirini sıkıca sarmasıyla oluşan karmaşık sarmal yapısıdır. Bu zincirler içlerindeki H bağları sayesinde son derece güçlüdürler ve tendon ve kirişlere dayanıklılık sağlarlar.

Globüler (küresel) proteinler, ipliksi proteinlerden daha karmaşık bir yapı gösterirler ki globüler proteinler nispeten suda çözünürdürler. Globüler proteinler ipliksi proteinlerin birincil yapısındaki düzenden yoksundurlar ve globüler proteinlerin ikincil yapıları oldukça düzensizdir. Globüler konformasyonu sağlayan, kompleks katlanma kalıpları içeren, üçüncül yapıları çok çarpıcıdır. Globüler proteinin dördüncül yapısı yüksek derecede katlanmış polipeptit zincirlerinin, karmaşık girintilerinden (interdijitasyon) oluşur.

Bazı globüler proteinler, hücredeki α ve β-tübülinin bir araya gelmesiyle oluşan mikrotübüller gibi yapısal role sahiptirler ve bununla birlikte çoğu fizyolojik süreçlerde dinamik bir rol oynarlar. Kandaki proteinler, enzimler ve protein yapılı hormonlar globüler proteinlere örnektir. Bu proteinlerin çoğu, protein yapısında olmayan moleküllere bağlıdırlar. Hemoglobin *konjüge* proteindir ve dört bağımsız fakat birbirine sarılmış globüler polipeptit zincirleriyle birleşmiş dört prostetik hem (heme) grubundan oluşur.

3.7. Enzimler ve kandaki proteinler konjuge proteinlerdir. Bu bilgiye göre bu proteinlerin prostetik gruplarının hücredeki rolü nedir?

Konjüge proteinlerin prostetik yapıları genellikle organik olup proteinlere sıkıca ya da gevşek bir şekilde bağlanırlar, ya da daha basit molekül veya tek bir atom veya iyon olabilir. Bu yapılar bağlandığı proteinlerin yapısını son derece değiştirirler. Bu durumda metabolik enzimlerdeki prostetik gruplar reaksiyon ortamında bulunan maddelere bağlanma yüzeyi sağlarlar. Örneğin, bir çok enzim hidrojen giderme reaksiyonlarında görev alır ve bu enzimler prostetik grup içerirler. Bu grup hidrojenin enzime bağlanmasını sağlar. Katalik reaksiyonlardaki yardımcı görevlerinden dolayı bu prostetik gruplara aynı zamanda *koenzim* de denir.

İlk olarak enzim reaksiyonları için geliştirilen isimlendirmede, protein kısımlarına *apoenzim*; ancak prostetik grup ve apoenzim birlikte iken *Haloenzim* olarak adlandırılırlar. Apoenzim karmaşık bir protein olarak, sıcağa duyarlıdır ve kolayca hücre zarından geçmez, prostetik grup ise genellikle sıcağa dayanıklı ve kolayca zardan geçebilir.

3.8. Bir ya da birden fazla esansiyel amino asit eksikliği olan beslenmenin olası sonucu nedir?

Temel (esansiyel) amino asitler vücutta üretilemezler. Eğer günlük öğünümüzde bunlar alınmaz ise, protein sentezi sırasında kullanılamayacaklardır. Çoğu durumda, eksik olan amino asidin bulunduğu protein sentezi ya duracak ya da azaltılmış veya değiştirilmiş fonksiyonlu proteinler oluşacak her iki durumun da organizma için ölümcül sonuçları olacaktır. Belirli bir amino asidin olmaması nedeniyle, diğer amino asitler vücuttan atılabilirler.

3.9. Yeterli protein alınmamasının sonuçları nelerdir?

Vücudumuz için uygun miktarda protein alınmaması ya da proteinlerin yeterli biçimde sindirilmemesi vücuttaki nitrojen dengesini bozar ve vücuda alınandan daha fazla nitrojen vücuttan atıldığı ciddi bir durum oluşur. Sonuç olarak kas ve protein tükenmesi ile ilişkili diğer hayati dokularda ölüme yol açacaktır. Kıtlık çeken bölgelerde protein eksikliğinin belirgin belirtileri olarak yıkıcı etkileri olan Kwashiorkor (protein eksikliği) ve Marasmus (protein ve diğer besin eksikliği) gibi hastalıklar ortaya çıkabilir. Maalesef, yeterli proteinin beslenme ile yerine getirilmesi, kalori ihtiyacınının karbohidratlardan ve yağlardan sağlamasından çok daha zor ve pahalıdır.

3.10. Steroitlerin yapıları yağlardan ve fosfolipitlerden farklı olmasına rağmen neden lipit olarak sınıflandırılırlar?

Lipit grubuna steroitlerin dahil edilmesinin temel nedeni çözünürlükleridir. Kloroform ve toluen gibi organik çözücülerde çözünebilmeleri ve suda çözünememeleri sebebiyle yağlara benzerler. Ayrıca yağların metabolik yıkım yolları, kolesterolün yıkım yolları ile ilişkilendirilebilir. Nötr yağların yıkımının gerçekleştirilemediği hastalıklarda düşük kolesterol metabolizması belirtileri görülür. Steroitler, yağda az miktarda çözündüklerinden steroit hormonlarda yağlarca zengin adipoz dokuda birikirler. Steroit verilmiş hayvanların etiyle beslenmek sağlık problemlerine yol açabilir. Bu tarz bir uygulama, hayvan yetiştiricilerinin arasında hayvan kas kütlesinin yükseltilmesi için yaygın bir uygulamadır.

3.11. Doymuş trigliseritler katı yağları oluşturma eğiliminde iken çoklu doymamış yağlar sıvı yağları oluşturma eğilimindedirler. Bu olgu için olası açıklama nedir ve sağlık açısından etkileri nelerdir?

Kıvrımlı oldukları için çoklu doymamış yağ zincirleri, düz zincirli doymuş yağlar gibi yan yana duramazlar. Bunun anlamı çoklu doymamış yağ zincirleri doymuş yağlar kadar kolay hidrofobik bağlar oluşturamazlar ve bu yüzden onlar daha az birbirine bağlı ve ısıya dayanıklı olma eğilimindedirler. Bu neden onların katı yağlardan çok sıvı yağları meydana getirdiğini açıklar. Çoklu doymamış yağ zincirleri sıvı kalma eğiliminde oldukları için, onların arterlerde katılaşma olasılığı daha azdır. Doymuş yağlarca yüksek olan beslenme biçimlerinin damar tıkanıklığı ve kardiyovasküler hastalıklarla bağlantılı olduğunun bazı kanıtları vardır - bazı beslenme uzmanlarının varlıklı toplumlardaki beslenme biçiminin önemli içeriğini oluşturan kırmızı etin yerine geçmesi için proteinin balık ve sebze kaynaklarını önermesine yol açan bir gerçektir.

3.12. Hamur yapımında kullanılan katı bitkisel yağlar, bitkisel sıvı yağlardan, platinyum gibi metal katalizörlerin bulunduğu hidrojen gazı akımı kullanılarak üretilmektedir. Bu süreç nasıl çalışır?

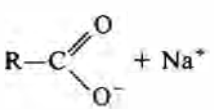
Bu koşullar altında, doymamış sıvı yağlardaki ikili bağlar açılır, hidrojen, karbonlara kovalent bağlanır ve doymuş katı (hidrojene edilmiş) yağ üretilir.

3.13. Bitkiler hayvanlardan daha az katı yağ oranına sahiptir. Neden?

Durgun yaşam tarzları sebebiyle bitkilerin temel enerji deposu olarak nişasta makromolekülünü kullanması genellikle bir dezavantaj değildir. Verimli kalori depolanma şartlarının (daha hafif) avantajlı olduğu durumlarda bitkilerde trigliseritler bulunabilir. Sınırlı bir alanda en çok kaloriyi depolaması gereken tohumlar, katı ve sıvı yağlarca zengindir. Yağca zengin tohumlar değerli ticari sıvı yağ kaynaklarıdır buna örnek olarak pamuk bitkisi verilebilir.

Bitkilere kıyasla artan hareketleri sebebiyle hayvanlar enerjinin daha hafif kaynaklarından yararlanırlar ve bu yüzden bitkilere göre yağları daha çok yüksek seviyede depolamak ve üretmek için mekanizmalar geliştirmişlerdir. Gelişmiş omurgalı hayvan formlarında yağ depolanması için özel bir organın, yağ doku kitlesinin aşamalı gelişimi görülmektedir. Balıklar arasında yağ, kasların içinde düzensiz bir biçimde depolanır. Amfibiler yağlı bir gövdeye sahiptir ve sürüngenler ilkel bir yağ organına sahiptir. Ancak kuşlar ve memelilerde, metabolik yetkili bir yağ organın varlığı yağlar için sadece bir depo değildir; aktif bir şekilde karbohidrattan lipit sentezi gerçekleştiği yerdir. Memelilerde, yağ dokusu çeşitli hormonlar için aşırı duyarlıdır ve birçok hormonun faaliyetini tanısal olarak test etmek için bile kullanılabilir. Karbonhidratların yağlara dönüşümünde esas rolü oynayan hormon olan İnsülin'in etkisi, glikozun yağ dokusu tarafından alımının ölçülmesi ile analiz edilebilir.

3.14. Sabunlar trigliseritlerin ya da yağ asitlerinin güçlü bazlarla (genellikle NaOH ya da KOH) işlenmesiyle oluşturulur. Sabunlar esasında uzun zincirli yağ asitlerinin tuzlarıdır, örneğin,



Bir sabun molekülünün iki ucunun farklı niteliği göz önüne alındığında, sabunu etkili bir temizleyici yapan mekanizma nedir?

Sabunun etkisinin temeli, sabun molekülünün polar ucunun; sıvı yağlar, makine yağı ve diğer yağlarla (kirin temel bileşeni) birleşen apolar ucunu (uzun karbon zinciri) su yardımıyla/tarafından tamamıyla yıkanmasıdır. Su ve yağ dünyası için sabunun bu çift taraflı bağlılığı, onun atık ve kiri gidermedeki görevini açıklar.

3.15. Hücresel metabolizmada yer alan birkaç enzimi ve enzimin etki ettiği uygun gelen reaktantları (girenleri) belirtiniz.

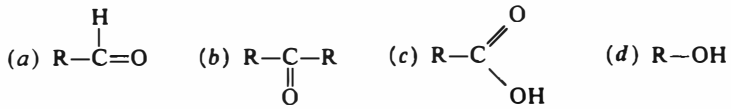
Amilaz → nişasta ; lipaz → lipitler(yağlar) ; ribonükleaz → RNA ; deoksiribonükleaz → DNA ; fosfotaz → nükleotitler ; laktaz → laktoz ; sükraz → sükroz ; karboksipeptidaz → polipeptitler ; selülaz → selüloz

3.16. Enzim davranışlarına etki eden birkaç faktörü belirtiniz.

Biyokimyasal reaksiyonun devamını sağlayan enzim davranışı, pH, sıcaklık ve substrat konsantrasyonu gibi birkaç unsur tarafından etkilenebilir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

3.17. Aşağıdaki organik moleküllerin adını yazınız?



3.18. Pentoz kaç karbon içerir?

3.19. Üç monosakkarit birleşip bir trisakkarit yaparken kaç su molekülü çıkar?

3.20. Glikoz ve Dekstroz arasındaki fark nedir?

3.21. Hangi iki heksoz bilinen sofra şekerinde(disakkarit) bulunur?

3.22. Hangi polisakkarit hayvansal organizmalarla ilişkilendirilir/ bulunur?

3.23. Hangi yapısal özelliğinden dolayı selüloz hidrolize karşı güç ve direnç gösterir?

3.24. Doğada kaç tane amino asit vardır?

3.25. Peptit bağının oluşumunda hangi atomlar birbirine bağlanır?

3.26. Proteinlerin birincil yapılarında düz amino asit sırası vardır. Bu hangi bağlarla sağlanır?

3.27. Proteini oluşturan birçok polipeptit zincirinin birleşimi, proteinin hangi yapısal seviyesini gösterir?

3.28. Sağlıklı bir çocuk nasıl bir nitrojen dengesine sahiptir?

3.29. Lesitin neye örnektir?

3.30. Yumurtalıklarda üretilen hormonlar hangi sınıf yağlardandır?

3.31. Yapraktaki koruyucu kütikula, hangi maddelerce zengindir?

3.32. Kardiyovasküler hastalığa sahip olan kişiler hangi iki yağı kesinlikle beslenmelerinde/ besinlerinde azaltmalıdırlar?

3.33. Hangi türetilmiş polisakkarit mantarların hücre duvarında ve böceklerin dış iskeletinde bulunur?

3.34. Öncelikle yapısal rol oynayan iki globüler protein söyleyiniz.

3.35. Enzimin hangi kısmı kaynamaya dayanıklıdır?

CEVAPLAR

3.17	(*a*) Aldehit (*b*) Keton (*c*) Organik Asit (*d*) Alkol	3.21	Glukoz ve fruktoz	3.25	Karbon ve Azot	3.32	Doymuş yağlar ve kolesterol
3.18	Beş	3.22	Glikojen	3.26	Kovalent	3.33	Kitin
3.19	İki	3.23	Liflerin paralel düzenlenmesi ve dallanmanın olmaması	3.27	Dördüncül (Quaternar)	3.34	α- ve β-turbilin
3.20	Her ikisi de aynı moleküldür	3.24	20	3.28	Pozitif	3.35	Prostetik grup
				3.29	Fosfolipit		
				3.30	Steroidler		
				3.31	Mum		

KISIM II

Hücre Biyolojisi

BÖLÜM 4

Hayatın Hücresel Organizasyonu

4.1 Hücre Doktrini

Bütün canlılar hücrelerden meydana gelir. Hücre bir canlının en küçük yapıtaşıdır. Monera ve Protista alemindeki bütün organizmalar tek bir hücreden oluşur. Mantar aleminin büyük çoğunluğu ile bitki ve hayvan alemleri ise çok karmaşık yapıda olan trilyonlarca hücreden meydana gelirler. Sadece insan beyni kendi başına milyarlarca hücreden oluşur. Hayat devamlılığını sağlayan bu hücrelerin hareketlerini ve doktrinini anlamak biyoloji biliminin en temel prensibidir. Günümüzde hücre yapısı belirlenmiş ve kabul edilmiştir fakat bu bilgi hiçbir zaman tam anlamıyla kesin olmayacaktır.

Her ne kadar hücre doktrinini ortaya koyan bilim adamları Matthias Schleiden (1838) ve Theodor Schwann (1839) olarak anılsa da, aslında birçok biyoloğun çalışması neticesinde bu sonuç çıkmıştır. Bu yapıyı ortaya çıkarırkenki önemli başlıklar aşağıdaki gibidir:

- Van Leeuwenhoek mikroskop ve lens üzerine çalışmalar yapmış ve netlik açısından iyileştirmeler yapmıştır (17. yüzyılın ortasından 18. yüzyılın başlarına kadar).
- Hooke şişe mantarının hücresel yapısı hakkında bir makale yayımlamıştır (1665).
- Lamarck bütün canlıların hücresel dokulara sahip olması gerektiğini belirtmiştir (1809).
- Dutrochet bütün canlı maddelerin ufak küresel hücrelerden meydana geldiğini ve bunların sayıca ve boyutça arttığını ileri sürmüştür (1824).
- Brown hücre çekirdeğini tasvir etmiştir (1831).
- Schleiden bitki hücreleri hakkındaki çalışmalarını yayımlamıştır (1838).
- Schwann hayvan hücreleri hakkındaki çalışmalarını yayımlamıştır (1839).
- Virchow bütün hücrelerin var olan başka bir hücreden oluştuğu sonucuna varmıştır (1858).

19. yüzyılda bütün canlıların hücresel yapıları görünür hale geldi ve hücre doktrinleri hakkında şu yargılara varıldı:

1. Bütün canlılar hücrelerden oluşur ve oluşan her organ hücre yapı taşına sahiptir.
2. Hücreler yapıların ve fonksiyonların temel taşıdır.

Virchow 1858 yılında bu yargılara ek olarak üçüncü bir yargıyı ekledi:

3. Tüm hücreler önceden var olan hücrelerden meydana gelir.

19. yüzyılın sonlarına doğru hücrelerin ayrıca hastalıkların temelini oluşturduğu fark edildi, örneğin, insanlar hasta ise bu insanların hücrelerinin hasta olduğundan dolayı manası çıktı. 20. yüzyılın ortalarına kadar *patoloji* bilimi hastalıkların hücresel olduğu yaklaşımında bulundu.

4.2 Hücresel Organizasyon

On dokunuzcu yüzyılda, hücre basit bir şekilde, sınırlayıcı bir dış zar, içeride bir çekirdek ve çekirdeği çevreleyen büyük bir kitle olarak sitoplazma şeklinde tanımlanmıştı. Onun varlığından başka detaylar hakkında hemen hemen hiçbir detay bilinmiyordu. Bununla birlikte, oldukça göze çarpan araştırmalar hücre ve iç muhtevasını tedrici olarak aydınlattı. Önceleri mikroskoplarda ince kesitler halinde örnekler kullanılır ve

bunlardan geçen ışıkla hücresel özellikler aydınlatılmaya çalışılırdı. Geliştirilen boyama teknikleri, araştırıcılara istenilen hücre kısımlarının daha iyi görünür hale gelmesinde kolaylık sağlamıştır. Bu teknikler çalışılan hücreleri ilk sıralarda öldürürken, daha sonraları kullanılanlar özellikle ışığın polarizasyon gibi belirli karakteristiklerinin kullanılarak hücre yapısının yoğunluk ve düzenliliği konusunda onları öldürmeden çalışma olanağı sağlamıştır. Canlı boyama teknikleri hücreleri canlı çalışmak için kullanılmaya başlamıştır. Bu bağlamda, çekirdek, çekirdekçik ve kromozom gibi birçok hücre elemanlarının incelenmesi çalışılmıştır. 1930'larda elektron mikroskobunun (bu yöntemde ışık yerine elektronları kullanılır) gelişimiyle sitoplazmanın ayrıntılı membran yapısı daha iyi bir şekilde aydınlatılmıştır.

Birçok hücre altı yapının belirlenmesiyle net olarak anlaşıldı ki, hücre içi canlılık olayları vücut ile kıyaslandığında hücre içinde bulunan özelleşmiş yapılarla düzenlenmektedir. Bu yapılar daha sonra organel olarak adlandırılmıştır. Bu organeller ev içindeki odaların oluşturduğu gibi bölgeler oluşturarak özelleşmeye olanak sağlamaktadır.

Organellerin düzenlenmesi hücre içindeki iş bölümüne uygun olarak yapılmaktadır. Genellikle organeller, membranların organize olmuş sistemleri şeklinde gelişir ve değişik şekillerdeki kompartımanları oluştururlar. Bir organelin şekli onun fonksiyonu ile ilgilidir. Yapı ve fonksiyonlarındaki bu yakın işbirliği biyolojide evrensel olup, hücre, çok hücreli organizmalar ve hatta ekosistem düzeyinde gözlenebilmektedir.

ÖRNEK 1 Sinir hücreleri şekil-fonksiyon ilişkilerini göstermeleri açısından oldukça uygundur. Bu hücreler bir haberleşme ağını bütün vücutta elektrik impulslarının kas, bez hücrelerine aktarmak suretiyle devam ettirirler. Benzer elektriksel hareketlilik beyin ve omuriliğin "anahtar panelleri"ne de gerçekleştirilir. Bütün vücut boyunca, elektrik sinyallerinin taşınması en iyi şekilde uzun ve ince bir yolla gerçekleştirilebilir. Sinir hücreleri oldukça uzun ve ince şekilde uzamış sitoplazmalarıyla elektrik veya bir telefon ağındaki kabloları anımsatmaktadırlar.

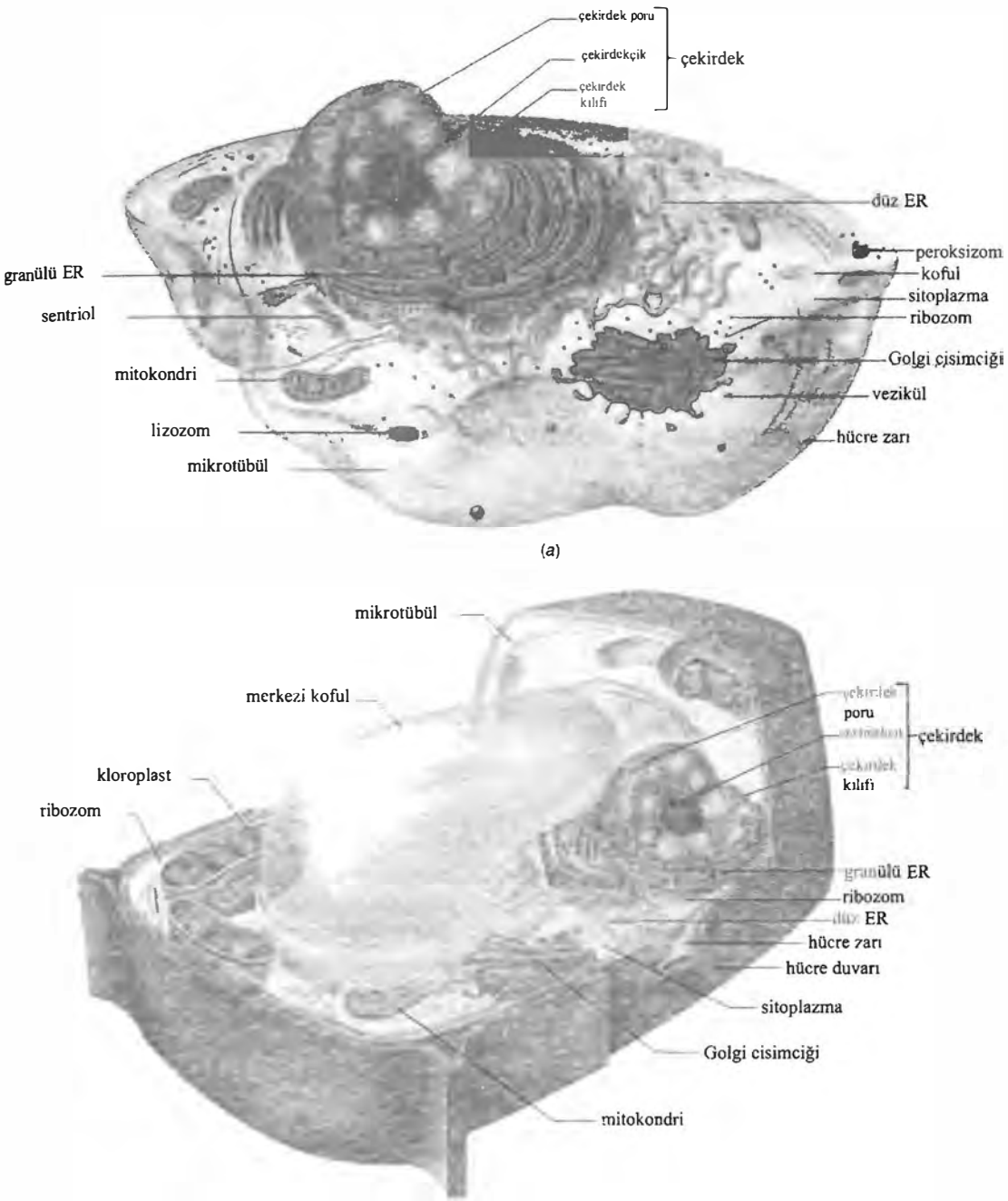
4.3 Hücre Organelleri

Birçok hücre organeli membrandan türemiş gibi görülmektedir. Bunlar canlı materyalin etrafında amorf ortam ile çevrili ince bir kılıf şeklindedir. Bununla beraber organellerin bazılarında zar bulunmaz. Bunlara ribozomlar, mikrotübüller, mikrofilamentler, kamçılar, siller ve sentrioller örnek olarak verilebilir. Prokaryotlar, sitoplazmalarında sınırlı bir organel repertuarına sahiptir ve bunlar genellikle ribozom gibi zar içermeyen organeller olup, Siller, sentrioller, mikrofilamentler ve mikrotübülleri yoktur. Ökaryotlar ise organel çeşidi ve sayısı bakımından oldukça zengin olup, zarlı ve zarsız organellerin tümüne sahiptir (bk. Şekil 4.1). Hem prokaryotik hem de ökaryotik hücrelerde bir hücre zarı (plazma membranı) her zaman mevcuttur.

Hücre zarı, canlı bir hücrenin dış tabakasıdır. Maddelerin hücre içi ve dışına geçişlerini kontrol eder. Hücre zarına ait eski bir görüş birim membran hipotezi idi. Bu görüşe göre, zarın içi ve dışını ince ama daha yoğun olan protein tabakası, daha kalın olan ama daha az yoğun olan fosfolipit ise orta kısmını oluşturmaktaydı. Bu *sandviç yapı* elektron mikroskopu ile birçok zarda gösterilmiştir. Madde alışverişi için gerekli olan kanallar da burada görülmektedir.

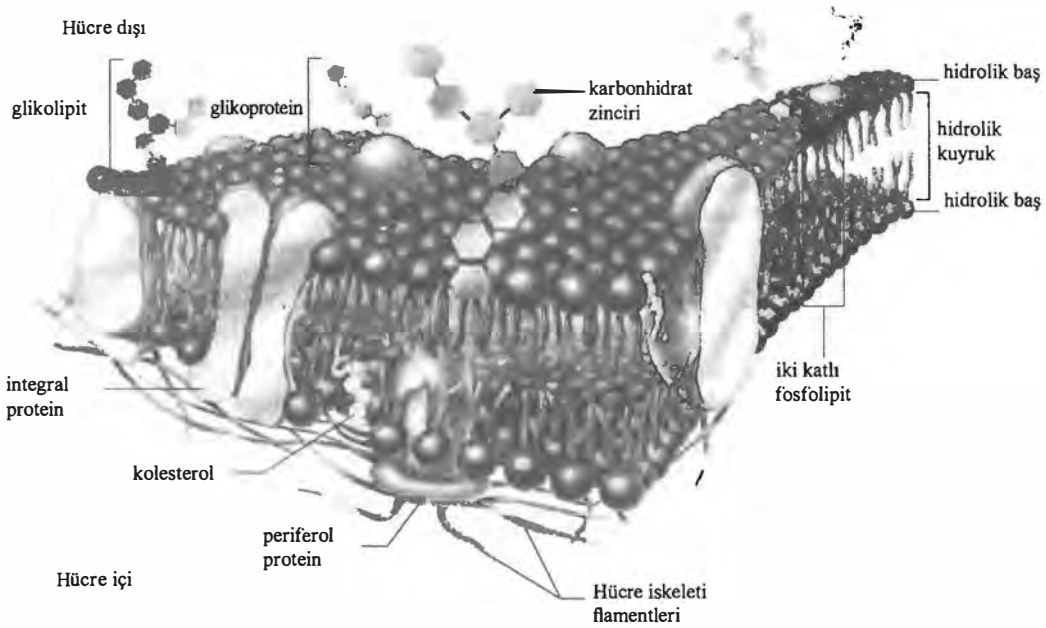
Daha sonra, S.J. Singer ve G.L. Nicholson *akıcı mozaik modeli* ileri sürdüler (bk. Şekil 4.2). Önceki modelde olduğu gibi, iki katlı bir fosfolipit tabaka içermektedir. Bu tabakanın polar uçları iç ve dış yüzeye bakacak şekilde iken hidrofobik olan nonpolar uçlar da iki katlı tabakanın ortasında yer alır. Bununla beraber, akıcı mozaik model zar proteinlerinin dinamik yapılarını daha iyi açıklamaktadır. Bu modele göre, proteinler fosfolipit tabakanın ön ve arka yüzeylerinde yer alabilir (ekstrinsik-periferal proteinler) veya fosfolipit matrikste bulunabilirler (intrinsik-integral proteinler). Bazıları iki katlı tabakada gömülü ama içe, dışa veya her iki yüzeye de çıkıntı oluşturabilirler. Proteinlerin primer ve tersiyer yapıları protein yüzeyi veya içerisinde bulunuşlarıyla oldukça uyumludur. İntegral proteinler çoğunluk olarak hidrofobik amino asitler içerme eğilimindedir ve hidrofilik amino asitlerinin hidrofobik tabakadan uzak yerlerde bulunduğu farz edilir. Periferal proteinlerin ise yukarıdakinin tersine hidrofilik amino asitler içerdiği; bunların fosfolipitlerin polar ucu ve zarı çevreleyen sulu ortam ile interaksiyona girerek bağ oluşturabildiği düşünülmektedir. Bu modele göre, zardaki lipit ve proteinlerin yanal hareket edebilmeleri mümkündür.

Birçok hücrede membranın dışı katı bir duvar veya sert bir *pelikula* ile çevrilidir. Bu dış yapı membran yüzeyine cansız bir ilave oluşturmakta ancak geçirgenliği büyük ölçüde etkilememektedir.



Şekil 4.1. (a) hayvan hücre yapısı; (b) hücre yapısı Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8th ed., McGraw-Hill, 2004; reproduced with permission of The McGraw-Hill Companies.

Bitki, mantar ve bakterilerde bu dış yapı *hücre duvarı* olarak adlandırılmaktadır ve sırasıyla selüloz, kitin veya kompleks karbonhidrat ve amino asit kombinasyonlarının karışımından oluşur. Hücre duvarı hücreye bir destek olmakla birlikte, hipoozmotik ortamlarda hücrenin patlamasını da önlemektedir. Hayvan hücrelerinin çoğu, kısa karbonhidrat zincirli ve membrana kovalent bağla bağlanmış *glikokaliks* olarak adlandırılan dış yapı içerirler. Bu örtü harici maddelere bağlanarak hücre içi aktiviteleri kontrol eden *reseptör*leri içermektedir.



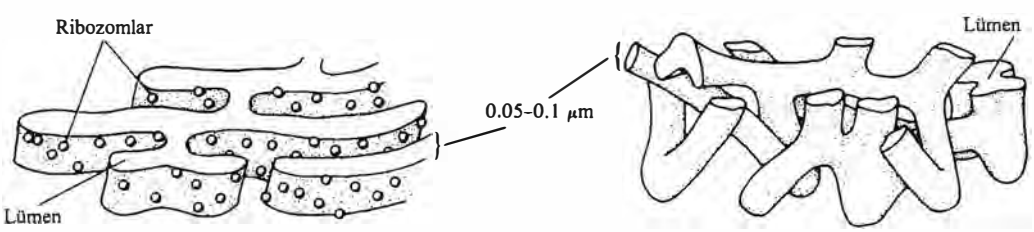
Şekil 4.2 Sıvı mozaik model. Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8th ed., McGraw-Hill, 2004; reproduced with permission of The McGraw-Hill Companies.

Glikokaliks ayrıca hücrelere immünolojik kimlik kazandıran antijen proteinlerini de içermektedir. Diğer harici yapılar hücrelerin sıkıca tutunmalarını ya da hücreler arasında taşınma için gerekli hücreler arası boşlukların oluşmasını sağlar. Çeşitli omurgalı ve omurgasız yumurtalarının dış yüzeyinde yer alıp onları çevreleyen ve koruyan kabuklar da hücre zarının dışındaki diğer bariyeri oluşturmaktadır.

Endoplazmik retikulum (ER) zardan yapılmış olan, ökaryotik hücrelerdeki sitoplazmayı baştan başa geçen bir dizi kanal şeklindeki yapıdır (bk. Şekil 4.3).

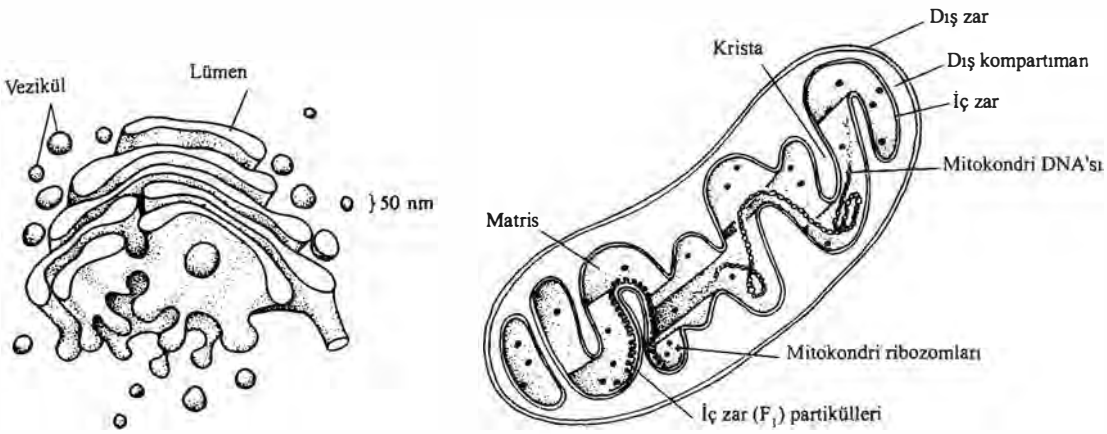
ER hücre zarından çekirdek zarına kadar uzanan kesintisiz bir ağ oluşturur. Hücrelerin bazı bölgelerinde bir dizi basıklaşmış kese veya diskler şeklinde görülür. Hücrenin büyük bir bölümünde, ER küçük yoğun ve zarının dış yüzeyinde bulunan granüllerle ilişki halindedir. Bu yapılar *ribozom* olarak bilinmektedir. Bunların kazandırdıkları görünümden dolayı bu tip ER, *granüllü endoplazmik retikulum(GER)* olarak adlandırılmaktadır ve bu bölgeler aktif olarak protein sentezinin gerçekleştirildiği bölgelerdir. *Düz endoplazmik retikulum (DER)* ribozom içermez ve hücrenin lipit biyosentezi ile transportunun gerçekleştiği ve değişik zehirlerin detoksifikasyonunun gerçekleştiği bölgelerdir.

ER'nin zar yapısına benzeyen zara sahip diğer organeller de *Golgi cisimciği* olarak bilinir (Şekil 4.4a). Bir yığın basıklaşmış kese veya vezikül olarak bulunur ve DER kanallarının devamı şeklindedir. Ana fonksiyonu,



(*a*) Granüllü endoplazmik retikulum (*b*) Granülsüz endoplazmik retikulum

Şekil 4.3



(a) Golgi cisimciği ve salgı vezikülleri (b) Mitokondri

Şekil 4.4

depolama modifikasyon ve salgı olarak üretilen maddelerin paketlenmesidir. Bu organeller özellikle pankreas gibi organların salgı yapan hücrelerinde göze çarpmaktadırlar. Golginin dış bölümünden ayrılan zarla çevrili salgı kürecikleri (salgı vezikülleri) hücre zarına doğru hareket ederler. Bu veziküller hücre zarına ait materyal de taşıyabilir. Golgi cisimciği gerçekte hücre içindeki zarlı kanallar sisteminin dinamik bir parçası olabilir. Bu sistem çekirdek kılıfı, ER, golgi ve hücre zarı gibi birbirinden keskin hatlarla ayrı olmayan yapılardan oluşmaktadır.

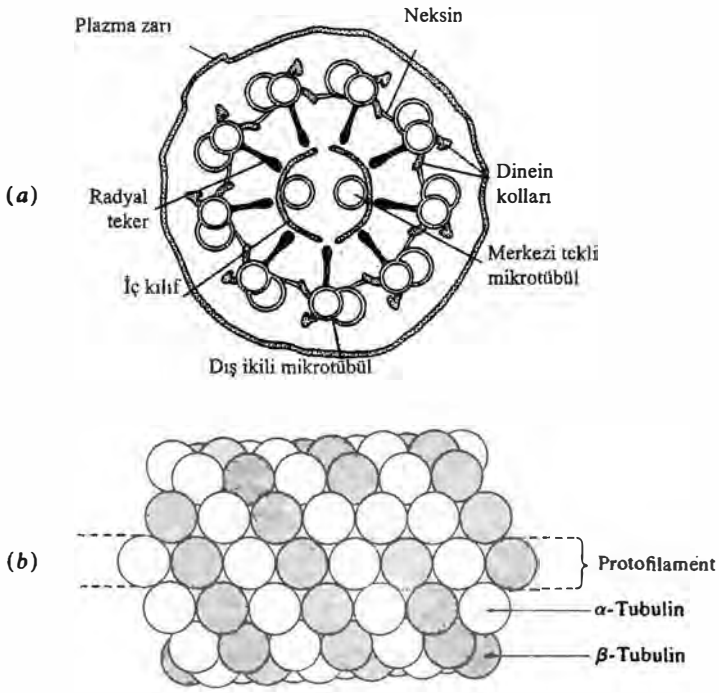
Mitokondriler yuvarlak veya puro şeklindeki organeller olup (bk. Şekil 4.4*b*) özellikle metabolik aktivitenin yüksek olduğu hücrelerde göze çarparlar (bk. Bölüm 5). İsimlerini ışık mikroskobundaki iplik benzeri görünümlerinden almaktadırlar (Yunanca mitos, iplik, iğ). Mitokondriler çift zara sahiptirler: Düz olan dış zar sınırları belirlerken iç zar oldukça fazla kıvrımlara sahiptir. Bu kıvrımlar veya *krista*, iç kısımda uzantılar oluşturur ve değişik enzimler bu kıvrımlarda yerleşir. Bu enzimler hücreye enerji sağlamak üzere organik moleküllerin sistematik bir yıkımında görev yaparlar. Bitkilerdeki kloroplastlarda olduğu gibi mitokondriler de kendi DNA ve ribozomlarına sahiptir. Hücreden bağımsız olarak kendini eşler ve kendi membranının sentezini de kontrol ettiği görülmektedir.

Lizozomlar şeklen mitokondrilere benzemekle birlikte, daha küçük ve tek zarla çevrili organellerdir. Oldukça güçlü enzimlere sahiptir. Lizozom enzimleri geçirgen olmayan bir zarla çevrili olmasalardı, tüm hücre muhtevasını sindirebilirdi. Bu zarda oluşacak yırtık lizozomal enzimlerin serbest kalmasını sağlar. Lizozom enzimleri hücre içi sindirimde rol oynarlar ve bunlar gelişme sırasında bazı yapıların ortadan kaldırılmasında önemli görev yaparlar. Kurbağanın metamorfozunda lizozom enzimleri iribaşın gelişim sürecinde işine yaramayacak yapılarının ortadan kaldırılmasına yardım eder. Kuyruk gibi bölgelerdeki Yıkımdan oluşan ham maddeler daha sonra ergindeki parçaların yapımında kullanılır. Lizozomlar, romatoid artrit gibi otoimmün hastalıkların oluşmasında da görev almaktadır.

Peroksizomlar da lizozomlara benzer ancak oksidatif enzim içerikleriyle farklıdırlar. Peroksizomlar amino asitlerin oksidatif deaminasyonunda yer alır. Bu reaksiyon proteinlerin diğer organik bileşiklere dönüşmesinde hayati bir role sahiptir.

Kamçı ve siller (Flagella ve cilia, bk. Şekil 4.5*a*) kıl veya tüy benzeri yapılar olup bir uçta yer alır ve değişik hareketlerin yapılabilmesini sağlar. Hücre zarı ile devamlılığa haizdir. Koordineli çarpma sonucunda hücre hareketinde önemli rol oynamaktadırlar.

ÖRNEK 2 İnsan sperm hücresi, arka ucunda yer alan ve aktif olarak çarpan bir kamçıya sahiptir. Kamçı hareketi için gerekli olan enerji mitokondrice zengin olan ve kamçının bağlandığı yer olan orta bölgeden sağlanır. Sperm hücresinin taşıdığı yük, ön taraftaki çekirdek, dişinin üreme borusu içinde ovidüktteki döllenme sağlanıncaya kadar kamçı tarafından ileri doğru itilir. Spermde yeterli hareketliliğin sağlanamaması yumurtanın döllenememesi sonucunu doğurabilir.



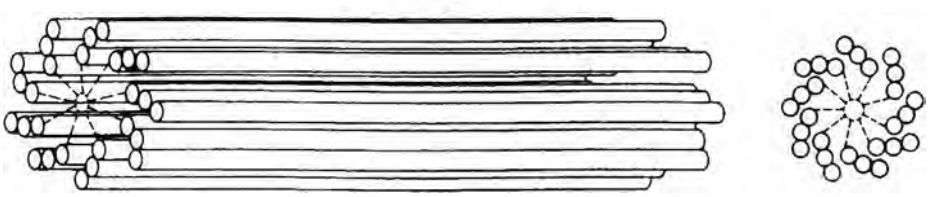
Şekil 4.5

Kamçı ve sil, bir çeşit organel olarak düşünülebilir: Eğer sayı az ve boyu oldukça uzunsa, kamçı; boyu kısa ve sayı olarak da çoksa o zaman da sil tanımlanır.

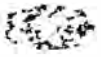
Kamçı ve silin her ikisi de hareketliliğini *mikrotübüller* denilen yapılardan sağlar. Bonlar isimlerinden anlaşılacağı gibi uzun, ortaları boş ve silindirik yapılı oluşumlardır. *α-* ve *β-tubulin* denen protein alt ünitelerin oluşturduğu birimlerin kombinasyonundan oluşurlar. Bu alt üniteler uç uca istiflenerek *protofilament* denilen iplikçiği oluştururlar. On üç tane protofilament paralel olarak bir daire şeklinde dizilerek mikrotübülü oluştururlar (bk. Şekil 4.5*b*).

Ökaryotlarda kamçı ve silde, dışarı doğru yer alan 9 çift mikrotübül merkezde yer alan 2 mikrotübülün etrafını sarar. Sil veya kamçının bağlandığı *bazal kaide* (*bazal cisimcik*) hücre yüzeyinin hemen altında konuşlanır. Sil ve kamçının temel yapısına oldukça benzer olup, ondan uzayan ve merkezi çifti bulunmayan 9 *üçlü* mikrotübül düzenlenmesinden oluşur (bk. Şekil 4.6).

Sentrioller birçok ökaryotik hücrede bir çift silindirik çomak şeklinde bulunurlar. Çekirdek zarının hemen üstünde konuşlanırlar ve boyuna eksenleri birbirine dik olduğu için çapraz bir yapı oluştururlar. Sentriolün mikrotübüler yapısı bazal cisimcikle aynı olup, hücresel evrim sürecinde muhtemelen primitif bazal cisimcikten ortaya çıkmıştır. Sentrioller muhtemelen mitoz ve mayozun gerçekleşmesi için gerekli olan iğ cisimciklerinin oluşumunda rol oynamaktadır (bk. Bölüm 8).



Şekil 4.6



Hücresel destek ve hareket fonksiyonu, üç farklı protein (mikrotübül, mikrofilament ve ara filament) ile çok sayıda yardımcı proteinden oluşan ve hücre *iskeleti* denilen yapı tarafından sağlanır. Mikrotübüller sil ve bazal cisimcik ile iğ cisimciğinin yapısını oluşturmaya ilave olarak birçok protozoada periferal ağın oluşmasını da sağlar. *Mikrofilamentler aktin* denilen proteinlerden oluşur. Aktin alt üniteleri uzun bir iplik şeklinde polimerize olur ve iki iplikçik ünitesi de ikili sarmal şeklinde birleşerek mikrofilamentleri oluşturur. Mikrofilamentler sitoplazma boyunca ışınsal olarak durur ve hücrenin şeklinin korunmasını sağlar. Proteinden oluşmuş olan *myozin* ile kombinasyonu da kas kasılmasını sağlayan kayan iplikçikler birlikteliğini oluşturarak hücrenin şeklinin değişmesine neden olurlar. *Ara filamentler (intermediate filamentler)* olarak adlandırılanlar da gerçekten çap olarak bahsedilen diğer ikisinin arasında yer almaktadır. Bunlar diğerlerine göre daha uzun ömürlü, yoğun ağsı yapılarda yer alıp epitelyum doku örtülerine gerilmeye karşı daha fazla direnç kazandırmaktadır.

Kofullar (*Vakuoller*), hücre içinde su ve çözünmüş materyalleri içeren ayrı ve net olarak gözlenen bölgelerdir. Koful, metabolik süreçler neticesinde veya arasında ortaya çıkan sıvı ve tuzların deposu olarak görev yapabilir. Kofulun etrafını saran zar *tonoplast* olarak adlandırılır. Birçok protozoa belirli aralıklarla kasılarak sıvı ve tuzların dışarı atılmasını sağlayan kasılgan (kontraktil) kofula sahiptir. Tatlı sularda yaşayan protozoalarda sıvı birikimini önlemeye hizmet edecek bir şekilde yapıları vardır. Değişik hücrelerde vücuda alınan besinlerin sindirilmesini sağlayacak enzimleri içeren kofullar da oluşabilir. Birçok bitki hücresinde merkezi olarak oldukça büyük kofullar göze çarpar. Bunlar şişebilir, sert hücre duvarına basınç yapabilir ve böylece *turgor* da denilen ve hücreye yüksek derecede bir sertlik sağlayabilir.

Hemen tüm bitki hücreleri, bir çeşit küçük, membran ile çevrili olan, pigment veya nişasta depolaması için yer sağlayacak kesecikler içerirler. Bu organeller *plastidler* olarak adlandırılır. Kloroplastlar bu grubun içindedir. Plastidler sitoplazmayla birlikte bütün hücre boyunca pasif olarak hareket ederek sağlıklı hücrede adeta bir akıntı oluştururlar.

Çekirdek (nükleus), yuvarlak veya oval bir şekle sahip olan ve hücrenin merkezine yakın bir bölgede yer alır. İki katlı olan ve *çekirdek zarı* veya *çekirdek kılıfı* denilen zarla çevrilidir. Bu zarlar kılıfın belirli bölgelerinde birbirleriyle kaynaşırlar ve bu bölgeler *por*lar (açıklıklar) olarak isimlendirilip, doğrudan çekirdek içi ve dışı madde taşınması için oluşmuşlardır. Dış zar ER ile devamlılık gösterdiği için, porlar ER ile çekirdek arasında iç zar yüzeyinden madde aktarımı için pasaj da oluşturabilmektedir.

Çekirdek içerisinde bir veya daha fazla *çekirdekçik* görülebilir. Bunlar protein sentezinde rol oynayan sitoplazmik organeller olan ribozomlara ait alt üniteleri içeren yoğun cisimciklerdir. Çekirdekçik, ribozomların sentez ve montaj işlerinde görev alırlar. Çekirdek içindeki belirli kromozomlara bağlı olarak bulunur. Her bir *kromozom* ince çubuklar veya iplikçikler şeklinde hücrenin hayatı boyunca mevcuttur. Ancak, dinlenme halindeki (bölünmeyen) hücrelerde kromozomlar incecik iplikçiklerin oluşturduğu bir ağ şeklindedir. Hücredeki gen maddesi kromozomlarda bulunur.

4.4 Bitki ve Hayvan Hücreleri: Doku Organizasyonu

Ökaryotik hücreler bütün hayvan ve bitki hücrelerinde bulunur ancak iki aleme ait organizmaların hücreleri arasında bir çok önemli farklılıklar bulunmaktadır (bk. Şekil 4.1*a* ve *b*). Bitki hücreleri neredeyse her zaman selülozdan oluşan bir hücre duvarı bulundururlar. Hayvan hücreleri de genel olarak bir hücre duvarına sahip değillerdir. Hücre duvarı ayrıca mantar ve bakteri hücrelerinde de bulunmakla beraber bunlardakiler selülozdan oluşmamıştır. Plastidler bitki hücrelerinin çoğuna ait bir özellik iken hayvan hücrelerinde bulunmazlar. Kofullar bitki hücrelerinde oldukça göze çarparken, hayvan hücrelerinde oldukça az veya hiç yoktur. Hayvan hücrelerinde çekirdeğin hemen üzerinde bir çift sentriol varken, genelde bitki hücrelerinde bulunmaz. Bölüm 8'de tartışılacağı gibi, her iki alemde hücre bölünmesi şeklinde görülen üreme, birçok yönden benzemekle beraber, bitkiler mitoz hücre bölünmesindeki özelleşmiş bazı detaylar bakımından hayvan hücrelerinden önemli farklılıklara sahiptir.

Bitki ve hayvanlarda, benzer hücre grupları gevşek bir katman veya demet yığını halinde bir araya gelerek *doku* denilen yapıları oluştururlar. Dokular özelleşmiş aktivitelere sahiptirler. Bir grup farklı doku da bir araya gelip özel ve belirgin bir şekle sahip olan *organ* olarak bilinen yapıları oluştururlar. Organlar da organizmada özelleşmiş fonksiyonlara sahiptir, örneğin, böbrek bir organdır ve kandan atık suları idrar olarak uzaklaştırır ve boşaltır. Birçok organ da bir araya gelip daha karmaşık ve üst düzey fonksiyonu yerine getiren *organ sistemi*ni oluştururlar. Böylece, mide, ağız, bağırsak vs. gibi organlar hayvanlarda sindirim sistemini

oluştururlar. Dizi; *hücre* → *doku* → *organ* → *organ sistemi* → *organizma* şeklinde oluşup, hiyerarşik bir düzen dahilinde basit yapılardan daha yüksek yapılı entegre olmuş yapıların ortaya çıkmasını sağlar.

Bitki Dokuları

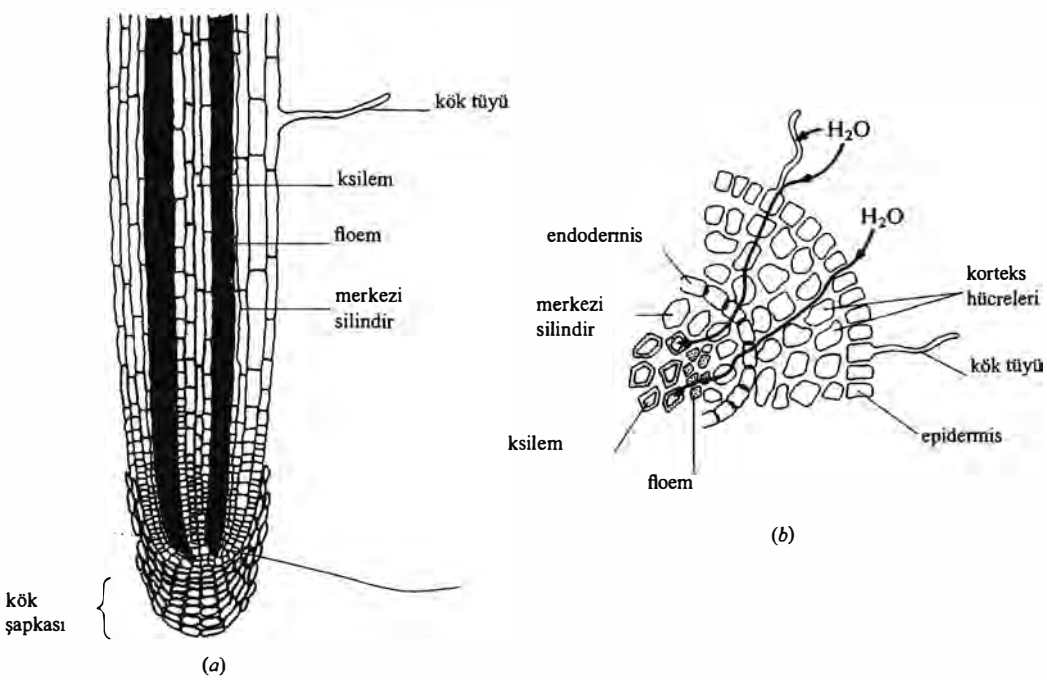
İleri düzeyde bitkileri sınıflandırmanın metotlarından biri, bütün bitki dokularını *meristematik doku* ve *daimi (farklılaşmış) doku* diye ayrıştırır. Meristematik doku gövde ve köklerin en uç bölgeleriyle birlikte gövdelerin periferal bölgelerinde yer alır. Hücreleri farklılaşmamış, küçük, sıkı ve metabolik olarak aktif bir sitoplazmaya sahiptirler.

Daimi doku, *örtü dokusu, temel doku* ve *iletim dokus*u olacak şekilde sınıflandırılabilir. Örtü doku genel olarak, ince duvarlı ve göze çarpan kofullara sahip hücrelerden oluşan *epidermis*tir. Bazı epidermal tabakaların üzerinde, kalın bir mumdan oluşan ve bitkiyi su kaybından koruyan kütikula tabakası salgılanır. Yaşlı çok yıllıklı bitkilerde kök ve gövdenin yüzeyi, birkaç tabakadan oluşan, suyu geçirmeyecek şekilde mantarlaşmış hücrelere sahip olan *periderm*e sahiptir.

Temel doku bitkinin iç kısımlarında yer alır. En yaygın olanı, fotosentez yönünden aktif, ince duvarlı ve oldukça değişik düzene sahip hücreleri olan *parankima*dır. Düzensiz kalınlaşmalara sahip hücreleri olan ise *kollenkima*dır. Bitkilerde yapısal desteğe katılan ve kalınlaşmış hücre duvarlarına sahip olan *sklerenkima* olup, hücreleri lifli bölgeler ve bazı tohum ve çekirdeklerin kabuklarının sert kısımlarında bulunur.

İletim dokusu başlıca *ksilem* ve *floem*dir. (bk. Şekil 4.7). Ksilem kesintisiz olarak su ve suda eriyen maddelerin esas olarak da yukarı doğru taşınmasında görev yapar. Ksilem ile ilişkili ve onun yapısında yer alan hücre tipleri *trakeler* ve *trakeitler*dir. Bu hücreler demetler halinde düzenlenmiş ve yaşlandıkça canlı materyallerini kaybederler. Daha sonra hücre duvarları tüpsü konteynerler gibi sıvı taşınmasını sağladıkları gibi bitkiye yapısal destek de verirler. Odun çoğunlukla trake ve trakeitlerden oluşur ve zamanla büyük çoğunluğu tıkanarak sıvı transferinde görev yapamazlar.

Floem, karbonhidrat, amino asit, oligopeptit (yani, 10'dan daha az amino asit içeren peptitler; oligo az anlamına gelmektedir) ve bazı lipitlerin taşınmasında görev yapar. Ksilemden farklı olarak,bazı hücreleri çekirdeklerini kaybetmiş olmasına rağmen, taşıma fonksiyonlarını yerine getirirken hayattadır.



Şekil 4.7

Bu üç ana doku tipi yüksek yapılı kara bitkilerinde sınırlı olup organ ve sistemler dahilinde hiyerarşik bir düzenleri görülmez.

Hayvansal Dokular

Dört ana tipte hayvansal doku bulunmaktadır (bk. Şekil 4.8)

1. Epitel doku- bir örtü dokusu
2. Bağ dokusu- bir bağ ve destek dokusu
3. Sinir doku- bir iletken doku
4. Kas dokusu- bir kasılgan doku

Epitel doku, vücudun yüzeyini kaplayan ve yoğun olarak paketlenmiş hücrelerden meydana gelir. Bariyer, maddelerin emiliminin düzenlenmesi, su kaybından koruma, soğuk ve mikrobiyal saldırılardan korumakla ilgili görev yapar. Örneğini deri büyük çoğunlukla epitel dokudan oluşur, sindirim kanalı ve vücudun diğer boşlukları ile beraber damarlar ve bağırsaklar epitel doku ile kaplıdır. Epitel dokuda üç yapısal hücre tipi (ince ve basık olan *skuamöz hücreleri*; *kübik hücreler* ve *silindirik hücreler*) vardır. Genellikle, bir uçları fibröz (lifli ve pek) yapı olan *bazal membrana* bağlanırken, diğer yüzü değişik fonksiyonları yerine getirir.

Bağ dokusu farklı formlarda bulunur ancak hücrelerin yer aldığı hücre dışı matris ile karakterize edilirler. Örneğin, kemik esas olarak hücre dışı matris içerirken az sayıdaki hücre katı matris içinde yer alan ve *lakün* (oyuk boşluklar) denen yerlerde bulunur. Bağ dokusunun diğer formları kan, kıkırdak (örneğin kulaktaki gibi, sert ve esnek destek materyali) ve değişik yapılardaki vücuda kuvvet ve esneklik veren ayrıca diğer dokuları bağlayan (örneğin, kemik ve kası birbirine bağlayan *tendon* gibi) destek lifleridir.

Sinir doku bazıları neredeyse bir metreye kadar uzayabilen *nöronlar*dan (sinir hücresi) meydana gelir. Sinir impulsları nöronun hücre gövdesinden nöronun *akson* denilen uzantısına ve diğer hücrenin gövdesiyle temasta bulunduğu *dendrit* denen yerlere doğru taşınır. *Duyu sinirleri* esas olarak özelleşmiş uyarıları (dokunma, ses, koku gibi) algılamak üzere farklılaşmıştır. *Motor sinirleri* kas faaliyetlerinden sorumlu olup genellikle duyu sinirleri ile *bağlayıcı (ara) sinirler* aracılığıyla koordineli çalışır. Sinir doku tüm vücutta ama bilhassa beyin ve omurilikte bulunur.

Kas dokusu kasılgan bir doku olup üç tipe ayrılır: *iskelet kası* veya *çizgili kas*, istemli hareketi sağlar; *düz kas* esas olarak sindirim kanalındaki sağmal (peristaltik) hareketler gibi istemsiz hareketleri; *kalp kası* da kalbin yapısını oluşturup çalışmasını sağlar.

Dokulardan organa, organlardan organ sistemlerine doğru olan organizasyon hemen hemen tüm hayvan gruplarında kolayca gözlemlenebilmektedir.

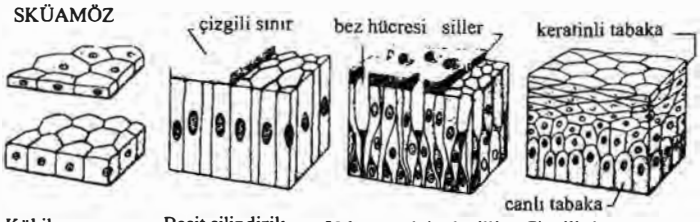
4.5 Hücre Boyutu ve Sınırlamaları

Bazı istisnalarıyla birlikte, hücreler oldukça küçük ancak nadiren mikroskobik boyutlardan da biraz büyüktürler. Bu durum yüksek metabolik aktiviteye sahip olan hücreler için bir gerçektir. Hücre ihtiyaç duyduğu besin ve oksijenle bu maddelerin dış ortamdan yüzey membranı ile içe alındıktan sonraki pasajlardan geçişiyle buluşabilir. Bununla birlikte, bütün küresel cisimlerde olduğu gibi hücrenin yarıçapı arttıkça hücrenin içeriği (hacmi) de orantılı olarak yarıçap kübik şekilde artmakta ancak yüzey alanı ancak yarıçapın karesi oranında artış göstermektedir. Böylece, yüzeyin materyali daha fazla geçirebilmesi için artışı ancak yarıçapın karesi kadar artarken büyümesi için yarıçapın küpü kadar genişleyecek alana ihtiyacı vardır. Bu bağlamda, hücre boyutu büyüyen metabolik ihtiyaçları karşılayamayacak kadar küçük yüzeye sahip olarak kalmaktadır.

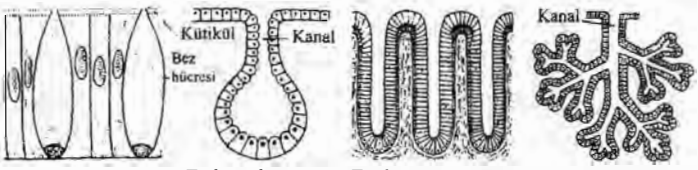
Hücre boyutuyla ilgili diğer bir faktörde tüm hücresel işlevleri kontrol edebilecek olan çekirdeğin bulunma gerekliliğidir. Hücrenin ebadı büyüdükçe uzak bölümleri çekirdekten daha da uzaklaşmaktadır. Bu durum çekirdeğin hücre bütünlüğünü korumasını oldukça zorlaştırmaktadır. Hatta büyük hücrelerin sitoplazmalarında bir maddenin bir yerden başka bir yere transferi bile ve uzun zaman almakta verilecek cevaplar da oldukça yavaşlamaktadır.

(*a*) Epitel

SKÜAMÖZ



Kübik | Basit silindirik | Yalancı çok katlı silli | Çizgili sküamöz

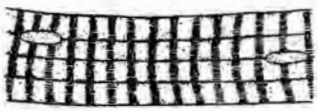


Tek hücreli (Toprak solucanı) | Torbaya benzeyen (Kurbağa de isi) | Tüplü (İnsan bağırsağı) | Bileşik alveolar (Tükrük bezi)

(*b*) Kas



düz veya istemsiz



çizgili veya iskelet



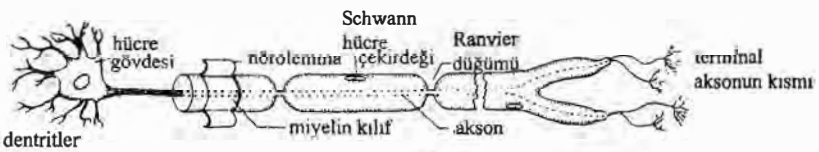
kardiyak veya kalp

(*c*) Sinir

MOTOR HÜCRE GÖVDESİ SEREBELLUM PÜRKİNJE HÜCRESİ



MİYELİNSİZ SİNİR LİFLERİ



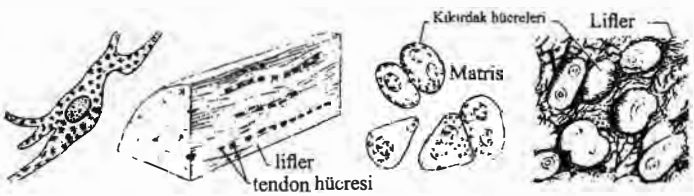


MİYELİNLİ SİNİR LİFLERİ

(*d*) bağ



MEZENKİM HÜCRELERİ | BEYAZ -BAĞ DOKULARI- ELASTİK | YAĞ HÜCRELERİ



PİGMENT HÜCRESİ | TENDON | HİYALİN - KIKIRDAK - ELASTİK

Şekil 4.8

4.6 Hücre İçi ve Dışına Hareket

Zarların yüzeylerinden madde geçişlerini sağlamalarına *permeabilite* veya *geçirgenlik* denir. Hücrenin iç ortamının düzeni hücre zarının seçici geçirgenliği ile sağlanır. Maddelerin çoğunun zardan geçişi konsantrasyon gradyanlarına göre olur. Bir zamanlar, hücre zarının su ve çözünmüş madde geçişindeki osmoz ve diffüzyonda pasif bir rol oynadığı düşünülmüştür. Ancak şimdiki bilgilerimize göre, hücre zarından madde geçişinde, bu işlemi başlatma ve hızlandırma gibi durumlarda rol oynayan değişik mekanizmalar bulunmaktadır. Eğer zardan geçecek molekülün hareketi konsantrasyon gradyanına göre olacak ve enerji tüketilmeyecekse bu *pasif taşıma*dır. Eğer taşınma konsantrasyon gradyanının tersine oluyorsa o zaman mutlaka enerji harcamak gerekir ve bu durumda da *aktif taşınma* terimi kullanılır.

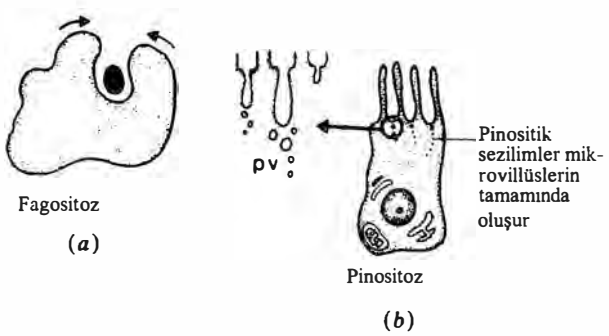
Lipit olmayan, Na^+ ve K^+ gibi bazı maddeler zardan özelleşmiş *kanallar* veya porlar aracılığıyla geçerler. Bu kanallar geçici veya oldukça kalıcı olabilirler. Özel bazı moleküllerin veya iyonların yük ve çaplarına ya da geçecek moleküllerin kanal elemanlarından bazılarıyla zayıf bağ kurabilmelerine göre geçişi kolaylaştırdığı düşünülmektedir. Zarın daimi kanalları olarak kalanlar, protein kapıların durumuna göre açık veya kapalı olabilir, böylece ortamın değişmesine göre, geçirgenliği değiştiren bir durum sağlamaktadır.

Zar içerisinde bir grup bileşen *taşıyıcı* olarak görev yaparlar. *Kolaylaştırılmış taşıma* sistemlerinde taşıyıcılar küçük molekül veya iyonlarla birleşir ve böylece bir yüzeyde oldukça çok sayıda kompleks oluşur. Bu kompleksler daha sonra konsantrasyon gradyanlarına göre, taşıdığı molekülü serbest bırakacağı diğer yüze doğru hareket ederler. *Aktif taşınma* sistemlerinde taşıyıcı *permeaz*da olduğu gibi bir enzim olabilir ve bu sistemde taşıyıcı moleküller konformasyonal değişimlere girerek taşıyacağı molekülle birleşir ve molekülü taşıyıp bıraktıktan sonra eski haline geri döner. Kolaylaştırılmış taşıma sisteminin aksine, kompleks konsantrasyon gradyanının tersine doğru da hareket edebilir. ATPaz enziminin Na^+ ve K^+ zardan taşınmasında enzimatik taşıyıcı olduğu ileri sürülmektedir.

İyon taşınması için özelleşmiş taşıyıcılar da *iyonoforlar* olarak bilinmektedir.

ÖRNEK 3 Valinomisin antibiyotiği iyonofor aksiyonu için öğretici bir örnektir. Bu organik molekül, K^+ ile Na^+ da olduğu gibi birleşerek iç polar bölge ile dış hidrofobik bölge arasında küçük bir halka oluşturur. Bu düzenleme, bütün kompleksin zarın hidrofobik bölgesinden kolayca geçerken iyon üzerinde dahili bir tutunma yeri oluşturmasını sağlar.

Makromoleküler yapıdaki maddeler genel olarak zardan süzülüp geçmezler. Bununla birlikte, büyük partiküller *endositoz* denilen yığınla geçiş mekanizmasıyla hücre içine alınırlar. Bu partiküller zar üzerinde yer alan özelleşmiş reseptörlere bağlanabilir. Partikül-zar kompleksi uzayarak bir çöküntü oluşturur ve daha sonra da sitoplazmada bir vezikül oluşacak şekilde zarlar üst tarafta oluşturacak şekilde birleşirler. Protozoa veya beyaz kan hücreleri tarafından bakteri gibi büyük yapıların zar yüzeyinden emilmesinde görülen endositoz olayı fagositoz olarak isimlendirilir (bk. Şekil 4.9*a*). *Pinositoz* da endositozun bir çeşididir ancak hücre içine alınan materyal daha küçüktür. Bunda, zar yüzeyindeki küçük göçüntüler maddelerin içeri alınmasını sağlar. İçeri alınan materyal etraflarını saran sıvılarla birlikte küçük kofullar veya veziküller halinde çöküntünün en son ucunda toplanırlar (bk. Şekil 4.9*b*). Pinositozla oluşan yeni veziküller oluşumlarının erken safhalarında bulanık bir örtü meydana getirirler. Bu örtü, proteinlerin oldukça düzgün sıralanmasından meydana gelir ve muhtemelen hücrenin yapısında yer alan diğer bileşenlerle etkileşimlere girerler.



Fagositoz

(*a*)

Pinositoz

(*b*)

Şekil 4.9

*Ekzositoz*da da, bir zarla çevrili olan materyaller veziküller halinde yüzey membrana taşınırlar. Yüzey membranı ile vezikül membranında kaynaşma oluşarak vezikül içindeki materyal dışarı atılır. Hücre tarafından daha fazla kullanılmayacak olan büyük yapılı maddeler ve hücrede üretilip de vücudun başka yerinde kullanılacak olan materyal de yine ekzositoz yoluyla dışarı atılır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

4.1. Hücre doktrininin gelişimini tanımlayınız

Robert Hooke hücresel yapıyı tanımlayan ilk bilim insanıdır. Şişe mantarından alınan ince kesitlerde çalışarak odacık benzeri yapıları gördüğünü 1665 yılında bir makalesinde yayınladı. Petek düzenine sahip bu kutucuk birimleri O'na manastırdaki küçük odaları hatırlattı ve bu odacıklar Latince'de cellulae olarak adlandırılır (hücre anlamındadır).

Hooke gerçekte *mikroskobun*daki (büyütücü mercekler kullanarak gözle görülemeyecek kadar küçük olan cisimleri görünür olmasını sağlayan araç) mantar preparatında cansız hücre duvarlarını gördüğünün farkında değildi. MÖ 300 yıllarında, Yunanlılar eğimli cam kapların içini su doldurarak yakın cisimleri büyütüyorlardı ancak on yedinci yüzyılda Anton van Leeuwenhoek ezme tekniğini geliştirerek mercekleri üretti ve basit bir mikroskopta bunları etkin bir şekilde kullandı.

1809'da Lamarck, bütün canlıların hücresel yapıya sahip olduklarının farkına vardı. Dutrochet, 1824'te bütün canlı dokuların ince ve küresel hücrelerden oluştuğunu açık bir şekilde ifade etti. Daha sonra büyümenin hem mevcut hücrelerin ebadının büyümesi hem de hücre sayılarının artmasıyla olduğunu anladı. Robert Brown 1831'de bütün ökaryotik hücrelerin çekirdek bulundurmalarının ortak bir özellikleri olduğunu açıkladı. Schleiden 1838'de bitkilerin hücresel yapıları üzerine yaptığı çalışmalarını yayınladı ve bir yıl sonra Schwann hayvan dokularının da hücrelerden yapıldığına dair Schleiden'inkine paralel bulgularını yayınladı. Tanımlarındaki netlik ve kuvvetten dolayı, düşüncelerinin kabulü için bir kampanya yaptılar. Schleiden ve Schwann genel olarak hücre doktrinlerinden ve hayatın doğasının anlaşılması için hücrenin çalışılması gerektiği fikrini çalışmaların merkezine koymalarından dolayı itibar kazandılar. 1858 yılında Rudolph Virchow bütün hücrelerin daha önce var olan hücrelerden geldiği fikrini ileri sürdü. Böylelikle, kesintisiz şekilde devam eden hayat zincirinin anlaşılmasında hücrenin rolüne hükmedilmişti.

4.2. Hücre yapısı çalışmalarında mikroskobun gelişimini belirtiniz.

Bir hücrenin yapısal elemanları en iyi şekilde bir mikroskopla görülebilir. İlk mikroskoplar oldukça ince alınmış hücresel kesitlerden geçirilen ışığı kullanıyordu. Bu kesitler önce formaldehit gibi maddelerde öncelikle fikse ediliyor, böylece hücresel bileşenler sağlamlaşıp sabitleniyordu. Uygun yöntem uygulandıktan sonra da özellikli hücre organelleri görülebiliyordu. Bu hazırlama yöntemiyle hücreler de öldürülüyordu. *İnterferans* ve *faz-kontrast* mikroskoplarının geliştirilmesiyle canlı hücreler öldürülmeksizin ve boyanmaksızın çalışılabilir hale geldi. Bu mikroskoplar ışığın materyali boylu boyunca geçerken farklı yoğunluklardaki bölgelerde hareketinin özel aletlerle değişebileceği gerçeğini kullandırarak kontrastlığın önemini kavramamızı sağladı. *Polarize mikroskop*, yapısal parçalarında normal bir düzen bulunan hücrelerdeki bölgeleri ayırt etmek için bir demet polarize olmuş ışık kullanır (bütün yönlerden ziyade tek bir düzlemde dalga hareketi).

Muhtemelen hücresel organizasyonu incelemede en verimli yol, ışık yerine elektron dalgaları kullanan *elektron mikroskobu*dur.

Elektron mikroskobu, elektron dalgaları hava tarafından bozulacağı için bir vakum kabininin bulunmasını gerektirir. Elektron dalgalarında elde edilen büyütülmüş görüntü flouresan bir ekran üzerine düşürülür ve bundan sonra istenirse daimi kalması için fotoğrafı alınabilir. Elektron mikroskobunda incelenecek materyalin hazırlanması, ışık mikroskobunkinden hem daha fazla dikkat gerektirir hem de daha sıkıcıdır.

Mikroskop gibi optik cihazların kullanılabilirliği onların çözünürlük ve ayırma güçleri ile karakterize edilebilir. Ayırma gücü, aralarında boşluk bulunan ve birbirine çok yakın olan iki nokta ve cismin iki farklı cisim olarak görüldüğü en küçük mesafenin ölçüsü olarak ifade edilebilir. Işık mikroskobunun ayırma gücü, 0.25 μm'dir. Kıyaslanacak olursa, insan gözüne ait bu değer 0.2 mm'dir. Elektron kullanımında, iki komşu parçacık arasındaki mesafe ışık mikroskobundakinden 1000 misli daha fazladır. Böylece, 0.2 nm'lik mesafedeki iki nokta elektron mikroskobu aracılığıyla farklı iki nokta olarak görülebilmektedir.

4.3. Santrifüj ile heterojen bir çözelti döndürülerek merkezkaç kuvvetine maruz bırakılır ve onu oluşturan yapılar göreceli yoğunluklarına göre ayrıştırılırlar. Hücre araştırmalarında bu teknik nasıl ve niçin kullanılır?

Bir *homojenat* elde etmek için ilk adım hücre muhtevasının sıvı içerisinde bozulması ve parçalanmasıdır. Homojenat hücrenin tüm muhtevasını dağılmış olarak içerir. Homojenatın ardışık şekilde santrifüj edilmesiyle

de çalışılacak durumda spesifik organelleri içeren *fraksiyonlar* elde edilir. Çok düşük devirdeki santrifüj kuvvetiyle genelde çekirdekleri ancak bununla birlikte bozulmamış hücre ve diğer büyük parçaları ile yoğun materyali de içeren bir çökelti elde edilir. Daha yüksek devirde de homojenattan mitokondri ve lizozomlar uzaklaştırılır. Oldukça yüksek devirde de elde edilen çökelekte de ribozomlar ve ER'dan (mikrozom)zengin fraksiyon elde edilir. Bunlardan sonra kalan homojenat da karışık düşük yoğunluklu materyal ve bir grup suda eriyen molekülleri içermektedir. Elde edilen fraksiyonlar bundan sonra biyokimyasal olarak analiz edilebilir, enzim aktiviteleri için boyanabilir veya ışık ve elektron mikroskoplarında incelenebilir. Radyoaktif izleme molekülleri de özellikle bu fraksiyonların çoğunun rollerini aydınlatmak amacıyla kullanılabilir.

4.4. Birim zar hipotezini tanımlayınız.

J.D. Robertson'un birim membran hipotezi, alyuvar hücreleri ve tüm omurgalıların sinir liflerinin etrafını saran miyelin kılıfa ait elektron mikrograflarına dayanmaktadır. Miyelin kılıf, Schwann hücresinin akson etrafında dönmesiyle ortaya çıkar. Bu mikrograflar membranın 3 katlı bir yapıya sahip olduklarını göstermekteydi. Buna göre miyelin kılıf bir sandviçteki iki ekmek dilimi ve arasındaki peynir dilimi şekliyle iki tane elektronca yoğun olan geniş bölge ve elektronca daha az yoğun bölge şeklindeydi. İç ve dıştaki "ekmek" dilimi olarak nitelendirilen yoğun tabakaların protein, daha az yoğun olarak görülen "peynir" tabakasının da iki katlı lipit tabakası olduğu varsayıldı. Bu lipit tabakasının içinde kolesterol da içeren başlıca lipit olduğuna inanıldı.
Hücre zarının Robetson modeli, 1940 yılında Londra'da J.F. Danielli tarafından geliştiren zar yapısı hipotezini destekleme eğilimindeydi. Danielli, alyuvar ve diğer tipteki hücrelere ait zarın geçirgenliğini iki katlı lipit tabakasının etrafının hem iç hem de dıştan protein örtü ile kaplanmış olmasına bağlıyordu. Danielli daha da ileri giderek, iki katlı lipit tabakada fosfolipitin en dıştaki polar uçları iç ve dış yüzeyde bulunan proteinlere bakarken, en uçtaki nonpolar uçlar da içte birbirlerine bakacak şekilde düzenlendiğini ileri sürmüştür. Zar yüzeyi, ayrıca randomize olarak lipit olmayan kanallarla kesintilere uğramıştır. Robertson'un elektron mikrograflarını yorumlaması Danielinin teorik olarak ileri sürdüğü model ile uyumluydu. Bu da hücre içindeki bütün zar yapılarının da temelini oluşturan bir birim zar hipotezinin daha da popüler olmasına neden olmuştur.

4.5. Akıcı mozaik modeli tanımlayınız.

1970'lerin sonlarında, lipitlerin uyumlu düzeni olmasına rağmen, birim zar modeli hücre zarındaki proteinlerin dinamik yapısını izah etmede yetersiz kaldığına dair veriler birikmeye başlamıştı. 1972 yılında Singer ve Nicholson tarafından yeni bir zar hipotezi geliştirildi. Akıcı mozaik model olarak bilinen bu modelde, zar iki katlı akışkan fosfolipit tabakasına sahip ve proteinler devamlılık göstermekten ziyade değişik yerlerde serpiştirilmiş olarak (mozaik) bulunurlar. Lipitlerin iç ve dış yüzeyleriyle ilişkili olan proteinler *ekstrinsik* (*eksternal, periferal*) proteinler olarak adlandırılır. Değişik membranlarda oldukça değişken olarak yer alır, hatta bazen bulunmazlar. İki tabakalı lipitin içinde yer alan proteinler de *intrinsik (integral)* proteinler olarak bilinir. Bunlar tamamen lipit içinde sınırlanmış veya iç ya da dışa doğru uzanmış olarak bulunabilirler. Bazı durumlarda büyük yapılı integral proteinler her iki yüzeye de uzanmış olabilirler. Lipit matris içinde gömülü proteinler hidrofobik amino asitlerce zengindir ve bu durum onlara bulundukları ortam ile maksimum düzeyde etkileşim sağlamaktadır. Periferal proteinler ise hidrofilik gruplar içermekte, bu da onların etrafını saran su veya suda çözünmüş iyonlarla etkileşimlerini kolaylaştırmaktadır. Birçok durumda, tek proteinler zar kıvrım ve katlanmalarıyla ilişkili olabilir ve bu durumlarda hidrofobik kısımları lipit tabaka içinde gömülü olarak kalırken, hidrofilik veya yüklü kısımları zarı saran sıvı ortam içerisine doğru uzanmış olarak yer alırlar.

Zardaki ayrı proteinler birbirleriyle etkileşime girerek kanal veya por gibi kompleks yapılar meydana getirebilirler. Zar içindeki bağlı proteinler, zar fonksiyonunun devamının temini açısından gerekli bir şart olan protein düzenlemesinin kararlılığı hakkında bazı ölçüler verebilir. Zarın yapısında yer alan fosfolipit tabaka aralarında kovalent olmayan zayıf bağlarla tutundukları için hareket etmede serbesttirler ve zara paralel olan düzlemde hareket ederler. Bununla beraber hem özgün proteinler hem de kolesterol molekülleri bu hareketi engelleyebilir ve zara ılımlı bir sertlik kazandırır.

Elektron mikroskobuyla son zamanlarda yapılan çalışmalar sıvı mozaik modele ait tahminleri doğrulasa da birim zar hipotezi membran çalışmalarına öncülük etmesi açısından büyük bir öneme haizdir ve birim zar yapısı tedrici olarak artan anlama sürecinde yanlış bir basamak olarak düşünülmemelidir. Akıcı mozaik model de gelecekte daha faydalı başka bir konsepte yerini bırakabilir.

4.6. Bütün hücrelerde plazma zarı dış sınır mıdır?

Hayır. Birçok hücrede plazma zarı daha dışarıda yer alan harici ve canlı olmayan genellikle hücreye sertlik veren ikinci bir örtüyle kaplanır. Geçirgenliği pek etkilememekle birlikte, bu katı manto etrafını sarmaladığı hücreye, özellikle hücre seyreltik bir ortama konulup da su alarak şişme eğiliminde olduğu zaman önemli bir koruma sağlar. Bu duvar bütün bitki hücrelerinde selülozdan oluşur (bk. Bölüm 3). Selüloz odunun ve diğer ticari öneme sahip bitki ürünlerinin başlıca maddesidir. Mantarlarda duvar, amino grubu içeren şekerlerce zengin ve kompleks bir karbonhidrat olan *kitin*den yapılmıştır. Bakteri hücre duvarı da kısa peptitlerle bağlanmış kompleks karbon-

hidratların birleşmesinden oluşur ancak bu duvarların yapısına katılan polisakkarit ve amino asit zincirlerinin bileşiminde bakteri suşlarına göre önemli farklılıklar bulunmaktadır.

Çoğunlukla hayvan hücreleri plazma zarının dış yüzeyinde onu çevreleyen ve zardan ayrıştırılamayacak bir örtü şeklinde karbonhidrat tabakası bulundurabilir. Bu tabaka *Glikokaliks* olarak adlandırılır ve zarla çok sıkı bir birlikteliği vardır. Karbonhidratlar genellikle kısa zincirli, lipit ve proteinlerle kovalent bağlı olup zar yüzeyinde ince ve kürk yapılı bir örtü oluştururlar. Glikokaliks, hücreyle temasa geçecek birçok maddeye özgü reseptörleri ihtiva eder. İnsanlardaki kan grupları alyuvarların yüzeyindeki glikokalikste yer alan antijenik özelliklere göre oluşmaktadır. Bir çok hücrenin yüzeyinde bulunan ve hücrenin immün sisteme ait hücrelere, kendisinin yabancı mı yoksa o vücudun bir elemanı mı olduğunu gösteren bölgeleri de içerisinde yer almaktadır. Buna göre nakil yapılmış olan organların kabul veya reddedilmesinin odak noktası olan glikoproteinler de glikokaliks içinde yer alırlar. Toplamda, bu glikoproteinlerin ana belirleyicisi *major histokompabilite kompleks antijenleri* olarak bilinir ve antijenler *major histokompabilite kompleks* (MHC) olarak bilinen bir grup gen tarafından kodlanır.

Birçok hücrede, hücreleri sıkıca bir arada tutan özelleşmiş yapılar bulunmaktadır. Bu yapılar özellikle epitel dokunun hücreleriyle birlikte bulunur; *sıkı bağlantı* da neredeyse hücreler arası boşluk hiç bulunmayacak şekildedir. *Desmozomlar* ise oldukça fazla katmanlı, dar bir hücreler arası boşluk olarak ayırt edilir. Bu yapılar bir hücreden diğerine madde transferinde de rol oynayabilmektedirler. Hayvanların bağırsaklarını örten hücrelerde görüldüğü gibi, hayvan hücreleri emilimle de ilişkilidir ve bunlar sıkça hücre zarından telsi uzantılara sahiptir. Bu telsi uzantılar karbonhidratça zengin olup *mikrovillüsler* olarak adlandırılırlar. Mikrovillüsler hücrenin emilim yüzeyini artırdığı gibi sindirim enzimlerini de içerebilir.

Diğer bir hücre dışı örtü de birçok omurgasız ve omurgalı yumurtasının etrafını karbonhidrat katmanları halinde saran yapıdır. Bu örtüler, genellikle yumurtalar üreme kanalından geçerken uygun biçimde yüzeylerine eklenir ve döllenme sırasında sperm tarafından mutlaka delinir. *Akrozom* ile ilişkili olan enzimler sperm hücrelerinin çoğunun baş kısmında bulunur ve yukarıda bahsedilen örtüyü delmeye yardım eder. Birçok protistada henüz fonksiyonu tam olarak anlaşılmamış olan, oldukça esnek bir yapı olan *pelikula* hücre zarının yüzeyini kaplar. *Euglena*'da esnek protein bantlar içermektedir.

4.7. Devamlı bir sistem olan membran kanallarının çekirdek ile hücre zarını birleştirdiğine inanılır. Bu sistemde göze çarpan organelleri tanımlayınız.

İlk defa 1945 yılında, bütün sitoplazmada bulunan zarlı ağ yapı Keith Porter tarafından tanımlandı. O bu organeli *Endoplazmik Retikulum* (ER) olarak adlandırdı. Elektron mikroskobuyla sitoplazmada ince kanal, basıklaşmış kese veya paralel tüpçükler şeklinde görülen bu zarlar, günümüzde artık bütün ökaryotik hücrelerin evrensel özelliği olarak kabul edilmektedir. ER kanalları sıvı dolu boşluklar şeklindedir ve *sitosöl*den veya dışarıdaki sıvı örtüden ayrılmıştır.

ER'un bazı bölgelerinin dış yüzeyine yapışık halde *ribozom* denilen küçük granüller bulunur. Bu ribozomlar protein sentezi ile ilişkilidir. Ribozomlarla beraber olan ER'un pürtüklü göründüğü için *Granüllü endoplazmik retikulum* (GER) olarak adlandırılır. Yüzeyinde ribozom bulunmayan ER ise düzgün görünümünden dolayı *Düz endoplazmik retikulum* (DER) olarak adlandırılır.

DER ile yakın ilişkide olan zarla çevrili ve paralel keselerden oluşan yapı da *Golgi* cisimciğidir. DER'e benzer bir yapıya sahip olmakla birlikte hücrenin özellikle sınırlı bölgelerinde yer alır. İlk defa 1898 yılında Camillo Golgi tarafından tanımlanan bu organel uzun süre gerçek mi yoksa suni bir organel mi olduğu tartışıldığından üzeri adeta örtülü kalmıştır. Elektron mikroskobunun kullanılmasıyla birlikte bu organelin gerçekliği, basık keseleri ve yerleri net olarak ortaya konulmuştur. Ayrıca golginin birçok hücrede salgı işlemiyle yakından ilişkili olduğu da gösterilmiştir.

4.8. Bu zarlı ağın organelleri arasındaki karşılıklı fonksiyon ilişkilerini tanımlayınız.

Birbirine bağlı olan bu organellerin arasındaki ilişki oldukça net olarak aydınlatılmıştır. Sitoplazmada serbest halde bulunan ribozomlar özellikle sitosölde kalacak zara bağlı olmayan proteinlerin sentezinde görev yapmaktadır. Diğer taraftan ya hücre dışına salgılanacak ya da zarlı organellerin içinde yer alacak olan proteinler ise GER içinde bulunurlar. Muhtemelen bir sinyal var ve bu sinyal ribozomdan (GER dış yüzeyinde yapışık olan) yeni sentezlenen proteini GER duvarından GER'in sıvı matrisle dolu incecik kanallara aktarır. Bu protein daha sonra GER aracılığıyla DER'e ve oradan da bitişiğindeki Golgi cisimciğine hareket eder. Taşınan proteinde bazı modifikasyonlar GER ve DER içerisinde yapılır ancak esas modifikasyonlar Golgi içerisinde gerçekleştirilir. Örneğin, protein diğer moleküllerle birleştirilebilir veya molekül zarla çevrili bir salgı vezikülünün içine konularak dışarı gönderilmek üzere hazırlanır. Bu salgı vezikülleri ekzositoz için hücre zarı ile kaynaşarak salgı maddesini dışarı bırakır ve ayrıca hücre zarına yeni bir zar ilave etmiş olur.

Bütün bu organellerin bileşenleri mütemadiyen bir hareket ve değişim içerisindedir. Çekirdeği çevreleyen çift zarın daha dışta olanı ER zarı ile devamlılık gösterir ve böylece çekirdeğin iç kısmı ile sitoplazmanın dış kısmı arasında sitoplazmayı da geçerek kesintisiz bir yolak oluşur. Bu membran kanallar, hücre içinde sadece tek bir taşıma sistemi oluşturmakla kalmaz, aynı zamanda bu ağ içinden geçen moleküllerin makyajlanmasında rol oynayan anahtar enzimler için de reaksiyon yüzey alanını genişletmiş olurlar.

4.9. Lizozom ve peroksizomları karşılaştırınız.

Lizozomlar1950'li yılların başlarında ilk defa Christian de Duve tarafından tanımlandıklarından bu yana

oldukça iyi bilinmektedir. Küçük, genellikle oval organellerdir ve asidik ortamda oldukça güçlü sindirim enzimlerini içerirler. Zarla çevrili organeller birer halde bulunur ve dahili asitliği üst seviyede tutar. Potansiyel parçalayıcı olan lizozomun enzimleri büyük olasılıkla ribozomlar tarafından sentezlenip oradan da endoplazmik retikulumdan golgi aygıtına geçerler. Bazı hücrelerde Lizozomlar, Golgi aparatının ucundan tomurcuklanır. Lizozomlar hücresel sindirimde rol alırlar. Bunlar çeşitli maddelerin sindirimini etkilemek için hücre içindeki diğer yapılarla kaynaşabilirler. Lizozomlar, memeli nötrofil gibi fagositik akyuvarlarda, hücre tarafından yutulan diğer yabancı maddelerin ve bakterilerin parçalanmasına sebep olur. Lizozomlar hasar görmüş veya artık yaşayabilir durumda olmayan hücrelerin yıkımında da görev alırlar. Kurbağanın gelişim süresi boyunca, kurbağa yavrusunun bir özelliği olan uzun kuyruk, lizozomun hareketleri ve yeni doğmakta olan yapısı için kullanılan molekülleri aracılığıyla yeniden emilir. Tiroit bezinde, lizozomlar asıl aktif hormon olan tiroksin üretmek için tiroglobülin'i etkilerler. Tahmin edilebileceği gibi, lizozomların yıkımında görev alan enzimler en çok düşük pH (asit) derecesinde etkili olurlar.

*Peroksizom*lar orijinal olarak tek katlı zarla çevrili içinde çok küçük granüller içeren *mikrocisimcikler* olarak adlandırılır. Bitkilerdeki fotorespirasyonda çok önemli rollere sahiptirler (bk. Bölüm 6).Glioksilat oluşumunu sağlayan metabolik döngüde görev yapan peroksizom *Glioksizom* olarak adlandırılır. Şimdiye kadar çalışılmış olan tüm peroksizomlar, lizozomların hidrolitik (sindirici) enzimlerinin aksine maddeleri oksitleyen enzimleri içermektedir. Genel olarak hidrojen peroksit (H_2O_2) bu oksidasyonlar sırasında üretilir fakat *katalaz* enzimi H_2O_2'i hızlıca parçalayarak peroksitlerin zararlı etkisini önler. Peroksizomlar tarafından yapılan bu tam zamanında ve topluca gerçekleşen müdahele tam olarak bilinmemekle beraber ER ile ilişkili olduğu düşünülmektedir.

4.10 Mikrotübüllerin kamçı veya sil demetlerine *aksonem* ismi verilir. Bazal kaide ve sentriyollerdeki mikrotübül model tiplerini kıyaslayınız.

Enine kesitte, sillerin hücre zarıyla bağlantılı (hüzre zarından uzanmış) ve etrafını çevreleyen 9 çift kaynaşmış mikrotübül ile merkeze yerleşik iki ayrı mikrotübülden oluştuğu görülmektedir. Bu 9+2 olarak görünen düzenlemeler sil ve kamçıların evrensel özelliği olarak bilinir. Sil çarpmasının, silin kendi içinde başladığı ve muhtemelen sile ait tüpçüklerin oluşturduğu kayma hareketine dahil olmaktadır.

Bazal cisimcikli (granül) sillerin enine kesitte bakıldığında ise daha farklı bir yapıda oldukları görülür. Burada 9 *üçlü (triplet)* tüpçük çevrede yayılmış vaziyette iken merkezde mikrotübül bulunmaz. Her bir mikrotübül üçlüsünde, merkezdeki tamamlanmış olsa da, bitişik iç durumdaki mikrotübüller merkezdeki mikrotübülle kaynaşmış haldedirler. Bazal cisimciğe sahip olan sil ve kamçılar bu yapının bir elemanı olarak devam ederler. Buna rağmen bazal vücudun oluşturduğu çiftli uzantıları bu üçlülerin ikisinin uzantısıyla oluşmaktadır. Bazal cisimcik sillerin mikrotübül yapılarının gelişmesini kontrol ediyor gibi gözükmektedir. Buna rağmen *aksonem*in merkezdeki tekli iki tüpçüğü sillerin ucundan meydana gelmiş olabilir, çünkü bazal granül içinde bu merkezi tübüllerin karşılıkları yoktur.

Çoğu hayvan hücrelerinde sentrioller çekirdek zarının hemen üst kısmında yer alırlar. Bu sentrioller bazal cisimcikle aynı yapıda mikrotübüllere sahiplerdir (9+0). Bu iki yapının birbirleriyle değişebildiğine dair kanıtlar mevcuttur. Bazı sperm hücrelerinde sentriollerin başlama yapıları çevre kısımlara doğru göç ederek bazal cisimcik rolüne bürünmektedirler. Sentrioller genelde çiftler halinde ve birbirine dik açılı olarak yer alırlar. Bunlar genellikle sitoplazma içinde *sentrozom* olarak bilinen yerlere gömülü halde bulunurlar ve burası mikrotübüllerin ışınsal olarak yayıldığı bölgedir.

4.11. Aktin monomerlerin bir uca bağlanması diğer uca bağlanmasından daha hızlı olabilir. Yavaş bağlama ucundan, monomerler kolayca ayrılma eğilimindedirler. Hücre hareketi için bu olay nasıl kullanışlı olabilir?

Verilen fizyolojik durumun uygunluğu, birinin sonuna yeni monomerler eklendiğinde aynı oranda diğer monomerlerin sonlarında kayıpların olduğunda yeni bir duruma ulaşılabilir. Bu montaj/demontaj olgusu *treadmilling* (*yap-boz*) olarak adlandırılır ve bir tankın hareketine oldukça benzeyen, büyüme ucuna doğru yanal bir hareket sağlar. Montaj/demontaj işleminin düzenlenmesi. muhtemelen ortamdaki Ca^{2+} seviyesi, siklik-AMP'nin veya diğer siklik nükleotitlerin varlığı, proteinlerin fosforilasyonu ve aktin monomerlerin konsantrasyonuna bağlıdır.

4.12. Boston Üniversitesinden Lynn Margulis tarafından oldukça ikna edici olan endosimbiyotik hipotezine göre ökaryotik hücre organellerinin bazısı istilacı (parazit) öncü prokaryot canlılardan olduğu belirtilmektedir. Sizce hangi organeller bu hipoteze uyar?

Bu görüşle tamamen uyuşan karakteristikler; mitokondri, kloroplast ve hatta bazal cisimciklerdir. Mitokondri ve kloroplastlar kendi ribozomlarını içerdiği gibi kendi DNA'larını da içermektedirler. Bu iki organel kendilerini hücrenin geri kalanından bağımsız olarak eşleyebiliyor ve kendi zarlarını oluşturabiliyorlar. Hatta bugünün prokaryot hücreleri ile DNA ve ribozom karakteristik özellikleri oldukça benzerdir. Kendi sitoplazmasında birçok küçük fotosentetik prokaryotları içeren birçok tek hücreli organizmanın varlığı da bu hipotezi doğrulamaktadır. Ancak, bazı mitokondriyal enzimler hücrenin çekirdeğindeki nüklear kromozomlarda kodlanmaktadırlar ve böylece mitokondrilerin bağımsızlığı sınırlanmaktadır. Buna rağmen, yine de bazı organellerin kökenine ait bu hipotezin doğru olduğu mutabakatına varılmaktadır.

4.13 Ökaryatik hücrelerin çoğunda çekirdeğin ortada bulunmasının nedeni nedir?

Hücrenin yeniden üretiminde ana görevi çekirdek üstlenmektedir. Hücrenin yaşamı boyunca, çekirdek, hücrenin metabolik olaylarını yönetmekle birlikte hücrenin şeklinin düzgün kalmasını sağlar. Anahtar proteinlerin sentezi sırasında yöneticilik yaparak bu proteinlerin çekirdekten sitoplazmaya devamlı olarak geçmesini sağlar ve bunu yaparken endoplazmik retikulumun kanallarını kullanırlar. Protein sentezinin temel yapıtaşı olan ribozomlar da çekirdek içindeki çekirdekçikte sentezlenir, depolanır ve sitoplazmaya geçiş yapar.

Çekirdeğin bu anahtar fonksiyonları, üretimin maksimuma çıkmasını amaçlamaktadır. Bu kadar çok görevi olan çekirdeğin hücrenin içinde daha sağlam bir koruma altına alınmasını sağlar. Bu yerleşim yeri çekirdeğe muhtemelen zarar görmeden hayatını devam etmesi ve daha adapte olabilmesi için hücrenin kendisi tarafından geliştirilmiştir.

4.14 Bitkisel dokular neden hayvansal dokulara göre daha zor sınıflandırılır?

Dokular aynı görevi gören benzer hücrelerin bir araya gelmesinden meydana gelir. Hayvansal dokular belirli seçkinliklere sahip olmasına karşın, bitkisel dokuların sınırları çok net değildir ve bu dokuların gelişimi sırasında bir çeşit doku farklı bir göreve dönüşebilir. Ayrıca yapısal özellikler hayvansal dokularda farklılık gösterirken, bitkisel dokular arasında bu fark çok belirgin değildir.

4.15 Hayvansal organizmalarda bağ doku diğer üç doku tipinden nasıl farklılık gösterir?

Sinir, kas ve epitel doku, sahip oldukları hücrelerin özelliklerine göre karakterize edilirler. Çeşitli kas dokular farklı kasılma özelliklere sahiptir, çünkü iskelet, düz ve kalp kası dokularının her birinin farklı kasılma yeteneği vardır. Örtü özelliği değişik tipteki, sıkıca yan yana duran ve yoğun bir biçimde paketlenmiş olan hücrelere sahip epitel dokular sayesinde sağlanabilmektedir. Sinir dokuları uzun aksonlarıyla sıklıkla dentritlere dallanır. Bu oluşum dokuların iletim özellikleri için temel teşkil eder.

Bağ dokularda tamamen farklı bir durum söz konusudur. Bu dokuların özellikleri hücre dışı materyallerin kendiliğinden üretilmesinden ziyade hücre içinde üretilmesini sağlamaktır. Bağ dokuların sınıflandırması diğer doku sınıflandırmalarına nazaran çok farklılık göstermektedir.

Farklı bağ dokularını inceleyecek olursak, hücre dışı materyallerin önemi ortaya çıkar. İletim dokusu hücrelerden türetilmiş ve hücrelerden oluşmaktadır fakat ağırlığı hücre dışı plazma ve lenf sıvılarından oluşmaktadır. Sarı elastik dokunun (sarı elastik liflerin) görevi ise hücre dışında elastiklik sağlamak olduğu söylenebilir. Kıkırdak ve kemiklerin en çarpıcı yönleridir. Kemiklerde, kemik hücrelerin oluşturduğu ağ sert, kireçli bir matris içinde adeta demir atmış gibi döşenmişlerdir. Yağ hücrelerinde, büyük yağ küreciklerinin etrafını sitoplazma incecik bir tabaka olarak sarar, dışarıdan bakıldığında cansız materyallerin hücre dışında oldukları sanılabilir.

4.16 Organ düzeyindeki organizasyonlar hayvanlar ve bitkiler açısından nasıl farklılıklar gösterir?

Organ Düzeyindeki organizasyonlar bitkilerde hayvanlara göre daha belirsizdir. En fazla, kök, yapraklar ve üremeyle ilgili yapılar ayırt edilebilir. Bu organların ayırt edici özellikleri olan belirgin fonksiyonları, bu yapıların her biri için söylenebilir. *Kökler* bitkiyi toprağa bağlayan yapıyı oluştururken gerekli olan su ve mineralleri tedarik eder. *Dallar* veya *filizler (Shoot or stem)* yaprakların ana gıda tedarik organı olması sebebiyle tüm bitkiyi desteklemektedir. Çiçekler veya diğer üreme yapıları ise yeni nesiller için tohumlar *(progeny)* üretmektedir.

Hayvanlarda, organ gelişimi çok daha karmaşık ve tanımlanmıştır. Organlar tüm işlemlerin yapıldığı organ sitemlerinin parçalarıdır. Bu nedenle, boşaltım, böbrekler, üreterler, mesane ve üretra tarafından yürütülür. Sinir sistemi beyin, omurilik, periferik (çevresel) sinir sistemlerinden (blokları) oluşur. Hayvanların organ sistemlerinin karmaşıklığı ve ayrıklığı, bitkilerin sahip olduklarına göre çok daha geniş bir fonksiyon ve faaliyet çerçevesi sunar.

4.17 Ebadı normalden büyük bir artış gösteren hücrenin karşılaşacağı zorluklar nelerdir?

Hücreler zarları yardımıyla, dış çevre ile madde alışverişi yapmaktadırlar. Hücrede boyut artışının sonucu olarak, ağırlık ve hacim yüzey alanına nazaran daha fazla boyutlara ulaşır. Bu artış hücrenin verimli madde alış veriş kapasitesini düşürür. Boyutundaki artışa bağlı zorluklar nedeniyle, hücre içinde kullanılacak olan gıda ve oksijenin hücre içine alınmasında büyük bir zorluk oluşmaktadır. Ayrıca oluşan oldukça fazla miktardaki atık maddeler de dışarıya atılmada da hücreye oldukça büyük zorluklara neden olmaktadır.

Bu maddelerin dışarı difüzyonla taşınması, hücrenin yeterli büyüklüğe ulaşmasına kadar zaman alır. Hücrenin aşırı büyümesi, ayrıca hücrenin farklı kısımlarında hayati önem taşıyan maddelerin ve gerekli moleküllerin eksikliğini çekmesine de neden olur.

Çekirdek kontrolündeki sitoplazmik faaliyetler, çekirdek ve sitoplazma arasındaki kimyasal haberleşmeye dayanır. Gereğinden fazla büyüyen hücrelerde bu haberleşme verimi artan mesafeden dolayı azalmaktadır.

4.18. Yağ molekülleri, küçük moleküller ve yüksüz parçacıklar hücre içine ve dışına kolayca geçebilir. Bu gözlemlere dayanarak hücre zarı hakkında ne gibi yargılara varılabilir?

Geçirgenlik özelliği hücre zarının bir fonksiyonu olarak bütün hücre zarlarında bulunmaktadır. Yağ içinde çözülebilen maddelerin zardan kolayca geçebilmesi, hücre zarının büyün yoğunluk olarak yağ molekülleri içerdiği sonucuna varılabilir. Aynı şekilde küçük moleküllü yapıların büyük molekül yapılarına göre hücre zarından

kolayca geçebilmesi, hücre zarının elek görevi görmesi ve bu zarın küçük açıklıklar veya kanallarının olduğu sonucunu doğurur. Hücre zarı genellikle dış yüzeyinde pozitif yüklüdür, bu da yüksüz parçacıkların, yüklü parçacıklara göre neden daha kolay geçebildiğinin sebebi olarak açıklanabilir. Ayrıca bu da hücre zarının yüklü parçacıklarla etkileşime girme eğilimini göstermektedir.

4.19. Altı maddeden oluşan hücre içine taşınma yollarını sıralayınız.

1. Osmoz, 2. Difüzyon, 3. Kolaylaştırılmış taşınma, (diffüzyon), 4. Aktif taşıma, 5. Endositoz, 6. Pinositoz

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

4.20. Hücre doktrinine göre hücreler nasıl meydana gelmiştir? (*a*) inorganik yapılardan (*b*) organik yapılardan (*c*) önceden var olmuş hücrelerden (*d*) petri kabı kültüründen

4.21. Hücre kim tarafından adlandırılmıştır? a. Dutrochet b. Schleiden c. Schwann d. Hooke

4.22. Gerçek çekirdek ..... aleminin hücrelerinde bulunmaz.

4.23. Granüllü endoplazmik retikulum ile düz endoplazmik retikulum arasındaki fark ..... ile alakalıdır.

4.24. Çift hücre zarına sahip iki organel hangileridir?

4.25. Bir depo ve sıvı ve elektrotların muhtemel düzenleme merkezi ..... tarafından sağlanır.

4.26. Klorofil içeren plastit ..... dir.

4.27. Hücresel sindirim hangi hücre organeli tarafından yapılmaktadır?

4.28. Oksidasyon hem mitokondride hem de peroksizomlarda meydana gelebilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

4.29 Meristem doku özelleşmemiştir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

4.30. Kayan iplikçikler hipotezi sinir uyarılarının iletimini açıklamaktadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

4.31. Kürenin yüzey alanı r^2 ile orantılıyken kürenin hacmi r^3 ile orantılıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

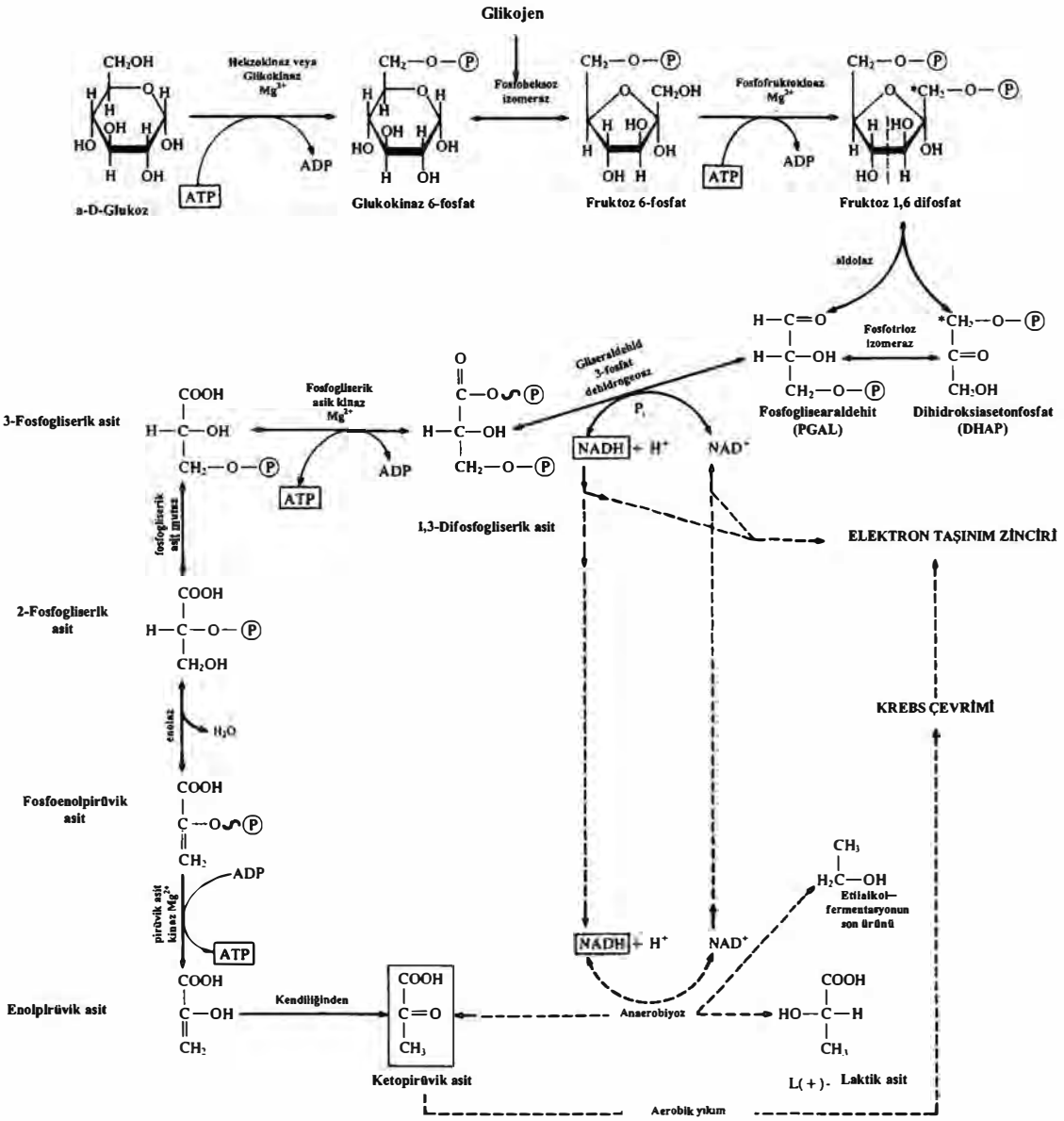
4.32. Yarı geçirgen zarlar ozmoz olayı ile alakalıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

4.33. Hücre zarının dış yüzeyinde negatif yükler bulunur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

4.34. Robertson hücre zarının akıcı mozaik modelini yapan kişi olarak bilinir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

4.20	(*c*)	4.25	koful ve kontraktil koful	4.30	(*b*)
4.21	(*d*)	4.26	kloroplast	4.31	(*a*)
4.22	monera	4.27	lizozom	4.32	(*a*)
4.23	ribozom	4.28	(*a*)	4.33	(*b*)
4.24	çekirdek	4.29	(*a*)	4.34	(*b*)



Şekil 5.1 Glikoliz yolu, sonuç olarak glukozun pirüvik aside dönüştürüldüğü bir dizi reaksiyondan oluşur.

1. *İlk etap fosforilasyon*: Glikolizin ilk adımında glukozun glukoz-6 fosfat molekülüne dönüşümü söz konusudur ve bu amaçla bir ATP molekülü daha az enerjili olan ADP molekülüne dönüştürülür. Bu adım daha sonra daha büyük miktarda ATP'nin elde edilmesine dönük olarak bir yatırım şeklinde kabul edilebilir. İkinci bir yatırım adımında fruktoz 1,6-difosfat* oluşumu gerçekleşir.
2. *Molekül bölünmesi*: İki defa fosforillenmiş heksoz molekülü (fruktoz 1,6-difosfat) bu adımda bölünmeye uğrar ve bunun sonucunda fosfogliseraldehit (PGAL) ve dihidroksiaseton fosfat (DHAP) molekülleri oluşur. Daha sonra dihidroksiaseton fosfatın da bir denge reaksiyonuyla fosfogliseraldehit'e dönüşmesi nedeniyle bu adımda iki molekül fosfogliseraldehit üretilmiş olur.

* Orijinal metinde difosfat adlandırması kullanılıyorsa da, gerçek adlandırma bisfosfat şeklinde olmalıdır. Konunun daha iyi anlaşılabilmesi için adenozin difosfat ve fruktoz 1,6-bisfosfat örnekleri incelenebilir. Orijinal metne sadık kalınarak bu metinde difosfat biçimi tercih edilecektir, ç.n.

3. *Yükseltgenme ve yüksek enerjili bağ oluşumu*: Fosfogliseraldehit, 1,3-difosfogliserik asit* oluşturulacak şekilde yükseltgenmeye uğrar ve bu yükseltgenme oksijen olmaksızın başarılır. Bu reaksiyon iki kazancı beraberinde getirir: 1. Bir çift elektron ve bir protonun NAD^+'ya aktarılması sonucunda bir hayli enerjetik bir molekül olan NADH'ın oluşması 2. İkinci bir fosfat bağı oluşturarak bir sonraki kademede ATP molekülünün üretimine imkan sağlayacak bir biçimde sitoplazmadan inorganik fosfatın (Pi) alınması
4. *Yüksek enerjili bir fosfat bağı oluşturacak şekilde moleküler düzenlenme*: Takip eden iç moleküler düzenlenmeler ile yeni bir ATP molekülü sentezlenir. Son ürün, pirüvik asittir.

Anaerobik şartlar altında pirüvik asit genellikle ya laktik asit (hayvanlarda ve bazı bakterilerde olduğu gibi) ya da etanol (çoğu bitki ve bakterilerde olduğu gibi) oluşturacak şekilde hidrojenle reaksiyona girer. Pirüvik asitin bu şekilde indirgenmesi, glikoliz yolu ara reaksiyonlarından olan fosfogliseraldehitin 1,3-difosfogliserik asite dönüşümünde yer alan NAD^+'nın yenilenmesi ve böylece glikolizin devam etmesi için zorunludur. Değilse glikoliz yolu reaksiyonları son bulur. Normal şartlarda glikoliz, pirüvik asit ile sonlanır.

Her bir başlangıç glukoz molekülünden glikolizin aldolaz adımında iki moleküle bölünmesi nedeniyle iki pirüvik asit ve dört ATP oluşur. Süreç esnasında iki ATP molekülünün harcanması nedeniyle net ATP kazancı iki ATP'dir. Bazı durumlarda glikoliz esnasında oluşan dihidroksiaseton fosfat fosfogliseraldehite dönüşmek yerine yağ sentezinde kullanılır ve bu molekülün glikolizi devam ettirmemesi nedeniyle glikoliz verimi ile ilgili hesapların yeniden gözden geçirilmesi gerekir.

Bu yoldaki enzimatik etapların çoğu dönüşümlü olmakla birlikte enolpiruvattan ketopiruvat oluşumu gibi bazı anahtar konumdaki reaksiyonlar dönüşümsüzdür. Böylesi bir durum, gerek duyulduğunda glukozun tüketimi yerine laktik asit ve amino asitler gibi bazı metabolitlerin glukoza dönüştürülmesi için bir anlamda makas değişimine imkan sağlar. Bu alternatif yollar glukoneogenez yolunun bileşenlerini oluşturur (bk. Problem 5.28).

Aerobik Yollar - Krebs Çevrimi

Milyarlarca yıl önce atmosferimizde oksijenin oluşmasıyla, yakıt moleküllerinin bağlarında gizlenmiş olan daha üst düzeydeki enerjinin açığa çıkması mümkün hale geldi. Oksijen, bu durumu gerçekleştirecek hücresel yükseltgenme sürecinin en son elektron alıcısı olarak davranır.

Krebs devri, glikoliz ürünlerinin oksidatif bozunmasının en başta gelen aerobik yoludur. Bu yol, üç tane karboksil grubuna sahip organik asitlerin de yer alması nedeniyle zaman zaman trikarboksilik asit devri olarak da adlandırılır. Krebs devri bileşenleri mitokondride yer alır.

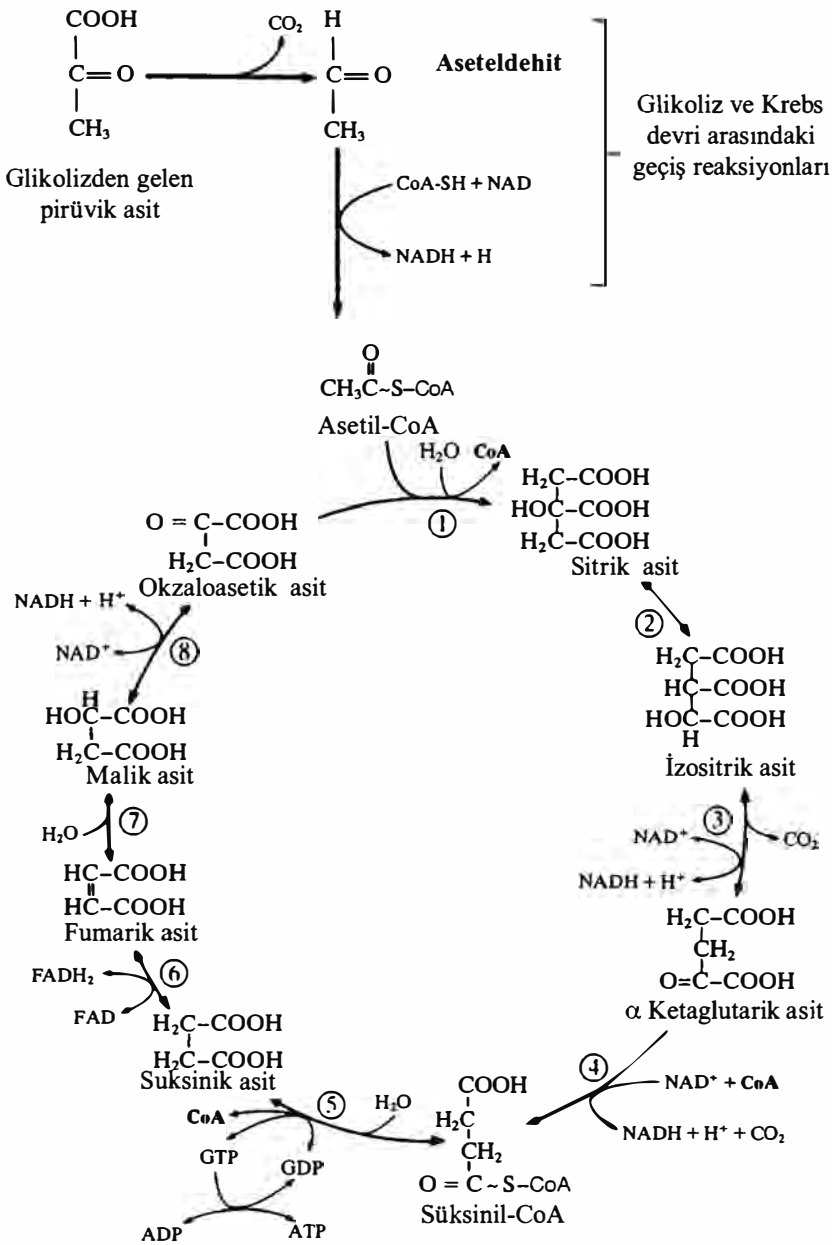
Krebs devri aşağıdaki gibi özetlenebilir (bk. Şekil 5.2):

1. 4 ve 2 karbonlu moleküllerin birleşmesiyle 6 karbonlu bir molekülün oluşumu
2. 6 karbonlu molekülün 5 karbonlu moleküle yükseltgenmesi
3. 5 karbonlu molekülün 4 karbonlu moleküle yükseltgenmesi
4. Başlangıç 4 karbonlu molekülünün oluşumu için moleküler düzenlenme

Krebs devrine girmeden önce glikoliz yolunun son ürünü olan pirüvik asit, CO_2 çıkışı ile birlikte, 2 karbonlu bir molekül olan asetaldehite parçalanır. Daha sonra asetaldehit, asetik asite dönüşerek CoA ile birleşir. Bu reaksiyonda NAD^+ molekülü NADH molekülüne indirgenir ve ardından asetil-CoA molekülü Krebs devrine dahil olur.

1. *6 karbonlu bir molekülün oluşumu*: Asetil-CoA son derece reaktif bir moleküldür ve 4 karbonlu bir molekül olan okzaloasetik asit ile, 6 karbonlu bir molekül olan sitrik asit oluşturacak şekilde tepkimeye girer.
2. *6 karbonlu molekülün yükseltgenmesi*: Karbondioksit kaybı ile birlikte sitrik asit 5 karbonlu bir birim olan α-ketoglutarik aside yükseltgenir.
3. *5 karbonlu molekülün yükseltgenmesi*: α -Ketoglutarik asit de bir karbondioksit molekülünün ayrılmasıyla 4 karbonlu bir birim olan süksinik aside yükseltgenir.
4. *Moleküler düzenlenme ve yükseltgenme*: Sonraki reaksiyonlar devrin ilk molekülü olan okzaloasetik asidin yenilenmesini sağlar ve bir başka pirüvik asitten sağlanan asetil-CoA molekülünün de katılımıyla yeni bir Krebs devrinin başlaması mümkün hale gelir.

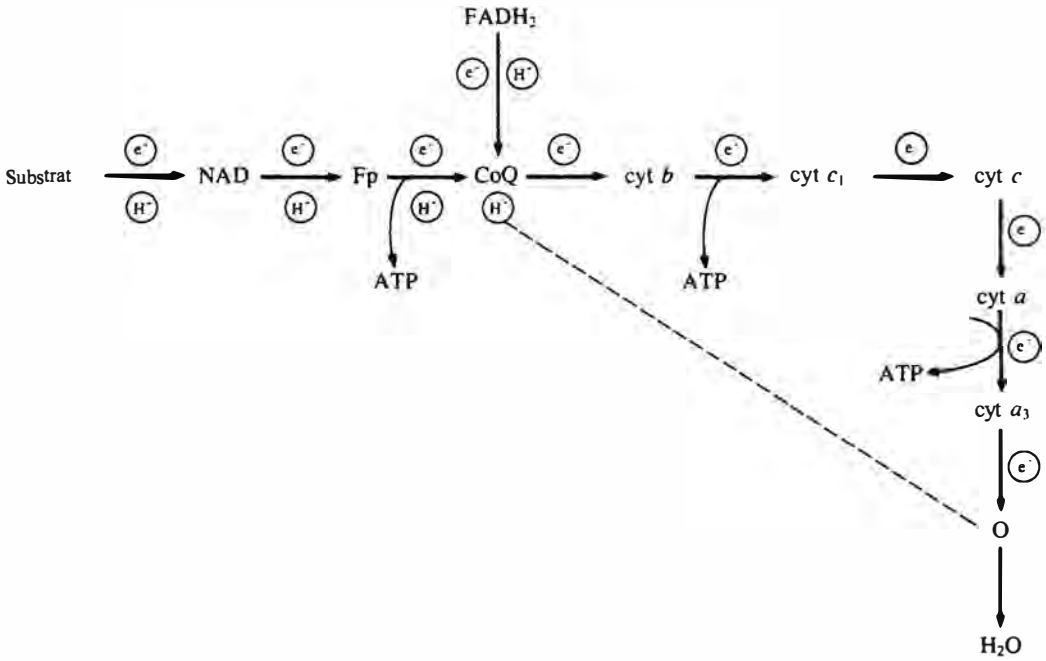
* Çoğu ders kitabı, hücre şartlarında asit yerine tuz formunun olması nedeniyle gliserik asit yerine gliserat terimini kullanmayı tercih eder.



Şekil 5.2 Krebs devri

Her bir pirüvik asit molekülünün devire girmesi ile birlikte 3 adet karbondioksit molekülü oluşturulur. Devir boyunca üretilen asetil-CoA birimleri, sonuçta bir ATP oluşumuna imkan verebilen ve süksinil-CoA nın dönüşümünde gerçekleşen GTP (guanozin trifosfat)'nin oluşumu da göz ününe alındığında glikoliz yolu, Krebs devri ve elektron taşınım zincirinin toplam enerji kazancı 36 ATP'dir. Glikoliz esnasında oluşan NADH'ın mitokondrial membrandan geçişi esnasında kaybedilen 2 ATP'yi dikkate almayan kimi ders kitaplarında bu değer 38 ATP olarak yer alır* (bk. Problem 5.26)

* Metabolik enerjetik konusunun en tartışmalı kısımlarından birini oluşturan ATP bilançosu konusu sağlıklı bir bilgi için diğer kitaplarla da karşılaştırılmalıdır. ç.n.



Şekil 5.3 Elektron-taşınım zinciri

ÖRNEK 2 Şekil 5.1 ve 5.2'de görüldüğü gibi bazı reaksiyonlarda P_i yer alır. Bu metabolik yollarda Pi'nin önemi nedir?

Pi, sitoplazmada iyonik formda olan bir molekül türüdür. Söz konusu reaksiyonlara katılımı *substrat seviyesinde fosforilasyon* olarak adlandırılır. Bu süreç glikoliz ve Krebs devrinin ilgili reaksiyonları eşliğinde inorganik fosfatın ADP'ye katılımıyla doğrudan ATP oluşumunu kapsar. Bu duruma fosfoenolpirüvik asidin pirüvik aside dönüşümü esnasında ATP oluşumu örnek olarak verilebilir.

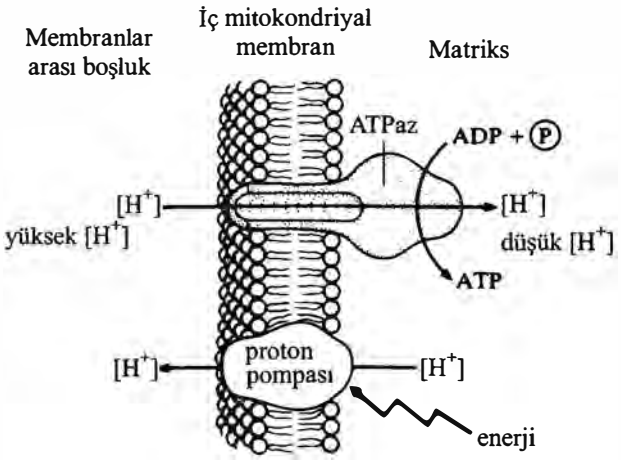
Aerobik yollar-Elektron Taşınım Zinciri ve Oksidatif Fosforilasyon

Elektron taşınım zinciri (ETC), mitokondride yer alan bir dizi solunumsal pigmentten oluşur. ETC, elektronların bu dizide yer alan indirgenmiş koenzimlerden (NADH, $FADH_2$) oksijene aktarılmasının gerçekleştiği bir sistemdir (Şekil 5.3). Nispeten yüksek enerjili koenzimlerin yapısında yer alan elektronların, göreceli olarak daha düşük enerjili oksijenin yapısında yer alacak şekilde aktarılmaları sonucunda belli bir miktar enerji serbest kalır. Bu serbest enerji ATP sentezinde kullanılır. $FADH_2$'nin elektron verici olduğu durumda 2 ATP sentezlenirken, daha yüksek enerjili NADH'dan aktarılan elektronların üretimine neden olduğu ATP sayısı 3'tür*.

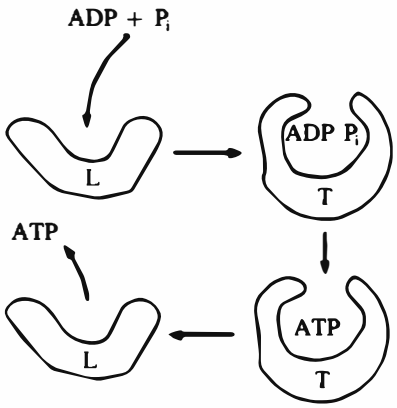
Elektron taşınımı, Krebs devrinin oksidatif basamaklarında ortaya çıkar. Elektronların ve onlara eşlik eden hidrojen iyonlarının (protonların) adım adım taşınımı ATP oluşumuna imkan sağlar. ETC pigmentleri (sitokromlar) mitokondri kristasına gömülü durumda yer alırlar ve bu durum Krebs devri boyunca üretilen indirgenmiş koenzimlerin hemen bu sitokromların yakınında yer almalarını kolaylaştırır.

Elektron taşınımı boyunca gerçekleşen redoks (indirgenme-yükseltgenme) reaksiyonları oksidasyon ve fosforilasyon olaylarını birlikte içerir ve bu nedenle söz konusu reaksiyonlar aynı zamanda da *oksidatif fosforilasyon* olarak da adlandırılır. Oksidatif fosforilasyonun mitokondride yer alması, söz konusu organelin hücrenin enerji santrali olarak da anılmasına neden olur. Bu santralin verimliliği mitokondri iç membranında yer alan ETC'deki pigmentlerin tekrar tekrar yeniden düzenlenmeleriyle artırılır. Her bir elektron taşınım biriminin bağımsız bir solunum yapısı gibi hareket ettiği kabul edilebilir. Öte yandan, Krebs devri enzimlerinin çoğu mitokondri matriksinde çözünmüş olarak yer alır. Oksidatif fosforilasyon olaylarını açıklamak için öne sürülen kemiozmotik teoriye göre ETC, mitokondri iç membranında proton gradiyentine yol açan bir süreçtir.

* Daha güncel olan kabul sırasıyla 1,5 ve 2,5 ATP şeklindedir, ç.n.



(a) Kemiozmotik Model



(b) Konformasyonal Model

Şekil 5.4

Aktarılan elektronların enerjisinin nasıl olup da ATP sentezinde kullanıldığını açıklamak için geliştirilmiş 3 ayrı teoriden söz edilebilir:

1. Kimyasal Model: ADP'nin ATP'ye fosforilasyonu (glikolitik fosforilasyon gibi) enzimatik olarak başarılır ve bu işlem elektron taşıyıcıların yükseltgenmesi ile birlikte yürür.
2. Kemiozmotik model: Elektron taşınım zinciri (ETC) boyunca gerçekleşen elektron akışı, protonların mitokondri iç membranından dışarıya* pompalanmasına neden olur. Protonlar tekrar daha önceki konumlarına geri döndüklerinde belli bir enerji salınır ve bu enerji membrana bağlı bir protein tarafından** ADP'nin ATP'ye dönüştürülmesi için kullanılır (Şekil 5.4*a*).
3. Konformosyonal model: Elektron akışıyla serbest kalan enerji mitokondride yer alan büyük moleküllerin konformasyonlarında değişikliklere neden olur. Bu moleküllerin tekrar eski hallerine dönüşü ile açığa çıkan enerji, fosforilasyonun oluşumuna imkan sağlar (Şekil 5.4*b*).

Biyosentez

Yukarıda tanımlanan metabolik yıkım reaksiyonları, aynı zamanda hayati öneme sahip moleküllerin sentezinde de önemli bir role oynar. Örneğin, bazen glikolitik yol, dönüşümsüz reaksiyonları tersine çevirmek için kullanılan özel enzimlerle tersine işletilir ve böylece küçük moleküllerden glukozun sentezlenmesi için kullanılır. Bazen de glikojen sentetaz gibi enzimlerin aktivitesiyle, glukoz 6-fosfat gibi moleküllerden polisakkaritler sentezlenebilir.

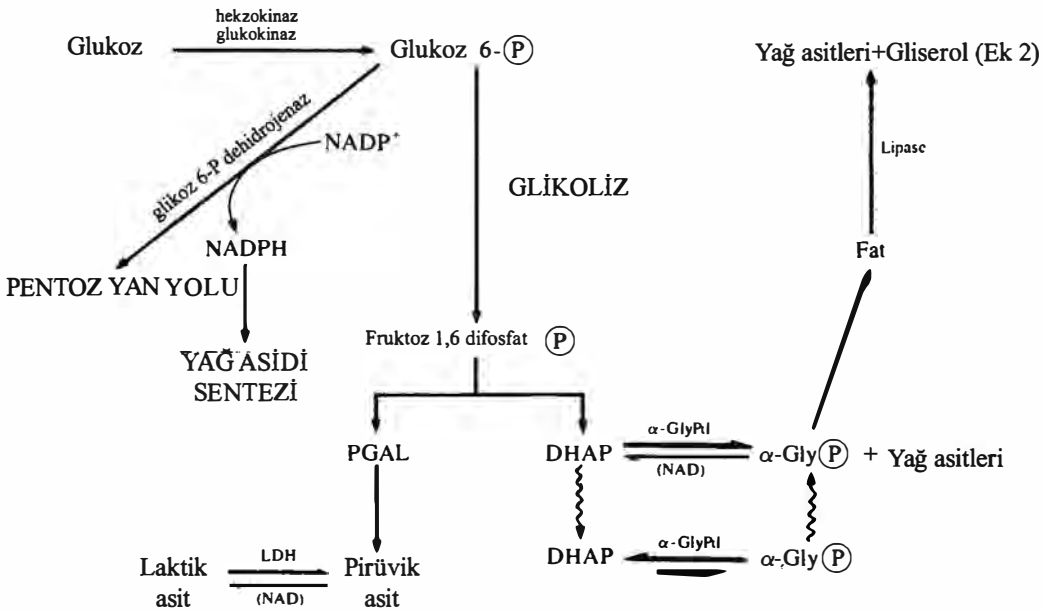
Nötral yağların sentezi glikolizle veya gliserolün fosforilasyonuyla elde edilebilen α-gliserofosfatın varlığını gerektirir. Lipitlerin yağ asiti bileşenleri enzimatik olarak 2 karbonlu bileşenlere (asetil-CoA) kesilir ve bu bileşenler daha ileri bir yıkım için Krebs devrine dahil olurlar. Bununla birlikte bir enzim kümesinin görev aldığı reaksiyonlarla asetil-CoA molekülleri uzun zincirli yağ asitlerinin ve mitokondrinin dışında yer alan ikincil moleküllerin sentezinde de kullanılır. Bu sentezler, kayda değer miktarda NADPH'ın da yer aldığı diğer bazı faktörlerin varlığını zorunlu kılar. Bu indirgenmiş koenzim, en başta pentoz yan yolu (şantı) olarak adlandırılan biyokimyasal yolun da yer aldığı bazı oksidatif reaksiyonlarla oluşturulur. Pentoz yan yolu, $NADP^+$ eşliğinde glukoz 6-fosfatın doğrudan oksidasyonunu içerir. İndirgenmiş $NADP^+$ aynı zamanda steroid oluşumu, meme bezlerinde süt üretimi ve fotosentez gibi pek çok indirgeyici biyosentez reaksiyonları için de geçerlidir. Görülebileceği gibi, hücrede, katabolik ve anabolik yollar arasında hayati bağlantılar bulunmaktadır.

Amino asitler ve proteinler de metabolik değirmende yerlerini alırlar. Amino grupları bağlı bulundukları karbon iskeletinden ayrılır (deaminasyon) ve bir başka birime bağlanırlar. Bu türden oluşumlara örnek olarak alanin ve glutamik asitin deaminasyon reaksiyonlarıyla pirüvik asit ve ketoglutarik asit oluşturması verilebilir.

Genel olarak ana yakıt molekülleri kendi içinde dönüşebilir moleküllerdir. Moleküler trafiğin yönü yalnızca başlangıç molekül tiplerine bağlı değildir. Enzim ve hormonların etkisi, ATP'nin ADP'ye oranı,

* Membranlar arası bölgeye, ç.n.

** ATPaz enzimi tarafından, ç.n.



Şekil 5.5

koenzimlerin elde edilebilirliği ve indirgenmiş formların yükseltgenmiş formlara oranı gibi faktörlerden de etkilenir. Bu konu ile ilgili olarak Şekil 5.5'ten yararlanılabilir.

5.4 Biyoenerji

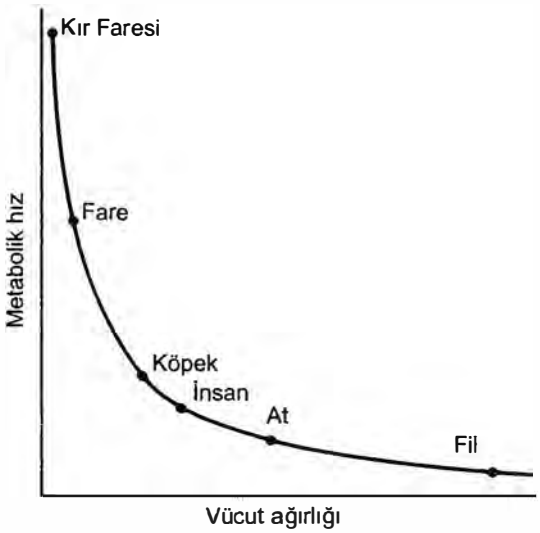
Bütün bir organizmanın çevresiyle etkileşiminin enerji ekonomisi biyoenerji bilim dalının ana konusunu oluşturur. Organizmaların nasıl olup da hayatta kaldıklarının, dinamik kararlı hal durumunu sürdürebilmelerinin ve homeostaz olarak adlandırılan iç dengeyi koruyabilmelerinin iyi anlaşılabilmesi için biyoenerjinin anlaşılabilmesi zorunludur (Bölüm 15). Bununla birlikte biyoenerji, tüketilen besin ve üretilen iş ya da satıştan elde edilen kar gözetilerek en uygun hayvan maliyetlerinin belirlenmesi gibi pratik konularla da ilgilenir. Öte yandan klinik bir terim olarak obezite, çok fazla kalorinin alındığı, buna karşılık çok az işin üretildiği biyoenerji bozukluğu olarak adlandırılabilir.

Bütün bir organizmanın enerji ekonomisi daha önce bahsedilen metabolik yollar aracılığı ile kazanılır. Genellikle metabolize olan yakıtın açığa çıkardığı enerjinin yalnızca %40'ı ATP veya diğer başka enerji akçelerinin yüksek enerjili bağlarına aktarılır. Kalan kısım, ısı enerjisi olarak serbest kalır. Standart beslenme şartları altında oksijenin tüketimi ve ısı salınımı arasında belli bir oran vardır.

Endotermi ve Ekdotermi

Organizmaların çoğu soğukkanlıdır ve bu nedenle genellikle *poikiloterm* olarak kabul edilirler. Diğer bir ifadeyle çevrelerindeki sıcaklığa bağlı olarak değişken bir vücut sıcaklığı gösterirler. Soğukkanlı olmaları nedeniyle iç sıcaklıklarını düzenleyebilmek için birincil derecede güneş olmak üzere dışarıdan bir enerji desteğine ihtiyaç duyarlar. Bu türden canlıları tanımlamak için kullanılan bir diğer terim de *ekdoterm* dir. Daha uygun bir çevreye hareket edebilmelerine rağmen bu canlılar bu tür bir bağımlılığı değiştiremezler. Sıcaklığın metabolik aktiviteyi etkilemesi (her 10° bir, sıcaklığın reaksiyon hızları üzerine etkisi iki katına çıkar) nedeniyle ektodermlerin yürüttükleri yiyecek bulma, eş arama ve göç faaliyetleri ortam şartlarından büyük ölçüde etkilenir ve düşük sıcaklıklarda faaliyetleri kısıtlanır. Yüksek sıcaklıklar her ne kadar aktiviteyi artırsa da bu her zaman olumlu bir sonuç doğurmayabilir.

Kuşlar ve memeliler gibi bazı organizmalar ılık-kanlıdırlar ve genellikle *homeoterm* olarak kabul edilirler. Diğer bir ifadeyle bu canlılar vücut sıcaklıklarını kendileri düzenleme kabiliyetine sahiptirler ve bu nedenle



Şekil 5.6

ortam sıcaklığına bağımlı değildirler. Bütün metabolik işlemleri için iç ortamlarında üretilen sıcaklığı kullanmaları nedeniyle bu canlılar aynı zamanda endoterm olarak da kabul edilirler. Kısmen de olsa, bazı kertenkele türlerinde bile görülen endotermi, epidermal modifikasyonların (saç, deri) aktivitelerinin izolasyonunu da kapsayacak şekilde, metabolik ısının kullanımını içermektedir. Bu tür organizmalar metabolik aktiviteleri açısından belli bir tekdüzeliği devam ettirirler ve ihtiyaçları olan besini karşılayacak bir biçimde, geniş bir coğrafyayı keşfetme özgürlüğüne sahiptirler. Denizlerin ve hatta tatlı su ortamlarının daha az değişken olan sıcaklıkları, karalar kuşların ve sürüngenlerin ataları tarafından istila edilinceye kadar endoterminin uyumsal bir zorunluluk olmadığı düşüncesini akla getirmektedir. Endotermler için ısının ana kaynağı bütün vücutlarını saran büyük kas kütlesidir. Bu organizmalar tarafından üretilen ısının %80'inin kaynağı kas kasılmalarıdır. Ekdotermler de ani ısı artışlarının bir kaynağı olarak kas kasılmalarından yararlanabilirler.

Vücut Büyüklüğü ve Metabolik Hız

Isı üretimi ve oksijen tüketimi ile hayvanların büyüklüğü arasında bir bağlantı vardır. Spesifik bir kaynağa bağlı olarak (gram ağırlık başına) küçük hayvanlar, büyük hayvanlara kıyasla daha fazla ısı üretimi ve daha fazla oksijen tüketimi gerçekleştirirler (Şekil 5.6). Metabolik hız ve vücut büyüklüğü arasındaki bu ters bağıntı, ekdoterm ve endotermler için olduğu kadar bitkiler için de evrenseldir.

Bu konuyla ilgilenen ilk araştırmacılar organizmaların metabolik hızları ile ısıyı kaybettikleri başlıca kaynak olan vücut yüzeyleri arasında bir bağıntı olduğunu düşündüler. Vücudun bağıl yüzey alanının vücut büyüdükçe azalma eğilimi nedeniyle (Bölüm 4'te hücre büyüklüğü ve sınırları konusuna bakılabilir) daha küçük hayvanlar bağıl olarak daha büyük yüzeyden kaybettikleri ısıyı karşılamak için daha yüksek metabolizma hızlarına sahip olmak zorundadırlar. Daha sonraki araştırmalar başka faktörlerin de söz konusu olduğunu gösterdi. Örneğin daha büyük hayvanlarda düşük metabolik hızla çalışan destek doku oranının daha fazla olduğu bulundu.

ÖRNEK 3 Bir organizmadan ayrılan tek tek dokuların solunumu toplamı o organizmanın toplam solunumuna karşılık gelmez. Bunun nedeni izole dokuların in vivo ortamdaki solunumlarına eş değer bir solunum yapmamalarıdır. Bununla birlikte büyük hayvanların ilgili dokuları küçük hayvanlarınkine göre daha düşük solunum aktiviteleri göstermektedir. Aynı zamanda büyük hayvanların ilgili dokularındaki solunum enzimlerinin daha düşük aktiviteye sahip olduğu gösterilmiştir.

Muhtemelen en küçük memeli hayvanlardan olan kır faresi küçücük gövdesi ile ters orantılı bir biçimde büyük bir metabolik aktiviteye sahiptir. Hayatta kalabilmek için her gün kendi ağırlığı kadar bir yiyeceği yemek zorundadır. Kır faresi değişmeyen bir beslenme alışkanlığına sahiptir. Diğer küçük memeliler hibernasyon adı verilen bir süreçle beslenme alışkanlıklarını modifiye ederler.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

5.1. Termodinamik yasaları ve yaşayan sistemlerin doğası arasındaki ilişki nedir?

Bölüm 3'te tanımlandığı gibi enerjiyi, yararlı iş yapabilme kapasitesi olarak görmek mümkündür. Yaşayan sistemler üst düzeyde organize olmuş varlıklardır. Bu yüksek derecede organize olmuş sistemler evrendeki artan entropi eğilimiyle uyumlu olarak kendi içinde düzensizliğe maruz kalırlar. Düzensizliğe sürüklenmenin önüne geçebilmek için sürekli yeni enerji alımı ve kullanımına ihtiyaç duyulur. Alınan bu enerji üst düzey organize olmuş sistemlerin inşasında kullanılır. Yaşamı sürdürebilmek için, karbonhidratlar, proteinler ve lipitler gibi moleküllerin yapısında yer alan potansiyel enerji, bu moleküllerin ilgili organizmalar tarafından tüketilmesi sonucunda ısı enerjisi şeklinde bir kinetik enerji formuna dönüşerek organizmayı terk eder. Canlı organizmalar hayatta kalabilmek için iş yapmak zorundadırlar.

5.2. Enerji yok edilemiyor veya var edilemiyorsa neden hayatta kalabilmek için sürekli enerji kaynaklarına ihtiyaç duyuyoruz? Niçin sahip olduğumuz enerjiyi kendi içimizde basit bir şekilde bir çevrim halinde kullanamıyoruz?

Termodinamik kanunlar temelde kapalı sistemlere, diğer bir ifadeyle etraflarından izole edilmiş, dış ortamla bağlantıları olmayan sistemlere uygulanır. İnsanları da içine alan canlı organizmalar açık sistemlerdir ve buna bağlı olarak dış çevre ile sürekli madde ve enerji alışverişi içerisindedirler. Sonuçta bu durum belli bir düzeyde madde ve enerji kaybına yol açar. Bizler, kapalı bir sistem olsaydık, termodinamiğin 2. kanununun kaçınılmaz bir sonucu olarak enerjinin açığa çıktığı daha fazla düzensizliklere doğru sürükleniyor olacaktık. Bu durumda da ısı enerjisi şeklinde kaybedilerek gittikçe azalan potansiyel enerjileri nedeniyle canlı sistemler normal şartlar altında daha az yararlı iş üretebilir hale geleceklerdi.

5.3. Düzensizliğe ve rastgeleliğe doğru gidişin olduğu evrenimizde canlıların büyümesi, gelişmesi ve sonuç olarak gittikçe artan düzenlilikleri nasıl açıklanabilir?

Düzensizliğe doğru gidiş büyük resimde yer alan görüntüyü oluşturur. Canlı organizmalarda beli bir dokuda gerçekleşen düzenlilik artışının maliyeti, bir başka kısımda meydana gelen düzensizlik artışı ile karşılanır. Termodinamik söylemle, yeni bir düzenin kurulduğu endergonik reaksiyonlar, düzenliliğin azaldığı egzergonik reaksiyonlarla birlikte gerçekleşir ve böylece özgün sentez olayları gerçekleştirilir.

5.4. Canlı organizmalarda gerçekleşen enerji dönüşümlerinde ATP'nin rolü nedir?

Canlılar aleminde evrensel olarak yer alan bu molekül bu sistemler için bir anlamda enerji değişim ortamında enerjinin geçer akçesini oluşturur. Bu şekilde son derece karmaşık biyokimyasal reaksiyonlar bir ölçüde basitleştirilmiş olur. Yakıt olarak kullanılan gıdalarımızda yer alan enerji, son derece karmaşık mekanizmalarla açığa çıkarılır ve bu enerji ADP molekülü gibi öncü moleküllerden ATP moleküllerinin sentezlenmesinde kullanılır. Benzer şekilde, kas kasılması, aktif taşınım gibi farklı faklı enerji tüketen reaksiyonlar enerji kaynağı olarak ATP moleküllerini kullanır ve bu molekülün ADP moleküne dönüşmesine neden olurlar. Nadiren de olsa, zaman zaman, sitozin trifosfat (CTP) ve guanozin trifosfat (GTP) gibi ilgili nükleotitler (bk. Bölüm 7) ATP'nin yerini alabilirler. Söz konusu bütün bu nükleotitler sahip oldukları enerjiyi molekülün son iki fosfat bağında saklarlar. Bu yüksek enerji kapasiteli bağlar genellikle dalgalı tire (~) işareti ile gösterilirler (adenozin-P~P~P gibi).

5.5. Glikoliz nedir ve hücrenin yaşamını devam ettirebilmesi için ne tür bir katkıda bulunur?

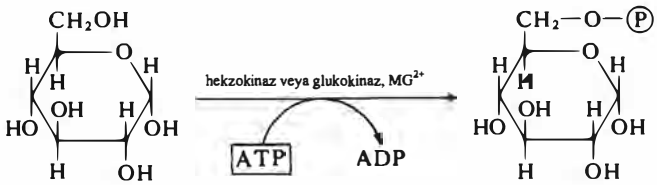
Glikoliz, kelime olarak, glukozun bölünmesi ya da parçalanması anlamına gelen bir kelimedir. Yaklaşık 9 reaksiyonluk bir seri sonrasında glukoz, 2 tane nispeten daha küçük bir molekül olan pirüvik asit molekülüne parçalanır. Pirüvik asit, daha sonra göreceli olarak daha indirgenmiş moleküller olan laktik asit ve etanol gibi moleküllere dönüşebileceği gibi Krebs devrine de dahil olabilir.

Glikolizdeki her bir adım özgün bir enzim tarafından katalizlenir. Bu enzimlerin birbirine yakın olması glikolizin *metabolik yol* olarak adlandırılan bütünleşik bir sistem içinde gerçekleşmesini mümkün kılar. Glikolizin bütün enzimleri çözünebilir proteinlerdir ve bu durum bu enzimlerin saflaştırılabilmelerini ve kristallendirilebilmelerini kolaylaştırır. Böylece bilim insanları bu enzimler hakkında daha detaylı bilgi sahibi olabilmeyi başardılar. Glikoliz, hücrenin herhangi bir organelinde değil sitoplazmik kısmında gerçekleşir. Glikoliz yolu reaksiyonları net olarak 2 ATP'lik bir kazanç sağlar. Bu reaksiyonlar sonucunda 2 tane indirgenmiş NAD^+ molekülü de oluşturulur ve bu moleküller daha sonra ilave ATP kazancı sağlayabilirler. Sonuç olarak glikoliz, başlangıç molekülü olan glukoz molekülünün yapısında yer alan enerjinin bir kısmının kullanılabilir hale getirilmesini sağlayan bir metabolik yoldur.

5.6. Temel olarak glikoliz, enerji (ATP) üretmek üzere çalışan bir sistem olmasına rağmen niçin glikoliz yolunun başlangıcında 2 ATP harcanır?

Başlangıçta, glukozdan glukoz 6-fosfatın oluştuğu reaksiyonda 1 ATP molekülü harcanır. Fruktoz 6-fosfattan fruktoz 1,6-difosfatın oluşturulduğu reaksiyon, diğer bir ATP molekülünün harcandığı reaksiyondur. ATP'nin, fosfat grubu taşınımı ile oluşması nedeniyle bu fosforilasyon zorunludur. Glikolizin ilk basamaklarında bu şekilde ATP harcanması, daha sonraki basamaklarında üretilecek ATP ile kıyaslandığında bir yatırım gibi kabul edilebilir. Fruktoz 1,6-difosfatın bölünmesi ile oluşan 3 karbonlu şeker (trioz) daha sonra bir yükseltgenme basamağının ardından pirüvik asite dönüştürülür. Sonraki basamaklarda her bir 3 karbonlu şeker için 2 ATP molekülü oluşur. Her bir glukoz molekülü başına 2 tane 3 karbonlu birimin oluşturulduğu göz önüne alındığında glikolizin bu kısmında toplam 4 ATP'lik bir kazanç sağlanmış olur. Başlangıçtaki 2 ATP'lik harcama bu değerden çıkarıldığında glikoliz yolu reaksiyonları sonrasında net olarak* 2 ATP'lik bir ATP kazancı sağlanmış olur.

5.7. Glikoliz yolunda gerçekleşen fosforilasyonu tanımlayınız.



Glukoz — Glukoz 6-fosfat

ATP'nin uç fosfat grubu glukoz mokülünün 6 nolu karbonuna taşınır. Bu bir egzergonik reaksiyondur ve bu reaksiyon sonucunda kimyasal bağda saklı enerjinin bir kısmı açığa çıkarılarak fosfat grubunun glukoz molekülüne bağlanması gerçekleştirilmiş olur. Bu yeni haliyle glukoz molekülü ihtiyaç duyulduğu takdirde daha az enerjetik olan ADP molekülünün ATP molekülüne dönüştürülmesi için kullanılabilir. Glukozun fosforilasyonu bu molekülü belli düzeyde enerji yüklü hale getirir ve bunun sonucunda gukozun reaktivitesi artar. Hücre membranının serbest şekere kıyasla fosforillenmiş glukoz için daha az geçirgen olması nedeniyle glukoz molekülünün herhangi bir işlem öncesinde hücreden kaçışı engellenmiş olur.



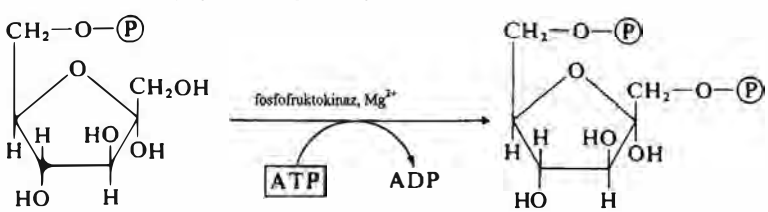
Glukoz 6-fosfat — Fruktoz 6-fosfat

Fosforilasyon sonrasında glukoz molekülünün yapısı altıgen biçimli yapıdan beşgen biçimli fruktoz yapısına dönüşür. Burada glukozun, fruktozun izomeri olması nedeniyle her iki molekülde de 6 karbon atomunun yer aldığına dikkat ediniz. İzomer, belli bir molekülün aynı tür ve sayıdaki atomlarının farklı bir düzenlenişini ifade eder.

Glukozun fosforilasyonu, glukokinaz veya hekzokinaz enzimi tarafından katalize edilir. Bu enzimler aynı fonksiyona sahip olmalarına rağmen subtratlarına ilgileri açısından farklılık gösterirler. Glikolizin her bir reaksiyonunun özgün enzimlerce katalizlendiği gözden uzak tutulmamalıdır.

5.8. Fruktoz 6-fosfat bir sonraki reaksiyonda niçin bir daha fosforillenir?

Fosforilasyon sonrasında fruktoz molekülü ikinci bir fosfat grubu kazanır. Bu durum ikiye bölünme sonrasında her bir 3 karbonlu birimin (trioz) bir fosfat grubuna sahip olmasını mümkün kılar. Böylece her bir trioz 1 ATP molekülünün sentezlenmesini sağlayacak bir potansiyele kavuşmuş olur.



Fruktoz 6-fosfat — Fruktoz 1,6-fosfat

* (substrat seviyesinde, ç.n.)

5.9. Fruktoz 6-fosfatın tekrar fosforillenmesini düzenleyen faktör nedir?

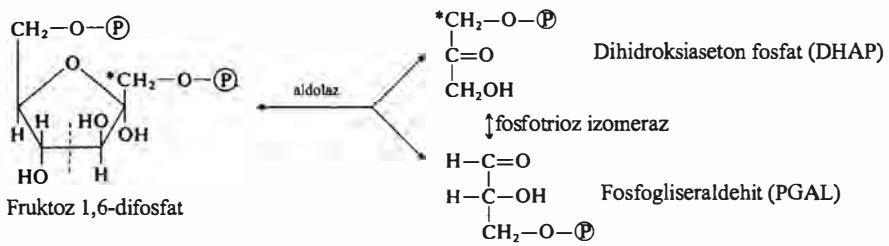
Fosfofruktokinaz, fruktozun fosforilasyonunu katalizler. ATP ile bu enzimin etkileşmesi *allosterik* biçimde gerçekleşir. Diğer bir ifadeyle enzim ATP molekülüne aktif bölgesinin dışında bir bölgeden bağlanır ve bu durum enzim molekülünün biçiminde bir değişikliğe yol açarak söz konusu reaksiyonu katalizleme aktivitesini etkileyebilecek bir sonuç doğurur. Bu durumda ATP molekülü enzime bağlandığında, enzimin fruktoza bağlanmasının önüne geçer ve bu nedenle fosforilasyonu baskılanmış olur.

5.10. ATP ve fosfofruktokinaz enzimi arasında gerçekleşen iç etkileşme önemli midir?

Evet, bu etkileşme önemlidir çünkü glikolizde üretilen ATP ile hücrenin ihtiyacı olan ATP arasındaki uyumu sağlar*. Ortamda enzime bağlanacak kadar yeterli miktarda ATP bulunması halinde fosfruktokinaz enziminin fruktoz 1,6-difosfat ile etkileşmesi engellenir ve böylece glikoliz reaksiyonları durmuş olur. Hücrenin ATP stoklarını tüketmesi halinde enzime bağlı olan ATP enzimden ayrılır ve böylece enzim tekrar aktif hale geçirilerek glikoliz yolu reaksiyonlarının devam etmesi sağlanmış olur.

5.11. Aldolaz basamağının önemi nedir?

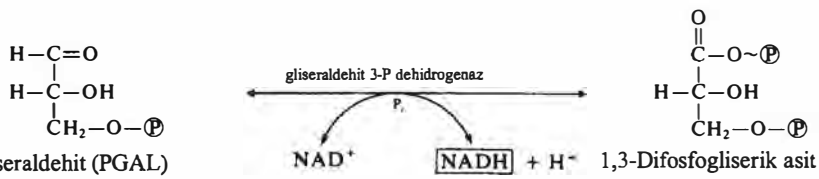
Aldolaz enzimi iki tane fosfat grubu bağlı fruktoz molekülünün iki tane her biri ayrı ayrı fosfat grubuna sahip trioz molekülüne bölünmesini sağlar.



Devam eden reaksiyonlarla her bir fosfogliseraldehit molekülü 2 molekül ATP oluşumuna imkan sağlar. DHAP moleküllerinin de PGAL moleküllerine dönüştürülmesi ile bu süreç boyunca ATP kazancı 2 katına çıkar.

5.12. Sonraki basamakta gerçekleşen PGAL'in oksidasyonu niçin bu kadar önemlidir?

Bu yükseltgenme-indirgenme reaksiyonu hücre için, glikoliz boyunca gerçekleşen ilk enerji oluşum reaksiyonudur. Bu reaksiyon sonucunda yüksek enerjili yeni bir fosfat bağının yanı sıra elektronların aktarılmasıyla bir tane NADH molekülü oluşur.



5.13. Fosfogliseraldehitin oksidasyonunun gerçekleştiği bir ara kademeye sahip olan glikoliz, anaerobik şartlar altında nasıl ilerler?

Yükseltgenme (oksidasyon), herhangi bir bileşikten elektronların veya bir hidrojen atomunun uzaklaştırılması olarak kabul edilebilir. Oksijen, en genel oksitleyici ajanlardan biri olmasına rağmen (öyle ki söz konusu işleme adını veren elementtir) yükseltgenmenin gerçekleşmesi için mutlaka bu element atomlarının ortamda bulunması gerekmez. Glikolizin bir anahtar basamağında PGAL, hidrojen kaybederek yükseltgenir ve 1,3-difosfogliserik aside dönüşür. Bir çift elektron ve buna eşlik eden hidrojen iyonları (aldehitten ayrılarak geride bir asit bırakan) koenzim NAD^+ tarafından kabul edilir. Böylece NAD^+, indirgenmiş biçimi olan NADH formuna dönüşürken aldehit de yükseltgenmiş olur. Bu egzergonik reaksiyon öylesine serbest enerji açığa çıkaran bir reaksiyondur ki bu süreç sonunda ortamda bulunan bir fosfat grubu alınarak gliserik asite aktarılır. Bu yüksek enerjili fosfat bir sonraki reaksiyonda ATP sentezinde kullanılır.

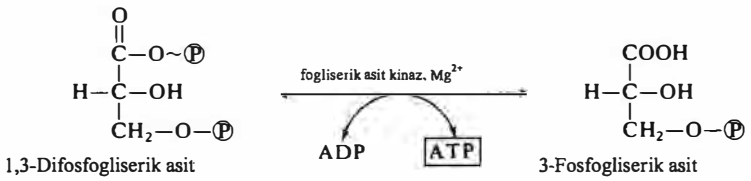
5.14. NADH molekülü hangi amaçla kullanılır?

NADH, elektron taşınım zinciri kullanılarak ATP sentezinin gerçekleşmesi için kullanılır. Bu aerobik yolla 1 NADH molekülü başına 3 ATP sentezlenir. Oksijen yokluğunda NADH ya etanol (bakterilerde) ya da laktik asit (hayvanlarda) sentezinde kullanılır. Böylece glikoliz yolu için gerekli NAD^+ yeniden sağlanmış olur.

* Zaten ortamda ATP varsa ve sadece enerjiye ihtiyaç varsa neden glikolizle ATP üretmeye gerek olsun mantığı ile bu durum izah edilebilir, ç.n.

5.15. 1,3-difosfogliserik asiti bekleyen son nedir?

Yüksek enerjili fosfat grubunu ADP'ye aktararak ATP oluşumunu sağlar.



1,3-Difosfogliserik asit — 3-Fosfogliserik asit

5.16. Yukarıdaki reaksiyon, egzergonik mi yoksa endergonik midir?

Yüksek enerjili fosfat grubunun 1,3-difosfogliserik asitten ADP'ye transferi esnasında enerjinin önemli bir kısmı serbest bırakılır. Bu nedenle ΔG negatiftir ve reaksiyon egzergoniktir. Serbest kalan enerjinin bir kısmı ATP oluşumuyla ortaya çıkan kimyasal bağda saklanır.

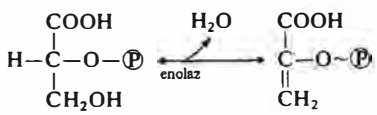
5.17. 3-fosfogliserik asidin oluşumunu izleyen moleküler düzenlenmelerin amacı nedir?

Yeniden düzenlenmelerin sonucunda yeni bir yüksek enerjili fosfat bağı oluşturularak bir başka ATP molekülünün oluşumuna hazırlık yapılmış olur. Bu düzenlenmelerin ilk etabında fosfat grubu 3 nolu karbondan 2 nolu karbona aktarılır.



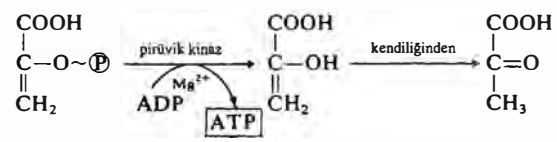
3-Fosfogliserik asit — 2-Fosfogliserik asit

Bir sonraki adımda bir su molekülü ortamdan uzaklaşırken enerjinin fosfat bağına konsantre olması sağlanır.



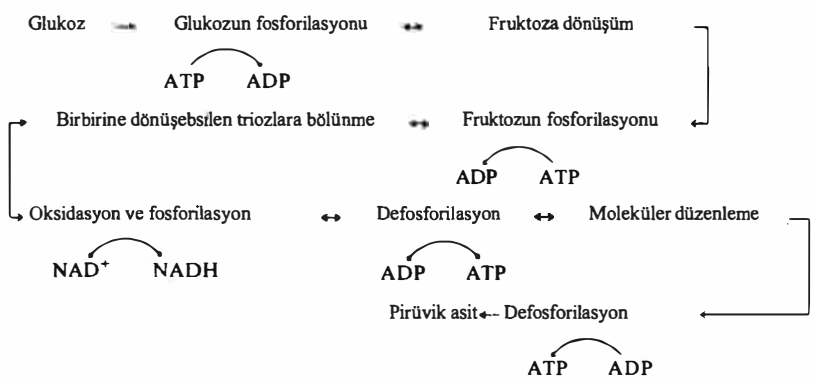
2-Fosfogliserik asit — Fosfoenolpirüvik asit

Daha sonra yüksek enerjili fosfat bir başka ADP molekülüne aktarılarak veni bir ATP molekünün oluşumu sağlanır.



Fosfoenolpirüvik asit — Enolpirüvik asit — Ketopirüvik asit

5.18. Diyagramda yer alan glikoliz yolu reaksiyonlarını özetleyiniz.



5.19. Glikoliz yolunun hızını kontrol eden muhtemel mekanizmalar nelerdir?

Glikoliz yolundaki reaksiyonların hem hızı hem de yönünü belirleyen çok sayıda faktör bulunur. Bölüm 2'de görüldüğü gibi substrat olarak görev yapan bazı metabolitlerin konsantrasyonlarının artması reaksiyonları ileri yönde itici etki yaparken, ürün olarak metabolik reaksiyonlarda yer alan bazı metabolitlerin konsantrasyonlarının azalması ise enzim reaksiyonlarını ürün yönünde çekici olarak etkiler. Örneğin A-B reaksiyonunu düşünelim. A substratının konsantrasyonunun artması reaksiyonu ileri doğru sürükleyen bir faktör haline gelir. B miktarının azalması ise reaksiyonu B yönünde çeken bir faktör olarak davranır. A'nın miktarının azalması veya B'nin miktarının artması ise reaksiyonu durdurucu yönde etki yapar. Glikolizin bir basamağında PGAL'in 1,3-difosfogliserik aside yükseltgenmesi NAD^+ koenziminin ortamda bulunmasını zorunlu hale getirir. Bu nedenle NAD^+ koenziminin yükseltgenmiş halde ortamda olması glikoliz yolunu düzenleyici faktörlerden birini oluşturur. Benzer şekilde nadiren de olsa sitozolde inorganik fosfatın (Pi) miktarının azalması glikolizi sınırlayıcı bir etki yapar. Glikolizi ve diğer metabolik yolların önemli bir kısmını kontrol eden mekanizmalardan belki de en önemlisi sistemde allosterik enzimlerin bulunmasıdır. Allosterik enzimler üç boyutlu yapılarında (konformasyon) hem substratın bağlanacağı aktif bölgeye hem de modifiye edici faktörlerin bağlanabildiği düzenleyici bölgelere sahiptir. Modifiye edici bu faktörler, bağlanma sonrasında bütün bir enzimin yapısını etkilerler ve bu nedenle de katalitik aktivite bu durumdan etkilenir. Problem 5.9'da görüldüğü gibi, glikoliz yolunda yer alan bu tür bir allosterik enzim, fruktoz 6-fosfatın fruktoz 1,6 difosfata dönüşümünü katalizleyen fosfofruktokinaz (PFK) enzimidir. ATP bu enzimin allosterik bölgesine bağlanarak enzimi baskılayabilecek özelliğe sahiptir. Böylece bir hücrede yeterince ATP'nin bulunması, yeniden enerji birimi ATP'lere ihtiyaç duyuluncaya kadar PFK enziminin baskılanması ve glikoliz yolunun durması sonucunu doğurur.

5.20. Anaerobik şartlar altında glikolizin son ürünü olan pirüvik asit, laktik asit ya da etanole dönüşür. Glikolizi takip eden böylesi bir adım niçin gereklidir?

Glikoliz daima son ürün olarak pirüvik asit ile tamamlanır. Glikoliz esnasında PGAL'in 1,3-difosfogliserik asite dönüştüğü bir yükseltgenme basamağında NAD^+ da NADH a dönüşür. Glikolizin devam etmesi isteniyorsa NADH'ın yeniden yükseltgenmesi yolu ile NAD^+'nın yenilenmesi gerekir. Anaerobik şartlar altında bu işlem hayvanlarda NADH taki hidrojen iyonları ve elektronların pirüvik asite aktarılması sonucunda NAD^+ nın oluşturulması ile sağlanır (bk. Şekil 5.1). Pek çok organizmada bu reaksiyonu katalizleyen laktat dehidrogenaz enzimi anahtar bir role sahiptir. Bakterilerde ilk olarak pirüvattan bir karbon atomu uzaklaştırılır ve bunun sonucunda oluşan 2 karbonlu bileşik etanole indirgenir. Sonuç olarak NAD^+ yenilenmiş olur. Ayrılan tek karbon, karbondioksit olarak uzaklaştırılır. Bu gaz ekmek yapımında bir kabartma unsuru olarak kullanılır ve hamurun içinde bulunan fermentatif maya bakterileri tarafından üretilir. Bazı böceklerde fruktoz 1,6-difosfatın bölünmesi sonucunda oluşan ürünlerden biri olan DHAP, NADH'taki hidrojen iyonları ve elektronları alarak önemli bir indirgenmiş ürün olan α-gliserol fosfatı oluşturur. Bu bileşik daha sonra nötral yağların sentezinde kullanılır. Böylece bir dizi metabolik yol aracılığı ile NADH geride indirgenmiş bazı ürünler bırakarak NAD^+'ya dönüşmüş olur.

5.21. Hücre ekonomisi için Krebs (trikarboksilik asit) çevriminin önemi nedir?

Krebs devri, glikoliz yolu sonrasında üretilen pirüvik asitin katıldığı bir dizi işlem sonucunda su ve karbondioksitin uzaklaştırıldığı reaksiyonlarla dönen bir değirmen ya da atlı karıncaya benzetilebilir. Bu işlemler sonucunda önemli miktarda ATP üretilir. Glikolizde olduğu gibi bir dizi enzim Krebs devrinde de birbirlerine bağlı bir biçimde çalışırlar. Krebs devrinin enzimleri mitokondride bulunur. Enzimlerin önemli bir kısmı matriks içinde serbest olarak yer alırken bazıları matriks iç membranına tutunmuş haldedir. Oksijensiz ortamda da ilerleyebilen glikoliz, karbonhidrat yıkımının anaerobik bölümünü oluştururken oksijensiz ortamda ilerleme şansı olmayan Krebs devri bu yıkımın aerobik kısmı olarak kabul edilebilir.

5.22. Pirüvik asit, Krebs çevrimine doğrudan mı dahil olur?

Hayır, pirüvik asit ilk olarak mitokondride yer alan bir multienzim kompleksinin substratı olur ve burada oksidatif reaksiyonlarla asetik aside dönüştürülür. Asetik asidin Koenzim A molekülüne bağlanmasıyla oldukça reaktif ve Krebs devrine girmek için uygun bir ürün olan asetil-CoA bileşiği oluşturulur. Asetil-CoA bileşiğinin oluşumu reaksiyonu sonucunda aynı zamanda bir NADH molekülü de oluşturulur. Asetil-CoAdaha sonra okzaloasetik asit (C_4) ile birleşerek sitrik asit bileşiğini (C_6) oluşturur. Krebs devri reaksiyonlarının aydınlatılması çalışmalarında Sir Hans Krebs tarafından ilk olarak belirlenen bileşiğin sitrik asit olması nedeniyle bu devir için *sitrik asit devri* adı da kullanılmaktadır.

5.23. Krebs yolu niçin bir çevrim olarak kabul edilir?

Devrin başlangıcında, bir okzaloasetik asit molekülünün asetil-CoA ile kondensasyonu sonucunda oluşturulan sitrik asit bir dizi reaksiyon sonucunda yeni bir okzaloasetik asit molekülünün oluşumuna yol açar. Oluşan okzaloasetik asit yeni bir asetil-CoA bileşiği ile birleşir ve yeni bir atlıkarınca döngüsünün başlangıç bileşiği olarak, sitrik asit molekülünü oluşturur. Bu nedenle Krebs devri reaksiyonları tipik bir çevrim içinde gerçekleşir. Bir başka uygun tanımlamayla Krebs devri glikoliz yolu sonucunda oluşturulan pirüvik asidin bir dizi yan metabolik

yolların da yardımıyla modifiye edildiği ve düşük enerjili ürünlere dönüştürüldüğü bir metabolik sistem olarak kabul edilebilir.

5.24. Krebs çevrimi ile elektron taşınım zinciri (ETC) arasındaki bağlantı nedir?

Krebs devrinde yer alan metabolitlerin oksidasyonu, özgün basamaklarda gerçekleşir. Bu basamakların her birinde yer alan enzimler NAD^+ veya FAD gibi *koenzim* olarak adlandırılan yardımcı bileşikler eşliğinde görev yaparlar. Gerçekte koenzimler ilgili substratlardan ayrılan hidrojen iyonları ve elektronların alıcısı olarak davranırlar ve bu nedenle de elektron taşınım zinciri (ETC) ile Krebs devri arasındaki bağlantı noktalarını oluştururlar. Krebs devri, sürekli bu devri besleyen pirüvik asitin tamamen oksitlendiği yollardan biridir. Bununla birlikte devre dahil olan moleküllerin tek tek karbonları daha düşük enerjili formlara yükseltgenirlerken sahip oldukları elektronlar ve hidrojenler koenzimlere aktarılarak bu bileşiklerin bir hayli yüksek enerjili ve indirgenmiş formlarını oluştururlar. Bu enerji, elektron taşınım zinciri boyunca yer alan ve birlikte görev yapan bir dizi pigment aracılığı ile elektronların ve hidrojen iyonlarının daha düşük enerjili formlara taşınması esnasında kullanılır. NADH ile başlayan tamamlanmış bir ETC aktivitesi sonucunda 3 ATP molekülü üretilir. ETC, $FADH_2$'nin başlangıç molekülü olarak kullanıldığı ve ETC'nin daha sonraki kademelerinden başlatılan aktivitesi sonucunda *2 ATP*'lik bir kazanç sağlar. Bu şekilde bir ATP üretiminin ETC pigmentlerinden elektronların uzaklaştırılmasıyla birlikte gerçekleşmesi nedeniyle toplam süreç *oksidatif fosforilasyon* olarak adlandırılır. İç mitokondri membranının kristalarına gömülü olan ETC bileşenleri, Krebs devri enzimlerine yakın konumda bulunurlar. Bütün bu bileşenler elektron taşınım etkinliğinin en üst verimlilik düzeyinde gerçekleşeceği biçimde düzenlenmişlerdir.

5.25. Elektron taşınım zincirini ATP sentezine bağlayan reaksiyonlar ile ilgili önerilen gerçekçi bir mekanizma nedir?

Bu problem, yoğun bir spekülasyon ve inceleme konusu olarak tartışılan konulardan biri olmuştur. Önceleri ETC boyunca özgün enzimlerin katılımının söz konusu olduğuna vurgu yapılırken bu enzimlerin mitokondri iç membranının süngerimsi yapısının uç kısımlarında yer aldığı düşünüldü. Günümüzde en çok kabul gören düşünce, ETC boyunca elektronların taşınması esnasında iç mitokondri membranında yer alan hidrojen iyonlarının dış bölmeye pompalanmasıyla ilgilidir (bk. Şekil 5.4). Hidrojen iyonlarının veya diğer bir ifadeyle protonların dağılımındaki bu dengesizlik yüksek enerjili bir durumun oluşmasını sağlar. Protonların denge yeniden kuruluncaya değin geri akışı esnasında bu enerji fazlalığı serbest hale gelir. Söz konusu bu serbest enerji ATP üretiminde kullanılır. Bu görüş *kemiozmotik model* olarak adlandırılmaktadır. Güncel bir başka teori ise ETC'de gerçekleşen elektron göçü esnasında membran proteinlerinin 3 boyutlu yapılarında meydana gelen değişimlere odaklanmaktadır. Tıpkı bastırılmış bir kauçuk topun tekrar küresel biçimine dönmesi gibi, bu proteinlerin önceki formlarına dönüşü esnasında açığa çıkan enerji ATP üretiminde kullanılmaktadır.

5.26. 1 molekül glukozun tamamen okside olması sonucunda toplam ATP verimi ne olur?

Üretilen ATP'nin toplam sayısı ile ilgili farklı görüşler olmakla birlikte biyokimyacılar arasında 36 ATP'lik bir üretim olduğu yönünde bir uzlaşma söz konusudur. Glikoliz boyunca üretilen 4 ATP'nin 2 tanesinin glikolizin başlangıç kısmında tüketilen ATP'yi karşıladığı göz önüne alındığında glikoliz boyunca net 2 ATP kazanılmış olur. 1,3-difosfogliserik asitin oluşumu esnasında indirgenen NAD^+, 3ATP'lik bir kazanç sağlayacak ve toplamda bir glukoz başına 2 tane 1,3-difosfogliserik asit oluşması nedeniyle bu yolla 6 ATP kazanılmış olacaktır. Bununla birlikte bu NADH ların elektronlarını aktaracakları ETC'nin bulunduğu mitokondriye getirilmesi için 2 ATP'nin harcandığı göz önüne alınırsa* aerobik şartlarda 1 glukoz molekülü başına glikoliz yoluyla toplam (4-2)+(6-2) =6 ATP'lik bir kazanç sağlandığı görülür. Pirüvik asitin mitokondrideki oksidatif dekarboksilasyonu ile de 1 NADH molekülü elde edilir. Glukoz başına 2 pirüvik asit oluşması dolayısıyla toplamda 6 ATP'lik bir katkı da buradan sağlanmış olur (burada oluşan NADH zaten mitokondride olacağından ayrıca mitokondriye taşınma ve ATP kaybının yaşanması söz konusu değildir**. Sonuç olarak, TCA devri başına elde edilen 12 ATP'lik kazanç bir mol glukoz için bu devrin 2 kere çevrildiği göz önüne alındığında $2 \times 12 = 24$ ATP bir getiri anlamına gelir. Bütün rakamlar toplandığında (6+6+24) 36 ATP'lik bir kazanç olduğu görülür. Bu durum aerobik bir ortamın olması halinde anaerobik şartlara göre glukoz başına 18 kat daha fazla enerji elde edileceğini göstermektedir. Bununla birlikte *tetanus bakterium* gibi organizmalar anaerobik metabolizmanın yetersiz şartları ile yaşamak zorunda olmalarına rağmen yaşamlarını sürdürebilirler. İnsanlarda kas aktiviteleri gibi yoğun enerji gereksiniminin olduğu durumlarda bazen kan dolaşımı ile gelen oksijen yeterli olmayabilir. Bu durumda organizma en azından glikolizi devam ettirebilmek amacıyla laktik asit üretir. Şartlar normale döndüğünde, diğer bir ifadeyle aerobik şartlar sağlandığında metabolik yollarla laktik asit yeniden pirüvik asite döndürülür.

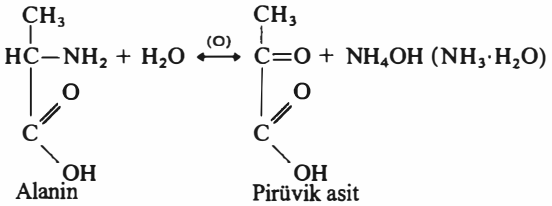
5.27. Glukoz türü karbonhidratlar hücrenin tek enerji kaynağı mıdır?

Hayır, hücre, enerji kaynağı olarak şekerler kadar proteinler ve yağlardan da yararlanabilir. Proteinler yakıt olarak kullanılmadan önce bileşenleri olan amino asitlere parçalanırlar. Amino asitler deaminasyon reaksiyonu sonrasında amino gruplarından ayrılırlar. Deaminasyon reaksiyonu bir oksidasyon veya keto grubuna taşınım olayını

* Kalp gibi organlarda bu aktarımda herhangi bir ATP kaybı söz konusu değildir, ç.n.

** Burada oluşan NADH zaten mitokondride olacağından ayrıca mitokondriye taşınma ve ATP kaybının yaşanması söz konusu değildir, ç.n

da içerebilir. Sonuçta oluşan ürünler karbonhidratlar için kullanılan yollara girebilirler. Bir örnek olarak alanin amino asidi söz konusu reaksiyonlar sonrasında pirüvik aside dönüşebilir ve böylece Krebs devrine dahil olabilir.



Amonyak olduğu gibi ya da CO_2 ile birleşerek üre şeklinde atılabilir

Benzer bir biçimde 5 karbonlu glutamik asit α-ketoglutarik aside dönüştürülerek Krebs devrine dahil olur. Polisakkaritler, basit şekerlere hidroliz olabilirler. Yağlar bir yakıt molekülü olarak ele alındığında kalorik potansiyelin önemli kısmının gliserol omurgasına bağlı yağ asitlerinden kaynaklandığı söylenebilir. Bu yağ asitleri bağlı bulundukları gliserol omurgasının hidroksil gruplarından ayrılırlar. Daha sonra β-oksidasyon adı verilen metabolik yolun her bir devrinin sonrasında asetil-CoA molekülü verecek şekilde tamamen parçalanır. Asetil-CoA daha sonra Krebs devrini besler. Glikolize kıyasla yağ asitlerinin yıkımı sonrasında elde edilen asetil-CoA molekülü sayısının daha fazla olması nedeniyle yağlar, karbonhidratlara göre daha zengin bir enerji kaynağıdırlar.

5.28. Glikoliz yolu veya Krebs çevrimi, bu süreçler esnasında üretilen ara ürünlerden (metabolit) glukoz elde edilecek şekilde tersine çevrilebilir mi?

Teorik olarak bunun gerçekleşmesi mümkündür ve gerçekten de bu durum söz konusu olur. Ancak, glikoliz ve Krebs devirlerinin her ikisinin de reaksiyonları çoğunlukla dönüşümsüzdür. Bu nedenle glukoz gibi kompleks bir bileşiğin yapımında (anabolizma) bazı farklı adımlar gereklidir. Böylesi bir anabolik modifikasyona örnek olarak glukoz 6-fosfatın serbest glukoza dönüşümü verilebilir. Hatırlayacağınız gibi glikolizin başlangıcında 1 ATP molekülünün harcanmasıyla glukoz, hekzokinaz veya glukokinaz enziminin katalizlediği bir reaksiyonla glukoz 6-fosfata dönüşmektedir. Bu basamağın geri dönüşümü kolay değildir ve bu nedenle dönüşüm reaksiyonu için farklı bir enzim, glukoz 6-fosfataz enzimi görev alır ve bu enzimin katalitik aktivitesi sonucunda glukoz 6-fosfatın fosfat grubu molekülden ayrılır. Bu enzim ve bunun gibi bazı diğer enzimlerin yer aldığı geri dönüşüm reaksiyonları yeniden glukoz oluşumu anlamına gelen *glukoneogenez* yolunu oluştururlar. Glukoneogenez enzimleri kortizon ve adrenal korteksin diğer hormonları tarafından stimüle edilirler. Örneğin korku ve kızgınlık gibi durumlarda yükselen kan şekerinin düzenlenmesi için adrenal bezin aktivitesi artırılır. Glukoneogenez genellikle karaciğer ve böbreklerde gerçekleşir.

5.29. Hücre içinde yağlar ve proteinler nasıl sentezlenir?

Proteinlerin yapımı için gerekli olan amino asitler, amino gruplarının glikoliz, Krebs ve diğer metabolik yolların ara ürünlerine aktarılmasıyla sentezlenirler. Daha sonra bu amino asitler enzimler tarafından katalizlenen* peptit bağı oluşumu reaksiyonlarıyla birbirlerine eklenirler.

Yağlar, iki basamaklı bir reaksiyon dizisi sonunda sentezlenirler. *Lipogenez* olarak bilinen ilk basamakta uzun zincirli yağ asidinin oluşumu gerçekleşir. Bu süreç mitokondrinin dışında gerçekleşir ve bir multienzim kompleksi bu sentezde görev alır. Sürecin ilk adımında indirgenmiş bir koenzim ve genellikle sentez reaksiyonlarında yer alan NADPH son derece indirgenmiş yağ asitlerinin oluşumunda önemli bir rol oynar. İkinci adımda yağ asitleri esterifikasyon adı verilen bir reaksiyonla trigliserid oluşturacak şekilde aktifleştirilmiş gliserol omurgasına bağlanırlar. Her iki adımda da karbonhidrat metabolizmasının ara ürünleri süreci sürükleyecek yönde önemli bir rol oynarlar. Bu durum karşısında bazı biyokimyacılar demircilerin ateşte demiri şekillendirmelerine bir benzetmede bulunarak, "yağlar karbonhidratların ateşinde tavlanırlar" görüşünü dile getirmişlerdir. Şeker hastalığında (diyabet), karbonhidrat metabolizmasının başlıca düzenleyicilerinden olan insülinin eksikliği görülür. İleri diyabet hastaları ne karbonhidratları yağlara dönüştürebilirler ve ne de yağları etkin bir biçimde parçalayıp yükseltgeyebilirler. Şeker hastalarında ölüm genellikle, keton cisimleri adı verilen yağların tamamlanmamış oksidasyon ürünlerinin birikmesi sonucunda kan ve vücut sıvılarının asitlik düzeyinin yıkıcı bir biçimde yükselmesiyle gelir. Metabolizmada farklı metabolik yollar arasında değişik iç bağlantılar olmasına rağmen özellikle karbonhidrat ve yağ metabolizması arasındaki bağlantı hayati öneme sahiptir.

5.30. Kuşlarda ve memelilerde endoterminin avantajları nedir?

* dizilim sırası DNA daki bilgilerde yer alan, ç.n.

Bir organizma için genel manada hareket kabiliyeti kadar metabolik aktivitenin de sıcaklığın bir fonksiyonu olması nedeniyle ektotermlerin hayat tarzı, çevre sıcaklığından etkilenir. Aşırı soğuk ortamlarda hareketliliklerini yitirirlerken sıcaklığın yükselmesi sonrasında yeniden hareketliliklerini kazanırlar. Aksine, sahip oldukları ısıyı tutabilme ve salıverme yetenekleri nedeniyle endotermik kuşlar ve memeliler belli bir vücut sıcaklığına sahiptirler. Şurası unutulmamalıdır ki glikoliz, Krebs devri ve elektron taşınım zincirini kapsayan hücresel solunum yaklaşık %40 verimle çalışır. ATP şeklinde etkin bir biçimde depolanamayan %60 düzeylerinde bir enerji, ısı şeklinde kaybedilir. Bu ısının vücut tarafından tutulabilme düzeylerine bağlı olarak endotermlerde vücut sıcaklığı yükselir. Sonuç olarak, kuşlar ve memeliler aşırı ritmik dalgalanmaların olduğu bir yaşam tarzı ile karşı karşıya olmaktan hoşlanmazlar. Endotermler için vücut sıcaklığının nispeten yüksek düzeylerde olması (37-40°C) nedeniyle aktivite seviyeleri de genellikle yüksektir. Bütün bunlara bağlı olarak ta bu canlılarda daha fazla hareket, besin arama ve çevreyi keşfetme faaliyeti gözlenir. Böylece değişik vücut sıcaklığı değerlerine ulaşabilmenin getirdiği bir esneklikle kendilerine farklı yaşam ortamları seçebilirler*. Sonuç olarak endoterm canlılar diğer organizmalara kıyasla daha avantajlı bir yarışma ortamına sahiptirler.

5.31. Neden memeli canlıların küçük olanları, büyük olanlarına göre daha aktiftirler?

Bütün organizmalar için genel manada vücut büyüklüğü ile özgün metabolik hız arasında ters bir ilgi göze çarpar. *Özgün metabolik hız*, canlı bir organizmanın birim kütlesi başına metabolik aktivitesini ifade eder. Bu durumun bir delili olarak küçük memelilerde kalp atış hızı, oksijen tüketim ve nefes alıp verme hızları oldukça yüksektir. Genellikle, çok küçük bir organizma hayatını sürdürebilmek için yeterli besini bulamaz ve bu nedenle küçük memelilerde boyut limitleri düşüktür. Küçük bir kır faresi (3,5-5 cm veya 1,4-2 inç boyutlarına sahip) hayatını sürdürebilmek için 24 saatten biraz daha fazla bir zaman dilimi içinde kendi ağırlığı kadar bir yiyeceği bulmak zorundadır.

Vücut büyüklüğü ve metabolik hız arasında böylesi bir ters orantının olmasının nedenlerinden biri herhangi bir yapının ağırlık ve hacmini artırırken o oranda vücut yüzeyinin artmamasıdır. Matematik bilgilerimizden hatırladığımız kadarıyla örneğin kürenin hacmi yarıçapının küpüyle orantılı iken, yüzey alanı yarıçapının karesi ile doğru orantılıdır. Bu nedenle daha küçük canlılar için göreceli olarak büyük canlılara nispetle daha büyük bir yüzey alanına sahiptirler diyebiliriz. Isının yüzeyden kaybedilmesi ve canlı ile çevresi arasındaki diğer belli değişimlerin çoğunun vücut yüzeyinde gerçekleşmesi nedeniyle küçük canlıların dengeyi koruyabilmek için daha çok çalışması gerektiği ortadadır. Yıllar önce Rubner, vücut boyutlarıyla ilgili bu farklılıkları açıklayabilmek için yüzey kanununu ileri sürdü. Bugün aslında, metabolik hızın sadece vücut-yüzey oranının bir fonksiyonu olmadığını bilmemiz nedeniyle durum biraz daha karışıktır. Daha büyük organizmaların göreceli olarak daha fazla miktarda düşük aktiviteli destek dokuya sahip olması da vücut büyüklüğü ile metabolik hız arasındaki ters orantının bir nedeni olarak karşımıza çıkmaktadır.

5.32. Farklı boyutlara sahip olan memeli canlılar arasında söz konusu olan metabolik yoğunluk farklılığı boyutları hücresel düzeyde mi yoksa belli bir merkezi kontrolün denetimi ile mi ortaya çıkmaktadır?

Küçük memelilerin aktif dokularındaki hücreler büyük memelilere kıyasla daha üst düzeyde Krebs devri enzimleri ve elektron taşınım zinciri pigmenti düzeylerine sahiptirler. Araştırmacılar bu küçük canlılarda belli bir kesitteki karaciğer hücrelerindeki mitokondri popülasyonunun ilgili karaciğer dokusunun oksijen tüketimiyle doğru orantılı olduğunu ortaya koymuştur. Bununla birlikte bütün bir organizmanın toplam oksijen tüketiminin o organizmayı oluşturan dokuların teker teker oksijen tüketimi toplamlarına eşit olmadığı bulunmuştur. Bu anlamda bu tür doku çalışmalarından gelen bilgilerin daha fazla açıklığa kavuşturulması gerekmektedir. Hormonlar ve merkezi sinir sistemi gibi temel faktörlerin etkisi de göz ardı edilmemelidir çünkü dokular hormonal etkilere karşı son derece duyarlıdırlar. Muhtemelen merkezi kontrol mekanizması spesifik aktivite düzeylerini belirlerken hücresel metabolik özellikler metabolik cevap aralığının sınırlarını tayin etmektedir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

5.33. Canlılar aleminde akıp giden enerjinin kaynağı nedir? (*a*) Fotosentez (*b*) Kimyasal bağ (*c*) Yeşil bitkiler (*d*) Güneş

5.34. Kimyasal yükseltgenme ve yanma olaylarıyla ilgili olarak filojiston teorisini ileri süren ve bu olaylarla hayvanlardaki solunum arasındaki benzerliğe dikkat çeken 18. yy. bilim insanı kimdir? (*a*) Joseph Priestley (*b*) Antoine Lavoisier (*c*) Jean Baptiste von Helmont (*d*) Gregor Mendel

* Vücut yalıtım farklılıklarına da bağlı olarak, ç.n.

5.35. Bir egzergonik reaksiyon (*a*) Dışarıya enerjinin verildiği kendiliğinden gelişen bir reaksiyondur (*b*) Dışarıdan enerji alımını gerektiren bir reaksiyondur (*c*) Bir oksidasyon reaksiyonudur (*d*) Bir anaerobik reaksiyondur.

5.36. Glukozun yanması işleminde aşağıdakilerden hangisinde değişim gözlenir? (*a*) Isı bileşeni (*b*) Sistemin serbest enerjisi.

5.37. Glukozun yanmasında niçin serbest enerji değişimi (ΔG) ısı bileşenindeki değişimden (ΔH) daha büyüktür? (*a*) Serbest enerjideki toplam değişimden ısı kaybı çıkarılır (*b*) Glukozun yanma reaksiyonlarının çoğu dönüşümlü ve bu nedenle kendiliğinden gelişen egzergonik reaksiyonlardır (*c*) Entropideki artış sistemin ısı kaybını artırır (*d*) Glukozun yıkımında yer alan enzimler tarafından sisteme serbest enerji eklenir.

5.38. Yeşil bitkiler yakaladıkları güneş enerjisini nasıl depolarlar?

5.39. Glukozun hücre içindeki yıkımını gösteren toplam denkleştirilmiş denklem nedir?

5.40. Glikoliz yoluna dahil olan glukoz, hekzokinaz (glukokinaz) enziminin etkisiyle hangi bileşiğe dönüştürülür?

5.41. Yükseltgenmenin gerçekleştiği glikoliz kademesinde elektronlar ve hidrojen hangi bileşik tarafından kabul edilir?

5.42. Glikoliz esnasında fruktoz 1,6-difosfat hangi iki bileşiğe parçalanır?

5.43. Glikojen, glikoliz yoluna glukozun fosforillenmesi için gerekli olan ATP tüketimi olmaksızın dahil olabilir. Bu durumda glikojenden yola çıkılarak başlayan glikoliz yolu için ATP kazancı ne olur?

5.44. Glukoz molekülünde saklı enerjinin az bir kısmının kazanılabildiği glikoliz yolunun avantajı nedir? (*a*) Oksijen olmasa da kullanılabilir (*b*) Çevrimsel olması dolayısı ile daha az substrat gerektirir (*c*) ATP kullanımını gerektirmez (*d*) Yalnızca kendiliğinden olan (spontane) reaksiyonlardan oluşur

5.45. Pentoz yanyolu (şantı) veya başka bir deyişle glukozun oksidatif yıkım yolu alternatif bir metabolik yol oluşturur. Lipit sentezinin yüksek olduğu dokularda bu yolun avantajı nedir? (*a*) Oksijen yokluğunda gerçekleşir (b) Bu sentez için gerekli NADPH'ı sağlar (*c*) Daha hızlıdır (*d*) Glikoliz için gerekli NAD^+ yı sağlar

5.46. Demir içeren sitokrom pigmentleri aşağıdaki metabolik yolların hangisinde yer alır? (a) Glikoliz (b) Krebs çevrimi (c) Glukoneogenez (d) Elektron taşınım zinciri

5.47. Elektron taşınım zincirinin hangi bileşeni lipitlerde çözünebilir? (*a*) Koenzim A (*b*) Flavoprotein (*c*) Sitokrom A (*d*) $FADH_2$

5.48. Bir hücre ATP, NAD^+, koenzim A gibi hayati bileşiklerin görece düşük miktarlarda olduğu ortamlarda da temel metabolik reaksiyonlarını gerçekleştirebilir çünkü hücre, (*a*) Bu bileşikleri karşılayabilecek bypass reaksiyonlarına sahiptir (*b*) Bu bileşikleri hızla geri kazanabilir (*c*) Bu bileşikler elde edilinceye kadar oksijen yokluğunda gerçekleşebilir (*d*) Bu bileşiklerin yerine geçecek başka bileşiklerden yararlanır

5.49. Küçük homeotermler için kış uykusunun birincil yararı, (*a*) Mevsimsel göç zorunluluğunu ortadan kaldırır (*b*) Hücrelerin yenilenmesi esnasında hayatta kalma olasılığını artırır (*c*) Yırtıcı hayvan riskini azaltır (*d*) Yiyecek gereksinimini azaltır

5.50. Q_{10}, belli bir sıcaklıkta gerçekleşen biyolojik aktivitenin o sıcaklıktan 10°C daha düşük sıcaklıkta gerçekleşen biyolojik aktiviteye oranını ifade etmektedir. Tipik bir memeli için Q_{10} değerinin 2 olarak belirlendiği durumda, 0°C'de gerçekleşen metabolik hız X olarak kabul edildiğinde 20°C'deki metabolik hız ne olur?

CEVAPLAR

5.33. (*d*)
5.34. (*b*)
5.35. (*a*)
5.36. (a) ΔH= -673 Kal/mol
(*b*) ΔG= -686 Kal/mol
5.37. (*c*)
5.38. Kimyasal bağ şeklinde
5.39. $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6O_2 + 6H_2O$ + enerji
5.40. Glukoz 6-fosfat
5.41. NAD^+
5.42. Fosfogliseraldehit ve dihidroksiaseton fosfat
5.43. 3 ATP
5.44. (*a*)
5.45. (*b*)
5.46. (*d*)
5.47. (*a*)
5.48. (*b*)
5.49. (*d*)
5.50. Q10 değerinin iki olarak bulunması her 10° sıcaklık artışında reaksiyon hızının ikiye katlandığını gösterir. Sıcaklık 20° arttığına göre hızın da 4 X olması gerekir.

BÖLÜM 6

Fotosentez

6.1 Fotosenteze Genel Bakış

Fotosentez yeşil bitkiler ve diğer ototrofik organizmalar tarafından ışık enerjisi varlığında yüksek enerjili kompleks gıda moleküllerinin üretilmesi işlemidir. Fotosentez işleminde ışık fotonları (birim paketleri) spesifik pigment molekülleri tarafından tutulurlar. Bu pigment molekülleri içerisindeki elektronlar soğurulan (absorbe edilen) fotonlar tarafından uyarılır, bu uyarılan elektronlar neticede enerjilerini yeniden hücreye verirler ve uyarılmamış hale dönerler. Birçok hücre bu enerjiyi karbondioksiti karbonhidrata indirgemek için kullanmaktadır.

Fotosentez canlıların temel endergonik bir reaksiyonu olup, bu reaksiyonla karbondioksit ve su gibi düşük enerjili moleküller, yüksek enerjili karbonhidratları ve neticede yağlar ile proteinleri oluşturmak üzere reaksiyona girerler. Fotosentetik reaksiyon aslında hücresel solunumun ters bir egzergonik işlemidir.

> **ÖRNEK 1** Solunum aşamasında glikoz ($C_6H_{12}O_6$) gibi moleküller CO_2 ve H_2O şeklinde yükseltgendiğinde (oksitlendiğinde) enerji açığa çıkmaktadır. Bu açığa çıkan enerji ATP olarak depolanmaktadır. Solunum işlemi esnasında oluşan ATP'nin çoğu mitokondride oluşan reaksiyonlardan kaynaklanmaktadır. Fotosentez işleminde güneşten gelen enerji kloroplast içerisindeki pigment sistemleri tarafından soğurulmakta ve bu enerji ilk olarak ATP'yi üretmek ve daha sonra şeker molekülünü oluşturmak üzere kullanılmaktadır. Bu işlem esnasında oksijen gazı açığa çıkmaktadır.

Fotosentez işleminde kullanılan ışığın dalga boyu, aslında toplam elektromanyetik radyasyon spektrumunun çok küçük bir bölümüdür. Daha yüksek düzeyli bitkilerde, mor, mavi ve kırmızı renkler fotosentezi oluşturan en etkin unsurlar gibi görünmektedir. Görünür ışık spektrumuna ait olan bu renklerin yaklaşık 380 nanometreden (nm) 780 nm'ye kadar değişen bir yelpazede dalga boyları vardır. Işığın elektronları çıkarma yeteneği ışık huzmesinin (ışık ışınının) parlaklığından (şiddetinden) ziyade dalga boyuyla ilgilidir. Aslında, bitkiye ulaşan çok küçük bir ışık yüzdesi soğurulmaktadır. Işığın birçoğu bitkinin içerisinden geçmekte veya bitkinin yüzeyinden geri yansımaktadır.

Bir dizi karmaşık metabolik işlem zincirinden oluşan fotosentez işlemi şu şekilde özetlenebilir.

Işığa bağlı bir reaksiyon zinciri NADPH'yi ve ATP'yi oluşturur, bu oluşturulan NADPH ve ATP daha sonra "karanlık" reaksiyonunda CO_2'yi karbonhidrata indirgemek amacıyla kullanılır. Işık reaksiyonu kendi reaksiyon zincirinde sadece bir veya iki aşamada ışığa ihtiyaç duymaktadır. Nitekim Tablo 6.1'de fotosenteze ait en önemli hususlar belirtilmiştir.

6.2 Işık Reaksiyonu

Fotosenteze ait ışık reaksiyonunda (bk. Şekil 6.1) yaklaşık olarak aynı dalga boyuna sahip olan bir foton *fotosistem I*'in çeşitli pigment molekülleri tarafından (*klorofil a* ve *b, karotenoidler*) soğurulur ve buradan açığa çıkan enerji reaksiyon merkezinde yer alan *klorofil a*'ya nakledilir. Klorofilin *a*'nın elektronu yüksek enerji durumuna geçip alıcı bir molekülle birleşir ve sonrasında elektron temel enerji düzeyine geri döner, böylece yeniden başladığı noktaya ulaşmış olur. Bu işlemde, mitokondridekine benzer şekilde, küçük bir miktarda ATP oluşur ve ATP üretiminin H^+ gradyanının oluşumu yoluyla kemiozmotik olarak oluştuğuna

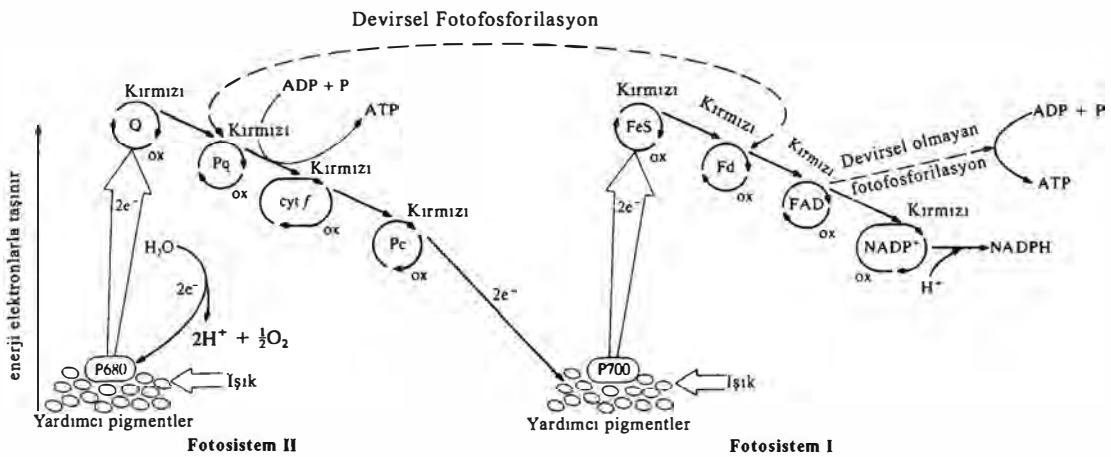
TABLO 6.1 Fotosentetik teorinin evrimi

OLAY	TARİH
Joseph Priestley yeşil bitkilerin oksijen açığa çıkardığını kanıtladı	1771
Jan Ingenhousz O_2'nin fotosentetik evriminin güneş ışığını gerektirdiğini ve sadece bitkilerin yeşil bölümlerinde olduğunu kanıtladı	1779
Nicholas Theodore de Saussure bitkiler tarafından gerçekleştirilecek olan şeker üretiminde suyun gerekli olduğunu kanıtladı	1804
James Clerk Maxwell ışığın dalga modelini geliştirdi. Buda ışığın fotosentezdeki enerji kaynağı olduğunun kabul edilmesine yol açtı	1864
F. F. Blackman fotosentez işleminin gerek ışığa bağımlı ve gerekse sıcaklıktan bağımsız bir aşama olup, ayrıca ışığa bağımlı ve sıcaklığa bağımlı bir aşama olduğunu kanıtladı	1905
C. B. van Niel fotosentez işleminde oluşan O_2'nin CO_2'den değil de H_2O'dan elde edildiğini öne sürdü	1930'lar
Melvin Calvin ve meslektaşları CO_2'nin karbonhidrat haline dönüşümünü gözlemlemek üzere karbon 14'ü kullandılar	1940'lar

inanılmaktadır. ATP, ışığın emilimi ile oluşmakta, bu reaksiyona *fotofosforilasyon* adı verilmektedir. Klorofil elektronu enerjisiz kalır ve sonuçta bir döngü tamamlar, bu özel metabolik yol *devirsel fotofosforilasyon* olarak bilinmektedir.

Fotosentez sürecinde, muhtemelen daha sonraki bir aşamada gerçekleşen, fotosistem I'deki ışığın emilimi ile oluşan uyarılmış elektronların izlediği ikinci bir yolun mevcudiyetidir. Bu elektronlar bir alıcı molekül ile birleşerek, daha sonra başladıkları enerji düzeyine geri dönmek yerine, koenzim $NADP^+$ ile sonuçlanan bir zincir boyunca hareket etmekte ve neticede $NADP^+$'yi NADPH'ye çevirmektedirler. $NADP^+$'ya geçerken, elektronlar tıpkı ilk seçenekte olduğu gibi enerji gradyanının alt tarafına doğru hareket etmektedirler ve böylece ATP'nin oluşumu gerçekleşmektedir. CO_2'nin karbonhidrat haline indirgenebilmesi için karanlık reaksiyonda hem ATP ve hem de NADPH kullanılmaktadır.

Klorofilden çıkan ve $NADP^+$ tarafından kabul edilen elektronlar ilkinde kullanılandan daha farklı bir pigment sistemini kullanarak ikinci bir ışık olayını gerçekleştirerek klorofile geri dönerler. Bu ikinci ışık olayında *fotosistem II'* ye ait olan klorofil molekülleri ışığı emer ve uyarılan elektron bir alıcı molekül tarafından



Şekil 6.1 Işık reaksiyonunun özeti

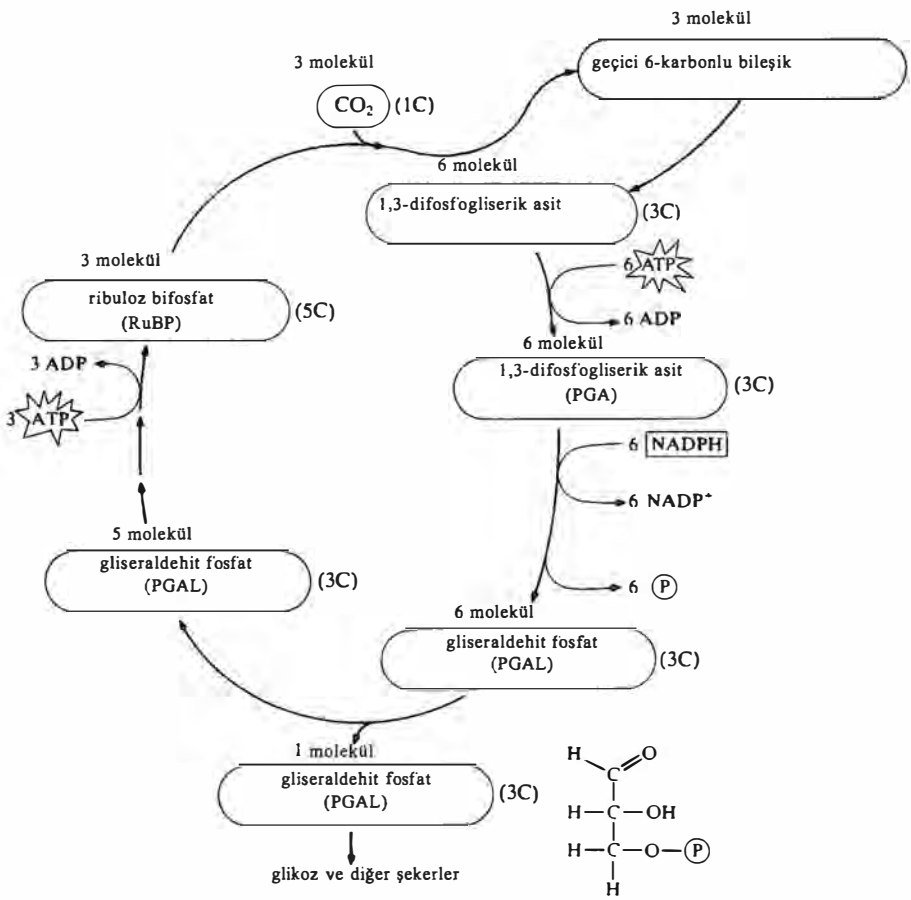
yakalanır ve enerji gradyanı boyunca ilerleyerek *fotosistem I'*e geçer. Bu ise *fotosistem I*'in elektron "boşluğunu" yeniden düzenlerken fotosistem II'de de bir boşluk oluşturur. Bu boşluk, emilen suyun elektron, H^+ ve oksijene ayrışması sonucunda karşılanır. Elektronlar fotosistem II'nın klorofil molekülleri tarafından bunları yeniden orijinal durumuna geçirmek üzere alınır. H^+ molekülü karanlık reaksiyonda CO_2'nin redüksiyonunu gerçekleştirmek üzere $NADP^+$ tarafından tutulan elektronlarla birlikte hareket eder ve bu süreç içerisinde O_2 serbest kalır. İşte elektronların sudan fotosistem II'ye, oradan fotosistem I'e ve $NADP^+$'ya geçiş şekillerine *devirsel olmayan fotofosforilasyon* adı verilir.

Fotosentetik tema içerisinde çok sayıda varyant mevcut bulunmaktadır. Büyük bir olasılıkla ilk ototroflarda sentetik karanlık reaksiyon yoktu. Bunlar, ışık enerjisini elektronları yüksek bir enerji seviyesine yükselten pigment moleküllerini kullanmak suretiyle soğurmaktaydılar ve daha sonra bu enerji dolaylı olarak hücredeki diğer yerlere geçmekteydi. Bazı bakteriler elektron ve H^+'nın ikame kaynağı olarak H_2O yerine H_2S kullanırlar ve O_2 yerine S_2 açığa çıkarırlar.

6.3 Karanlık Reaksiyon (Calvin-Benson Devri)

Karanlık reaksiyon CO_2'nin şekere indirgendiği bir metabolik yoldur. Bileşenleri kloroplastın stromasında bulunmaktadır. Bu reaksiyon karanlığı gerektirmemektedir yani aslında ışıktan bağımsız olarak gerçekleşen bir reaksiyondur. CO_2 enerji olarak zayıf bir bileşik olduğu için bu bileşiğin enerji açısından zengin karbonhidrat haline dönüşmesi enerji merdiveninde önemli bir aşamayı gerektirmektedir. Bu işlem küçük enerji parçalarını içeren bir dizi kompleks aşamalar yoluyla gerçekleşmektedir (bununla ilgili olarak Şekil 6.2'yi inceleyiniz).

Başlangıçtaki reaksiyonda, CO_2'nin ribuloz bifosfat (RuBP) adı verilen 5 karbonlu bir bileşikle bir araya gelmesinden 6 karbonlu bir bileşik oluşmakta olup bu da, Bölüm 5'te glikoliz bahsinde karşılaştığımız, iki



Şekil 6.2 Fotosentezin karanlık reaksiyonu

molekül 3 karbonlu bir bileşik olan fosfogliserik aside (PGA) parçalanır. Her bir PGA molekülü fotosentezin ilk kararlı nihai ürünü olan gerçek şekere yani son derece yüksek enerjili fosfogliseraldehite (PGAL) indirgenir.

ÖRNEK 2 Glikolizde temel önem taşıyan basamak, elektron alıcısı olarak davranan NAD^+ ile PGAL'nin difosfogliserikasit halinde oksidasyonudur. Fotosentezde aslında glikoliz tarafından temsil edilen karbonhidrat yıkımının tersine, PGA'nın NADPH'nin elektron vericisi olarak işlem üstlenmesiyle PGAL'ye indirgenir. Birçok sentez işleminde NADPH koenzim olarak görev yapmaktayken enerjinin açığa çıkarılmasına yönelik parçalanma reaksiyonlarında ise NAD^+ genellikle aktif koenzim niteliğindedir. PGAL ile PGA arasındaki oran hücre parçalanması ve hücre sentezi arasındaki denge için çok önemli bir ölçüt olabilmektedir.

Oluşan her altı PGAL molekülünden beşi, CO_2'nin sürekli olarak bağlanması ve dolaylı olarak PGAL'ye dönüşebilmesi amacıyla yeni RuBP'yi oluşturacak şekilde kullanılmaktadır. Her ne kadar geride kalan PGAL molekülleri her zamanki glikolik metabolizma yoluyla tersine olarak glikolize dönüştürülebilse de hücrede olduğu gibi depolanmamaktadır. Bunun yerine örneğin sakaroz gibi bir disakkarit oluşabilmekte veya daha genel olarak fotosentetik aktivitenin olduğu bölgede şeker birikmektedir. Bitki hücresi aynı zamanda PGAL'yi ihtiyaç duyabileceği lipitlere (yağlara) ve proteinlere dönüştürebilmektedir.

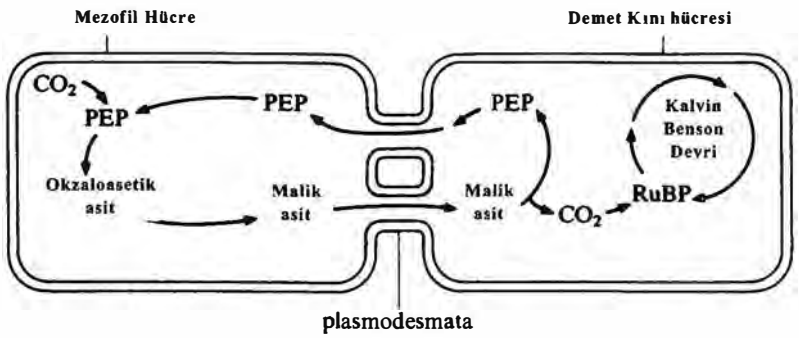
6.4 Fotosolunum

CO_2'yi karanlık reaksiyonun ilk aşamalarında RuBP'ye dahil eden enzime ribuloz bifosfat karboksilaz adı verilmektedir. Düşük CO_2 ve yüksek O_2 konsantrasyonları altında bu enzim (CO_2'ye bağlanmak yerine) O_2'ye bağlanmakta ve böylece ilk olarak glikolik asit şeklinde RuBP oksidasyonu için bir katalizör görevi görmekte ve daha sonra peroksizomda CO_2 haline dönüşmektedir. İşte karanlık reaksiyonda hayati bir aşama olan bu oksidatif nitelikteki parçalanmaya fotosolunum (fotorespirasyon) adı verilmektedir. Her ne kadar geniş bir yelpazedeki reaksiyonlar yoluyla CO_2'nin birçoğu hücre tarafından kurtarılsa bile fotosolunum işlemi bitkiye zarar verici özelliktedir. Fotosolunum bitkiye yararlı bir amaç için hizmet etmez ve birçok ürünün gıda verimini azaltır. Fotosolunum özellikle su kaybını engelleyecek şekilde stromaların (bitki gözeneklerinin) kapalı olduğu çok sıcak, güneşli ve kurak günlerde oluşmakta olup, yaprak içerisinde O_2 birikmektedir. Bu durum bitkilerin oksijen seviyelerini azaltır, bununla birlikte bitkiye herhangi bir fayda sağlamaz. Fotosolunum C_4 metabolik yoluyla baskılanmaktadır.

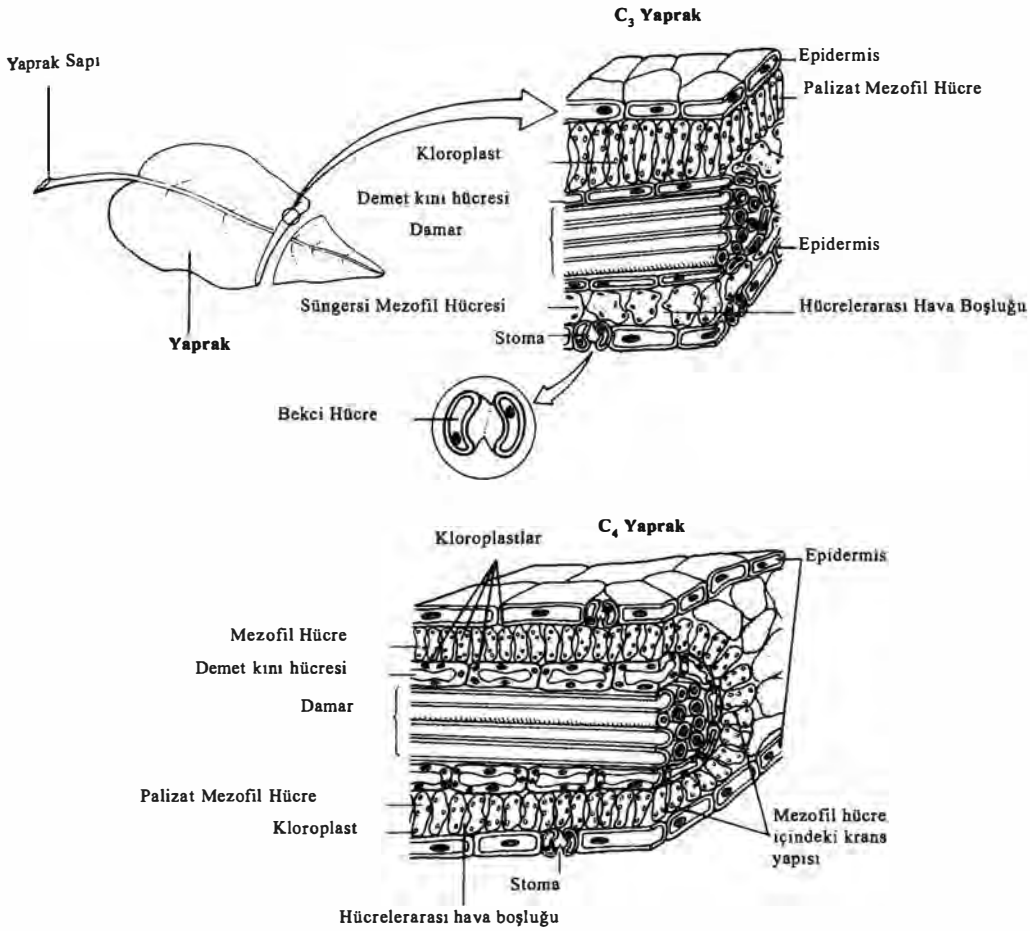
6.5 C_4 Metabolik Yolu

C_4 metabolik yolu Calvin-Benson karanlık reaksiyon devrine bir alternatif olup, ilk olarak M. D. Hatch ve C. R. Slack tarafından tanımlanmıştır. C_4 fotosentezinin Hatch-Stack metabolik yolu olarak bilinen (bk. Şekil 6.3) C_4 metabolik yolu, CO_2'nin 3 karbonlu fosfonelpiruvik asit (PEP) ile birleşimiyle oluşan 4 karbonlu bir bileşik asidin, okzaloasetikasit oluşumuna dayanmaktadır. Tıpkı RuBP karboksilazının RuBP karboksilasyonunu (CO_2 fiksasyonunu) katalize ettiği gibi PEP karboksilazı da PEP'in CO_2'yle birleşmesini katalizlemektedir.

PEP ile CO_2'nin bir araya gelmesinden kaynaklanan okzaloasetik asit çeşitli muhtemel döngüleri olmasına rağmen genellikle NADPH tarafından malik aside indirgenmektedir. Böyle bir indirgenme Calvin-Benson devrindeki PGA'nın PGAL'e dönüşümüne paralel olarak gerçekleşmektedir. Malik asit bitkilerin geniş bir yelpazedeki damarsal unsurlarını çevreleyen demet kını hücreleri içerisine doğru hareket etmektedir. Bu hücreler özellikle şeker açısından zengin olmakla birlikte grana açısından yetersizlerdir.



Şekil 6.3



Şekil 6.4 C_3 ve C_4 yaprakların anatomisi

ÖRNEK 3 Vasküler-damarlı bitkilerdeki fotosentezde temel işlev üstlenen başlıca organ yapraklardır (bk. Şekil 6.4). Kara bitkilerindeki birçok yaprak, yaprak sapı (petiole) olarak adlandırılan ince bir gövdeden oluşmakta olup, buna geniş ve ince bir tarak eklenmektedir. Bu tarağın üst ve alt yüzeyleri epidermisten oluşmaktadır. Epidermis hücreleri genellikle üst yüzeyde daha ağır olan kütikül adı verilen bir tabakayla kaplıdır. Üst ve alt epidermal tabakalarının arasında çok sayıda parankimal hücre görülebilmektedir. Mezofili oluşturan bu ince duvarlı hücreler özellikle kloroplastlar açısından zengin olup, böylece yaprağın toplam fotosentetik aktivitesine önemli ölçüde katkıda bulunmaktadırlar.

Genel olarak mezofil iki farklı tabaka halinde düzenlenmektedir. Üstte bulunan sütun şeklindeki tabaka silindirik hücrelerin düzenli bir şekilde yan yana gelmesinden ibaret olup, buna palizat mezofil adı verilmektedir. Palizat mezofil kolonlarının altında düzensiz olarak dağılmış olan süngerimsi mezofil mevcuttur. Bu tarak yapısı boyunca yaprakta, yaprağın damar sistemini oluşturan damarlar (tübüller) mevcuttur. Her bir damar hem ksilemi (odun dokusu) hem de floemi (soymuk dokusu) içermekte olup, çoğunlukla yoğun bir demet kını hücre duvarıyla çevrelenmektedir.

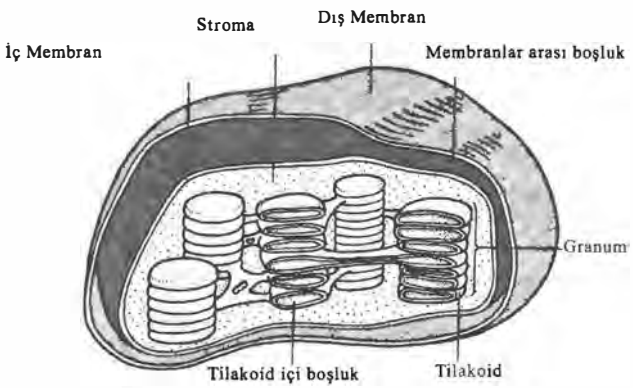
Demet kını hücrelerinde malik asit, CO_2 ve PEP olarak parçalanır. PEP yeniden yapraktaki mezofil hücrelerine geri geçer ama CO_2 demet kını hücrelerindeki RuBP tarafından tutulur ve böylece Calvin-Benson devri başlar.

Calvin-Benson devrinde karbonhidrat oluşumu en önemli unsur olarak gözüktüğü için araştırmacılar standart Calvin-Benson devrinde CO_2'nin fiksasyonundan neden 4 karbonlu bir ara bileşiğin oluştuğunu merak etmişlerdir. Özellikle Hatch-Slack metabolik yolunun aktif olduğu sıcak ve kuru ortamlarda bitkilerin stromaları (yapraklardaki epidermisin açıldığı noktalar (bk. Şekil 6.4) su kaybını engellemek amacıyla çoğunlukla kapalı tutmaları bu sorunun cevabını oluşturmaktadır. İşte bitkilerin bu gözenekleri kapalı

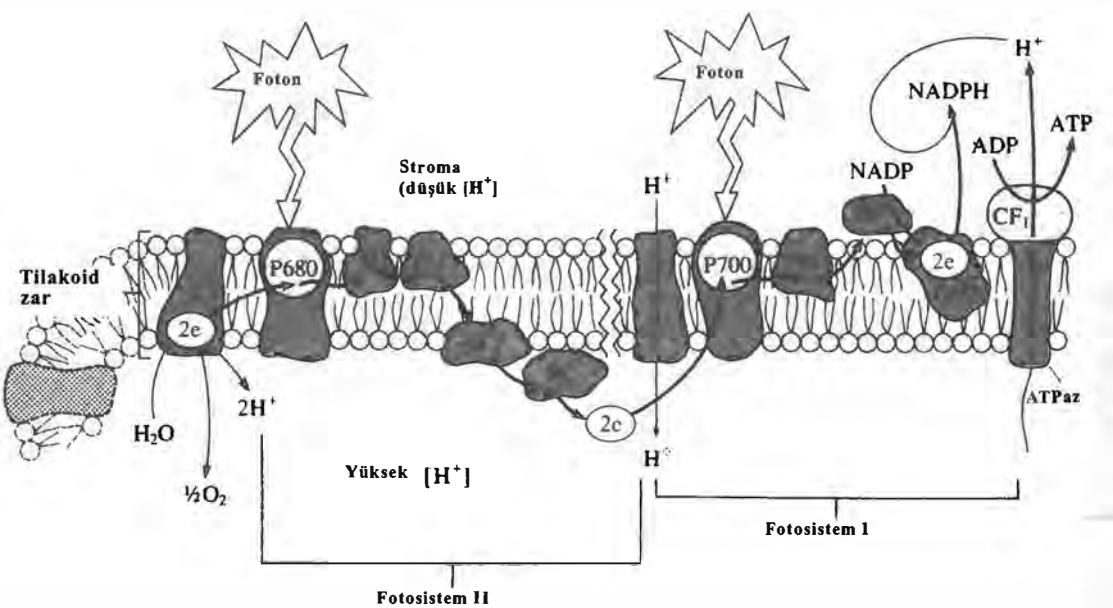
tutmaları bitkiye CO_2 girişini azaltmakta olup, buda fotosentetik aktiviteye yönelik adeta bir fren görevı görmektedir. CO_2'nin bağlanmasına yönelik ve CO_2'nin yaprağın derinlerine nüfuz etmesini sağlayan bır mekanizma olan C_4 metabolik yolu CO_2'nin tutulabilmesi amacıyla bir fonksiyon üstlenmekte olup, böylece Calvin-Benson devri için CO_2 sağlanması işlevini üstlenmektedir. Aynı zamanda özellikle CO_2 seviyelerinin düşük ve O_2 seviyelerinin yüksek olduğu dönemlerde RuBP karboksilazına göre PEP karboksilazının CO_2'ye bağlandığını belirtmekte kayda şayandır. Bu durum mezofil hücrelerindeki serbest CO_2 seviyelerinin her zaman düşük olmasını sağlamakta ve böylece ortamdaki CO_2 stromalar açık olduğunda yaprağın içerisine girmektedir. Böylece Hatch-Slack metabolik yolu bitkinin sıcak ve kuru iklimlerde hayatta kalabilmesini sağlayan bir mekanizma gibi görünmektedir.

6.6 Kloroplasttaki Yapı ve Fonksiyon

Kloroplastın dış ve iç membranları (Şekil 6.5) şekil itibariyle uyumlu olup, birbirine yakındır. İç membran tarafından kuşatılan sıvı dolu olan bölgeye stroma adı verilir. Bütün stromanın her tarafına yayılan tilakoid



Şekil 6.5 Kloroplastın yapısı



Şekil 6.6 Tilakoid aygıtının yapısı

membran sistemi bulunmaktadır. Bu zaman zaman granayı oluşturan bir kanal şebekesidir. Işık reaksiyonunun komponentleri genellikle bu tilakoid membranına sıkı bir şekilde bağlanırlar (Şekil 6.6) ve Calvin-Benson devrinin oluştuğu reaksiyonlarda stromada bulunan moleküllere erişilebilmektedir.

Işık reaksiyonu esnasında ATP oluşumuna bir kemiozmotik sistemin yol açtığına inanılmaktadır. Protonlar iç tilakoid kompartımanına pompalanmakta olup, böylece iç tilakoid boşluğu ile dış stroma arasında bir proton gradyanı oluşmaktadır. Bu kompartımanların arasında 4 pH birimine kadar bir farklılık mevcut olabilmektedir. Halihazırda H^+ iyonlarının tilakoid membrana bağlanan ATP sentez sistemi yoluyla tilakoid boşluğundan çıktığına inanılmaktadır. Elektrokimyasal gradyanın enerjisi, *CF1 bölgesi* olarak adlandırılan kompleksin spesifik bir bölgesinde ATP oluşumu için kullanılmaktadır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

6.1. Şu ifadeleri yorumlayınız: Bitkiler fotosentez gerçekleştirir. Hayvanlar ise fotosentez işlemi yerine solunum yapar.

Bu hatalı bir görüştür. Hem bitkiler hem de hayvanlar yaşamsal fonksiyonlarını sürdürebilmek için temel bir enerji kaynağı olarak solunum yapmak zorundadırlar. Ancak, bitkiler aynı zamanda fotosentezde yapabilmektedirler. Fotosentez süreci kloroplast içerisinde gerçekleşirken, solunumun ana aşamaları ise mitokondri içerisinde olmaktadır. Bu nedenle, her iki işlemde (fotosentez ve solunum) herhangi bir bitkide aynı anda gerçekleşebilmektedir. Çünkü bu fonksiyonların gerçekleştiği bölümler birbirlerini engellememektedir. Solunumun metabolik yolundaki birçok işlemin aynı zamanda fotosentez işleminin de bir parçası olması gerçeği bu her iki işlem arasında (gerek fotosentez-gerekse solunum) yakın bir evrimsel ilişki olduğunu göstermektedir. Böylece, solunum ile fotosentez arasındaki denge bitkinin belli bir bölgesinden alınan oksijenin mi yoksa karbondioksitin mi etkili olduğunun belirlenmesine imkan tanıyacaktır.

6.2. Fotosentez işlemine yönelik algılarımızın tarihi nedir?

1777 yılında oksijenin keşfiyle tanınan İngiliz bir papaz olan Joseph Priestley, yanan bir mum ile "yaralanmış" olan havanın yeşil bir bitki ile birkaç günde iyileştirebildiğini kanıtlamıştır. Priestley böylece fotosentez işlemi esnasında yeşil bitkilerin oksijen ürettiğini kanıtlamış olup, ayrıca O_2'nin bu işlevinin canlıların solunuma yönelik O_2 alımını dengelediğini belirtmiştir.

1779 yılında Jan Ingenhousz, güneş ışığının fotosentezde oksijen döngüsü için gerekli olduğunu kanıtlamış olup, bu işlemin bitkinin sadece yeşil bölümlerinde oluştuğunu belirtmiştir. 1804 yılında İsveç bilim adamı Nicholas Theodore de Saussure suyun, yeşil bitkilerin şeker üretmesi için gerekli olduğunu kanıtlamıştır. Daha sonra 19. yüzyılda James Clerk Maxwell ışığın dalga modelini geliştirmiş olup, fotosentezle görünür dalga boyundaki ışığın emiliminden enerji elde edildiği görüşünün kabul edilmesine yol açmıştır.

Bu yüzyılın başlarında F. F. Blackman fotosentezin ikili bir işlem olduğunu belirtmiştir. Reaksiyonların birinci kısmı ışığa bağlı fakat sıcaklıktan bağımsız gerçekleşirken, ikinci kısmı (karanlık reaksiyonlar) ise ışığa gereksinim duymadan sıcaklığa bağlı olarak gerçekleşmektedir.

1930'lı yıllarda C. B. van Niel fotosentez esnasında oluşan oksijenin daha önce inanılanın aksine karbondioksitten değil de sudan kaynaklandığını yaptığı deneylerde kanıtlamıştır (bk. Şekil 6.3).

1940'lı yıllarda izotopik karbonla etiketlenen CO_2'nin seyrini takip etmek amacıyla karbonun özel bir radyoaktif izotopu olan ^{14}C kullanılmıştır. 1940'lı yılların sonunda Melvin Calvin ve arkadaşları bugün Calvin-Benson devri olarak adlandırılan CO_2'nin karbonhidrata dönüşümüyle ilgili metabolik bir yola ait mekanizmaları aydınlatmak amacıyla ^{14}C'yi kullanmışlardır.

Mevcut araştırmalar, devirsel olmayan fotofosforilasyonla ilgili taşıyıcıların yapısına, kloroplastın bölmeleri içerisindeki proton gradyanı ile ATP oluşumu arasındaki ilişkiye ve tilakoid membran aparatının yapısına odaklanmaktadır.

6.3. Bazı bakteriler fotosentez işlemi esnasında H_2O yerine H_2S ayrıştırmakta ve böylece sülfür üretmektedirler. van Niel, bu bakterilere yönelik olarak yaptığı çalışmalarda yüksek gelişmiş bitkilerinden fotosentez esnasında elde edilen oksijenin sudan kaynaklandığını kanıtlamıştır. Sizce van Niel'i bu sonuca götüren sebepler nelerdir?

1930'lu yıllarda van Niel teorisini sunmadan, bitki fizyolojistleri oksijenin CO_2'deki karbondan ayrıldığını ve serbest kaldığını, bu arada karbonun da karbonhidratı oluşturmak üzere suyla birleştiğini düşünüyorlardı. van Niel, bakteriler üzerinde yaptığı çalışmalara dayanarak bu yorumlamayı sorgulamış ve aşağıdaki denklemi önermiştir.

$$CO_2 + 2H_2S \xrightarrow{\text{ışık}} CH_2O + H_2O + S_2$$

Elde edilen S_2'nin H_2S molekülünden gelmekte olduğu açıktır. Yüksek bitkilerde H_2O'nun yerini H_2S aldığı için O_2'nin CO_2'den değil de H_2O molekülünden geldiği sonucu çıkarılmıştır. Yine benzeri şekilde bakteriler için H_2S'de oksijen olmaması nedeniyle karbonhidrattaki oksijen CO_2'den gelmektedir. Bu nedenle her halükarda karbonhidrat muhtemelen yüksek bitkilerde de CO_2'den kaynaklanmaktadır. van Niel H_2O ve H_2S'e benzer olan bir dizi bileşiğin CO_2'nin redüksiyonu için hidrojen sağlayabileceği teorisini öne sürmüştür. Fotosenteze yönelik genel bir denklem aşağıdaki gibidir:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{\text{ışık}} CH_2O + H_2O + A_2$$

Bütün yüksek bitkilerde su, indirgeyici eşitliğin (elektronlar ve H^+) kaynağıdır ve oksijen açığa çıkmaktadır.

2 milyar yıldan daha fazla süredir yaygın olarak bulunan fotosentetik organizmalar çok miktarda serbest oksijen oluşturduğundan oksijen teorisinin ortaya çıkmasına yol açmıştır. Her ne kadar oksijen birçok organizma için zehirli olsa da, oksijenin mevcudiyeti hayatta kalabilen canlıların aerobik metabolik yollar geliştirmesine yol açmış olup, böylece bu canlılar organik yakıt moleküllerinin bozunmasından daha fazla enerji elde etmişlerdir.

6.4. Bir fotosistemin temel özelliklerini tanımlayınız ve fotosistem I'in fotosistem II'den nasıl farklılık gösterdiğini açıklayınız.

Her iki fotosistem de tilakoid membranı ile yakından ilişkili bir dizi pigmentten oluşmaktadır. Bunların her biri klorofil *a*, klorofil *b* ve karotenoit pigmentlerinden oluşan 400 makromolekül içermektedir. Bazı alglerde diğer tip klorofillerde bulunabilmektedir. Her iki fotosistemin reaksiyon merkezi uygun bir ışık fotonunun soğurulmasıyla uyarılan klorofil *a* molekülüdür. Reaktif bölgeyi saran çok sayıda pigment molekülü ışığın soğurulmasına yönelik olarak adeta bir anten görevi görmekte olup, fotonun enerjisini reaksiyon merkezindeki klorofil *a*'ya iletir. Böylece bir elektron daha yüksek bir enerji seviyesine yükseltgenmekte ve bir alıcı moleküle bağlanmaktadır. Bu ise aktif merkezdeki klorofil *a*'yı elektronsuz bırakmaktadır.

Fotosistem I'de klorofil *a* molekülü 700 nm dalga boyunda absorbsiyon pikine sahip olup, bu moleküle pigment 700 (P700) adı verilmektedir. Fotosistem II'de ise merkezi klorofil *a* ışığı maksimum 680 nm'de absorbsiyon yapmakta olup, bu nedenle buna P680 adı verilmektedir.

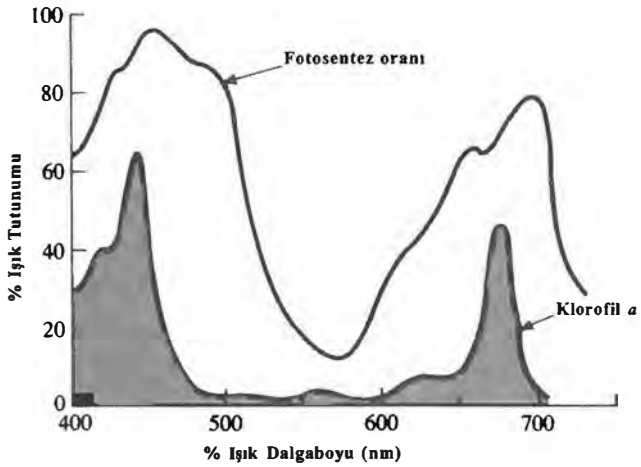
Devirsel olmayan fotofosforilasyon işleminde rol oynayan fotosistem II muhtemelen fotosistem I'den sonra gelişmektedir. Her iki devirsel ve devirsel olmayan fotofosforilasyon fotosistem I'i içermektedir.

6.5. Devirsel fotofosforilasyonun devirsel olmayan fotofosforilasyondan farklı olduğu yönler nelerdir?

Fotosistem I'i içeren devirsel fotofosforilasyonda P700'deki bir elektron yüksek enerjili bir duruma yükseltgenmekte olup, Şekil 6.1'de görüldüğü gibi bir alıcı enzimine (FeS) bağlanmaktadır. Daha sonra neticede kendisini başladığı noktaya geri getiren bir dizi redoks taşıyıcısını içeren enerji gradyanından geçmektedir. Her ne kadar her bir aşama egzergonik olsa da ve serbest enerji açığa çıksa da ATP üretimi için sadece aşamalardan biri [plastokinondan (PQ) sitokrom *f*'ye] hücre tarafından kullanılmaktadır. Bu işlemle bir devir tamamlandığı için buna devirsel fotofosforilasyon adı verilmektedir. Bu sistem muhtemelen alınan ışık enerjisini ATP'ye çevirmeye yönelik olan tekniği temsil etmektedir.

Devirsel olmayan fotofosforilasyonda bir elektron P700'den yüksek bir enerji durumuna çıkarılır ve FeS tarafından tutulur. Ancak ferredoksin (Fd) transferini müteakip hala enerjisinin çoğu bozulmamış olan elektron $NADP^+$'ye transfer edilir ve böylece indirgenmiş olan NADP üretilir. P700'den alınan elektron neticede ikinci bir ışık olayı ile yeniden düzenlenmekte olup, bu ikinci ışık olayında P680'deki bir molekül enerji kazanır ve uyarılmış elektronları birinci alıcı Q'dan geçer ve daha sonra P700'e giden bir enerji gradyanı boyunca ilerler. Fakat, P680'de oluşan elektron boşluğu için ne düşünürsünüz? P680 tarafından ışığın absorbsiyonu 1/2 O_2, 2 e^- ve $2H^+$ olarak adlandırılan bir enzim kompleksi tarafından H_2O'nun parçalanmasıyla ilişkilidir. Açığa çıkan elektronlar P680'in durumunu yeniden düzenler, H^+ iyonları karanlık reaksiyonda CO_2'nin indirgenmesini gerçekleştirmek üzere indirgenen NADP ile hareket eder ve neticede O_2 açığa çıkar. Devirsel olmayan bir fotofosforilasyonun bütün rotası Z olarak adlandırılan diyagram şeklinde çizilebileceği için bu metabolik yol aynı zamanda bazı metinlerde Z şeması olarak da adlandırılmaktadır.

6.6. *Aksiyon spektrumu*, ışığın çeşitli dalga boylarında fotosentetik aktivite etkinliğini gösteren bir grafiktir. Emilim spektrumu ise çeşitli dalga boylarındaki ışığın materyal tarafından ne derece soğurulduğunu gösteren bir grafiktir. Eğer klorofil a fotosentetik işlemi başlatmak üzere harekete geçmek zorundaysa, bu takdirde niçin aksiyon spektrumu fotosentez işlemine yönelik olarak (Şekil 6.7) klorofil a'nın emilim spektrumundan farklılık göstermektedir?



Şekil 6.7 Aksiyon ve absorbsiyon spektrumu

Eğer fotonların yakalanmasıyla ilgili olan tek pigment klorofil *a* olsa, bu takdirde aksiyon spektrumu klorofil *a* tarafından soğurulan gerçek ışığa (absorpsiyon spektrumuna) tekabül etmek zorundadır. Bununla birlikte, her bir fotosistemde çok sayıda yardımcı pigment mevcuttur ve hatta klorofil *a* ışığı doğrudan soğurmadığı durumlarda bile fotosentez işlemi devam etmektedir. Karetenoit pigmentlerinin yanı sıra diğer klorofillerde aynı zamanda kendi absobsiyon spektrumları doğrultusunda ışığı soğurulmakta ve klorofil *a*'nın reaksiyon merkezine ulaşana kadar fotosistemin pigmentleriyle ilerledikçe kazandığı enerjiyi geçirebilmektedir. İşte sarı ve yeşil renk her ne kadar kırmızı veya mavi ışığa göre daha az etkinse de bu ışık aralığında fotosentezin gerçekleşmesinin nedeni de budur.

6.7. Bir mısır tarlasına düşen toplam ışığın fotosentez amacına yönelik olarak sadece %0.1'inden (binde birinden) faydalanılabileceği tahmin edilmektedir. Bunun nedeni nedir?

Bitki yüzeylerinde mevcut olan ilgili geometrik yapılar nedeniyle ışığın birçoğu kullanılamamaktadır. Gerçekte bitkiye erişen ışık için üç alternatif mevcut olup, bunlar: (1) ışık hücreler yoluyla geçebilmektedir. Özellikle hücrelerin tekli veya ince tabakalar halinde olduğu algler söz konusu olduğunda ışık bu hücrelerin arasından geçmektedir. İşte buna *iletilmiş ışık* adı verilmektedir. Solüsyonda klorofil *a,* iletilmiş ışıkta yeşil bir renktedir. Yeşil ışığın emilmemesi nedeniyle bu durum fotosentezde kullanılan bir dalga boyu olmadığını göstermektedir. (2) Işık bitkinin yüzeyine çarpabilmekte ve geri yansıyan bir ışık oluşturabilmektedir. İşte bu şekilde kloroplastları içeren bitki yüzeyinden yansıyan ışık veya bir klorofil *a* solüsyonundan yansıyan ışık da yeşildir. (3) Işık soğurulacaktır. Bunun sonucunda ise, elektronlar daha yüksek enerji seviyelerine çıkmaktadırlar. Eğer, fotosentetik aktiviteye yönelik diğer bütün koşullara uyulursa bitki fotosistemler yoluyla soğurulan ışıktan faydalanabilmektedir. Eğer fotosentetik metabolik yolunda işlenebilecek olandan daha fazla miktarda ışık bitkinin fotosistemleri yoluyla alınırsa, bu takdirde ışık enerjisinin bir kısmı ısı enerjisi şeklinde kaybolacak ve kalanı ise daha uzun bir dalga boyunda (daha az enerjiyle) bitkinin dış yüzeyi tarafından yeniden soğurulacaktır. İşte buna floresans adı verilmektedir. Klorofil solüsyonlarındaki floresans genellikle kırmızı ışığın yayılmasından kaynaklanmaktadır.

6.8. Calvin-Benson devrine ait reaksiyonlar hangi yönlerden glikolizi andırmaktadır?

Bu iki metabolik yolda bir organelin membransız boşluğunda gerçekleşmektedir. Glikolizde enzimler çözünebilir nitelikte olup, membranlı bir yapı boyunca bir araya gelmekten ziyade hücre özsuyu ile ilişkilidirler. Calvin-Benson devrinde enzimler çözünebilir nitelikte olup, kloroplastların yapılanmamış stromasında bulunmaktadırlar. Her iki işlemde de PGA ile PGAL arasındaki denge nispi oranlar için anahtar görevi taşımaktadır. Her bir işlemde benzeri benzer aşamalar gerçekleşmesine rağmen reaksiyonun yönü açısından birbirinden belirgin farklılıklar göstermektedir.

6.9. 1940'lı yılların başında Samuel Rubin ve Martin Kamen tarafından araştırma dünyasına karbonun bir radyoaktif izotopu (^{14}C) sunuldu. Sizce, Calvin ve meslektaşları bu araştırma aracını kullanarak Calvin ve Benson karanlık reaksiyonunun aşamalarını nasıl çalışmışlardır?

Calvin ve meslektaşları çalışmakta oldukları CO_2'nin C'sini etiketleyebilmek için işaretli izotopunu kullandılar. Birçok kez fotosentetik reaksiyonu durduran Calvin ve arkadaşları hangi metabolitlerin ^{14}C'yi içerdiğini takip

ederek karanlık reaksiyon devrinde oluşan ara maddeleri bulabilmeyi başardılar. Eğer reaksiyonu $^{14}CO_2$'nin katılımdan birkaç saniye sonra durdurabilselerdi döngüdeki ilk oluşan ^{14}C işaretli bileşikleri belirleyebileceklerdi. Eğer uygun aralıklarla reaksiyonu durdursalardı, çok fazla sayıda işaretli ^{14}C bileşik bulabilirlerdi. PGA ilk ara madde olarak bulunmuş olmasına rağmen reaksiyonun ilk istikrarlı ürünü zaman içerisinde bulunan PGAL'di. Birçok ara aşama tanımlanmış olmasına rağmen CO_2 ve RuBP'nin birlikteliğinden kaynaklanan 6-karbon bileşiğinin içeriği hala belirsizliğini korumaktadır.

6.10. Bu yüzyılın başlarında bitki anatomistleri sıcak ve kurak iklimlere özgü olan tohumlu bir bitkinin palızat mezofil özellikleri göstermekten ziyade hücrelerin etrafını çevreleyen yuvarlak mezofil hücreleri olduğunu belirtmişlerdir. Nitekim bu görünüm adeta bir taç görünümünü andırmakta olup, bu nedenle bu yapıya Almanca kelime olan "*Kranz*" adı verilmektedir (bk. Şekil 6.4). Kranz hücrelerinin bu halkası yüksek seviyede bir C_4 aktivitesi göstermektedir. *Kranz* yapısının fonksiyonu ne olabilir?

Yüksek sıcaklık ve su kaybı tehdidinin söz konusu olduğu koşullar altında çöl bitkilerinin gözenekleri uzun süreler boyunca kapalı kalmaktadır. Fotosentez işlemi esnasında CO_2 kullanılacağı için yaprak içerisindeki CO_2 seviyesi düşecek ve O_2 seviyesi artacaktır (O_2 fotosentezin bir yan ürünüdür). Bu durum fotorespirasyonu teşvik edecektir. Ancak mezofil hücreleri C_4'ün fotosenteziyle karakterize edilebilmektedir. Bu hücreler CO_2'yi bağlayabilmekte ve C_4'ü oluşturabilmektedir. Mezofil hücrelerinde oluşan C_4 daha sonra diğer hücrelere geçerek burada Calvin-Benson devrini tamamlamak üzere CO_2'sini açığa çıkarmaktadır. *Kranz* anatomisi mezofil ile hücreler arasındaki irtibatı maksimum kılmakta olup, bu nedenle olumsuz sıcak ve kurak koşullar altında da fotosentez işleminin devam edebilmesi amacıyla hücrelere CO_2 pompalama işlemi sürdürülmektedir. Aslında fotosentez işleminin etkinliğini sağlayabilmek için karbonhidratın oluştuğu işlemden CO_2'nin tutulduğu aşamaya geçiş yapısal bir mekanizma niteliğindedir.

Ilımlı iklimlerde büyüyen ancak ataları çöl bitkilerine kadar uzanan Mısır yukarıda belirtilen Kranz anatomisine sahip olup, ayrıca şeker kamışı ve yabani otlar da bu şekilde bir yapı göstermektedir.

6.11. Kloroplastların ultra yapısını ve fonksiyonunu mitokondrilerin ultra yapısı ve fonksiyonuyla kıyaslayın.

Birçok açıdan mitokondrinin yapısı içerisinde oluşan kimyasal olaylar kloroplastlarla paralellik göstermektedir. Her iki organelde ikili bir membran yapısına sahiptir ve bu membrana bağlantılı bir elektron nakil zinciri içermektedir. Bu zincir içerisinde sitokromlar gibi pigmentler mevcut olup, ayrıca organel içerisindeki iki bölüm arasında H^+ iyonlarının elektrokimyasal gradyanının oluşturulabilmesi için hassas bir kimyasal ozmotik yapı bulunmaktadır. Neticede enzim kompleksi yoluyla ortaya çıkan H^+ iyonlarının hareketi ile enerji açığa çıkmakta ve bu da ATP'nin oluşmasıyla sonuçlanmaktadır. Ancak kloroplastta iç membran katlı bir şekilde olmayıp dış membranın üzerine doğru kapanma eğilimi göstermektedir. Üçüncü bir membran sistemi olan tilakoid membran sistemi ise membranlı yapıları oluşturmaktadır. İşte bu membran içerisinde H^+ gradyanı gelişmektedir. Bu elektrokimyasal gradyanın enerjisi CF_1 bölgesi adı verilen spesifik bir bölgede ATP üretmek için kullanılmaktadır. Nitekim bu iç mitokondri membran bölgesindeki F_1'e benzer olup, burada da benzeri şekilde protonların akışı ile ATP'nin oluşumu gerçekleşmektedir. Bu iki organeldeki kimyasal ozmotik aygıtların ortak bir evrimsel kaynağı olduğuna inanılmaktadır.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

6.12. Gıdalarını basit kimyasal maddelerden üreten organizmalara ne ad verilir?

6.13. "Oksijen devri-oksijen döngüsü-oksijen revülüsyonu" ibaresi hangisiyle ilgilidir? (*a*) organik asitlerden metal oksitlerin yapılması. (*b*) fotosentez işleminin bir sonucu olarak atmosferde serbest oksijenin oluşması. (*c*) Fransız devriminde Lavoisier'in ölümü. (*d*) Krebs döngüsünün orijini. (*e*) yukarıdakilerden hiçbiri.

6.14. Fotosentezdeki oksijen CO_2'nin ayrışmasından elde edilmektedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.15. Işık, foton adı verilen enerji paketleri içerisinde hareket etmektedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.16. Klorofilin yeşil rengi yeşilin fotosentetik aktivite açısından en etkin ışık dalga boyu olduğunu göstermektedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.17. van Niel tarafından fotosentez işlemi esnasında H_2O'nun oksijen kaynağı olduğunu göstermek amacıyla Karbon 14 kullanmıştır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.18. Klorofil *a* fotosistem I ve fotosistem II için reaksiyon merkezidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.19. Sadece soğurulan ışık fotosentez için kullanılabilmektedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.20. Aşağıdakilerden hangisi daha büyüktür? (*a*) klorofil *a*'nın moleküler ağırlığı; (*b*) RuBP'nin moleküler ağırlığı

6.21. Aşağıdakilerden hangisinde daha büyük bir NADPH üretimi söz konusudur? (*a*) Devirsel fotofosforilasyon; (*b*) devirsel olmayan fotofosforilasyon

6.22. Hangisi daha büyüktür? (*a*) PGA bağlarındaki enerji; (*b*) PGAL bağlarındaki enerji

6.23. Yapraktan klorofil çıkarıldığında bu klorofil hala ışığı soğurmasına rağmen kısa bir süre içerisinde daha düşük bir enerji seviyesinde bunu yeniden dışarı verecektir. Aynı zamanda yaprakta da sınırlı bir şekilde oluşan bu kavrama aşağıdakilerden hangi ad verilmektedir? (*a*) fosforesans; (*b*) floresans; (*c*) kırmızı dalga; (*d*) fotorespirasyon; (*e*) hiçbiri

6.24. P700 (*a*) fotosistem I'de bulunmaktadır; (*b*) klorofil *a*'nın bir formudur; (*c*) fotosistem I için reaksiyon merkezidir; (*d*) yukarıdakilerin hepsi; (*e*) yukarıdakilerin hiçbiri.

6.25. Ferredoksin ve plastosiyanin gibi pigmentler sadece fotofosforilasyon işlemine özgü olmasına rağmen hem fotofosforilasyonda hem de solunum zincirinin elektron naklinde rastlanan pigmentler aşağıdakilerden hangisidir? (*a*) sitokromlar; (*b*) flavoproteinler; (*c*) koenzim Q; (*d*) hem a hem b; (*e*) hem b hem c

6.26. Devirsel fotofosforilasyon muhtemelen geçmişe ait çok daha ilkel bir fotosentez yapısıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.27. Karbon fiksasyonu (bir organik bileşiğe CO_2 bağlanması) ışık reaksiyonu esnasında oluşmaktadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.28. Devirsel olmayan bir fotofosforilasyon işlemi esnasında oluşan bir elektron çukuru fotosistem I'den gelen bir elektronla doldurulur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.29. $NADP^+$'nın indirgenmesi için nihai elektron ve H^+ kaynağı suyun ayrılmasındaki fotosentezin başlangıç aşamasıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.30. Fotosentez işlemi esnasında açığa çıkan oksijenin hepsi ışık reaksiyonu esnasında ayrılan sudan kaynaklanmaktadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.31. Grana tilakoid membran kümelerinden oluşmaktadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.32. Tilakoid boşluk ile kloroplastın stroması arasındaki bir hidrojen-iyonu gradyanı fotofosforilasyonda ATP oluşumu için enerji sağlar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

6.33. Calvin-Benson devrinde 3 döngüde oluşan altı PGAL molekülünün beşi aşağıdakilerden hangisine yönelik olarak kullanılmaktadır? (*a*) şekerin oluşumu; (*b*) daha fazla RuBP'nin oluşumu; (*c*) hem a hem b; (*d*) hiçbiri

6.34. Fotorespirasyon işlemi aşağıdakilerden hangisinin oksidasyonuyla ilişkilidir? (*a*) PGA; (*b*) RuBP; (*c*) klorofil a; (*d*) hem a hem b; (*e*) hiçbiri

CEVAPLAR

6.12. Ototrof bitkiler
6.13. (*b*)
6.14. (*b*)
6.15. (*a*)
6.16. (*b*)
6.17. (*b*)
6.18. (*a*)
6.19. (*a*)
6.20. (*a*)
6.21. (*b*)
6.22. (*b*)
6.23. (*b*)
6.24. (*d*)
6.25. (*d*)
6.26. (*a*)
6.27. (*b*)
6.28. (*a*)
6.29. (*a*)
6.30. (*a*)
6.31. (*a*)
6.32. (*a*)
6.33. (*b*)
6.34. (*b*)

KISIM III

Genetik ve Kalıtım

BÖLÜM 7

Genin Doğası

7.1 Hücredeki Bilgi İşleme Süreci

Tek hücrelilerin, aynı zamanda çok hücreli organizmaların, karmaşık aktiviteleri kromozomlarda saklı bir takım kalıplar (genler) ile kontrol edilir ve yönlendirilir. Aslında, genler spesifik proteinlerin sentezi için gerekli bilgiyi içerir. Proteinler; hem temel hücre mimarisini, hem de metabolizmayı yöneten enzimleri oluşturduğundan, proteinlerin doğası hücre veya organizmanın yapısal ve fonksiyonel özelliklerini belirler.

Modern *moleküler biyoloji*; (1) bilginin kromozomlarda nasıl düzenlendiğine (kodlandığına) (2) bilginin nasıl işlendiğine (3) hücre bölünmesinde her bir hücrenin toplam DNA'nın bir kopyasına sahip olabilmesi için, DNA'nın kendini nasıl replike etmesi gerektiğine ve (4) yeni mesaj materyali sağlamak için bilginin nasıl şekillendirileceğine odaklanır. Bu bilgilerin işlenmesinin kontrol ve regülasyonu, makro moleküllerin oynadıkları rolleri anlayarak yaşamı anlamayı sağlayan bir disiplin olan moleküler biyolojinin başka bir yönünü oluşturur.

Şimdi anlıyoruz ki, tek bir makro molekül olan DNA'nın özellikleri; bilgi kodlanması, işlenmesi, replikasyon ve modifikasyonla ilgili bütün işlemleri açıklayabilir. DNA ömrü boyunca hücrenin kaderini yönlendiren bir kalıptır. Bir anlamda DNA atalar ve torunlar arasında genetik sürekliliği sağlamak için bir jenerasyondan diğerine geçmesi nedeniyle ölümsüzlük materyalidir. Bazı virüslerde DNA'ya oldukça yakın olan RNA, merkezi bilgiyi taşıma rolünü üstlenir.

Bronz döküm için kalıp oluşturulması gibi, DNA, proteinleri doğrudan oluşturmak yerine, tamamlayıcı yapıdan mesajcı bir molekül oluşturur. Bir haberci kullanmanın gerekliliği birincil gen materyali olan DNA'nın öneminde ve protein sentezinin meydana geldiği sitoplazmada bulunan gizlenmiş tehlikelerde yatar. DNA göreceli olarak stabil, uzun-dayanıklı bir makro molekül olmasına rağmen, *DNAaz* adı verilen enzimlerle indirgenebilir veya yakın çevresindeki değişiklerle bozulabilir. Bir savaş sırasında dövüşün en yoğun olduğu alana girmeyen bir general gibi, DNA da (ökaryotlarda) nükleer bir membranın arkasında konuşlanmıştır. DNA bu korumalı bölgesinden spesifik bir protein oluşumunu etkileyecek bir veya birden fazla mesajcı molekül kopyası oluşturabildiği gibi hiçbir kopya da oluşturmayabilir.

Bir DNA kalıbından mesajcı molekülün oluşturulması *transkripsiyon* olarak adlandırılır. Mesajcı molekül, RNA'nın *mesajcı RNA* (*mRNA*) olarak isimlendirilen belirli bir türüdür. mRNA daha sonra protein sentezlemek için sitoplazmadaki ribozomlar ve bazı diğer yardımcı moleküllerle birleşir. Bu basamak *translasyon* olarak adlandırılır. Böylece; amino asitleri protein oluşturmak amacıyla bir araya getirebilmek için özelleşmiş bilgi veya kod DNA tarafından RNA "bandına" yazılır sonra ise proteine çevrilir. Her hücre bölünmesinde DNA kendi kopyasını oluşturur (replike eder) böylece bir nesildeki bilgi bir sonraki nesile geçebilir.

Bilgi kodlama sürecinde, bilginin bir protein oluşuncaya kadar iletilmesi ve genetik bilginin replike edilmesinde, yüksek derecede korunum gereklidir. Bu basamakların herhangi birinde eğer mesaj bozulur ise, proteinlerin üretiminde bir uyum eksikliği oluşur. Bununla birlikte, bilginin korunumlu doğası içinde mesajda bazı değişimler olabilir. DNA'nın temel yapısındaki fiziksel bozulmalar kodlanan dizide *mutasyon* adı verilen değişimlere yol açar. Nispeten nadir olaylar olan mutasyonlar, yeni genetik dizilerin evrimsel modifikasyonlar sırasında test edilebilmesine imkan vermektedirler. Cinsiyet desteyi karıştırır iken mutasyonlar ise desteye yeni kartlar ekler.



7.2 Kalıtımın Kimyasal Temellerinin Aranışı

Kromozomların ve DNA'nın ilişkilendirilmesi

Gregor Mendel, bahçe bezelyeleri üzerinde kendi genetik deneylerini yürütürken (1865-1870), (bk. Bölüm 9), Friedrich Miescher adındaki genç İsviçreli biyokimyacı, irin hücreleri ve sonrasında balık yumurtalarının çekirdeğinden, bu zamana dek bilinmeyen bir maddeyi izole ediyordu. Miescher bu asidik maddeyi *nuklein* olarak adlandırdı. Daha sonra bu madde, özellikleri ve konumu dolayısıyla *nükleik asit* olarak isimlendirildi. Miescher'in hastanedeki hastaların irinle ıslanmış kötü kokulu bandajlarından titizlikle izole ettiği yapışkan materyal aslında DNA'ydı, Mendel'in çaprazlama çalışmalarındaki genleri de içeren bu materyal, modern moleküler biyolojinin temelini oluşturmaktadır.

1882 yılında, Walther Flemming mitoz bölünme geçiren hücrelerin kromozomlarını boyadı (bk. Bölüm 8) ve hücre bölünmesinin karmaşık sürecini, kromozom sayısının sürekli olarak korunmasıyla tanımladı. Daha sonra, Thedor Boveri gamet oluşumunda (sperm/yumurta) kromozom sayısının yarıya indirgenmesiyle sonuçlanan (2n'den n kromozoma) mayotik işlemi tanımlamıştır.

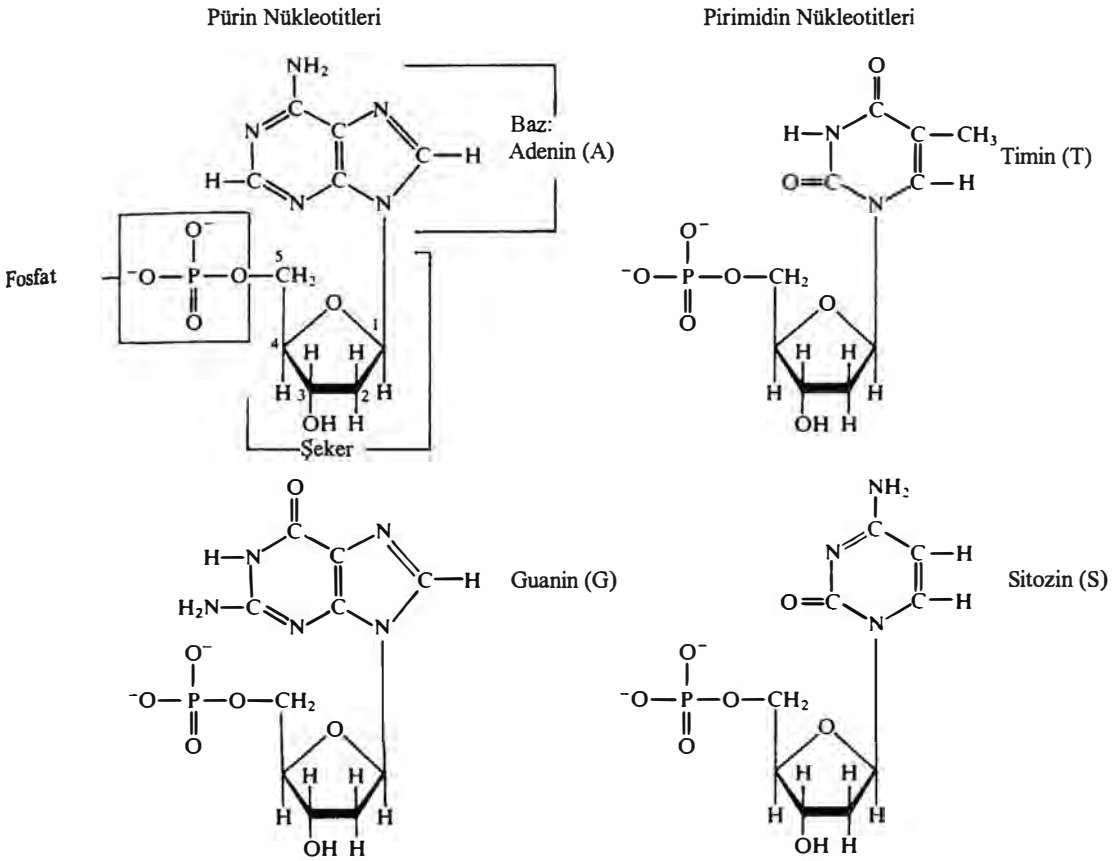
Kromozomların hücre hayatında ve kalıtım mekanizmasında açıkça görülen önemine rağmen, C. B. Bridges tarafından yürütülen bir dizi eşey bağlantılı deneyde (bk. Bölüm 9) kromozomların kalıtım birimleri olan *genleri* taşımaları sonucuna erişilmesiyle, kromozomların kalıtımın fiziksel temeli olduğu gösterilmiştir. Birçok biyolog 1918 yılına kadar bunu fark edememiştir. Bilim alanında sıklıkla, bir keşif ve onun genel araştırma topluluğu tarafından tanınması ve kabul edilmesi arasında yıllar süren bir zaman aralığı vardır.

I. Dünya Savaşı'nın başlangıcında, Alman kimyager Robert Feulgen DNA'yı boyamak için bir yöntem geliştirdi ve daha sonra DNA'nın sadece özel olarak kromozomlarda bulunduğunu gösterdi. 1920'lerde, DNA'nın kimyasal özellikleri P. A. Levene tarafından çalışıldı. Levene, bu makro molekülün temel birimlerinin; bir fosfat grubu, deoksiriboz adında bir 5-karbonlu şeker ve iki purin (adenin veya guanin) ve iki pirimidin (timin veya sitozin) havuzundan seçilen tek bir azotlu bazdan oluşan (bk. Şekil 7.2), nükleotit olduğunu gösterdi (bk. Şekil 7.1).

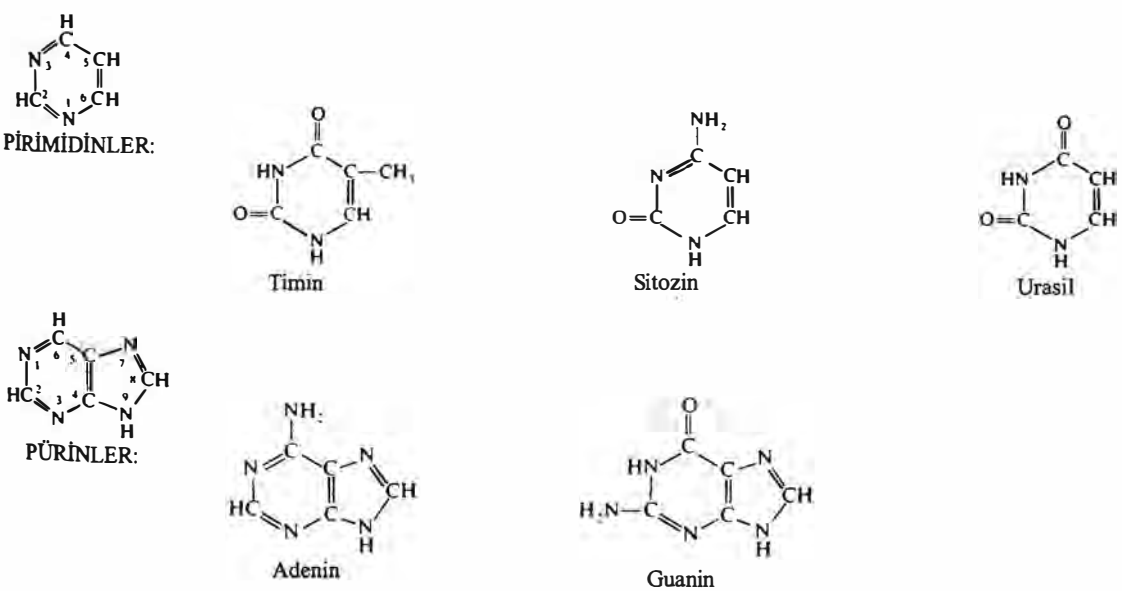
Levene, DNA'nın dört nükleotidin bir araya gelmesiyle oluşan bir *tetranükleotit* olduğunu önerdi. Tetranükleotitteki her nükleotidin genellikle farklı bir azotlu baz içerdiği düşünüldü, böylece dört baz da tüm DNA'da yaklaşık olarak eşit miktarda görülebilirdi. Bir molekül için böyle basit bir yapı, bilim adamlarını hatalı olarak DNA'nın, kalıtım ve hücresel metabolizmanın kontrolü için temel materyal olamayacağı sonucuna ulaştırdı. Genetik dilinin özelliklerini taşıyan bir molekül, hücre yapı ve fonksiyonlarını düzenlemede gerekli parçalardan bilgiyi oluşturabilmek için çok sayıdaki varyasyonu kendi temel yapısının içinde barındırma kapasitesinde olmalıdır.

DNA'nın muazzam kompleksliği 1940'larda Erwin Chargaff ve arkadaşlarının yürütmüş olduğu düzenli deney serileri ile önerildi. Chargaff, DNA'daki dört bazın eşit parçalar olarak bulunmadığını bunun yerine dikkate değer bir çeşitlilikte olabileceğini gösterdi. Varyasyonun birikimi DNA'nın hücrenin kalıp (model) maddesi olma olasılığıyla tutarlıdır. Chargaff aynı zamanda sunmuş olduğu model ile bir kural olarak her zaman adenin (A) miktarının timine (T), guanin (G) miktarının da sitozine (C) eşit olduğunu gösterdi. Bunu toplam purin (A+G) miktarının toplam pirimidin (T+C) miktarına eşit olması izler. Bu düzenlemeler, özellikle bir organizmanın bütün somatik hücrelerinde bulanan DNA miktarının her zaman aynı olduğunu bulmak için kullanıldığında açıklayıcıydı fakat gametler (üreme hücreleri) somatik hücrelerde bulunan miktarın yarısına sahiptir.

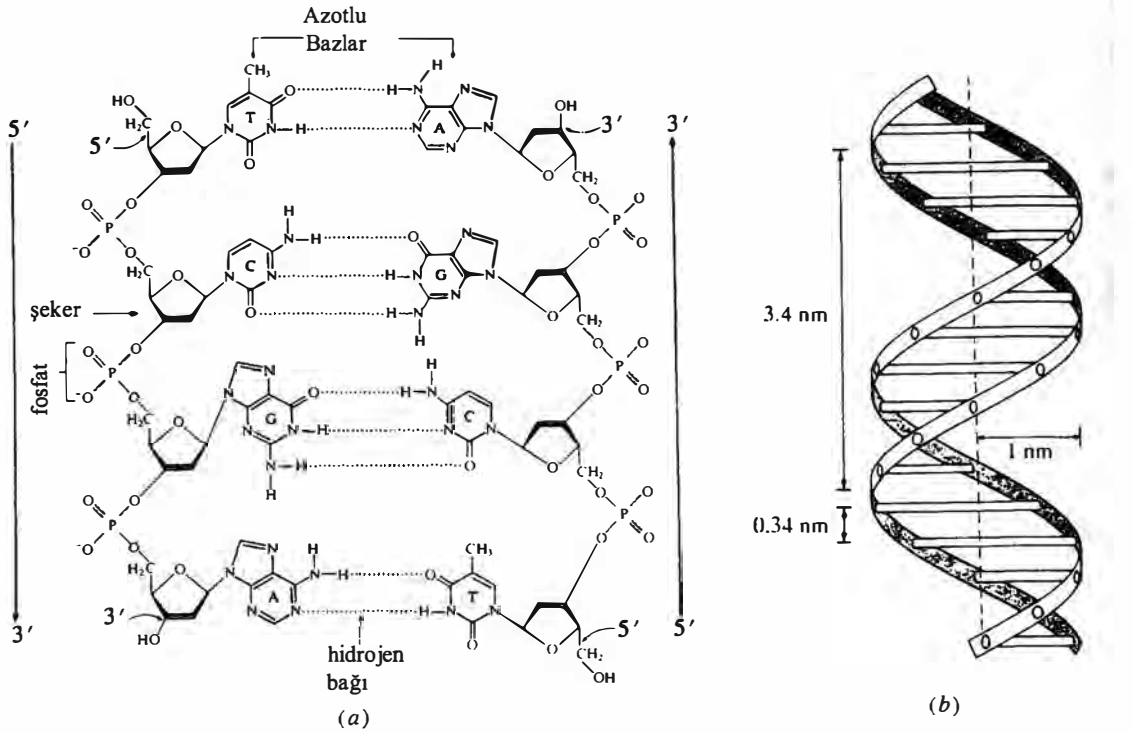
DNA'nın temel kalıtsal materyal olduğunu ispatlayan kanıtlar toplanmaya devam edilmiştir: Bir pnömokok (zatürreye sebep olan bir bakteri) suşundaki DNA, ikinci bir suşun DNA'sı ile kalıcı olarak değiştirilebilmiştir; virüslerin bir bakteri hücresinin protein sentez mekanizmasını ele geçirerek çoğaldığı ve bunun düzenini viral DNA'nın ihtiyaçlarına göre değiştirdiği görüldü ve bakterilerin eşeyli rekombinasyonu, açıkça DNA manipülasyonunu içeriyordu. İhtiyaç duyulan şey moleküler mimari yönünden DNA'nın bilgiyi nasıl kodladığını, bu bilgiyi nasıl işlediğini, kendisini nasıl kopyaladığını ve hatta yeni mesaj birimleri üretmesi gerektiğinde kendi yapısını nasıl değiştirdiğini açıklamak için DNA yapısının tespit edilmesiydi.



Şekil 7.1 Nükleotitler



Şekil 7.2 Azotlu bazlar



Şekil 7.3 DNA'nın yapısı

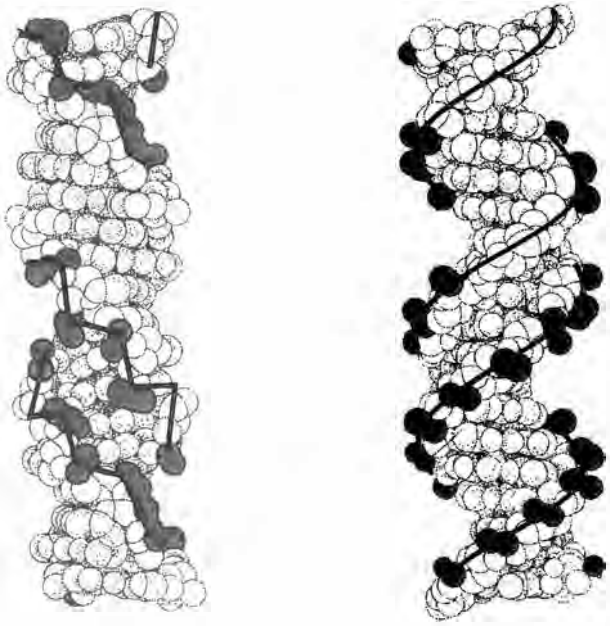
DNA'nın çözülen sırrı: Çift Sarmal

Uygun bilgiyi kendi mükemmel yorumlamalarıyla olduğu kadar, Rosalind Franklin'in DNA'nın x-ray difraksiyonu fotoğraflarını ve diğer birçok araştırmacının bulgularını kullanarak; Watson ve Crick DNA'nın yapısı için bir model geliştirdiler. Tek, büyük bir polinükleotit olmadığını bundan ziyade çift iplikli bir ikiz olduğunu buldular. Her bir iplik bir heliks ve iki iplik birbirinin üzerinde sarmal oluşturmaktadır. Bir tamamlanmış sarmal 10 baz uzunluğundadır (bk. Şekil 7.3).

ÖRNEK 1 DNA'nın yapısını gözünüzde canlandırmanın en kolay yolu onu kıvrımlı bir merdiven olarak düşünmektir. Merdivenin her bir yanı birbirini izleyen şekerler ve fosfat gruplarından oluşmuştur. Her şekerden çıkanlar bazlardır. Bir iplikteki baz diğer iplikteki baza hidrojen bağı ile bağlanmıştır. Bu baz çiftleri, her bir iplikteki, merdivenin basamaklarını oluşturur ve böylece bir ipliği diğerine bağlar. DNA en az dört geometrik formdan oluşabilir. Watson ve Crick tarafından tanımlanan form *B-DNA*'dır (Şekil 7.4b). Sıkı bir sarmal ve son derece kompakt yapı *C-DNA* olarak bilinirken, kısmen gevşek olan form *A-DNA* olarak bilinir. *Z-DNA* heliksin B-DNA'ya zıt yönde sarmal oluşturduğu ve molekülün iskeletinin zigzag şeklini gösterdiği bir formdur (Şekil 7.4a).

Bazların hidrojen ile bağlanması (aralarındaki hidrofobik etkileşimler ile birlikte) ikili sarmalı bir arada tutar. Her hidrojen bağının göreceli olarak zayıf olmasına rağmen, tüm yapı dikkate alındığında birçok hidrojen bağı, iki ipliğin oldukça güçlü olarak bağlanmasını sağlar. Bazların her birinin farklı büyüklükleri ve kimyasal yapılarından dolayı adenin her zaman timin ile çapraz bağlanır (iki hidrojen bağı ile) ve sitozin her zaman guanin ile bağlanır (üç hidrojen bağı ile). Bu nedenle guanin ve sitozinin de olduğu gibi adenin ve timin, tamamlayıcı bazlar olarak anılır. Bu tamamlayıcı ilişki Chargaff'ın DNA'daki bulgularını açıklar, A=T ve G=C.

Zincirin bel kemiğini oluşturan her şeker molekülünün 5 no'lu karbon atomu (C-5) bir fosfat molekülüyle yukarısındaki şekere bağlanır: C-3'teki bir fosfat onu aşağıdaki şekere bağlar. Yukarısında şeker bulunmayan ve bu nedenle serbest veya C-5 pozisyonunda fosforlanan karbon olan zincirin bir ucuna 5`uç denir,

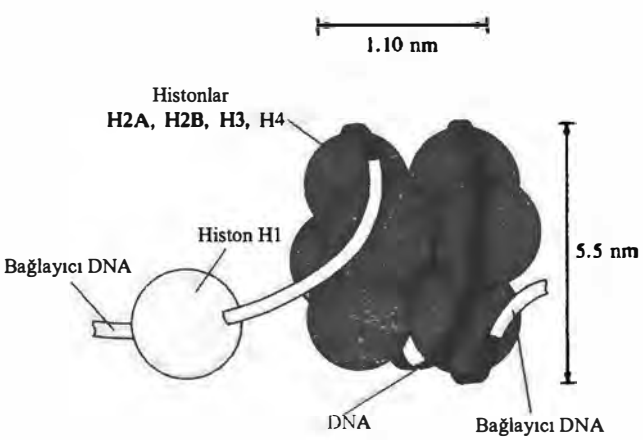


(a) **Z formu** *(b)* **B formu**

Şekil 7.4 DNA'nın alternatif formları

son şekerin altında şeker olmayan ve bu nedenle serbest veya C-3 fosforlanan karbon olan diğer uca 3′ucu denir (bk. Şekil 7.3). Karbonları numaralandırmada şekerleri bağlı oldukları bazdan ayırt etmek için üs (′) kullanılır. Her iplik tamamlayıcı ipliğine zıt yönde uzar. Bir ipliğin 5′ucu ilgili diğer ipliğin 3′ucu ile aynı sona sahiptir. Böylece antiparalel oldukları söylenebilir. Bu ipliklerin aslında zıt yönlerde sentezleniyor olabileceği izlenimini vermektedir.

Göz önüne alınmalıdır ki, her zaman göreceli büyük bir pürin bazı göreceli olarak küçük bir pirimidinle ilişkilendirileceğinden, uzun DNA molekülü çıkıntı yapmayacak veya büzüşmeyecektir ancak çift sarmal boyunca değişmeyen bir genişlik koruma eğiliminde olacaktır. Ortalama bir hücre yaklaşık 2 m DNA içerdiğinden molekülü nükleusun içinde kompakt hale getirmek büyük bir gerekliliktir. Esas paketleme birimi hem DNA'yı hem de histon adı verilen küçük temel bir proteinin birçok çeşidini içeren nükleozomdur (Şekil 7.5). Nükleozom DNA'nın uzamış boyunu önemli miktarda azaltan boncuk biçimli bir yapıdır.



Şekil 7.5 Nükleozom

7.3 Bilginin Kodlanması-Genlerin Dili

1953 yılında Watson ve Crick DNA yapısı için varsaydıkları modeli bir buçuk sayfalık makalede Nature dergisinde yayınlamışlardır. Bu dönüm noktası moleküler biyoloji dönemini başlattı. Kısa bir süre sonra, DNA yapısının bilgi kodlama, bilginin işlenmesi (transkripsiyon ve translasyon), bilgi-taşıyan makromoleküllerin replikasyonu ve bazen kendisinin mesajı değiştirmesinin tam olarak anlaşılması için aktif bir araştırma başlamıştır.

DNA'nın proteinleri oluşturan amino asitler için bir kod taşıdığını, doğal olarak bulunan 20 amino asıdın düzenlenmesinden sorumlu olan kodun en az 20 farklı "kelimeye" (kodon) sahip olması gerektiğini ilk olarak George Gamow fark etmiştir. Fosfat ve şekerler her polinükleotit ipliğinin uzun ekseni boyunca değişmeyen bir alternatif dizide düzenlenmiştir, nükleotidin bu kısımları yapısal seçeneklerin geniş çeşitliliği ile bir dili temsil edemez. O zaman, belli ki, iplikler boyunca bazların düzenlenmesi kodlama mekanizmasıdır. Bu dil veya kod, bazların alfabesi ile kodonların bir harfinden mi oluşmaktadır? Hayır, çünkü dört farklı baz sadece dört farklı kodonu karşılayabilir. Benzer şekilde, dört farklı baz bir defada iki baz alındığında aşağıdaki gibi sadece16 farklı kombinasyonu sağlar:

AT	TT	CT	GT
AG	TG	CG	GG
AC	TC	CC	GC
AA	TA	CA	GA

Birim kodon olarak üç baz aldığımızda, 20 amino asidin oluşmasının kontrolü için 4^3 veya 64 farklı düzenlenme mümkündür. Gamow üçlü kodon hipotezini kurmuştur ve daha sonra Crick geçerliliğini kanıtlamıştır. (64 adet üçlü kodonu belirlemek için, yukarıdaki 16 adet dubletlere dört bazın her birini ekleyiniz.)

Üç bazın doğrusal dizisinden oluşan genetik kodun, bakteriden insana tüm canlı formları için evrensel olduğu ortaya çıkmıştır. Ayrıca dejenere olmuş (gereksiz) bir dizi farklı kodon aynı amino asidi temsil edebilir. Örneğin, Tablo 7.1'de lösinin altı kodonu olduğunu görebiliyoruz: UUA, UUG, CUU, CUC, CUA ve CUG. Bir protein zincirine 20 amino asidin ilave edilmesi için gerektiğinden çok daha fazla kodon olduğundan, bazı kodonlar noktalama işareti olarak kullanılabilir, örneğin protein sentezi sırasında başlama veya sonlandırma sinyalleri.

Protein sentezi için anlamlı bilgi ikili sarmalın sadece bir ipliğinde bulunmalıdır. Bu bölgede karşı iplikteki her kodon anlamlı iplikteki ilgili kodonun tamamlayıcısıdır. Örneğin, her ipliği 5′ ucundan okuyunca, anlamlı iplikteki CTG üçlü dizisi karşı iplikte CAG dizisini oluşturur. Tamamlayıcı diziler amino asitleri iyi kodlasa da ve karmaşık olmasa da, anlamlı iplikteki kodonlarla aynı amino asitleri kodlamayabilir ve proteine yanlış amino asitleri yerleştirebilir. Bununla beraber, DNA'nın farklı bir kısmında farklı bir protein için, tamamlayıcı iplik anlamlı iplik olabilir.

7.4 Bilginin İşlenmesi- Protein Sentezi

Transkripsiyon

DNA'nın anlamlı zincirindeki baz dizisinde bulunan bilgi yardımcı molekül olan mesajcı RNA'ya aktarılmaktadır.

ÖRNEK 2 RNA ribonükleik asit anlamına gelmektedir. RNA, DNA'ya benzemektedir fakat tek zincirlidir ve deoksiriboz şekeri yerine riboz şekeri bulundurmaktadır (riboz şekerindeki 2' karbona hidrojen yerine hidroksil bağlanmıştır). Ayrıca timin yerine primidin urasil kullanılmasıyla DNA'dan farklılık göstermektedir.

Bilginin aktarılması RNA bazlarının DNA'nın tamamlayıcısı olan bir dizi halinde düzenlenmesi için kalıp olarak görev yapan DNA zinciri ile gerçekleştirilir. Bazlarla başlayan dizi daha sonra

TABLO 7.1 Genetik kodun kodon-aminasit ilişkilendirmesi

Birinci Harf	İkinci Harf: U	İkinci Harf: C	İkinci Harf: A	İkinci Harf: G	Üçüncü Harf
U	UUU, UUC: Phe; UUA, UUG: Leu	UCU, UCC, UCA, UCG: Ser	UAU, UAC: Tyr; UAA: Dur; UAG: Dur	UGU, UGC: Cys; UGA: Dur; UGG: Dene	U C A G
C	CUU, CUC, CUA, CUG: Leu	CCU, CCC, CCA, CCG: Pro	CAU, CAC: His; CAA, CAG: Gln	CGU, CGC, CGA, CGG: Arg	U C A G
A	AUU, AUC, AUA: Ile; AUG: Met veya başlangıç	ACU, ACC, ACA, ACG: Thr	AAU, AAC: Asn; AAA, AAG: Lys	AGU, AGC: Ser; AGA, AGG: Arg	U C A G
G	GUU, GUC, GUA, GUG: Val	GCU, GCC, GCA, GCG: Ala	GAU, GAC: Asp; GAA, GAG: Glu	GGU, GGC, GGA, GGG: Gly	U C A G

Gösterilen kodonlar mRNA için olduğundan, urasil (U) timin (T) ile yer değiştirmiştir.
Asp=Aspartat, Cys=Sistein, Gln=Glutamin, Glu= Glutamat, Gly= Glisin, His= Histidin,
Ile=İzolösin, Leu= Lösin, Lys=Lizin, Met=Metiyonin, Phe=Fenilalanin, Pro=Prolin,
Ser= Serin, Thr=Treonin, Trp= Triptofan, Tyr= Tirozin, Val= Valin

mRNA'nın ribozoma bağlanmasına izin verir. Proteinin amino asit dizisi için nispeten uzun olan mRNA molekülündeki kodların dengesi translasyon işlemi sırasında inşa edilir ve protein sentezini sona erdirme sinyali olan bir kodon ile son bulur.

Gevşetici proteinler transkripsiyonu tamamlayıcı bazlar arasındaki hidrojen bağlarını kırarak başlatır böylece DNA sporadik biçimde uzunlamasına açılır. RNA polimeraz enzimi DNA'daki promotor bölgeye bağlanır. Sentez DNA'nın 3′ pozisyonunda RNA'nın 5′ ucunun oluşturulmasıyla (antiparalel düzenlenme) başlar.

DNA kalıbındaki her bir açıktaki baz kendisine tamamlayıcı olan bazı nükleer saptaki serbest baz havuzundan çeker. Bu serbest bazlar nükleotit trifosfat ATP, GTP, UTP ve CTP (sırasıyla adenozin, guanozin, üridin ve sitidin trifosfat) olarak bulunur ve polinükleotit içine montajını (polimerizasyon) kolaylaştıran büyük miktarda enerji içerirler. Her bir nükleotidin azotlu bazındaki hidrojen (baz eşleşme kuralına göre) DNA'nın anlamlı zincirindeki kendisine tamamlayıcı baza bağlanır. Nükleotitlerin birbirine bağlanarak bir zincir oluşturmasını katalizleyen RNA polimerazdır. Böylece, serbest bazların dizisiyle gösterilen tamamlayıcı RNA kodonları önce DNA kalıbı üzerine inşa edilir ve sonra bu bazlar tek zincirli RNA molekülü halinde birleştirilir. Bir sonlanma sinyali, yakında serbest bırakılıp çekirdeğin dışına göç edecek olan mRNA molekülünün 3′ ucuna işaretlenir. RNA sentezi yönünün 5'-3' olduğuna dikkat ediniz. Üretilecek olan protein molekülü sayısına bağlı olarak mRNA'nın çok sayıda kopyası oluşturulur. Bazı mRNA'lar geçici olup sadece bir veya birkaç protein üretirken bazıları uzun ömürlüdür.

Ökaryotlardaki transkripsiyon işlemi protein sentezi için anlamlı bilgi içermeyen uzun DNA dizilerinin (intron) varlığından dolayı karmaşıktır. Transkripsiyon sırasında, hem intronlar hem de daha sonra translasyonu gerçekleştirilen DNA bölgeleri (ekzonlar) mRNA halinde transkribe edilir. Çekirdekteki bu primer transkriptler heteronükleer RNA veya hnRNA olarak adlandırılmaktadır.

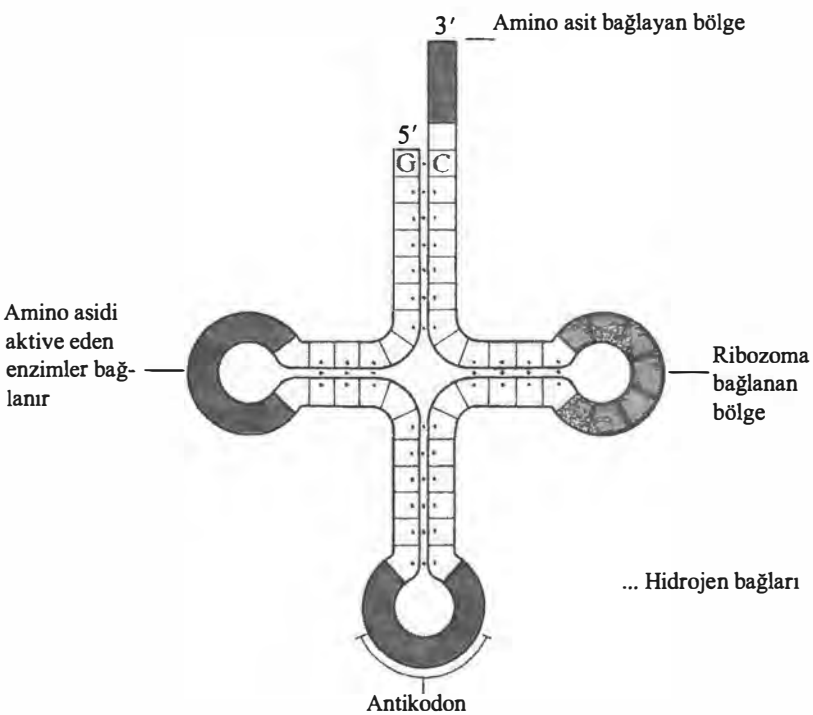
mRNA çekirdekten ayrılmadan önce, intron olarak ifade edilen bölümler kesilir ve kalan bölümler bağlanır;

böylece protein sentezinin bir sonraki aşaması olan translasyon için çekirdek dışına göç edecek olan fonksiyonel mRNA oluşur.

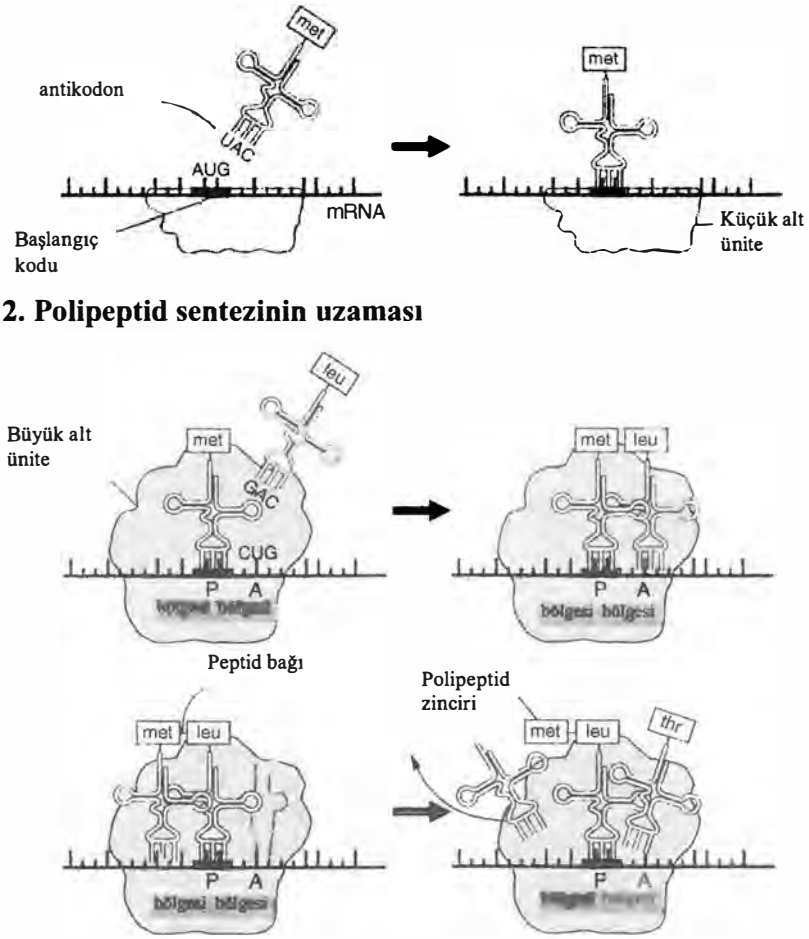
Translasyon

Bilginin işlenmesindeki bir sonraki basamak asıl proteinin üretimi yani kodun translasyonudur. Translasyon entegre çalışan ribozom, mRNA ve protein zincirine dahil edilmek üzere mRNA'ya amino asıt taşımakla görevli olan ve transfer RNA (tRNA) olarak adlandırılan küçük bir tür RNA gerektirmektedir. Her tRNA'nın bir ucu spesifik bir amino asit bağlar; diğer ucu amino asit için mRNA'daki kodonlara tamamlayıcı olan bir üçlü baz dizisi olan antikodon içerir (Şekil 7.6). Böylece, amino asit için en az tRNA kadar kodon vardır.

Translasyon işlemi (Şekil 7.7) mRNA'nın 5′ ucunun ribozomun iki alt ünitesinden küçük olana bağlanacağı yer olan sitoplazmaya göç etmesi ile başlar (S yerçekimi alanında sedimentasyonun spesifik ölçüsü olan Svedberg ünitesi anlamına gelmektedir). Uygun antikodonu olan tRNA mRNA'nın başlangıç pozisyonuna gelir aynı zamanda tRNA ribozomun büyük alt ünitesindeki (50 S) iki bağlanma bölgesinden birincisine bağlanır. İkinci bağlanma bölgesi ikinci bir tRNA-amino asit kompleksi ile işgal edilmişken, iki ardışık amino asit 50 S alt ünitede yer alan enzim ile (peptidiltransferaz) peptid bağı oluşturularak bir araya getirilir. Daha sonra ribozom bir sonraki kodona doğru yön değiştirirken ilk tRNA molekülü serbest bırakılır. Böylece ikinci tRNA-amino asit kompleksi büyük alt ünitedeki ilk (P) bölgeye getirilir ve diğer tRNA'nın üçüncü amino asidi uygun konuma getirmesine izin verilir. Ribozomun mRNA'daki yeni kodona doğru yön değiştirmesiyle aynı zamanda, ikinci (A) konum uygun hale gelir ve okunacak olan sıradaki kodona uygun tRNA-amino asit kodonu ile doldurulur. Yeni amino asit polipeptid zincirine ilave edilir ve işlem tekrarlanır. Ribozom sonlandırma sinyaline ulaştığında, daha sonra endoplazmik retikulum kanallarına gidecek olan polipeptidi 50 S altünitesinden uzatarak serbest bırakır.



Şekil 7.6 Transfer RNA



Şekil 7.7 Translasyon

Birkaç ribozom aynı anda tek bir mRNA'nın translasyonunu gerçekleştirebilir böylece tek bir mRNA zinciri boyunca üretimin çeşitli aşamalarında bir proteinin birkaç kopyası bulunur. Bu şekilde bir dizi ribozomu bulunan tek bir mRNA konfigürasyonu polizom olarak bilinir.

Moleküler biyolojinin temel dogması DNA→RNA→protein olarak özetlenebilir. İşlemin tamamını başlatması ve RNA veya proteinin her ikisinin etkisinden bağımsız olması, DNA'nın üstünlüğü olarak kabul edilir.

Bilginin bu tek yönlü akışı, retrovirüsler olarak bilinen RNA virüsleri ile ilişkili bir enzim olan ters transkriptazın keşfi ile ortaya çıkarılmıştır. Bu enzim bir RNA şablonu üzerinden DNA kalıbını sentezleyerek normal bilgi akışının yönünü tersine çevirir. Özel bir durum olsa da retrovirüslerdeki bu durum Watson ve Crick'in santral doğma fikrinin evrenselliğini tartışmaya açmıştır.

7.5 Bilginin Üretilmesi - DNA Replikasyonu

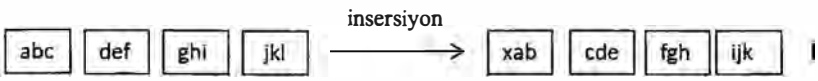
Watson ve Crick DNA'nın her bir zincirinin tamamlayıcı bir zincir için kalıp görevi görebileceğinin farkına varmışlardır. Eğer ikili sarmal gevşeyip ayrılsaydı, her zincir kendi tamamlayıcı bazlarını çekerdi (mRNA sentezinde olduğu gibi); her orijinal zincir tekrar tamamlayıcısı ile bağlantı kurar ve iki özdeş iki sarmal

oluşturulmuş olur. Oluşturulan her ikili sarmal bir "atasal" zincir ve bir yeni sentezlenen zincirden oluştuğu için yarı-korunumlu (semikonservatif) replikasyon olarak adlandırılır.

Günümüzde DNA replikasyonunun bu modeli genellikle kabul edilmektedir. İkili sarmalın çözülmesinin bir dizi protein ile gerçekleştirildiği görülmektedir. Topoizomerazlar ipliklerin birini keser böylece iplik çözülmeye başlar ve aynı zamanda çözülmeden kaynaklanan baskıyı hafifletme vazifesini görür. Tek-zincir DNA bağlayıcı protein (SSB protein) sarmalın tekrar oluşmasını engellediği için çözülmeyi kolaylaştırır. Asıl çözülme replikasyon çatalında (çatal çözülen zincirler tarafından oluşturulur) bulunan helikazlar tarafından başarılır. Zincirin büyümesi (oluşması) primaz tarafından başlatılır ve bir DNA polimeraz ile uzatılır. Büyüme 5→3 yönünde (başka bir ifadeyle kalıbın 3 ucundan) gerçekleşir. Ekzonükleazlar DNA bölümlerini uzaklaştırabilir ve birleştirilmemiş DNA parçalarının bir araya getirilmesi ligazlar ile başarılır. Farklılıklar olsa da, bu genel yapı prokaryotlar ve ökaryotların her ikisinde de görülür.

7.6 Bilginin Modifikasyonu – Mutasyon

DNA'daki mesaj anlamlı zincir boyunca tek yönde bazların doğrusal dizilimine dayanarak okunur. Her kelime veya kodon üçlü bazlardan oluşur. Üçlü kodonların dizisindeki bir değişiklik mutasyon olarak tanımlanır. Mutasyonun bir çeşidine ekstra bir bazın eklenmesi sebep olur. Bu ekstra bazın insersiyonu (eklenmesi) insersiyon noktasının bir baz gerisinde okuma çerçevesine düşer ve bu değişiklik sonraki tüm kodonları değiştirir.



Eğer insersiyon gen mesajının başında meydana gelirse büyük olasılıkla protein üretimini durduracaktır. Bu mutasyon çeşidi insanlardaki enzim kaybı olan birtakım genetik hastalığın temelinde yatar (Örneğin, Taysak hastalığı, galaktosemi). İnsersiyon, gen "bandının" sonuna doğru olursa, bir veya birkaç terminal amino asit etkilenecektir ve fonksiyonel ama bir miktar değişmiş protein üretilecektir.

Eğer genden bir baz silinirse okuma çerçevesinde benzer bir değişiklik meydana gelecektir. Bu durumda, okuma çerçevesi bir harf ilerler ve sonraki bütün kodonlar değişecektir.



Burada yüksek olasılıkla fonksiyonel bir protein üretilmeyecektir.

Daha az olasılıkla protein sentezini ortadan kaldıran bir bazın diğeriyle yer değiştirdiği *substitüsyon* olarak adlandırılan mutasyon olacaktır. Bu durumda, bir amino asit diğeriyle yer değiştirir çünkü sadece tek bir kodon değişir. Eğer yeni amino asit orijinal olanın özelliklerine benzer ise sonuçta hasar beklenmez. İnsanlarda, orak hücreli anemi kan hastalığı valinin glutamin yerine geçmesiyle meydana gelir. Sadece bir baz yer değiştirmesi ve bir amino asit değişikliği olmasına rağmen, valinin özellikleri (hidrofobik) polar amino asit olan glutaminden oldukça farklıdır ki üretilen hemoglobin oksijen-taşıma fonksiyonunu yeterince gerçekleştiremez.

Son zamanlarda, transpozisyon fenomeni (sıçrayan genler) genetik çeşitlilik kaynağı olarak daha iyi anlaşılır hale gelmiştir. Fakat oldukça uzun DNA bandlarının bir kromozomdan diğerine sıçraması (atlaması) halen tam olarak açıklanamamıştır.

ÖRNEK 3 1983 yılında, Barbara McClintock transpozisyon fenomenini göstererek Fizyoloji veya Tıp için Nobel Ödülü ile ödüllendirildi. Kromozomun bir bölgesinden kromozom aileleri içerisinde tamamen farklı bir bölgeye genetik materyalin toplu halde hareketini gerektirmektedir. Genlerin bir bölgeden diğerine sıçrayabildiği bu kavram ile 1940'lı yılların sonunda mısırdaki olağandışı renk desenlerini açıklamak için McClintock tarafından ilk kez tanıtıldığında dalga geçilmiştir. Halen, transpozonu büyük olasılıkla bir veya birçok genin bir bölgeden diğerine sadece sıçramayan aynı zamanda gen duplikasyonu gibi beraberinde kromozomun diğer parçalarındaki büyük değişiklikleri taşıdığını kabul ederiz. Transpozonlar genellikle halkasal DNA şeritleri olarak taşınırlar ve yeni kromozomal bölge içerisine girmesine olanak tanıyan enzimleri üretebilirler. Bir sonraki bölümde, kromozomdaki değişimlere neden olan genetik mesajdaki değişimleri tartışacağız.

Mutasyonlara sebep olan etkenler mutajen olarak bilinirler. En güçlü mutajenler arasında çeşitli kimyasallar ve x-ışınları ve kozmik ışınlar; çeşitli radyoaktif elementler tarafından oluşturulan alfa, beta ve gama ışınları; bir atomdaki elektronları strip yapacak kadar enerjik olmayan yüksek enerjili radyasyon olan ultraviyole ışınları gibi iyonize radyasyon yer alır.

7.7 Genetik Mühendisliği

Genetik mühendisliği genetik bilgi mekanizmasının kasıtlı olarak değiştirildiği geniş bir grup prosedürü içermektedir. Biyolog, mühendis görevi üstlenerek hücre çekirdeği içerisindeki DNA molekülü veya tüm genomu (tüm gen setleri) belirli genetik hastalıkları iyileştirmek ya da genetik makinenin daha iyi anlaşılabilmesini sağlamak için yeniden yapılandırır.

DNA rekombinant prosedürleri (gen ekleme) genetik mühendisliğinin en iyi bilinen örneklerindendir. Başka bir organizmanın DNA'sı, genelde tamamen farklı bir türe aittir, mevcut genoma sunulur ve entegre edilir. Verici organizmanın karakteristiklerinin alıcıya yansıtıldığı yeni, melez bir genom elde edilir.

ÖRNEK 4 Bu prosedür bakteri içerisine insan insülinini sentezleyen genin aktarılmasını göstermektedir. Bu bakteriler bir anlamda kısmen insanlardır çünkü bir insan proteini sentezlemektedirler. Bakteriler her 20 dakikada bir bölündükleri için, bu insan genine sahip milyarlarca bakteri kültüre edilebilir ve ürettikleri insan insülini toplanabilir. İnsan büyüme hormonu ve interferon (virüsleri engelleyen bir hayvan proteini) genleri de bakterilere aktarılmıştır

Rekombinant DNA teknolojileri için en önemli araçlar restriksiyon enzimleri (endonükleazlar), plazmidler ve virüslerdir. Restriksiyon enzimleri retrovirüslerin keşfedildiği dönemde ilk defa izole edilmiştir. Bu enzimler makas gibi davranarak DNA'nın çok belirgin bölgelerden kesilebilmesine imkan verirler. Plazmid, bakteri veya bazı mayalarda kromozomun dışında yer alan dairesel bir DNA parçasıdır. Bir tek gen, birkaç gen veya bir çok gen içerebilir. Bir çok bakteride plazmidler bir çok farklı antibiyotiğe karşı oluşturulan direnç bilgisini içerirler.

Bir rekombinant tekniğinde, yabancı DNA restriksiyon enzimleri ile açılmış olan bir plazmid ile inkübe edilir. Bu enzimler plazmitlerde DNA iplikçiğinin tekrar birleşebilmesine izin veren "yapışkan uçlar" oluşmasına sebep olurlar. Yabancı DNA plazmide eklenir ve plazmid daha sonra kapanarak alıcı bakteri tarafından içine alınır. Bakteri bölündüğünde plazmid de kendini kopyalayarak yavru hücrelere aktarılır.

Bir başka teknikte yabancı DNA'yı bakterinin içerisine sokmak için virüs parçacıkları vektör olarak kullanılır. Virüs DNA'sı yabancı DNA ile inkübe edilir ve bu yabancı DNA'yı kendi genomunun bir parçası haline getirir. Virüs daha sonra bir bakteri hücresini istila eder ve onun toplam genomunun içerisine entegre olur. Böylece yabancı ve viral DNA bakteri kromozomunun yapısına katılır. Bu teknik aslında transdüksiyondur ve 1952 yılında DNA'nın hücre içerisindeki kalıp rolünü göstermek için kullanılmıştır.

Tüm genomu içeren genetik mühendisliği değişik türlerin hücre çekirdeklerinin birleştirilmesi ile gerçekleştirilmektedir. Genelde, bir türün kromozomu fonksiyonunu korurken diğeri parçalanmaktadır. Yine de diğer türün bazı kromozomları birleştirilmiş çekirdek içerisinde fonksiyon görmeye devam edebilir. Bu deneyler özellikle ikinci türün fonksiyon görmeye devam eden az sayıdaki kromozomunda yer alan genlerin özelliklerini saptamada çok faydalıdırlar.

Klonlama tekniğinde, tek bir genin, kromozomun ya da bireyin kendisinin tamamının bir çok kopyası oluşturulabılmektedir. Klon kelimesi Yunanca'da sürgün kelimesinden köken almaktadır. Üretken olmayan dokular bütün bireyde klonlamada kullanılır. Sonuç olarak eşeyli üremeyi içermez. Havuçların klonlanması Fred Stewart tarafından 1950'lerin sonunda gerçekleştirilmiştir. Vasküler dokuda bulunan tam olarak değişim geçirmiş ve yeni bir organizma üretme yeteneği olmayan hücreler kullanılmıştır. Bu hücrelerin yetiştiği besi ortamını değiştirerek hücreleri yeniden yeni bir organizma üretme yeteneği olan embriyonik şartlara döndürmüşlerdir. Böylece bir havucun bütün yapıları elde edilmiştir. Omurgalı hayvanlar arasından ise kurbağaların klonlanması başarıyla gerçekleştirilmiştir. Fakat bu durum yalnızca olgun bir hücrenin çekirdeğinin, çekirdeği çıkarılmış olan yumurta hücresine yerleştirilmesi ile gerçekleştirilebilmiştir. Klonlanan kurbağa çekirdeği alınan organizmanın bütün özelliklerine sahip olmuştur. Yumurta sitoplazmasının tek amacı büyüme ve gelişme için gerekli olan çevreyi sağlamaktır. Gelişmekte olan teknoloji ile bilim adamları fare gibi küçük memelileri klonlamayı başarmış ve yakınlarda yetişkin bir memeli klonlamışlardır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

7.1. Gen nedir?

Gen, bir hücre veya organizmanın faaliyetlerini hayatı boyunca yöneten bir bilgi birimidir. Hücre veya organizma bölündüğünde veya çoğaldığında mesajını nesiller boyunca aktarır, bu nedenle gen aynı zamanda bir kalıtım birimidir. George Beadle ve Edward Tatum'un (1940) klasik deneylerinde genin tek bir enzim veya hipotezin daha sonra değiştirildiği haliyle tek bir protein yapmak için gerekli olan bilgiyi taşıdığı gösterilmiştir. Aslında, tek bir gen tek bir polipeptid zincirinin sentezi için gerekli olan bilgiyi taşır, birçok protein de bir dizi polipeptid zincirlerinden oluşur (dörtlü yapı).

Bir zamanlar işlevsel bir protein oluşturmak için gereken genetik birimin (sistron), bir mutasyon (muton) üretmek için veya kromozom boyunca bir genetik dizilimin yeniden birleşmesini (rekon) etkilemek için gereken DNA uzunluğundan farklı olduğuna inanılıyordu. Çeşitli gen işlevlerinin bu ayrımı son dönem literatüründe görülmemektedir. Geni, belli bir ürünün kodlarını yazan bir DNA uzunluğu olarak görebiliriz. Genellikle bu ürün bir polipeptid zinciridir ancak aynı zamanda tRNA veya ribozomal RNA (rRNA) gibi bir RNA türü de olabilir. Bir gen bir veya birden fazla alternatif formda veya alelde bulunabilir.

7.2. DNA'nın başlıca kalıtsal materyal olarak kabul edilmesini sağlayan kanıt nedir?

Uzun zamandır hayatın şablonunu taşıdığı düşünülen ökaryotik kromozomun DNA ve protein açısından zengin olduğu biliniyordu. Şablonu taşıyan başlıca malzeme bu iki molekülden biri olabilirdi. Ama 1928'de Fred Griffith gösterdi ki ölü, zehirli pnömokok (bir kapsül içeren) farelere enjekte edildiğinde yaşayan ve zehirli olmayan pnömokoku (kapsülsüz) canlı, kapsüllü zehirli bakteriye dönüştürebiliyordu. Zehirlilik kapasitesi, kapsülle birlikte, kalıtımsal faktörlerle yönetildiği için, Griffith canlı bakterilerdeki kalıtsal değişiklikleri onlara ölü bakterilerde bulunan bazı maddeler vererek etkilemenin olabilirliğini göstermiştir. Daha sonra Dawson bu deneyleri cam tüpte tekrarladı. 1943 yılında Oswald Avery ve arkadaşları dönüştürücü özleri (maddeleri) bakterilerden dikkatlice çıkardılar ve bunun DNA olduğunu buldular.

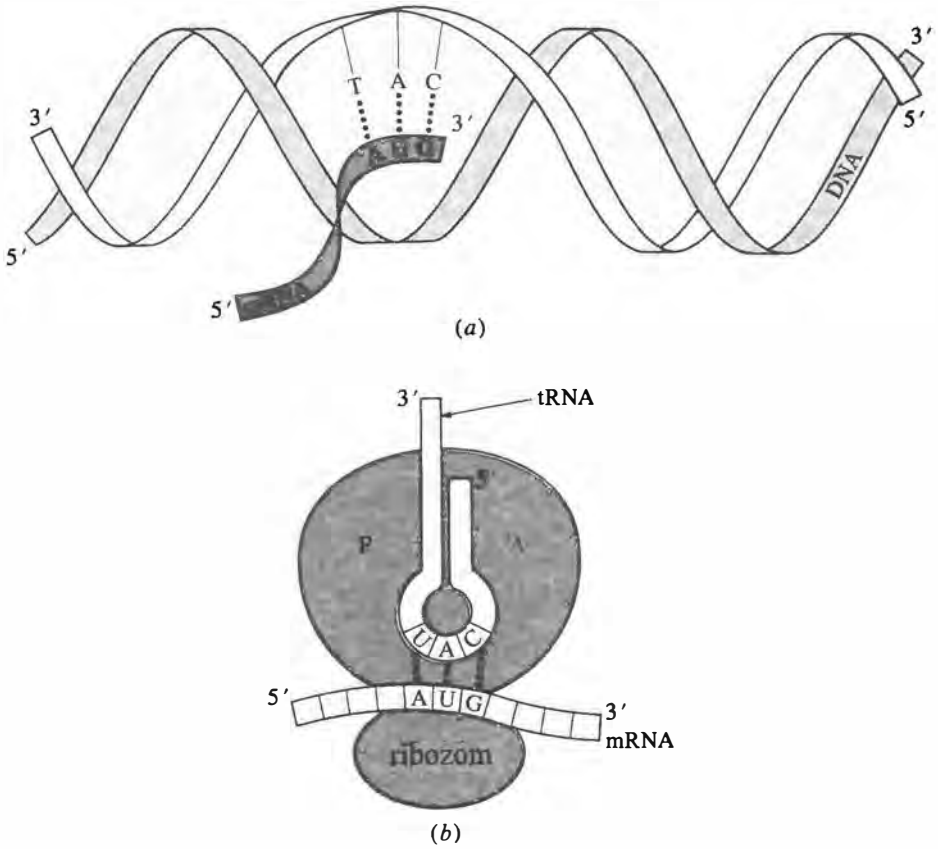
Böylelikle gerçek anlamda cansız bir materyalden çıkıp canlı bir organizmada kalıcı bir kalıtsal değişiklik yapan şeyin DNA olduğu ortaya çıktı. Kısa süre içinde bir dizi özelliğin bakterilerde dönüşüme duyarlı olduğu bulundu; bu durum DNA'nın önemli bilgi molekülü olduğu kavramına güçlü bir kanıt sağladı. 1952 yılında Alfred Hershey ve Martha Chase radyoaktif işaretleme ile gösterdiler ki bulaşıcı bir virüsün protein ve DNA'sı (bakteriyofaj) bakteriye ev sahipliği yapmak üzere yönlendirildiğinde hücreye girip yeni viral malzemeyi meydana getiren sadece DNA'dır. Virüsün proteinin bakteri hücresine bile girmediğinden dolayı DNA'nın bakteriyofajın genetik malzemesi olduğu sonucuna varıldı.

Genetik özelliklerin yeniden bir araya gelmesi bir zamanlar seksüel değişimi olmadığı düşünülen bir organizma olan bakteride meydana gelmektedir. Yeniden bir araya gelme sürecinin dikkatli biçimde incelenmesi göstermiştir ki bu süreç bir bakterinin açılan kromozomal halkasının kendisi boyunca bir alıcı bakteriye dönüştürülebileceği iki ya da daha fazla bakteri arasında bir protoplazmik köprünün (pili) oluşturulmasını içermektedir. Elektron mikroskobunda açıkça görüldüğü üzere bu konjugasyon süreci çoğalma esnasında her iki kaynaktan da genetik malzeme içeren yeni kromozomlarının oluşturulması ile sonuçlanabilir. Bakteri kromozomları çıplak DNA uzunlukları olduğu için bakterilerin eşeyli olarak yeniden birleşmesi DNA'nın başlıca kalıtımsal malzeme olduğu kavramını daha fazla güçlendirmiştir.

DNA'nın başlıca kalıtsal malzeme olduğuna işaret eden başka bir kanıt da transdüksiyonda bulunabilir. Bu fenomen, bazı yönleriyle dönüşüme benzer şekilde, bir virüsün değişimi etkileyecek bir vektör olarak rol oynamasıyla iki bakteri türü arasında genetik bilgi değişimini içerir. Viral DNA bir bakteriye girer, burada bakteri bilgi işleme sistemini yeni viral malzeme üretecek şekilde bozar. Bu süreç esnasında bakteri hücresi DNA'sının bir kısmı viral genomla birleşir. Virüs bir hücreden ayrılıp diğer hücreye bulaştığında ilk hücreden aldığı DNA'yı ikinci hücrenin DNA'sıyla birleştirmek için kendisiyle birlikte getirir. İlk hücrenin kalıtımsal özellikleri aynı zamanda ikinci hücrede ortaya çıkar. Virüsten bakteriye geçen sadece DNA olduğundan, bir bakteri hücresinden diğerine bu genetik bilgi aktarımı DNA'nın başlıca şablon malzemesi olduğunu gösterir. Transdüksiyon genetik mühendislik için başka bir teknik sunar. Yabancı gen malzemesiyle işlenmiş bir virüs, genleri bir alıcı hücreye getirmek için bir prob oluşturur.

7.3. İntronlar nelerdir ve genetik bilginin işlenmesini nasıl etkilerler?

Ökaryotik DNA'nın bir özelliği olan intronlar DNA'nın ekzonları arasında uzanan DNA bölgeleridir (müdahil uzantılarıdır). Ekzonlar proteine gerçekte nakledilen mesajı taşırlar, intronların ise sonunda nihai mRNA ürününden atılması gerekir. Başlangıçta hem intronlar hem de ekzonlar bir mRNA koduna kodlanır. İntronların ve ekzonların varlığı proteini yapmak için DNA'nın ana kodlarının yalnızca üçte biri kadarının kullanıldığı keşfedildiğinde ortaya



Şekil 7.8 Translasyonun Yönü

çıkarılmıştır. Oldukça karmaşık bir süreçte, intron bölümleri sadece ekzonlar için kodlama yapan olgun, ikincil bir mRNA üretmek için DNA'nın işlenmemiş ana kodlarından çıkarılır. Artık başlatma ve sonlandırma sinyallerinin bir genin içindeki her intronun başlangıcını ve sonunu göstermesi gerektiği anlaşılmıştır. İntronun nihai protein ürününün şekillendirilmesinde doğrudan yer almadığı gerçeğine rağmen, işlevsel mRNA'nın sentezi için gerekli olduğu açıktır. İntron bölümlerinin atılması işlemi RNA'nın enzim olarak katılımını içerir. Bu katalitik RNA, küçük nükleer ribonükleoprotein taneciği olarak bilinen bir protein-RNA taneciğinin parçasıdır.

7.4. Bir kodon 5′ ucundan okunduğunda dizisi C-A-T ise bu dizilime uyan antikodonun dizisi ne olacaktır? (İpucu: tRNA ile mRNA biribirine antiparaleldir.)

Transkripsiyonda DNA'nın 5′ ucu ile mRNA'nın 3′ ucu hizalı olduğundan, mRNA 3′ ucundan okunduğunda mRNA'nın tamamlayıcı baz dizisi G-U-A olacaktır. Urasilin RNA'da timin'in yerine geçtiğine dikkat etmek gerekir. tRNA'nın 5′ ucu ile mRNA'nın 3′ ucu hizalandığından, tRNA'nın 5′ ucundan okunduğunda baz dizisi C-A-U olacaktır (bk. Şekil 7.8). Urasilin yerine geçmesinin dışında, antikodonlar dönüştürdükleri orijinal DNA üçlemeleri ile aynıdır.

7.5. 50 S ribozomal alt birimin tRNA ile etkileştiği iki bölgesi vardır. Bunların birbiri ile bağlantısını (ilişkisini) açıklayınız.

Peptidil bölge veya P bölgesi olarak adlandırılan birinci bölge ilk tRNA-amino asit kompleksini alır. İkinci bir tRNA-amino asit kompleksi aminoaçil bölgesi veya A bölgesi olarak adlandırılan ikinci bölgeye taşınır. *Peptidil transferaz* enzimi iki amino asit arasında peptid bağının oluşmasını katalize eder ve dipeptit oluşumu neticesinde P

bölgesindeki tRNA serbest bırakılır ve ayrılır. Daha sonra ribozom mRNA'daki bir sonraki kodona taşınır ve böylece ikinci tRNA'yı ve ona bağlı olan dipeptidi A bölgesinden P bölgesine getirir. A bölgesi artık üçüncü bir tRNA-amino asit kompleksi almaya uygundur ve uzama süreci tekrar edilebilir.

7.6. Bir polizomun polipeptid zincirlerinin mRNA'nın 5′ ucunda mı yoksa 3′ ucunda mı daha uzun olmasını beklersiniz?

Translasyon mRNA molekülünün 5′ ucunda başlar. Ribozom mRNA boyunca 3′ ucuna doğru ilerlerken protein zincirine amino asitler ekler. Bu nedenle ribozom 3′ ucuna doğru ne kadar çok ilerlerse, proteine eklediği amino asitler ve proteini de o kadar fazla olacaktır.

7.7. Ökaryotik hücrelerde, üretilen yer üretilmekte olan proteinin tipini belirler mi ?

Evet, değişik protein sınıflarının sentezinde konumsal olarak birbirinden ayrı süreçler mevcuttur. Hücrenin sitoplazmik kısmında kalacak olan proteinler mRNA ve serbest ribozomların işbirliğiyle hücre özsuyunda sentezlenir. Öte yandan, ER'de (endoplazmik retikulum) yer alacak veya hücreden salgılanacak proteinler GER'de (granüllü endoplazmik retikulum) sentezlenir. İkinci durumda, mRNA translasyon için gerekli olan iki ribozom alt birimiyle işbirliği yaparak translasyon sürecini başlatır. Daha sonra, mRNA ve bağlı olduğu ribozom GER'e bağlanana kadar translasyon durur. Bu noktada dönüştürme işlemi yeniden başlar ve ribozomda sentezlenen polipeptit zinciri endoplazmik retikulum kanalına çıkarılır, buradan düz ER ve Golgi cisimciği boyunca geçip hücre dışına çıkar. Protein ER'nin kendisi için tasarlanmışsa doğrudan GER kanallarına katılır (birleşir).

7.8. Hücrede bulunan farklı RNA türlerini tartışınız.

Günümüzde RNA'nın 3'ten fazla tipi bilinmektedir ve her biri kromozomdaki spesifik bir gen tarafından kodlanır. Üç tip de genelde tek zincirlidir ancak bazı durumlarda zincir bölgesel bir çift zincirli yapı oluşturmak için kendisi üzerine katlanır. Ribozomda bir çeşit RNA bulunur (rRNA). Kromozomda üretilir, çekirdekçikte depolanır ve nihayetinde ribozomun bir parçası haline gelir. İkinci bir tür, genelde son derece uzun olan, transkripsiyon ürününü temsil eden mRNA'dır. Bu transkriptlerin varlık süreleri yapılacak olan proteinin kopya sayısına uygun olarak değişiklik gösterir. Transfer RNA (tRNA) RNA'nın üçüncü bir türüdür; aynı zamanda çekirdek DNA'sı tarafından kodlanır. En azından 20 farklı türde tRNA vardır, her biri 20 farklı türde amino aside karşılık gelir. Aslında 40 kadar spesifik tRNA bulunur. Her tRNA tek dizilidir ancak bir yonca yaprağı oluşturacak şekilde kendi üstüne geriye doğru katlanır. Dört kavis oluşturulur ve ikinci kavisin serbest ucu antikodon olarak bilinen, mRNA'daki özel bir kodona bağlanan bir üçlü dizi içerir. Molekülün 3′ ucunda, uç bir CCA kodonu tRNA tarafından taşınan aktive edilmiş amino aside bağlanır. Çekirdekte ayrıca intronların atılmasında rol oynayan bileşenler gibi birkaç özel tip RNA bulunur. Organellerde (mitokondri, kloroplast) DNA'dan üretilen bazı RNA'lar, çekirdek DNA'sı tarafından üretilen RNA'lardan kodlama sıralamaları açısından biraz farklıdır.

7.9. Arthur Kornberg aktive edilmiş nükleotitler, bir DNA parçası ve gerekli enzimleri içeren hücre ekstraktı ile yaptığı çalışmada yeni DNA'nın cam tüpte sentezini orijinal parçayla aynı olacak şekilde gerçekleştirmişti; bu DNA'nın kendini kopyalamada kalıp işlevi gördüğü inancını desteklemektedir. Öte yandan, bu deneyler kopyalamanın korunumlu mu yoksa yarı korunumlu mu olduğuna ışık tutmuyordu (yani, orijinal DNA'ya dokunulmadan, yenisiyle melezleştirilmeden kaldı mı yoksa bir şekilde diğeri ile aynı bir çift sarmalın sentezini etkiledi mi?) DNA kopyalamanın yarı korunumlu doğasını daha sonra Matthew Meselson ve Franklin Stahl iki nitrojen izotopu kullanarak gösterdi. Bunun nasıl yapılmış olabileceğini düşünüyorsunuz?

Meselson ve Stahl replikasyon (kopyalama süreçleri) esnasında her bir DNA zincirinin kaynağını özellikle belirlemek için iki nitrojen izotopu olan ^{14}N ve ^{15}N'yi kullandılar. ^{15}N'den türetilen bazları içeren zincirler (ağır zincirler), nükleotit sentezi için sadece ^{14}N'nin bulunduğu bir ortama inkübe edildiğinde, tek bir replikasyon döngüsü ortalama zincir ağırlığında DNA üretti. Dikkatli analizlerde tüm DNA'nın bir ağır zincir (eş ^{15}N dizisinden alınmış) ve bir hafif zincir (^{14}N'den yeni yapılmış) içerdiği görüldü. Bu açıkça gösterdi ki DNA kopyalaması yarı korunumlu biçimde meydana gelmekteydi.

7.10. DNA replikasyonundaki (kopyalamasındaki) genel olayları ve bunları meydana getirmede rol oynayan enzimleri ve diğer proteinleri gösteren bir akış şeması oluşturun.

DNA çift sarmalı $\xrightarrow{\text{topoizomeraz}}$ **Zincirin çentiklenmesi** $\xrightarrow{\text{helikazlar}}$ **Açılma** $\xrightarrow{\text{SSB Protein}}$ **Baskının rahatlatılması ve kararsızlaştırılması** $\xrightarrow{\text{primaz}}$ **Başlama** $\xrightarrow{\text{DNA Polimeraz}}$ **Uzama** $\xrightarrow{\text{DNA Ligaz}}$ **Çentiklerin kapatılması**

7.11. DNA replikasyonunun yönü 5′ ucundan 3′ ucuna olduğu için ve çift sarmalın iki zinciri antiparalel olduğundan kesintisiz replikasyon (kopyalama) kalıp dizilerin sadece birinde mümkündür (3′-5′ kalıp zincir). Replikasyonun 5′-3′ kalıp zincirde nasıl meydana geldiğini düşünüyorsunuz?

İkinci kalıp zincir için çatallanma hareketi (sarmalın açılışı) 5′-3′yönündedir ve bu nedenle kalıp zincir üzerinde 3′-5′ yönünde hareket ederek sadece 5′-3′ yönünde bir zinciri uzatabilecek olan polimerazlar, ikinci kalıp zincirin replikasyonu için çatallanmanın tersi yönünde hareket etmelidir. Polimerazlar açılan sarmal tarafından açığa çıkarılacak kalıptaki yeni uzantılar için bekleyip daha sonra replikasyon çatalının gerisine doğru çalışmak durumunda oldukları için bu kalıpta kopyalama sürekli olamaz (geciken zincir). Sonuç olarak oluşan bağlantısız parçalar (Okazaki fragmentleri) bir zincir oluşturmak üzere birleştirilir.

7.12. Kopyalama ökaryotlarda (saniyede 40-50 baz çifti) prokaryotlarda olduğundan (saniyede 500 baz çifti) çok daha yavaştır ancak ökaryotik genom çok daha karmaşıktır. Sizce ökaryotlarda yavaş kopyalanma hızını telafi etmek üzere hangi mekanizma gelişmiştir?

Prokaryotlardaki replikasyon tek bir orjinden (merkezden) veya başlangıç noktasından başlama eğilimindedir. Ökaryotlarda replikasyon birçok başlangıç noktasından başlar. Bu nedenle her replikondaki (replike olan parçalar) kopyalama hızı yavaş da olsa, replikonlar çok daha küçüktür ve bu yüzden toplamda kopyalama daha az zaman alır.

7.13. Kimyasal mutajenler ve iyonlaştırıcı radyasyon mutasyona nasıl yol açabilir?

Kimyasal mutajenler doğal yolla meydana gelen bazları taklit edebilir ve DNA zincirine eklenip transkripsiyonu engelleyebilirler. Bazı durumlarda bir kimyasal mutajen bazlarda birini diğerine dönüştürecek şekilde rol oynayabilir ve böylece bir yer değiştirme (substitution) gerçekleştirir. Bir maddenin mutajenik kapasitesi karsinojenitesine bağlı olabilir çünkü kanser yapıcı özelliklerin hücreye girişi hücrenin normal bilgi işlemesinde bir değişikliğin yapılmasını içerebilir.

İyonlaştırıcı radyasyonun temel etkisi, büyük olasılıkla, DNA dizilerini kırmasıdır. İkinci olarak iyonize radyasyon; eklemelere, silmelere veya baz değişimlerine yol açabilir. Ultraviole radyasyona maruz kalındığında aynı zincir üzerindeki iki bitişik timin bazı arasında bağ oluşturarak (timin dimerleri) bir mutasyon mekanizması oluştuğu görülmektedir. Oluşan bu timin dimerleri bu noktadan sonra komşu zincirdeki tamamlayıcı bazlarına (adenin) bağlanamaz; bu durum dimer oluşan bölgelerde hem replikasyonu hem de transkripsiyonu büyük ölçüde engeller (T-T).

7.14. Klonlamanın en genel haliyle bütün organizma ile ilgili olmasına rağmen, makromoleküler düzeyde spesifik genler klonlanabilir. Spesifik bir genin, reverse transkriptaz enzimi kullanarak çok sayıda kopyasını elde etmek için bir yol öneriniz.

Reverse transkriptaz bir RNA kalıbından DNA oluşumunu katalize eder. İstenilen gen tarafından kodlanan proteini aktif olarak üreten bir hücrede, gene karşılık gelen mRNA izole edilebilir. Bu mRNA reverse transkriptaz yoluyla istenen geni içeren bir DNA molekülü oluşturmak için kalıp olarak kullanılabilir. Daha sonra bu molekül plazmide yerleştirilebilir ve hücreler bölündükçe plazmidi absorbe eden bir bakteri kültüründe genin çoklu kopyalarını yapmak için kullanılabilir.

7.15. Genetik mühendisliğinin gelişmesi birçok ahlaki ve bilimsel kaygıyı gündeme getirdi. Bunlardan bazıları ne olabilir?

Birçok bakteride rekombinant çalışmalarında kullanılan plazmidler antibiyotiklere direnç kazandıran genler içerir. DNA naklinin ilk denemelerinde bilinen tüm antibiyotiklere karşı dirençli olacak bakterilerin yaratılmasından korkuluyordu. İnsan nüfusunda hızla yayılacak kontrol edilemeyen bir salgın ihtimali, genetik malzemelere müdahalenin sonuçlarının düşünülmesinde ortaya çıkan birçok kaygıdan sadece biriydi.

Klonlama da, bilimsel ve etik soruları gündeme getiriyor. Klonlama tekniği, genetik materyalin yeniden birleştirilmesinde seksüel süreci içermediğinden çeşitlilik sağlayan bir mekanizmayı devre dışı bırakır. Bu durum organizmanın adaptasyon potansiyelini olumsuz etkiler ve onu seçilim baskılarına karşı savunmasız kılar. Olası bir insan klonunun yasal durumuyla ilgili de sorular vardır. Bu klon bir bireyin genetik kopyası olacak ancak klona genetik bir katkısı olmayan taşıyıcı bir kadından dünyaya gelecektir. Klonun ebeveynlerinin kimler olacağı, klonlanmış bireyin aile ilişkilerinin ne olacağı vb. sorular mevcuttur. Bu kaygılar biyologlar kadar yasal ve dini toplulukları da ilgilendirir. Bazı ülkelerde genetik mühendislikle ilgili etik ve biyolojik konuları ele almak için özel paneller düzenlenmiştir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

7.16. 1964'te Marshall Nirenberg UUU kodonunun, (*a*) glisin (*b*) triptofan (*c*) valin (*d*) treonin (e) hiçbiri, amino asidi için mRNA kodonu olduğunu göstererek genetik kodu kırmıştır.

7.17. Pnömokok'un virulansı, (*a*) kromozom (*b*) ribozom (*c*) kapsül (*d*) lizozom (*e*) hiçbiri, ile ilişkilidir.

7.18. DNA ilk olarak, (*a*) Feulgen (*b*) Griffith (*c*) Mendel (*d*) Miescher (*e*) Hiçbiri, tarafından keşfedildi.

7.19. Ökaryotik kromozom, (*a*) DNA (*b*) Protein (*c*) RNA (*d*) Nükleozom (*e*) Hiçbirini, içerir.

7.20. Adenin ve Timin bazları arasında 3 hidrojen bağı vardır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.21. DNA sarmalının bir tam turu 10 baz uzunluğundadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.22. Watson ve Crick etkileyici verilerinin önemli bir bölümü Rosalind Franklin'in X-ışını kırınım fotoğraflarından alındı.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.23. DNA'nın iki helikal zinciri kovalent bağlar tarafından bir arada tutulur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.24. DNA Polimeraz, mRNA'nın oluşumuna katkıda bulunur.
(a) Doğru (b) Yanlış

7.25. Meselson ve Stahl DNA'nın yarı korunumlu (semikonservatif) çoğaldığını açık bir şekilde göstermiştir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.26. Promotor bölge transkripsiyonda rol oynar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.27. Birincil transkripsiyon ürünü (transkript) intronların varlığından dolayı olgunlaşmış mRNA'dan çok daha uzundur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.28. Genetik kodun translasyonu ribozomda gerçekleşir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.29. Prokaryotların dairesel (sirküler) kromozomlarında intronlar bulunur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.30. Transfer RNA (tRNA) çift zincirlidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

7.31. Hangisi daha uzundur ? (*a*) tRNA (*b*) mRNA

7.32. Hangisi daha kararlıdır ? (*a*) DNA (*b*) mRNA

7.33. Hangisi daha büyüktür ? (*a*) Pürinler (*b*) Primidinler

7.34. Hangisi daha komplekstir ? (*a*) İnsan kromozomu (*b*) Bakteriyel kromozom

7.35. Hangisi daha ağırdır ? (*a*) Riboz (*b*) Deoksiriboz

CEVAPLAR

7.16 (*e*)
7.17 (*c*)
7.18 (*d*)
7.19 (*e*)
7.20 (*b*)
7.21 (*a*)
7.22 (*a*)
7.23 (*b*)
7.24 (*b*)
7.25 (*a*)
7.26 (*a*)
7.27 (*a*)
7.28 (*a*)
7.29 (*b*)
7.30 (*b*)
7.31 (*b*)
7.32 (*a*)
7.33 (*a*)
7.34 (*a*)
7.35 (*a*)

BÖLÜM 8

Hücre Bölünmesi

8.1 Hücre Döngüsü ve Yaşam Döngüsü

Pek çok ökaryotik hücre orijinal (ana) hücrenin dağılmış materyalini içeren yeni hücreleri üretmek için olağan döngüsünde bölünür. Çekirdek materyalinin özellikle kromozomlarının dağılımı, mitoz olarak bilinir. Sitoplazma bölünmesi ise sitokinez olarak adlandırılır. Bu işlemler (Şekil 8.1) hücre döngüsü olarak bilinen daha büyük mekanizmaların bir parçasını yani hücre içerisinde hücre büyümesini izleyen ritmik büyüme tekrarlarını oluşturur. Çoğu hücrede bütün döngü (G_1'den sitokineze kadar) birkaç saat içerisinde tamamlanır. Diğer hücrelerde bu süreç birkaç günü alır ve kalıcı olarak bir fazda durdurulur.

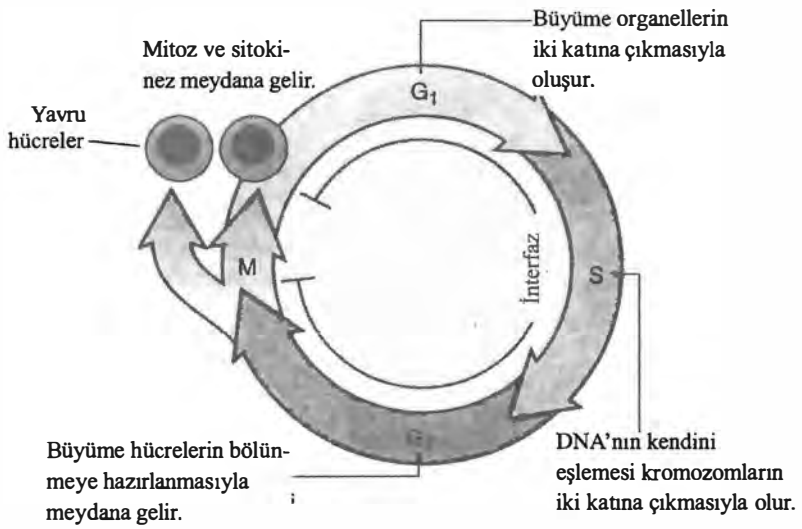
Hücrelerin önemli vejetatif fonksiyonları G_1 boyunca gerçekleşir. Bu fonksiyonlar büyümeyi, organellerın sayıca artmasını, hücre içi ve dışındaki kullanılacak materyallerin üretimi gibi işlemlerin tamamını kapsar. Bölünmeye devam etmeyecek olan bu hücreler genellikle döngülerinin G_1 safhasında dururlar. S periyodu boyunca, çekirdek DNA'sı (çekirdeğin ve kromozomlarının bir sonraki bölünmesine hazırlık olarak) ikıye katlanır. Kromozomlarla ilişkili olan proteinler bu aşamada da oluşabilir. Bununla birlikte hücrenin metabolik aktivitesi önemli ölçüde azalır.

Bu aşamayı izleyen süreçte 2. ara faz yani G_2 aşamasında yani kromozom hareketleri için gereken özelleşmiş yapılar meydana gelir ve hücre replikasyonu organize edilir.

G_2 fazının mitoz için aşılması neticesinde hücreler aktif olarak bölünmeye başlar. Kromozomlar görünür hale, gelir sıralanma hareketine başlarlar ve sonra bir set replika (kromatitler) hücrenin her bir kutbuna hareket eder. Sitoplazma bölünür ve iki yeni hücre ana hücrenin içeriklerinden oluşur. Hücre döngüsü yeni bir G_1 fazı ile başlamaya hazırdır.

Yaşam Döngüsü

Eşeysiz (aseksüel olarak) üreyen ender görülen tek hücreli organizmalarda hücre yaşamı boyunca gerçekleşen olaylar dizisinin tümüne hücre döngüsü denir. Eşeyli üreyen organizmalarda, ister tek hücreli ister çok hücreli olsun hücre döngüsü pek çok karmaşık olaylar dizisini içine alır. Eşeyli üremede devam eden iki önemli olay gerçekleşir. Bunlardan biri, iki farklı kaynaktan gelen genetik materyali kapsayan özel üreme hücrelerinin (*gametlerin*) birleşmesidir. Bu birleşim ürünü de zigottur. Bazı organizmalarda gametler birbirlerinden farksızdır ama bazı organizmalarda dimorfiktirler yani sperm ve yumurta olarak özelleşmişlerdır. Bu hücreler organizmadaki üreme dışındaki (somatik) hücrelerde bulunan kromozom sayısının yarısına sahiptirler. Gametler ister benzer (*izogamet*) isterse de farklı (*heterogamet*) olsun birleşme fertilizasyon (döllenme) olarak adlandırılır ve kromozom sayısının iki katına çıkmasıyla sonuçlanır. Her gamet genellikle bir set kromozom içerir ve döllenme iki set kromozomlu bir zigot (döllenmiş yumurta) oluşturur. İkinci durum diploid aşama olarak adlandırılır ve 2n olarak gösterilir, sadece bir set kromozomun varlığı haploid aşama olarak adlandırılır ve ln olarak gösterilir. Mayoz olarak adlandırılan kromozom indirgenmesi olayı, bir eşeyli üremenin bir diğerine karışmasıdır. Diploit hücrelerde meydana gelen mayozda dörde kadar haploid hücre üretilir. Bir seri başarılı eşeyli üreme sonucu oluşan birleşmeler birbirine karışan mayoz aşamaları olmaksızın gerçekleşemez. Çünkü kromozom sayısı her döllenmede iki katına çıkma eğilimindedir.



Şekil 8.1 Hücre döngüsü

Çok hücreli organizmalarda, haploit ve diploit fazlarla ilişkili genellikle karakteristik bir organizmik form vardır.

ÖRNEK 1 Eğrelti otunun yaşam döngüsünde en belirgin faz diploit durumdur. Diploit hücrelerden oluşmuş eğrelti otu bitkisi sporofit olarak adlandırılır. Kök, gövde ve yapraklardan oluşur. Mayoz, yaprağın alt kısımda bulunan bir grup özelleşmiş kesede meydana gelir ve bu sırada çok sayıda haploit spor üretilir. Bu sporlar keselerden ayrılır ve haploit gametleri (çok küçük kalp şeklindeki yapılar) oluşturmak için bölünürler. Bu gametofit bitkilerin içinde sperm ve yumurta üretilir ve diğer bir sporofiti meydana getirmek için üremede birleşirler. Bu haploit gametofitten diploit sporofite dönüş *dölalmaşı* (metagnenez) olarak adlandırılır.

8.2 Kromozomlar Paketlenmiş Genler Gibidir

Her hücrenin aktivitelerini yerine getirebilmeleri için gerekli bilgi hayati önem taşıyan bir model molekül içinde bulunur. Yaşamın bu önemli molekülü 1940'lardan itibaren DNA olarak bilinmektedir. Virüslerin sadece kesin olarak canlı kabul edilmeyen bazı suşları RNA'yı model molekül olarak kullanırlar. Bakterilerde bakteri kromozomunu oluşturan çıplak DNA'nın tek dairesel zinciri hücrenin hemen hemen bütün DNA'sını içerir. Bazı DNA'lar küçük halkacıklar şeklinde kromozomun dışında bulunurlar (plazmidler, Bölüm 7). Ökaryotlarda kromozomlar çok sayıda düz doğrular şeklinde bulunurlar. Ökaryot kromozom DNA'sı histon adı verilen küçük temel proteinlerle sıkı bir ilişki içindedir. Bir set yani 8 histon molekülü nükleozomu oluşturur, etrafında da yüzlerce baz çifti büyüklüğündeki DNA sarılı şekilde bulunur (Bölüm 7, Şekil 7.5'i incele). Tüm kromozom tekrarlayan nükleozom birimlerinden oluşur. Dahası DNA'nın bükülmesi nükleozomların birbirlerine yaklaşmasına yol açar ta ki kromozomların 30 nm genişliğinde kromatin iplikleri şeklinde yoğun bir bant olarak görününceye kadar. Mitoz boyunca, bantlar kendileri kıvrılırlar ve hücre döngüsünün bu fazında kromozom olarak görülen karakteristik kalınlığını üretirler.

Hem prokaryotlarda hem ökaryotlarda genler kromozom boyunca DNA'nın özel parçaları şeklinde bulunurlar. Prokaryotlarda, yapısal genler devam eden bir sıra halinde kromozom parçaları boyunca uzanırlar, sadece düzenleyici bölgeler (regülatör bölgeler), trankskripsiyonla ilişkili başlangıç ve bitiş sinyallerinin açık veya kapalıya dönmesine göre ayrılırlar (Bölüm 7). Ökaryotlarda, DNA bükülmüş nükleozom birimleri halinde paketlenir. Bu bobine sarılmış zincir yapısı özel gen birimlerinden belirgin bir şekilde ayrılmazlar fakat genetik materyal kromozom içinde özel bir bölge olarak yer alır. Tipik bir genin kromozom boyunca dört nükleozom biriminden meydana geldiği tahmin edilir. Ökaryot kromozomlarında, DNA'nın onda birinden daha azının gerçekte bir proteine dönüştüğü gösterilmiştir. Prokaryotik kromozomlar tek bir birim olarak bulunurlar (haploit) ve her bir gen homolog kromozomunda aynı işlevi gören genle ilişki halinde olmadan ifade edilebilirler. Organizmaların yaşam döngülerinin çoğunda ökaryot kromozomlar homolog çiftler (diploit) halinde bulunur ve gen ifadeleri gen-gen etkileşimiyle değişime maruz kalır. Prokaryotik formlardaki pek çok gen tek zincirli dairesel kromozomlar içindedir, birkaç tane de olsa bazıları plazmit üzerinde bulunurlar. İntron içermezler. Ökaryotlarda, genler türün karakteristik yapısını oluşturacak şekilde kromozomun tümü boyunca dağınık halde bulunurlar. Her tür belli sayıda ve morfolojik karakterde (karyotip) kromozom setine sahiptir ve belirli genler genellikle spesifik bir kromozomun aynı lokusunda bulunurlar. Kromozomların sayısındaki ya da yapılarındaki değişimler genellikle genetik bozukluklarla ilişkilidir.

ÖRNEK 2 İnsanlar için normal karyotip 23 çift kromozom içerir. Kromozom çiftleri ilgili büyüklüklerine göre numaralandırılırlar. Bu 23 çift, seks kromozomlarını da içerir. Dişilerde bir çift X kromozomu, erkeklerde X ve Y kromozomu vardır. Bazı insanların üç çift 21. kromozomu bulunur. Bu durum *trisomi* olarak bilinir ve Down *Sendromu* ile ilişkilidir. Bu insanlarda gelişmede yavaşlık ve büyümede anormallikler görülebilir. Karakteristik yuvarlak yüzleri ve epikantik katlanmaya sahip göz yapıları vardır. Yaşamlarının ileri safhalarında sıklıkla lösemiye yakalanırlar.

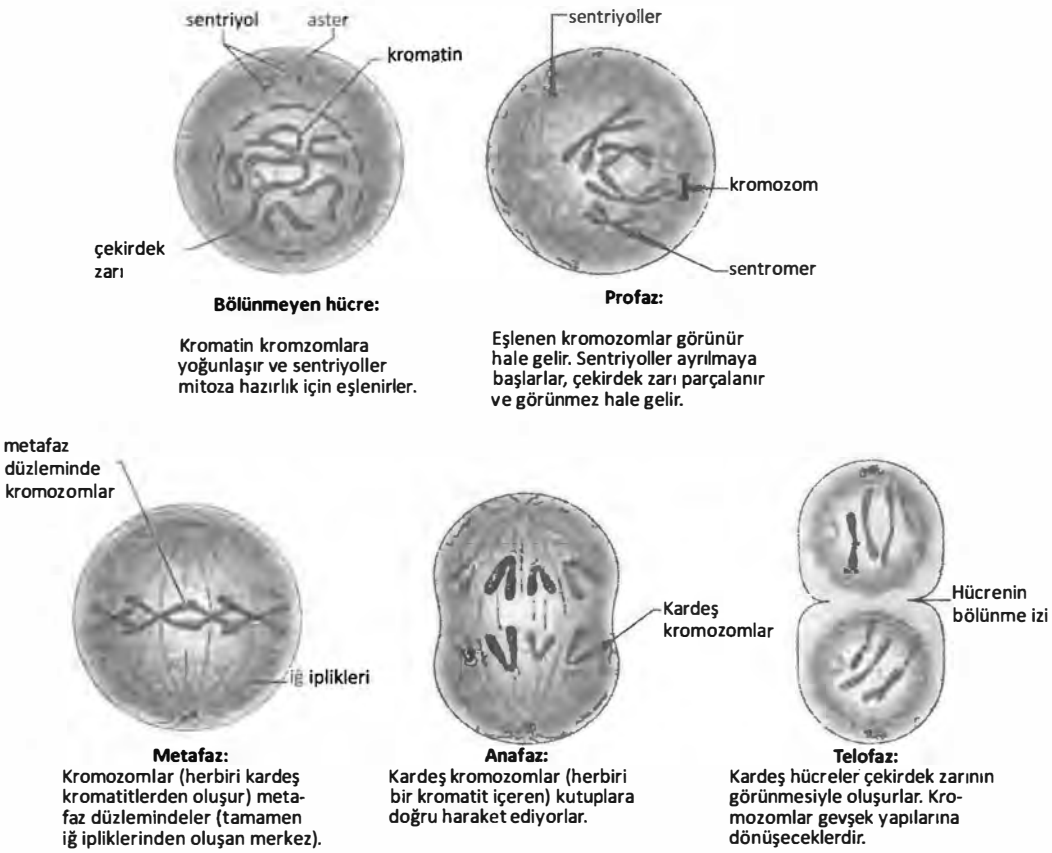
8.3 Mitoz

Mitoz bölünme ana hücreden gelen kromozomların eşit olarak iki yeni hücreye dağıldığı bir süreçtir. Mitozdan önceki interfazın S fazı boyunca her bir kromozom eşlenir. İki kromozomal iplikçik (kromatitler) genetik materyal bakımından birbirinin aynısıdır ve sentromer adı verilen boğumla birbirlerine bağlanırlar. Sentromer içerisinde bir veya birden fazla kinetokor olarak bilinen protein halkaları vardır. Kinetokorlar kromozomların iğ ipliklerine bağlanması sırasında ve kromozomların bir sonraki hareketlerinde önemli bir rol oynarlar.

Mitoz 4 ana aşamadan oluşur: profaz, metafaz, anafaz ve telofaz. Profaz bölünmenin ilk ve kısmen uzun aşamasıdır, çekirdek zarı kaybolur ve iğ iplikleri oluşur.

ÖRNEK 3 Pek çok hayvan hücresinde ve bazı mantarlarda sentromer bölgesi çekirdek zarının hemen dışında bulunur. Sentromer içerisinde iki çift sentriyol vardır. Sentriyoller çift halinde bulunurlar, her biri silindirik çubuk şeklinde birbirine dikey şekilde uzanır. Sentriyol çifti hücrenin zıt kutbuna doğru haraket eder, burası sentriyol çiftinin hücrenin iğ iplikleriyle ilişkili olarak göründüğü yerdir. Sentriyoller interfaz esnasında replike olurlar yani kopyalanırlar. Sentriyollerin göründüğü zaman asterler olarak bilinen mikrotübüler raylar dizisi sentriyollerin etrafında hücrenin her bir kutbunda yıldız benzeri kümeler halinde oluşabilirler. Sentriyoller ve asterler yüksek yapılı bitkilerde nadir de olsa görülebilir. İğ ipliklerini meydana getiren mikrotübüler iplikler bitkilerde varil (fıçı) benzeri bir yapı oluştururlar fakat hayvanlarda iğ ipliklerinin her birinin sonu işaretlenir. Bu fark sentriyollerin etkisiyle ilişkilendirilebilir.

Kromozomlar yoğunlaşır ve hücrenin ekvatoryal (orta) düzleme doğru haraket etmeye başlarlar. Metafaz, kromozomların ekvatoryal düzlem boyunca düz bir şekilde sıraya girmesi olarak karakterize edilir. Anafazın başlangıcında, her bir kromozomun sentromeri bölünür ve böylece kromatidler bu aşamada ayrı birer kromozom olarak görülür. Demir gibi bağlanan iğ ipliklerinin rehberliğinde, her bir çiftin bir kromatiti bir kutba, diğeri zıt kutba doğru hareket eder.



Şekil 8.2 Mitoz (Hayvan). Kaynak: Sylvia S. Mader'den Biyoloji, 8. Basım, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill şirketinin izniyle yeniden üretilmiştir.

ÖRNEK 4 Kromozomların mitoz (ve mayoz) boyunca olan kesin yer değiştirme hareketleri büyük bir ölçüde iğ iplikleri sayesinde olur. Bu sert, yarıkatı mikrotübül ağı en az üç tip boş iplikten oluşur. İpliklerden bir tipi kutuplardan sürekli olarak neredeyse diğer zıt kutuba uzanacak kadar uzar ve zıt kutuptaki ipliklerle üst üste çakışır. Diğer tip iplik sentromer içerisindeki kinetokor halkalarına bağlıdır ve hatta bu kinetokor yapısından çıkmış olabilir. Üçüncü tip boş alan içerisinde oluşur ve diğer zıt kutba yer değiştiren kromatitleri ayırır.

İğ ipliklerinin ana alt ünitesi mitoz öncesinde hücre içerisinde önceden oluşur. Böylece, iğ iplikleri takımı, takım olmasalar da oldukça hızlı bir şekilde oluşurlar.

Kromozomların ikili yapılarına rağmen, mitozun erken safhasında tek bir sentromer bölgeleri bulunur, her biri kendi kinetokoruna sahip iki kromatit iplik mikrotübüllerinden uzanabilirler. Bir kromatitin kinetokoru bir kutbun mikrotübülleriyle ilişkiliyken, kardeş kromatitin kinetokoru da diğer kutupla ilişkilidir. Bu her kromatitin kardeş kromatitine zıt yönde haraket etme yeteneğine göre hesaplanır. Sentromer analizi baz içeriğinin kendine özgü olduğunu belirtir.

Kromozomlar zıt kutba ulaştığında, mitozun son fazı yani telofaz başlar. Kromozomlar süpersarımını kaybetmeye başladığında yavaş yavaş boyanabilirliklerini de kaybederler. Profaz boyunca kaybolma eğiliminde olan çekirdekcik belirli kromozomların özel nükleolar organize bölgesinde oluşmaya başlar. İğ iplikleri makromoleküllerine parçalanır ve yeni çekirdek zarı iki tane birleşmiş her bir kromozomlar kümesi etrafında ayrı ayrı kutuplarda oluşmaya başlar. Telofaz geriye doğru işleyen bir profaz olarak kabul edilebilir.

Çekirdek bölünme olaylarının tamamlanmasıyla *sitokinez* olarak bilinen sizoplazma bölünmesi başlar. Hayvanlarda ve bitkilerde farklı şekilde meydana gelmesine rağmen sonuçlar aynıdır: iki ayrı hücrenin oluşması.

Hayvan hücrelerinde, hücrenin bölünme izi ekvatoryal düzlem boyunca olan bölgede hücrenin yüzeyinin büzülmesiyle başlar. Bu iz, ana hücre iki hücreye bölünene kadar büyür ve derinleşir. Bu iki hücrenin her biri önceki mitozun bir sonucu olarak bir bütün kromozomu içerir. Bazı ilkel bitkilerde, tam bölünme gerçekleşene kadar plazma zarında ve yüzeyde bulunan hücre duvar materyalinde içsel bir büyüme görülür fakat, bütün yüksek yapılı bitkilerde sitokinez ekvatoryal düzlem çizgisi (eski eksenin merkezi) boyunca uzanan iç hücre katmanının oluşumuyla hücrenin ortasının kenarında başlar. Önce çoğu proteinlerden meydana gelen halka yapılı fragmoblast gözlemlenir ve daha sonra yassılaşmış hücre plağı oluşumu görülür. Bu plak yapısı kademeli olarak hücre yüzeyine kadar genişler ve iki yeni hücreye bölünür. Yeni hücre duvar materyali hücre bölünmesi işlemini tamamlamak için golgi aparatından türetilen membranöz keselere getirilir. Prokaryotlarda (bakterilerde ve mavi-yeşil alglerde) hücre bölünmesi daha az karmaşıktır. Dairesel DNA'nın tek zinciri plazma membranına bir ucundan bağlanıp hücrenin bütün karyotipini meydana getirir. Bölünme sırasında kromozom eşlenmeye başlar. Eşlenme tamamlandığında, oluşan kromozomlar plazma membranına bağlanır. Tüm hücre kromozom eşlenmesinden önce uzamaya maruz kalır böylece sitokinez çabuk bir şekilde meydana gelir ve bunu eşlenen kromozomların membrana bağlanması izler. Yeni sentezlenen zar ve hücre duvarı materyali hücrenin orta çizgisi boyunca yüzeyden uzar ve iki yeni yavru hücreye tamamen bağımsız birimleriyle ayrılır.

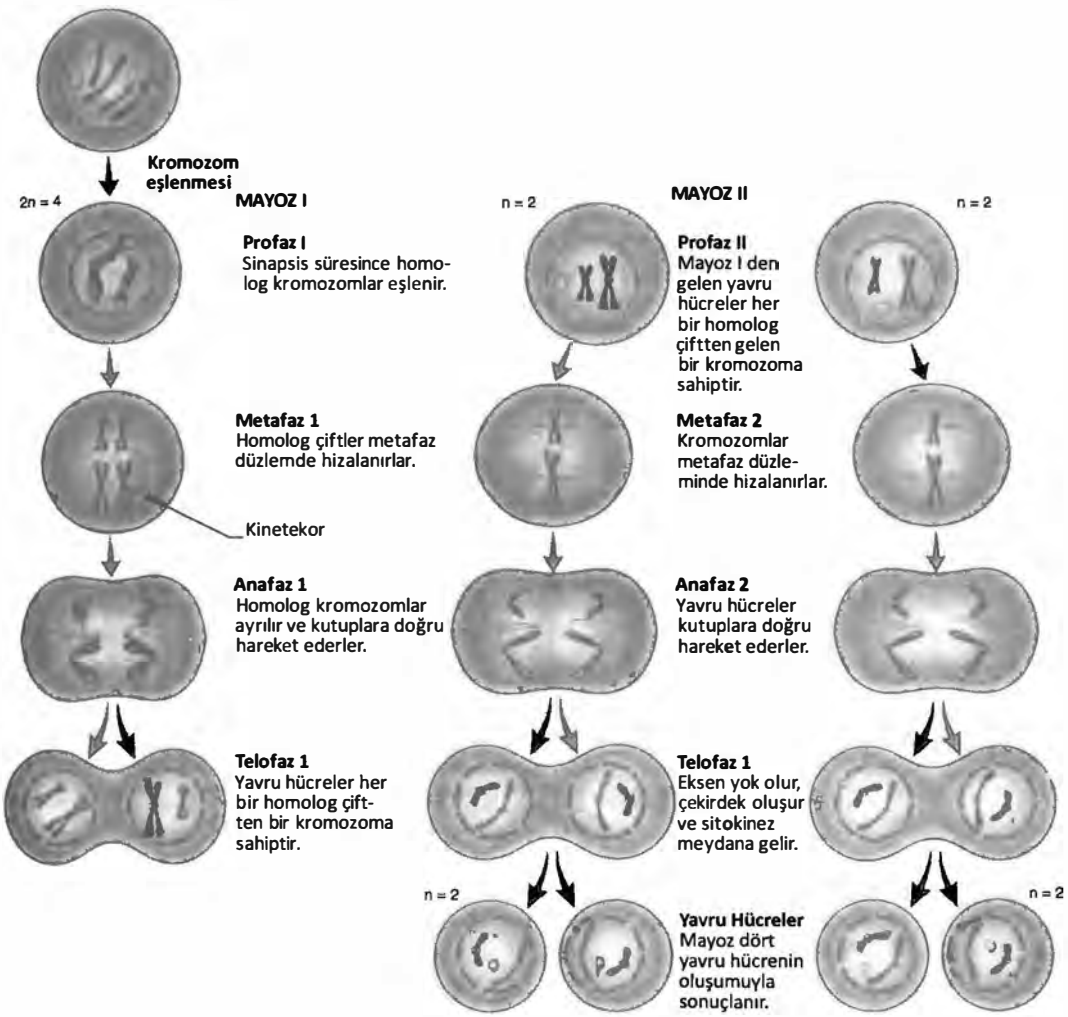
8.4 Mayoz

Eşeyli üremede gametlerin birleşmesi her zaman kromozom sayısının iki katına çıkmasıyla sonuçlanır. Kromozom sayısı bakımından normal şartların devamlılığını sürdürmek için, gametlerin birleşmesinin diploitten ziyade haploit olabilmesi hücre bölünmesinin homolog kromozomlarının kusursuz çiftleşmesinden dolayıdır. Mükemmel bir şekilde gerçekleşen bu işlemler süreci *mayoz* olarak adlandırılır. Mayoz, Yunanca azalmak anlamına gelir ve muhtemelen mitozun ve mitozla ilişkili pek çok özelliğinin modifikasyona uğramasıyla evrimleşmiştir.

Hayvanlarda, iki aşamada gerçekleşen mayoz bölünmeyle haploit gametler oluşur ve bunların birleşmesiyle de diploit zigot oluşur. Pek çok alg hücresinde, döllenmeden sonra bu organizmaların baskın yaşam formunu oluşturan haploit hücreleri meydana getirmek için mayoz bölünme hızlı bir şekilde gerçekleşir. Çoğu bitki hücresinde, mayoz bölünme bazen döllenmeden sonra bitkilerde meydana gelen haploit ve diploit fazın değişmesiyle olur. Daha ilkel bitkiler, yaşam döngülerinin büyük bir kısmını haploit (gametofit) aşamada geçirirler, yüksek yapılı bitkilerde ise diploit (sporofit) aşama baskındır. Yaşam dünyasında mayoz sürecinde meydana gelen bu değişimin yani eşeyli üreme sonucu meydana gelen kromozom sayısındaki artışı telafi etmek için araya giren bir azalma işleminin bütün organizmalardaki başarısını anlamak zor değildir.

İlk Mayoz Bölünme

Mayoz mitozla aynı şekilde başlar (Şekil 8.3): Her bir kromozom interfazın S fazında eşlenir ve profaz, eş kromozomların her birinin yoğunlaşmasındaki ve katlanmasındaki artış ile G_2'den sonra başlar. Mitozda olduğu gibi çekirdek zarı parçalanmaya başlar, sentriyoller hücrenin zıt kutuplarına doğru hareket ederlerken kromozomlar ekvatoryal düzleme doğru hareket etmeye başlarlar. Mikrotübüllerden iğ iplikleri oluşmaya başlar ve çekirdekçik kaybolur. Fakat önemli farklılıklar bundan sonra göze çarpar. Birinci mayozun profazı mitozdaki profazdan çok daha uzundur, daha geniş işlemler sürecine sahiptir ve alt fazlara bölünmüştür. En önemli farklılık ise profazın erken safhasında yani homolog kromozomların bilinmeyen bir şekilde çiftler (*sinapsis*) halinde bir araya gelmesiyle görülür. Homolog kromozomlar bir ya da birkaç yerden birbirlerine temas ederler. Daha sonra *tetrat* olarak bilinen birbirleriyle ilişkisi olan dörtlü sıkışmış yapıyı oluşturmak için fermuarlanır. Ne zaman ki tetratlar profazın geç evresinde gevşemeye başlar o zaman, her bir tetrattan gelen bireysel kromozomlar ayrılmaya başlar. Bu noktada, halen homolog kromozomların kromatitleri arasında fiziksel ilişkiler devam edebilir. Birbirlerinden ayrılma eğiliminde olan homologların yapışma bölgelerine kiazmata (tekil olarak: kiazma) adı verilir. Homologların çeşitli bölgelerinde oluşan kiazmata bir kromatitin bir parçasının bir noktasını gösterir ve fiziksel olarak ayrılan her bir kromatit



Şekil 8.3 Mayoz

homolog kromozom üzerindeki ilgili kromatitiyle yer değiştirir. İki homolog kromozomun kromatitleri arasındaki parça değişimi *krossing over* olarak bilinir ve genetik materyalleri karışmış hibrit kromozomların oluşumuyla sonuçlanır (Kısım 8.6 ve Şekil 8.5).

Mayoz I'in metafazı homolog kromozom çiftlerinin sıralanmasını içerir, bu safhada ekvatoryal düzlemde büyük oranda ayrılırlar. Bu yapılar tetrat olarak adlandırılmaya devam ederler, çünkü homologlar hala birbirleriyle yapışıktırlar. Fakat, mitozdaki karakteristik metafaz safhasında görülen ekvatordaki tek bir sentromer çizgisi yerine çift çizgi görülür. Ekvatordaki toplam tetrat sayısı haploit (1n) sayıya eşit olur. Mayoz I'in anafazı boyunca sentromerler ayrılmaz. Bunun yerine tüm kromozomlar bir homologun bir kutba diğerinin ise zıt kutba gitmesiyle ayrılırlar. Bu durum tek bir kromozom setinin (İki kromatitli) her bir kutba birikmesiyle sonuçlanır ve başarılı bir şekilde diploitten (2n), haploite (1n) düşer. Mayozun bu ilk bölünmesi sonuç olarak redüksiyon (indirgeyici) bölünmesi olarak adlandırılır.

Telofaza gelince, iki kromatitli kromozomlar yoğunluklarını yavaşça kaybederler. Yeni çekirdek zarı ikili kromozomların her bir haploit setinin etrafında oluşur ve olağan telofaz olayları gerçekleşir. İnterkinaz olarak adlandırılan kısa süreli bir faz Telofaz I ve Profaz II arasında meydana gelir. Fakat genetik materyal sentezi olmaz. Bazı durumlarda kromozomlar ikinci mayoz bölünmeye geçmeden yoğun görünümlerini tamamen kaybetmezler.

İkinci Mayoz Bölünme

İkinci Mayoz bölünmede (*denkleyici bölünme*) her bir yeni hücredeki eşlenen kromozomların bir haploit seti ekvatoryal düzleme hareket eder ve sentromerin bir tek sırasında hizalanır. Sentromerler ayrılır ve her bir kromozom önceki kromatitleri zıt kutuplara hareket eder. Mayoz I'in iki yeni hücre ürününün her biri iki yeni hücre üretir. Mayoz süresince toplamda dört haploit hücre oluşur. Bazı durumlarda, mayoz süresi boyunca sadece bir işlevsel hücre açığa çıkar. Çünkü bazı türlerde, iki mayoz bölünmenin her biri bir işlevsel hücre ve çabuk parçalanan küçük polar cisimcikleri üretir.

Birinci polar cisimcik parçalara ayrılmadan önce ikinci mayoz bölünmeye bile uğrayabilir. Kadınlarda gametlerin üretimi (*gametogenez*) kromozom davranışları bakımından erkeklerdeki gamet üretimiyle (*spermatogenez*) aynıdır. Fakat, oluşan hücrelerin sitoplazma ayrılmasında ve modifikasyonlarında cinsiyetler arasındaki farklılıklar sıklıkla ortaya çıkar (Şekil 8.4).

ÖRNEK 5 Yumurtalar ya da ova, ovaryum içerisindeki foliküllerde bulunan *oogonya* (tekil hali: oogonyum) adı verilen diploit hücrelerden üretilirler. Bu oogonyalar genişleyip mayoz bölünmeye hazırlık için modifikasyona uğrayabilirler, bu aşamada *birincil oositler* seçilir ve birinci mayoz bölünmeyi izleyen büyük *ikincil oosit* küçük *polar cisimcik* boyunca üretilir ve orijinal sitoplazmanın büyük bir kısmını içerir. Hem ikincil oosit hem polar cisimcik kromozomun haploit tamamlayıcısına sahiptir. Fakat, oosit hücrenin besin materyalinin büyük bir bölümünü içerir. İkinci mayoz bölünme boyunca büyük hücre ve ikinci polar cisimcik üretilir. Bu büyük hücre olgun yumurtaya ve polar cisimciklere parçalanarak farklılaşır. Birinci polar cisimcikler mayoz II'yi geçirirlerse, onların polar cisimcik ürünleri de hızlı bir şeklide parçalanır. Dişi hayvanlarda mayozun sonucunda bir tane büyük yumurta hücresi üretilir.

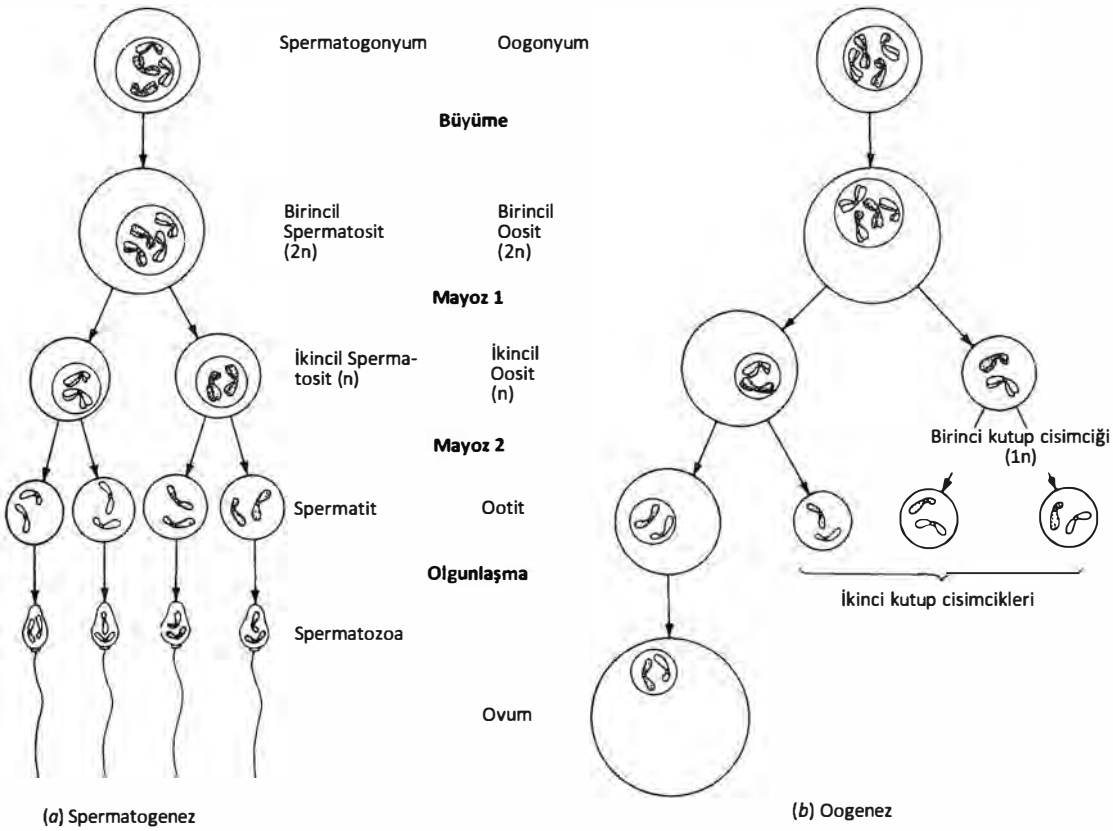
Erkeklerde, diploit *spermatogonya* mitozla *tetislerin* içerisinde *seminifer tübüller* (tohum taşıyan memeler) adı verilen özel yapılarda gereğine uygun bir şekilde yeterli miktarda çoğalırlar. Ergenlikte, bu spermatogonya *birincil spermatositler* haline gelmek için modifikasyona uğrarlar. Birincil spermatositler haploit *ikincil spermatositleri* oluşturmak için birinci mayoz bölünmeye maruz kalırlar. İkincil spermatositlerin her biri toplamda tek zincirli kromozomlu dört hapliot hücreyi oluşturmak için ikinci mayoz bölünmeyi geçirirler. Çünkü ikinci mayoz bölünme eşitlenme bölünmesidir ve yalnızca kromozom haploit setlerinin kromatitlerini ayırır.

Dört hücrenin tamamı da yaşayabilir hücrelerdir ve oogenezin tersine genellikle eşit miktarda sitoplazma barındırırlar. Mayozun sonunda oluşan hücreler *spermatitler* olarak adlandırılırlar. Bu hücreler işlevsel *sperm* (*spermatozoa*) olarak atılmadan önce önemli bir sitoplazmik modifikasyona uğramak zorundadırlar. Bu işlemleri açıklarken insanları örnek olarak alırsak, sitoplazmanın hemen hemen hepsi gövde kısmının motor aparatını ve uzun kuyruğu oluşturmak üzere modifikasyona uğrarlar. Gövde kısmı mitokondri bakımından zengindir. Mitokondriler gövde kısmına spermin hareketlilik yeteneğinin temeli olan kuyruğun kamçı yapısı için gerekli olan enerjiyi sağlarlar. Spermin bir roket patlayıcısının yükünü taşıdığı kısma benzeyen baş kısmı esasen çıplak olarak spermin çekirdeğidir. Baş kısmının hemen yanında golgi keseciklerinden oluşmuş *akrozom* adı verilen özelleşmiş bir yapı bulunur. Akrozom pek çok hidrolitik enzim içerir. Bu enzimler spermin ovumun etrafını saran koruyucu jel tabakasını geçerek içeri girmesini sağlar. Kısa bir boyun tabakası başla gövdeyi birbirinden ayırır. Kuyruk yapısı gövdenin uzamasıyla oluşur.

İnsanlarda, dişi fetusu dişinin doğumuna ve gelişmesine kadar olan sürede hücreler (oogonia) üretmeye başlar. Bu hücreler sonunda dişinin yumurtalıklarında yumurta olarak tutulurlar. Hücreler mayoz bölünmeye embriyo aşamasındayken başlarlar fakat mayoz I'in profazında durdurulurlar. Bu hücreler üremeden kısa süre öncesine kadar askıya alınmış canlılıklarıyla beklerler ve ikinci mayoz bölünmeye yalnızca üremeden sonra geçerler. Erkeklerde mayoz ergenliğe kadar başlamaz.

8.5 Krossing Over Mekanizması

Kromatitler için ince bir omurga yapısı sağlayacak proteinden yapılmış bir dizi eksensel elementin her bir kromozom boyunca uzadığı, sinapsise maruz kalan kromozomlarda kanıtlanmıştır. Daha sonra, protein çapraz bağlanarak iki eksen arasında oldukça karmaşık olan (DNA düğümlerinin içinde RNA ile birlikte düzenlenerek) bir yapıyı oluşturmak için uzar. Her bir kromozomun dikey protein kolları ve yandan dört kro



Spermatogenez ve Oogenez arasındaki farklar		
Özellik	**Spermatogenez**	**Oogenez**
Sürecin başalaına zamanı	Ergenlik dönemi	Dişi doğmadan önce (büyüme boyunca)
Sürecin bitiş zamanı	Teoride hiç bir zaman	Menapozda
Mayozun tamamlanması için gereken süre	65-75 gün	Yıllarca
Üretilen gamet sayısı	Sınırsız sayıda olması mümkün	Dişilerde doğumda folikül sayısı belirlidir
Yavru hücrelerin durumu	Dördü de sperrndir	Biri yumurta diğer üçü polar cisimciğidir
Gametlerin yaşı	Belirli olmamakla beraber yaşlı sperrnler parçalanır	Kadınlar aynı yaştaki bir set folikülle doğarlar
Mayozun durma zamanı	Hiçbir zaman	Mayoz 1 doğumdan önce başlar ve sonra durur. Mayoz 1 ergenlikten sonra kaldığı yerden devam eder. Her ay mayoz 1'i tamamlamak için bir hücre seçilir. Mayoz 2 eğer döllenme gerçekleşirse olur.

Şekil 8.4 Gametogenez

matitin hepsini bir araya getiren birleştirme yerine sinaptinemal kompleks adı verilir. Eşlenmiş homologların içinde mükemmel bir şekilde birbiriyle eşleşmiş tetratların bireysel elementlerinin düzenlenmesi *sinaptinemal kompleksin* oluşumu ve devam eden etkisidir.

Kromozomlar mayozun sonlarında ayrılmaya başladıklarında (*ayrılması sürecinde*) sinaptinemal kompleks parçalanmaya başlar. Bazı kromozomlar mayoz I boyunca sinaptinemal komplekse eş kromatitlere biri diğerine yapışık kalmayı sürdürmek için bağlanma eğilimindedirler. Bununla birlikte sitolojik yaklaşımların çoğu bu durumu sentromerin bölünmedeki başarısızlığına dayandırmaktadır.

Bazı türlerde sinaptinemal kompleksin çapraz bantları içinde daha sonra kiazmata oluşturacak olan kısımlarında proteinli kalınlıklar meydana geldiği güçlü bir kanıt olarak ortaya çıkmıştır. Bu rekombinasyon nodüllerinin homolog kromatitleri aynı kısımdan kesmede ve meydana gelen iki kromatit segmentinin değiş tokuşunda rol oynadıkları düşünülmektedir. Anneden gelen kromatitin uzunluğunun babadan gelen kromatitin üzerine eklenmesi hibrit kromozomları üretir ve bu da genetik çeşitliliğe katkıda bulunur.

Kromozomlar mayoz I'in profazının sonlarına doğru ayrılmaya başlarken kiazmataya yapışık kalma eğilimlerini sürdürürler. Bunun sonucunda, kiazmata sayısı oluşan sinaptik kompleks içindeki rekombinasyon nodülü sayısına eşit olur. Bu da krossing overde rekombinasyon nodüllerinin rolünün önemli bir kanıtı olarak görülmektedir. Mayoz boyunca görülen kiazmata saysındaki bu düzen krossing overin gelişigüzel ve kazara meydana gelen bir olay olmadığını akla getirir. Bunun aksine bu olay genetik çeşitliliği artırmak için oldukça iyi kurulmuş bir mekanizmadır.

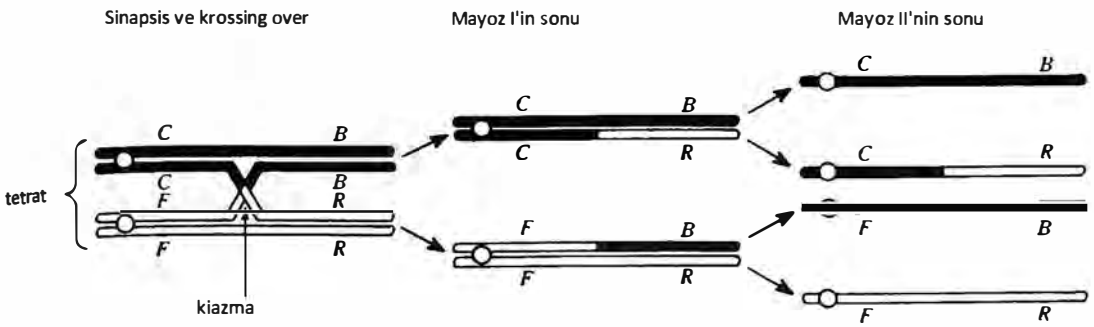
8.6 Eşeyli Üreme ve Genetik Çeşitlilik

Eşeyli üremenin aynı zamanda pek çok yerde gerçekleşmesinin bir açıklaması çeşitliliktir. Bu çeşitlilik evrimin gerçekleşmesini mecburi kılmayı sağlar. Eğer bir türün tüm organizmaları tamamen benzer olsaydı, bunların hepsinin birden yok olması çevreyi yaşanılmaz bir yer yapardı. Ancak, aynı türün bireyleri özellikleri bakımından çok çeşitli olurlarsa bazılarının yok olmasına neden olan çevresel değişiklikler diğerleri için zararsız olabilir. Tür içi esnekliği sağlayan çeşitlilik çevresel sorunlarla karşı karşıya olan türlerin hayatta kalma potansiyellerini artırır.

Genetik mutasyonun çeşitliliğin kaynağı olduğunu gördük. Fakat, bunun gerçekleşmesinin eşeyli üremeye bağlı olması şart değildir. Eşeyli üreme, yani tümüyle farklı iki genomu bir araya getiren üreme şekli, büyük oranda genetik çeşitliliği artırır. Genetik rekombinasyonun iki kaynağını açıklayan mayoz bu çeşitliliğe eklenir.

İlki bütün kromozomun rekombinasyonunu içerir. Hatırlarsak, diploit zigot her bir homolog kromozom çifti için, biri erkekten sağlanırken (babadan gelen kromozom), diğeri dişiden (anneden gelen kromozom) sağlanır. Yani yarısı anneden, yarısı babadan gelir. Fakat, zigottan meydana gelen organizma haploit gametler üretir. Çünkü, mayoz I boyunca anneden ve babadan gelen homologlar sıradan bir şekilde birbirlerine zıt olacak şekilde ekvatoryal düzleme sıralanırlar. Her biri anneden ve babadan gelen haploit kromozom karışımını içerir (anneden ve babadan gelen genleri ve özellikleri içerir). Bunların bazı kombinasyonları haploit fazda daha önceden hiç oluşmamış ve şimdi ilk kez oluşuyor olabilir. Bir organizma ne kadar çok kromozom çiftine sahipse, gametlerdeki çeşitlilik potansiyeli o kadar yüksektir. Kromozomların karışma başarısı Bölüm 9'da kalıtım mekanizması üzerinde daha detaylı bir şekilde incelenecektir.

ÖRNEK 6 Sadece bir çift homolog kromozom içeren bir hücrede mayozun sonunda iki genel sınıf gamet üretilecektir. Bunlar anneden gelen kromozomları içeren hücreler ve babadan gelen kromozomları içeren hücrelerdir. Gametogenezde üretilen yüksek gamet sayısının yaklaşık olarak yarısı anneden gelen homologları yarısı da babadan gelen homologları içerir. Diploit sayısı dörde eşit olan bu hücrelerde iki tetrat oluşacak: M_1P_1 ve M_2P_2 (M=maternal=anneden gelen; P=paternal=babadan gelen). Böylece, mayozda dört farklı sınıf gamet üretilebilir: M_1M_2, M_1P_2, P_1M_2 ve P_1P_2. Mayoza maruz kalan bir hücrede gamet sınıfı sayısını veren formul=2^n'dir. n sayısı haploit sayısını yani tetrat sayısını gösterir. İnsanlar için, n=23 yani 2^{23} (8 milyondan fazla) farklı sınıfta gamet sadece gametlerdeki anneden ve babadan gelen kromozomların rekombinasyonuna bağlı olarak üretilir. Bir sperm ya da yumurta anneden gelen bütün kromozomları, babadan gelen bütün kromozomları ya da bu ikisinin kombinasyonunu içerebilir.



Şekil 8.5 Krossing over

Kromozom kombinasyonu aracılığıyla olan çeşitliliğin ikinci kaynağı krossing overdir. Yine anneden ve babadan gelen kromozomlarda karışma olur fakat bu karışma bir set homologun içinde olur. Bütün kromozomun bağımsız karışmasıyla, krossing over üretilen gamet tiplerini arıtırır. Böylece çeşitlilik artar.

ÖRNEK 7 Diyelim ki mavi çiçek için B aleli içeren bir kromozom, diğer gen lokusunda kıvrık yapraklar için C aleline sahip olsun (bk. Şekil 8.5). Dahası, diyelim ki homolog kromozomlar bu gen lokusları için kırmızı çiçek için R aleli ve saçaklı yapraklar için F aleline sahip. Krossing over olmadan bu alellerde sadece iki tip gamet üretilebilir: BC ve RF. Fakat, krossing over sayesinde iki farklı gamet tipinin oluşması da mümkündür: BF ve RC.

Binlerce gen lokusu düşünüldüğünde, krossing over aracılığıyla olan çeşitliliğin potansiyeli inanılmazdır. Bu çeşitliliğin etkisinin artması kromozom üzerindeki gen lokuslarının sıklıkla ilişki içerisinde olması gerçeğine dayanır. Dolayısıyla, üretim etkisi tek bir lokusun içerdiği aktivitesinin basit katkısından daha fazladır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

8.1. Eşeysiz üreyen tek hücreli organizmalarda, hücre döngüsü ve yaşam döngüsü tektir ve aynıdır. Bunu açıklayın.

Eşeysiz tek hücreli organizmalarda döllenme görülmez. Sonuç olarak bu canlılar kromozom sayısını sabit tutmak için mitozun ötesinde organizmada normal şartların devamlılığı işlemlerine gereksinim duymazlar. Eğer mayoz sayesinde birinci yarılanma olmazsa, eşeyli üreyen organizmalar her bir üremeyle kromozom çiftlerini ikiye katlayabilirler. Bu diploit aşamayla haploit aşama arasında görülen döl almaşı hücre döngüsüne ek olarak eşeysiz üreyen organizmalarda gerekli değildir. Böylece yaşam döngüsü sadece hücre döngüsü olaylarını içerir.

8.2. Prokaryotlarda ve ökaryotlarda hücresel üreme nasıl farklıdır?

Prokaryotlarda hücre bölünmesi ökaryotlara göre daha az karmaşıktır. Çünkü prokaryotlarda tek bir kromozom vardır. Ökaryotlardaki homolog kromozomların ayrılmasına yardım eden yardımcı yapıların karmaşık ağı bunlarda yoktur. DNA'nın tek ve dairesel zinciri eşlenmesi sonucunda iki dairemsi zincir meydana gelir ve sadece plazma zarına yapışır. Daha sonra hücre, hücre zarıyla ve içinde büyüdüğü duvarıyla beraber sitokineze maruz kalır ve iki yavru hücreye ayrılır.

Ökaryotlarda sık sık çok sayıda iplik benzeri kromozom eşlenir ve daha sonra mitozun çok daha karmaşık işlemlerine doğru yol alır. Bu işlemler sırasında kromzomlarda önemli modifikasyonlar olur ve iğ iplikleri ve kromozom hareketini etkileyen diğer yapılar açığa çıkar.

Kromozom sayısının azalmasıyla sonuçlanan hücre büyümesinin özel formları (mayoz) prokaryotlarda bulunmaz. Çünkü onlar sadece haploit formda bulunurlar. Prokaryotlarda da üreme vardır. En azından bakterilerde görülür ve gamet oluşumunu ve birleşmesini içermez. Bunun yerine bakteri konjuge olur ve bu işlemde direk olarak üremeyle ilişkili değildir. Sadece gen materyalinin değişimini içerir (bk. Bölüm 7).

8.3. Mitoz bölünme bitki ve hayvan hücrelerinde nasıl farklıdır?

Bitki ve hayvanlarda temel çekirdek aktiviteleri mitoz boyunca aynıdır. Asıl farklılıklar sitokinezde ve bununla birlikte kromozomların hareketleriyle ilişkili ikincil yapılarda görülür. Bu farklılıklar yüksek yapılı bitkilerde ve hayvanlarda çok belirgindir. Protist ve mantar hücrelerinde değişiklikler daha az belirgindir, ya bitki ya da hayvan mitoz karakterleri bulunabilir.

8.4. Değişken doğasıyla mikrotübülün bir araya gelmesi, ayrılması, iğ ipliklerinde çok sayıda ve çeşitte mikrotübülün bulunması bilgileriyle kromozom hareketinde ne çeşit mekanizmaların rol oynayabileceğini açıklayın.

İğ ipliklerinin kromozom hareketine etkisi halen kesin değildir. Pek çok mekanizma mümkündür. V şeklindeki çok hareket eden kromozomlar tarafından desteklenen bir açıklamaya göre kromozomlar aktif bir şekilde mikrotübüler yol boyunca hareket ederler. Diğeri ise kinetokorlar kısalan iplikleri sayesinde pasif olarak toplanır. Kutuplarda iplikler alt ünitelerini kaybederler. Diğer bir anlayış şu şekildedir. Orijinal ipliklerin uzaması ayrı kutuplara baskı yapacağından uzayan iğ iplikleriyle kromozomları ayrı taşır. Sonuç olarak hareket eden ve kromatitler arasında oluşan iğ ipliklerinin mümkün olan uzamaları bu şekilde düşünülür. Bu mekanizmaların hepsi ya da bazıları pek çok hücrede hareket işlerinde görevli olabilirler. Bu mekanizmların çoğunun önemli parçası iğ ipliklerinin mikrotübül ünitelerinin bir araya gelen ve ayrılan dinamik fazını içerir.

8.5. Mitoz boyunca kardeş kromatitler ayrılır ve zıt kutuplara hareket ederler. Bu neden mayoz I boyunca gerçekleşmez?

Mitoz boyunca bir kromozomun ilgili iki kinetokoru mikrotübüller sayesinde farklı (zıt) kutuplara bağlanırlar. Böylece hareketleri boyunca ters yöne hareket ederler. Mayoz I'de kromozomun iki kromatiti sentromere yalnızca bir kutuptan bağlanır (Homolog kromozom ile diğer kutba yapışırlar ve bunun sonucunda anafazda aynı yöne hareket ederler).

8.6. Mayoz I'in profazı mitozun profazından nasıl farklıdır?

Mayoz I'in profazı mitozun profazından daha uzun sürer ve aşağıdaki fonksiyonel aşamalara ayrılır:

1. *Leptoten:* Kromozomlar bükülüp yoğunlaşırlar ve görünür halde ince zayıf iplikler olarak uzarlar. Eşlenme elbette interfazın S evresi boyunca gerçekleşir fakat kromatitler görünmezler. Çekirdek zarı parçalanmaya başlar ve sentriyoller göründüğünde kutuplara doğru hareket ederler. Çekirdekcik kesikli bir yapı olarak gözden kaybolur.
2. *Zigoten:* Homolog kromozomlar uzunlukları boyunca pek çok noktada temas ederek sinapsis işlemlerine başlarlar. Ayrıca iğ iplikleri görünmeye başlar.
3. *Pakiten:* Sinapsis bir homoloğun her bir gen lokusuyla diğer homoloğun yakın ilişkili olduğu gen lokusu arasında tamamlanır. Çünkü 2 kromozom bir araya gelir ve sonuçta meydana gelen yapı *bivalent* (iki parça) olarak adlandırılır.
4. *Diploten:* Eşlenen kromozomların her iki kromatiti şimdi ayırt edici şeklide görünürdür ve bütün yapı dört kollu görünmesinden dolayı tetrat olarak bilinir. Bu aşamada kromozom uzunluğu boyunca çok miktarda RNA sentezi olabilir. Böyle bir RNA sentezi sıklıkla DNA düğümü oluşumuyla ilişkilidir. Çünkü RNA ve histonlar genellikle yapışıktır. Bu düğümler mikroskop altında incelendiğinde tüp fırçası gibi görünebilirler.
5. *Diakinez:* Kromozomlar maksimum düzeyde yoğunlaşmış ve bükülmüşlerdir. Bu aşamada, sinaps olmuş kromozomlar koparılacak gibi görünürler ve sadece özelleşmiş yerler olan kiazmalarda birlikte bekletilirler. Diakinezin kalınlaşmış kromozomları ekvatoryal düzleme doğru hareket ederler. Mayoz I'in uzun profazı kromozomlar eşlenip ekvatoryal düzleme dizildiklerinde metafaz haline gelir.

Mayoz I'in profazının en önemli ayırt edici özellikleri: Oldukça uzun olması, homolog kromozomların sinapsis olması yani birbirlerine sarılması, homolog kromozomlar arasında birbirlerini tamamlayan bölgelerin değişimi (krossing over) ve iğ ipliklerinin tüm kromozoma tek bir açıdan bağlanması böylece her bir kromozom homoloğunun bulunduğu kutba ters yönde hareket eder. Yine de birinci mayozun profazının pek çok özelliği mitozun profazıyla benzerlik gösterir. Özellikle de çekirdek zarı, çekirdekcik, sentriyoller ve iğ ipliklerinin oluşum mekanizması davranışları yönünden.

8.7. Mayoz II ve normal mitoz arasında farklılıklar var mıdır?

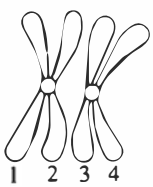
Sıkça görülen mayoz II ve normal mitoz arasındaki karşılaştırmaya rağmen kesin farklılıklar ayırt edilmelidir. Mitoz bölünmede DNA, kromozom ipliklerinde olduğu gibi eşlenir. Mayoz II'de DNA ya da mayoz I'in tamamlayıcısı olarak kromozom materyalinin eşlenmesi yoktur. Mayoz II'nin profazı en azından bazı organizmalarda da olsa mayoz I'in telofazından hemen sonra görünen kromozomlarda herhangi bir parçalanma ya da yeniden düzenlenme olmadan başlayabilir. Mitozda ise hücreler ilk olarak kromatin ayrılmasıyla yayılırlar. Mayoz II daima mayoz I boyunca üretilen kromozomların haploit tamamlayıcısını içerir. Mitoz ise haploit veya diploit hücrelerde olabilir. Ayrıca, mayoz II boyunca bulunan her bir kromozom krossing overden dolayı bir karışım olarak anneden ve babadan gelen kromozom materyallerini barındırır. Bu değişikliklerin hiçbiri bu iki işlem süresince ve sitokinez için paralel teknikleri boyunca kromozom hareketindeki temel benzer mekanizmaları değiştirmez.

8.8. Mayozun profazı boyunca homolog kromozomların birinin diğerini tanımasına ve sarılmalarına (sinapsis) neden olan olası mekanizmalar nelerdir?

Sinapsise neden olan mekanizmalar belirsizdir. Sinapsisin moleküler temeli tamamlayıcı baz çiftlerini, homologlar boyunca tekrarlanan baz dizilerinin uyuşmasını ya da kromozomlar boyunca protein moleküllerinin hareketini içerebilir (sinaptinemal komplekste olduğu gibi).

8.9. Hangi kromatitler gerçekte krossing over ve kiazma oluşumuna katılabilir?

Bir kromozomun herhangi bir kromatiti ilgili kısımlarını diğer homoloğun iki kromatitinden biriyle değiştirebilir. Bir tetratın genel taslağı,



Taslakta iki boyutlu çizimi gösterilmiştir. Sadece 2. ve 3. iplikler değişebilir. Ayrıca 1. iplik 3 ve ya 4 ile değişebilir. 2'de aynı şekilde 3 ve 4 ile parça değiştirebilir. Eğer herhangi bir değişim hepsinde olursa kardeş kromatitler arasında genetik değişimle sonuçlanmaz çünkü bu iplikler birbirinin aynısıdır.

8.10. Kromozomal proteinler sitoplazmada yapılırlar ve tekrar çekirdeğe doğru hareket etmek zorundadırlar. Hangi mekanizmaların bu proteinleri çekirdeğe getirdiğini tahmin edebilir misiniz?

Bu proteinlerin bazıları, histonlar gibi, çekirdek zarının deliklerini geçecek kadar küçüktürler. Diğer proteinler genellikle histonlardan daha büyüktür bu nedenle çekirdeğe girmek için daha fazla zorluk yaşayabilirler ve muhtemelen çekirdeğe ulaşmak için endositozun bir formunu içeren bir çekirdek zarfına ihtiyaç duyarlar.

8.11. Kromozom sayısındaki anormallikler karyotip hastalıklarına yol açar. Bu doğal olmayan sapmalar nasıl olabilir?

Mayoz bölünmede normal şartlar altında, her bir tetrat yapı taşı olan homolog kromozomlarına ayrılır. Birinci mayozun anafazı boyunca bir homolog bir kutba giderken diğeri zıt kutba doğru hareket eder. Eğer bu ayrılma olmasaydı bütün tetratlar aynı kutba hareket ederlerdi ve diğer kutba hiç kromozom gitmezdi. Bu durum sonucunda gamet olarak diploit hücreler üretilirdi (Bu organizmalarda mayoz bölünme gamet oluşumunu kapsar). Böyle bir diploit gametle sıradan bir haploit gamet bir araya gelseydi üç set kromozoma sahip bir zigot oluşacaktı ve triploit bir birey meydana gelecekti. Bitkilerde meydana gelen triploitlerin ya da kromozom set sayısı daha da fazla olursa yani poliploidilerin gösterdikleri mekanizmada meydana gelen organizmanın yeni türleri evrimin bir parçasıdır. Hayvanlarda ploidi değişimi daha az yaygındır.

Daha sık görülen bir durumda, tek bir tetrat onu oluşturan homolog kromozomlarına ayrılamaz. Bu durum sonucunda bir kromozomda gamet sayısı iki kat olmuş olacak ve diğerlerinde bu kromozomu temsil eden bir parça bulunmayacak. Down sendromunda iki tane 21 kromozomlu bir sperm veya bir yumurta hücresi normal bir haploit sperm veya yumurta hücresiyle birleşerek üç tane 21 kromozomlu bir zigot oluşturur. Tetratların ayrılmasındaki bu başarısızlık sonucu oluşan hastalıklar: Down sendromu, Klinefelter sendromu (XXY erkek

genotip) ve Turner sendromudur (XO-sadece 1 X kromozomunun olduğu dişi genotip). Fragmantasyon, delesyon ve kromozomun veya kromozomun parçalarının içten dönmesi de karyotip hastalıklarına yol açabilir.

8.12. Anneden ve babadan gelen kromozomların gametlerinin, ya segmentlerinde (krossing over sayesinde) ya da tümünde meydana gelen çok çeşitli kombinasyonlarla genetik çeşitliliğe nasıl önemli bir katkıda bulunduklarını gördük. Bu kromozomlar tamamen karışık bir şekilde diploit somatik hücrelerde bulunuyorlar. Peki, bu nasıl oluyor? Yani mayoz boyunca olan rekombinasyon bundan daha mı fazla bir çeşitlilik meydana getiriyor?

Bu sorunun cevabını organizmada gördüğümüz karakterlerin oluşumunu sağlayan birbiriyle ve diğer genlerin alelleriyle ilişkili olan genlerin alelleri yoluyla verebiliriz. Örneğin, anneden gelen bir kromozom üzerinde belirli bir alel olsun ayrıca diyelim ki bu alel kıvrık yaprak özelliğinden sorumlu olsun ve biyokimyasal nedenlerden dolayı daima eksprese olsun. Bu durumda babadan gelen alel ne olursa olsun eğer kıvırcık yaprak aleli tarafından baskılanmamış olsaydı eksprese olacaktı. Eğer rekombinasyon olmasaydı, anneden gelen kromozom üzerindeki diğer bütün genler (mesela mavi çiçek genini kodlayan aleli içeren gen) kıvırcık yapraklı bitkilerin geniyle bağlantılı olacaktı. Fakat rekombinasyon sayesinde anneden gelen ve mavi çiçek rengini taşıyan gamet babadan gelen ve düz yaprak özelliğini taşıyan gametle bir araya gelebilir ve mavi renkli çiçekli ve düz yapraklı bitkileri meydana getirebilir. Böylece mavi renk kıvırcık yaprak özelliğinden kurtulmuş olur ve populasyona yeni bir alel tanıtılmadan yeni bireyler meydana gelmiş olur. Genomdaki belirlenmiş binlerce karakteri kodlayan genoma rekombinasyon normalde bir araya gelemeyecek özelliklerin bir araya gelmesine olanak sağlayan bir özellik kazandırır ve böylece seçilim baskısıyla yüzleşmiş fiziksel karakterlerde milyonlarca çeşitlilik görülür. Bu Bölüm 9'da detaylı bir şekilde ele alınacaktır.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

8.13. Hücre döngüsünün hangi fazında kromozomlar eşlenir ve DNA iki katına çıkar? (*a*) G_1 (*b*) metafaz (*c*) interfazın S evresi (*d*) G_2 (*e*) sitokinez

8.14. Sperm ve yumurta (*a*) isogamettir. (*b*) isomorftur. (*c*) heterogamettir. (*d*) diploit hücrelerdir. (*e*) hepsi

8.15. Mayozda, kromozomlar ..... eşlenir. (*a*) interkinez boyunca (*b*) interfazın S evresi boyunca (*c*) bütün işlemler boyunca sadece bir kere (*d*) a ve b. (*e*) b ve c.

8.16. Eğreltilerde, sporofit (*a*) baskın formdur. (*b*) diploittir. (*c*) haploit sporların kaynağıdır. (*d*) bunlardan her biri. (*e*) bunlardan hiçbiri.

8.17. Pek çok organizmada, özellikle bitki alemi içerisinde belirgin olan döl almaşı yani eşeyli ve eşeysiz üremenin birbirini takip etmesi durumu, diğer bir deyişle iki kısımlı yaşam biçimi ..... olarak bilinir. (*a*) azaltıcı sistem (*b*) yaşam döngüsü (*c*) sentez (*d*) sinapsis (*e*) neotoni

8.18. Kromozomun temel yapısal kısmı (*a*) sentromer (*b*) nukleozom (*c*) telomer (*d*) hepsi (*e*) hiçbiri

8.19. İnsanlarda bazı erkek bireyler 3 tane eşey kromozomu bulundurur (XXY) ve bunun nedeni olarak Klinifelter sendromu olarak adlandırılan bir genetik hastalığa sahiptirler. Belirtileri eşeysel büyümede gerilik ve zeka geriliğidir. Bu ne hastalığına örnektir? (*a*) karyotip (*b*) nokta mutasyonu (*c*) homeostasis (*d*) bakteriyel kaynaklıdır (*e*) yaşlılık

8.20. İnsanlarda, mitoz boyunca oluşan tetratların sayısı nedir? (*a*) 23 (*b*) 46 (*c*) 0 (*d*) 4 (*e*) hiçbiri

8.21. Sentromer ya da kromozomun birincil boğumlanması protein halkalarını içerir ve bunlar iğ iplikleriyle çok yakından ilişkilidirler. Bu halkalar ..... olarak adlandırılır. (*a*) ikincil boğumlar (*b*) sentriyoller (*c*) asterler (*d*) kinetokorlar (*e*) somitler

8.22. Diploit organizmaların hücrelerinde görülen kromozomların iki seti neden köken alır? (*a*)haploit hücrelerin iki katına çıkmasından (*b*) anne ve babadan gelen bir haloit setin katkısından (*c*) tetraploit hücre içerisinde azalma işleminden (*d*) hepsi (*e*) hiçbiri

8.23. Mitozda ve mayozda DNA'nın ve kromozomların eşlenmesi aynı safhada olur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

8.24. Krossing over kromozom parçalanmasıyla ilişkilidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

8.25. Polar cisimciklerde kromozom yoktur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

8.26. 10 diploit sayısına sahip bir organizma mayoz 1'in profazı boyunca 20 tetrat içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

8.27. Spermlerin motor benzeri gövdelerine güç sağlayan organeller mitokondrilerdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

8.13 (*c*)
8.14 (*c*)
8.15 (*e*)
8.16 (*d*)
8.17 (*b*)
8.18 (*b*)
8.19 (*a*)
8.20 (*c*)
8.21 (*d*)
8.22 (*b*)
8.23 (*a*)
8.24 (*a*)
8.25 (*b*)
8.26 (*b*)
8.27 (*a*)

BÖLÜM 9

Kalıtımın Mekanizması

Çocukların ebeveynlerine benzediği gerçeği *soya çekim* veya *kalıtım*ın bir örneğidir. Böylece, kedi ve köpeklerin yavruları ve insanların bebekleri olur. Bu gruplar içerisinde çocuklarda ebeveynlerinin özgün kalıtsal özellikleri değişen derecelerde bulunmaktadır. Kalıtımın mekanizması modern bir tabir olan *genetik* ile ifade edilmektedir.

9.1 Mendel Öncesi Kavramlar

Geçmiş toplumları inceleyen halk bilimi ilkel insanların kalıtım hakkında sahip olduğu düşünceyi yansıtmaktadır. Bazı yalıtılmış kabilelerde, insan veya hayvanların cinsi münasebetleri ile gebelik arasındaki bağlantı kurulabilmiş değildi. Ancak, Mısır ve Babil'de, 2500 yıldan daha evvel bitki ve hayvanların seçimli üretimi geliştirilmişti.

Sperm (17. yüzyıl) ve yumurta (19. yüzyıl) keşfedildiği zaman, küçük bir insanın bu gametler içerisinde oluşmaya başladığı kavramı hararetli bir biçimde tartışılmaya başlandı. Dolayısıyla, kalıtsal karakterlerin döllenme gerçekleşmeden önce var olduğu düşünülüyordu. Daha yakın zamanlarda, kanın kalıtsal belirleyicileri bulundurduğu görüşü yaygın idi. Aristokratların "asil kan" taşıdığı konuşulur ve zararlı özelliklerin "kötü" kandan kaynaklandığı düşünülürdü. İkinci dünya savaşı sırasında, ırk ve etnik kökenin kandan kaynaklandığı kanaatinin yaygın olması nedeniyle, farklı etnik grupların kanları tecrit edilirdi. Bu düşünce halen popüler sosyolojinin kelime dağarcığının bir parçasıdır.

Aristo ve Darwin'in her ikisi de, *tomurcuk* adı verilen ve vücudun her parçasından gamette toplanan temsilcilerin, yeni bireyin oluşumunu yönlendirmede rol aldığı şeklindeki *pangenez* kavramına en azından kısmen inanmakta idiler. Bu "genetik kısımlar meclisi" bir teori olarak, bir eli veya bir bacağı doğuştan var olmayan insanların bile gayet normal döl üretebildikleri gerçeği ile zayıflamıştır.

9.2 Mendel Kanunları

Gregor Mendel 1822'de Avusturya'da doğdu ve sonrasında, şimdi Çekoslavakya'nın Brno şehri olarak bilinen yerde (o zaman Avusturya-Macar İmparatorluğu'nun bir parçası) bulunan bir manastırda papaz oldu. Ona bahçe bezelyeleri üzerinde deney yapabileceği küçük bir bahçe verildi. Kendi zamanının genetik bilmecelerini çözme çabaları O'nun en çılgın bilimsel hayallerinin ötesinde başarılı oldu. Ancak, yine de, *klasik genetik* olarak bilinen değişmez esası ortaya koyduğunun farkında değildi. Ölümünden hemen sonra gözlemleri ve teorileri modern genetiğin kabul gören temeli oldu.

Mendel'in zamanında kalıtımın, daha çok renklerin karışımına benzer şekilde soyların karışımı olan anasal ve atasal etkinin katkısının sonucu olduğuna inanılırdı. Mendel'in ortaya koyduğu şey, kalıtımın karışım işleminden ziyade, farklı ve ayrılabilir etmenlerin etkileşimini içerdiğidir (parçacıklı soya çekim teorisi). O, başarısı birçok etmene özellikle verilerini sayısallaştırmasına ve dikkatle kayıt altına almasına bağlı olan, özenli bir bilim adamıydı.

Bezelye bitkileri, ucuz ve üretimi kolay olduğu, bir mevsimlik sürede geliştiği, cinsel kısımları modifiye taç yaprakları ile örtülü olduğu ve dolayısıyla dikkatli bir deneyde izinsiz bir döllenme olamayacağı için genetik çalışmalarda çok kullanışlıdır. Erkeğin poleni dişilik organı üzerine serpilebilir ve nihayetinde sperm çekirdeği yumurtaya gönderilecektir. Böyle bir genetik çaprazlama daha sonra analiz edilebilir. Mendel çalışmak üzere 7 farklı özellik seçmişti, ör. gövde uzunluğu, tohum yüzeyi ve tohum rengi gibi.

İki ana kanununu ortaya çıkaran önemli deneyler beş yıldan kısa bir sürede tamamlandı fakat O deneysel araştırmalarını iyileştirmeye; yaş, obezite ve idari sorumluluklar kendisini yakalayana kadar devam etti.

Mendel'in İlk Kanunu

Mendel uzman bir bitki yetiştiricisi idi ve kuşaktan kuşağa kendiliğinden doğru yetişmiş bitkilerin çeşitlerini üretebiliyordu. Karşıt tiplerin damızlık soylarını seçti ve seçmiş olduğu 7 farklı özelliğin her biri için birbirleri arasında çaprazlamalar yaptı.

ÖRNEK 1 Mendel yalnızca uzun olan bir bezelye soyu yetiştirdi. Onları kısa soylarla genetik olarak çaprazladı. İlk yavru kuşakta (f_1) [ilk atasal (P_1) çaprazlamanın dölü], tıpkı uzun ebeveynleri gibi tüm yavruların uzun olduğunu buldu. Bu, dölün ara bir boyda olabileceğini tahmin etmekte olan geleneksel bilgelik ile apaçık örtüşmüyordu. Fakat Mendel burada durmadı. f_1 dölünün tamamını birbirleriyle çaprazladı. Bu bahçe bezelyelerinde, bitki erkek ve dişi kısımları çiçeğinde bir arada barındırdığı ve genel olarak kendiliğinden döllenebildiği için göreceli olarak kolaydır. Mendel, f_1 kuşağından meydana gelen f_2 kuşağında, hem uzun hem kısa bireylerin var olduğunu buldu. f_1 kuşağında ifade edilmeyen kısalık özelliği, sanki sihirle, f_2 kuşağında yeniden beliriverdi. f_2 kuşağındaki 1064 genç bezelye birkisinin 787'si uzun ve 277'si kısa idi- yaklaşık 3:1 oranında- ve hiçbiri ara boyda değildi.

Mendel sonuçlarını inceledi ve bezelye bitkisinin boyu gibi bir özelliğin bir değerler dizisi oluşturmadığını fakat açıkça, kısa ve uzun olmak üzere, iki farklı sınıf olarak var olduğunu fark etti. Bir özelliğin belirleyicilerinin, uzunluk etmeni ve kısalık etmeni gibi, farklı ayrılabilir etmenler olarak var olduğu hipotezini kurdu. (Biz şimdi bu etmenleri *gen* olarak adlandırıyoruz). Uzun bitkiler uzunluk etmenine, kısa bitkiler kısalık etmenine sahipti.

f_1 kuşağının uzun bitkilerinin hem uzun hem kısa f_2 bitkileri üretebildiği gerçeği ile karşı karşıya geldiğinde, Mendel bireylerin herhangi bir kalıtılabilir özellik için yalnızca bir etmene değil bir çift etmene sahip olduğunu fark etti. Bu, bezelye bitkisi ve insanlar da dahil olmak üzere cinsel yolla çoğalan varlıkların, bir özellik için birer etmenle katkıda bulunan, bir çift ebeveyne sahip oldukları gerçeği ile uyumludur. Etmenlerden biri (bu vakada uzunluk) *çekinik* olarak adlandırılan diğerine (kısalık) *baskın* olma eğilimindedir; dolayısıyla her ikisi de mevcut iken yavrunun görünüşünde (fenotip) yalnızca baskın olan ifade edilir. Bu durum, tüm yavruların uzun olduğu f_1 kuşağında kısalık etmeninin genetik temeldeki gizli varlığı ile açıklanır.

Alellerin ebeveynlerin gametlerinde takibiyle Mendel'in sonuçlarını açıklamak mümkündür.

ÖRNEK 2 Mendel'in bezelyelerindeki uzunluk geni iki farklı alelik biçimde yer almaktadır. Uzun boy için alel, *T;* kısa boy için alel *t* ile gösterilecektir. Genotip (mevcut alelerin çeşitleri) homozigot (aynı aleller) uzun ebeveyn için *TT* iken, kısa ebeveyn için *tt* olacaktır.

$$P_1 \text{ çaprazlaması: } TT \times tt$$

Haploid gamete katkıda bulunmak üzere ebeveynlerden her biri yalnızca tek çeşit alele sahip olduğu için; uzun bitkilerin tüm gametleri *T* aleline kısa bitkilerin tüm gametleri *t* aleline sahiptir.

f_1'de, *T* ve *t* gametleri *Tt* (heterozigot) genotipli bireyleri oluşturmak üzere birleşirler. Bu neslin her biri gametler üretir, bazıları *T* alelini bazıları ise *t* alelini içerir. Bu gamet sınıfları eşit sayılarda üretilirler. f_2'nin çeşitli kombinasyonları, bir eksen boyunca sperm sınıflarını ve onun dikine yumurta sınıflarını yerleştirerek gösterilebilir. Böylece tüm olası çaprazlamalar gametik satır ve sütunların kesişimi olarak gösterilir.

	T	*t*
T	*TT*	*Tt*
t	*Tt*	*tt*

Oluşturulan kare, genetik çaprazlamaları göstermek için bu aracı kullanan İngiliz genetikçiden sonra Punnett karesi olarak adlandırılmıştır.

f_2, 1 *TT*: 2 *Tt*: 1*tt genotipik* oranını, fakat; *T* alelinin varlığı bireye baskın özelliği kazandırdığı için 3:1 baskın:çekinik bezelye bitkisi *fenotipik* oranını gösterir.

Mendel'in ilk kanunu *ayrılma kanunu* olarak adlandırılır. Basitçe, her özelliği kontrol eden, gamet oluşumu sırasında ayrılması gereken ve sonra döllenmede *rastlantısal* olarak bir araya gelen bir çift partiküler etmenin (genler) varlığını açıklar. Dahası, her ikisinin de varlığında bu etmenlerden biri diğeri pahasına ifade edilmeye eğilimlidir.

Mendel'in bir hücre bilimcisi olmadığı ve mitoz ve mayozu hiç bilmediği düşünülünce, ilk kanunu kromozom davranışının olağanüstü bir yansımasıdır. Ancak, sonuçlarını sunduktan 35 yıl sonrasına kadar bu dikkate değer bağlantı açıkça ortaya konulamamıştır.

Bölüm 8'de tartışıldığı gibi, gen aslında DNA'nın plan birimini teşkil eden geniş bir yeridir. Uzunluk veya herhangi başka bir özelliğin geni, alel olarak bilinen iki veya daha fazla alternatif biçimde bulunabilir. Örneğin, uzunluk ve kısalık. Eğer bir bireydeki alel çifti aynı ise bireyin tartışılan özellik için homozigot olduğu söylenir. Zıt (farklı) etmenlere sahip bir birey heterozigot veya melezdir. Genomda mevcut olan aleller bireyin genotipini oluşturur, önemlidirler fakat bireyin görünüşü ya da fenotipinin tek belirleyicisi değildirler. Genotip son fenotipin oluşumunda çevre ile etkileşim halindedir. Dolayısıyla, bezelye bitkisi genotipik olarak uzunken güneş ve besinlerden mahrum bırakıldığında uzun olamayacaktır.

ÖRNEK 3 Siyam kedilerinin sadece yüz ve pati gibi uzuvları koyu renklidir. Siyam kedilerinin tüm hücrelerince koyu pigment üreten enzim üretilir fakat kedi gövdesinin göreceli olarak yüksek sıcaklığı tarafından enzim parçalanır. Sadece uzuvlar enzimin işlev göstermesine ve koyu şablonu üretmesine izin veren yeterli serinliktedir.

Mendel'in İkinci Kanunu

Mendel çalıştığı yedi zıt özelliğin ayrılma kanununu gösterdiğini belirledi. Daha sonra aynı anda test edilen iki özelliğin birbirinden bağımsız olarak mı yoksa biri diğerinin kalıtım şablonunu etkileyerek mi kalıtıldığını çalışmaya başladı. Saf uzun (homozigot) ve ayrıca sarı tohum rengi (baskın) için homozigot olan bir bitki soyunu, her iki özellik için de homozigot çekinik olan, ör. kısa boy ve yeşil tohum rengi, bir bitki ile çaprazlarsak, bu özellikler bağımsız olarak mı sınıflanacak yoksa bir özellik için baskın olan yavru ikinci özellik için de baskın mı olacak? Diğer bir deyişle, bir özelliğin kalıtımı ikincinin (veya üçüncü, dördüncü, vs.) kalıtımını etkiler mi veya kalıtımıyla bağlı mıdır?

Mendel ilk grup deneylerine benzer fakat bir seferde iki özellik içeren çaprazlamalar gerçekleştirdi ve buldu ki, alellerin ayrılarak sınıflandırılması tamamıyla "demokratik" idi. Ayrılma süreci esnasında uzunluk için baskın aleli alan gamet ayrıca tohum rengi için baskın veya çekinik aleli alabiliyordu. Tüm özelliklerin muhtemel kombinasyonları f_2 kuşağında görülebiliyordu.

ÖRNEK 4 f_1 dölü uzunluk (bir "uzun" *T* aleli ve bir "kısa" *t* aleli) ve tohum rengi (sarı renk için *Y* aleli ve yeşil renk için *y* aleli) için heterozigottur. Eğer bağımsız bir sınıflandırma yapılırsa her bir heterozigot dört sınıf gamet üretebilir - *TY, Ty, tY* ve *ty*. Bu gametlerin olası kombinasyonlarını göstermek için bir Punnett karesi kullanılabilir.

	TY	*Ty*	*tY*	*ty*
TY	*TTYY*	*TTYy*	*TtYY*	*TtYy*
Ty	*TTYy*	*TTyy*	*TtYy*	*Ttyy*
tY	*TtYY*	*TtYy*	*ttYY*	*ttYy*
ty	*TtYy*	*Ttyy*	*ttYy*	*ttyy*

Punnett karesinden görülebildiği gibi, uzunluk ve tohum rengi genlerinin sınıflanmasından sonuçlanabilecek dört olası fenotip vardır – sarı tohumlu uzun bitkiler, yeşil tohumlu uzun bitkiler,

sarı tohumlu kısa bitkiler ve yeşil tohumlu kısa bitkiler. Punnett karesinin gösterdiği gibi bunların 9:3:3:1 oranında oluşması beklenmektedir.

Mendel'in *bağımsız sınıflanma kanunu* veya *tek özellikler kanunu* olarak bilinen ikinci kanunu, özelliklerin *bağımsız olarak* kalıtıldığı kavramını ifade eder (Bir önceki bölümdeki Problem 8.12'yi hatırlayın). Dahası, farklı fenotiplerin oranları her bir sınıf için olasılıklar kanunundan kolaylıkla hesaplanabilir.

ÖRNEK 5 İstatistikte ihtimal olayları olasılıkları açısından kolayca değerlendirilebilir, çünkü her olay herhangi başka bir olay gibi aynı meydana gelme olasılığına sahiptir. Herhangi bir olayın olasılığı muhtemel olayların toplam sayısı içinde daima birdir. Bir bozuk para yazı da tura da gelebilir. O halde tura gelme ihtimali 1/2'dir. Aynı olasılık kanunları aynı zamanda meydana gelen iki bağımsız olayın ihtimalinin birinci olayın meydana gelme ihtimali ile ikinci olayın meydana gelme ihtimalinin çarpımı olduğunu söyler, örneğin; eş zamanlı meydana gelen iki veya daha fazla olayın olasılığı onların görece olasılıklarının ürünüdür. O halde havaya üç bozuk para atarsak üç tura gelme ihtimali 1/8'dir. [Her bir bozuk para için tura gelme ihtimali 1/2 olduğu için, biz sadece üç bozuk para için (1/2)(1/2)(1/2) şeklinde çarpım yaparız].

Mendel iki veya daha fazla özelliğin kalıtımıyla ilgili çalışmalarında, dihibrit (iki farklı özellik için heterozigot olan) f_1 çaprazlamaları yaptığında elde ettiği sınıfların sıklığını tahmin etmede aynı mantığı kullanmıştır. Birbirini takip eden bağımsız olaylar, her zaman, her bir olayın kendine ait olasılığının çarpımıyla tahmin edilebilir.

ÖRNEK 6 Monohibrit bir çaprazlamada, dölün dörtte üçü baskın karakteri ve dörtte biri çekinik karakteri gösterir, "¾, ¼ kuralı". Bağlı olmayan özellikler bağımsız olarak kalıtıldığı için iki özelliğin birlikte görünme ihtimali her birinin ihtimalinin ürünü olacaktır. Dolayısıyla, eğer yavruların 3/4'ü iki özelliğin her biri için monohibrit çaprazlamalarda görünüşte baskın ise yavruların (3/4)(3/4)=9/16'sı dihibrit çaprazlamada her iki özellik için de baskın olacaktır. Aynı şekilde, yavruların (3/4)(1/4)=3/16'sı birinci özellik için baskın ikinci özellik için çekiniktir. Her iki özellik için çekinikler (1/4)(1/4) sonucu olarak 1/16'dır.

Bu yaklaşım bize trihibrit çaprazlamalarda özelliklerin belirli kombinasyonları için elde edilen oranları tahmin etme fırsatı verir. Böyle bir çaprazlamada dölün 27/64'ü üç baskın özelliği gösterir. Sadece 1/64 üç özellik için çekinik olacaktır. Eğer birisi herhangi bir baskın fenotipin sıklığını temsilen ¾'ü ve onun çekinik fenotipinin sıklığını temsilen 1/4'ü seçerse, hibrit çaprazlamaları içeren her problem kolaylıkla çözülebilir olur.

Sonraki yıllarda, Mendel bahçe bezelyeleri için geçerli olan kalıtım kanunlarının diğer test organizmaları için uygunluğunu belirlemek üzere şahinotu denilen yaygın bir bitki ile çalıştı. Mendel için ne yazık ki, çaprazlamaları benzer sonuçlar ortaya koymadı ve manastırının başrahipliğine yükselmiş olmasına rağmen, hayal kırıklığına uğramış bir adam olarak öldü. Şahinotu *partenogenetik* olarak yeniden üremeye kabildir – polenden gelen spermin genetik bir katkısı olmaksızın bir yumurta yeni bir birey içinde gelişebilir. Mendel'in şahinotu çaprazlamaları aslında gerçek bir çaprazlama değildi, daha ziyade haşarı otunun bir "çift çaprazlama"sı idi – kıyaslanamaz bir başarının destanına üzücü bir son.

Mendel Kanunlarının İstatistiki Doğrulaması

Gördüğümüz gibi, genetik deneylerin sonucunun sıklıkla tahmin edilen belirli oranlarla örtüşmesi beklenir. Bazen veri, tahminlerle uyumlu olduğuna küçük bir şüphe kalacak şekilde, oranlara çok yakındır. Sıklıkla, her nasılsa, sonuçlar tahminlerden sapar ve sapmanın ihtimalden mi yoksa hipotez hatasından mı dolayı olduğu sorusu yükselir. Böyle durumlarda, istatistiksel analiz gereklidir.

1900'de, istatistikçi Karl Pearson belirli bir veri seti ile hipotez arasındaki *uygunluk derecesini* belirlemek için bir teknik [*ki-kare (χ^2) analizi*] geliştirdi. Örneğin, heterozigot uzun bezelye bitkileri ile homozigot kısa bitkiler arasında çaprazlama yapıldığında, hipotezimiz dölde 1:1 oranında uzun ve kısa fenotipler elde etmek olacaktır. 1:1 oranından sapmalar iki şekilde yorumlanabilir:

1. Sapmalar yalnızca ihtimalden kaynaklanmıştır ve varyasyonun beklenen 1:1 oranından anlamlı derecede farklı olduğundan şüphelenmemizi sağlamak için yeterli değildir. Gerçek ve beklenen sonuçlar arasında

anlamlı farklılık olmadığı varsayımı *sıfır hipotezi* olarak adlandırılır.

2. Farklılık o kadar fazladır ki (ki-kare yüksek), ihtimal dalgalanmalarının sorumlu olma ihtimali çok düşüktür. Böyle bir durumda sıfır hipotezi reddedilecek ve oran 1:1 dağılımı olarak kabul edilmeyecektir.

Ki-kare analizini uygulamada, oranın her bir bileşeni için, gözlenen (G) ve beklenen (B) değer arasındaki farklılık (sapma) belirlenir. Her sapmanın daha sonra karesi alınır ve tahmini beklenen (B) değere bölünür, ya da

$$\frac{(G-B)^2}{B}$$

χ^2 bu değerleri toplayarak ve daha sonra toplamı ihtimallerin ki-kare tablosu içindeki rakamla kıyaslayarak türetilir. (Kesin bir uyum ki-kare 0. sonuç verecektir). Eğer hesaplanan toplam (χ^2) çok yüksek ise, böyle yüksek bir değerin yalnızca şans eseri olma ihtimali çok düşük olacağından, oranın beklenen dağılıma uyum göstereceği hipotezini muhtemelen reddedeceğiz. Tablodan seçilen olasılık rakamı arzu edilen *güvenilirlik seviyesine* bağlı olacak; eğer hesaplayıp elde ettiğimiz ki-kare 0.05'ten daha küçük ise, o zaman, biz 100 olayda 95 güvenirlikle bu beklenen oran olmadığı için sıfır hipotezini reddedeceğiz.

ÖRNEK 7 Heterozigot uzun bezelye bitkileri ve kısa homozigot bezelye bitkileri arasındaki çaprazlamada, 30 uzun ve 38 kısa oranını elde ettiğimizi farz edin. Beklenen 1:1 oranından sapma 0.05 seviyesinde anlamlı mıdır (ör. sapma tekrarların yüzde 95'i kadar fazla mıdır ki, verinin 1:1 oranına uyduğu hipotezini reddetmekte hatasız olalım)?
68 bitki üretildiği için, biz 34 uzun ve 34 kısa bitki bekleriz. χ^2 hesaplandığında,

$$\chi^2 = \frac{(30-34)^2}{34} + \frac{(30-38)^2}{34} = 0.47 + 0.47 = 0.94$$

$\chi^2_{0.95} = 3.84$ gösteren ki-kare olasılık tabloları elde ederiz. Bizim hesaplanan rakamımız daha düşüktür. Ki-kare için bizim değerimiz 100 defada 5'inden daha fazla sıklıkla şans eseri oluşabileceği için, 0.05 seviyesinde hipotezi kabul edebiliriz. Biz aslında şans eseri yüzde 30-50'den 0.94 kadar yüksek bir ki-kare elde etmeyi bekleriz.

Bu kez istatistiki araç, melez bir çaprazlamanın 3:1 fenotipik oranı gibi, diğer oranları değerlendirmede kullanılabilir. Ayrıca sonuçlarımızda üç veya daha fazla sınıfa sahip olduğumuz sonuçları test etmek için kullanabiliriz.

Mendel Kanunlarının Kromozomlarla İlişkilendirilmesi

Mendel sonuçlarını 1866'da makale olarak yayımladı ancak diğer bilim adamlarının çok az dikkatini çekti. 1900'de Mendel, her biri ayrılma kanununu bağımsız olarak çalışan üç farklı grup tarafından "keşfedildi". Bunlar, Hollanda'dan Hugo De Vries, Almanya'dan Carl Correns ve Avusturya'dan Erich Tschermak von Seysenegg'dir.

1901'de, New York Columbia Üniversitesi lisansüstü öğrencisi William Sutton, ilk olarak Theodor Boveri tarafından tanımlanmış, mayoz sırasında kromozomların göçünü çalışıyordu. Mendel'in yeni keşfedilmiş çalışması o sıralarda Columbia Üniversitesi'nde konuşulmaktaydı. Sutton iki fikri bir araya getirdi ve kromozomların kalıtımın fiziksel temeli olduğu kavramını geliştirdi. Her bir kromozom aynı gen için ortağı ile aynı lokusu paylaştığı için, bir çift aleli barındıran eşey kromozomlardı. Gamet oluşumu sırasında biri diğerinden ayrılan eşey kromozomlardı ve hatta dahası kromozomların rekombinasyonunda farklılığı sağlamak için, döllenmede rastlantısal olarak bir araya gelen eşey yumurta ve spermin kromozomlarıydı. Sutton için genlerin kromozomların parçaları olduğu çok açıktı ve henüz çoğu hücre bilimci ve genetikçi gelecek 17 yıl içinde kromozomların çekirdek içindeki sıradan yapılar olduğunu ve genlerin kendileri ile ilişkili olmadıklarını tartışacaklardı.

9.3 Bağlantı

1900'lerin başlarında Thomas Hunt Morgan Columbia Üniversitesi'nde pek çok Nobel ödülü çıkaran ve klasik genetik vakfı için üst düzey ilişkiler sağlayan bir genetik laboratuvarı kurdu. Morgan üretimi kolay, bakımı ucuz ve bir aydan daha kısa sürede üreyen küçük meyve sinekleri (*Drosophila melanogaster*) ile çalıştı.

"Sinek odası" denilen nispeten küçük alanda çalışarak, Morgan'ın ekibi Mendel'in bağımsız sınıflandırma kanununun her zaman doğru olmadığını buldu. *Drosophila*'nın bir dizi özellikleri ayrı ayrı değil de birlikte kalıtılıyordu.

Gördüğümüz gibi, dihibritler çaprazlandığında, gelecek kuşaklarda olası tüm kombinasyonların ortaya çıkmasını bekleriz. Bunun sebebi, Mendel'e göre tüm özelliklerin bağımsız olarak kalıtılıyor olmasıdır. İki özellik dahil olduğunda, muhtemel dört fenotipik sınıf vardır: Birinci için baskın, ikinci için çekinik; birinci için baskın, ikinci için baskın; birinci için çekinik, ikinci için çekinik; birinci için çekinik, ikinci için baskın.

Morgan'ın laboratuvarında, belirli dihibrit kombinasyonların muhtemel dört sınıftan sadece ikisini ürettiği bulundu. Bağımsız olarak ayrılmayan bu özellikler *bağlı* diye adlandırıldı. Bağlantı aynı kromozom üzerinde yer alan genler arasında meydana gelir. Bu gibi genler için alellerin bağımsız ayrılması gerçekleşemez, çünkü gametogenez sırasında, tek bir birim olarak hareket ederler (ör. kendi kromozomları üzerinde birlikte göç ederler). Böylece, lokus 1'deki bir alel, gamete girerken, ne kendi kromozomu üzerinde lokus 2'deki aleli ne de homolog kromozom üzerinde lokus 2'deki aleli seçme hakkına sahip değildir. Kendi kromozomu üzerindeki lokus 2 aleli ile birlikte hareket etmek zorundadır. (Gelecek bölümde tartışılacağı gibi krossing over ile böyle bir bağlantı kırılabilir).

ÖRNEK 8 Farz edin ki, çiçek rengi için gen lokusunda, çiçeklerin normal kırmızı yerine mavi olmasına neden olan baskın bir mutasyon meydana geliyor. Eğer, aynı kromozom üzerinde, yaprak şeklini şifreleyen yakın bir gen lokusu yuvarlak yapraklar için baskın alele sahipse, bu iki alel bağlantıları nedeniyle, gamete her zaman beraber girerler ve ne zaman mavi çiçekler görülse sadece yuvarlak yapraklar (yaprak şekli için bağlı olmayan diğer aleller değil) onlara eşlik eder.

Morgan ve çalışma arkadaşları *Drosophila*'da dört bağlantı grubu olduğunu buldular. Sineklerce sergilenen bu pek çok özelliğin her biri bu dört gruptan birinde yer alabildi. *Drosophila* ayrıca haploid set olarak dört kromozom ihtiva eder. Bu durum şüphesiz, kromozomların kalıtımın fiziksel temeli ve genlerin taşıyıcısı olduğu şeklindeki güçlü tartışmayı oluşturmuştur.

9.4 Kromozom Haritalama

Bağlantı gebelik gibi hep ya da hiç meselesi gibi düşünülebilir fakat Morgan'ın grubu tarafından hazırlanan pek çok çaprazlamalarda, bağlantıda sızıntı var gibi göründü. Çalışılan yavruların pek çoğunda dört olası fenotipik kombinasyonun sadece ikisinin oluşmasına rağmen (bağlantının açık bir işareti), bu yavruların yüzlercesi içinden çok azı bağlı özelliklerin yeniden ayrılmasını gösterdi. Nasıl olur da özellikler bağlı olup daha sonra bağlanmamış olma kanıtları gösterirler? Şimdi krossing over hakkında bildiklerimizin (Bölüm 8) ışığında cevap kolaydır. Bağlanmış genler, krossing over sırasında, homolog kromozomlar arasında parça değişimiyle bağlantıyı kırabilir. Eğer *A* ve *B* genleri bir homolog kromozom ve *a* ve *b* genleri diğer homolog kromozom üzerinde bulunuyorsa, iki genin bağlı olduğu söylenir. Bağlantı, gametlerin *AB* veya *ab* homoloğunu içereceğini; *Ab* veya *aB* kombinasyonlu gametlerin güya oluşmayacağını vurgular. Ancak, krossing over, iki gen lokusu arasında, kromozom boyunca herhangi bir noktada meydana gelirse kromatidlerin değişimi lokuslardan birinin kendi içinde değişimine sebep olurken diğerini hareket ettirmeden bırakacaktır. Bu durum alellerin "ara sıra olabilen" kombinasyonlarını üretecek ve beklenmeyen sonuçlara izin verecektir.

Bağlı genlerin rekombinasyon sıklığının, çizgisel kromozom üzerinde genlerin ne kadar mesafeyle yerleşik olduğunun işareti olabileceğini fark eden kişi Morgan'ın genç çalışma arkadaşı A. H. Sturtevant idi. Kromozom boyunca krossing over bölgeleri rastgele oluşumlar olduğu için, bağlı genler kendi kromozomları üzerinde ne kadar aralıklı yerleşik iseler birbirleri arasında oluşabilecek, bağlantıyı kırabilecek krossing over

olaylarının olasılığı o kadar yüksektir. Belli ki, yakın genlerin aralarında bağlantıyı kıracak sadece nadir krossing over olayları gerçekleşeceği için, sıkı bağlı olacaklardır.

Drosophila'nın, bir defada iki tane olmak üzere, tüm özellikleri arasında bağlantıdaki sızıntının göreceli sıklığını dikkatlice belirleyerek Sturtevant tüm genlerin göreceli konumlarının hipotetik haritalarını çizebilmişti. Bu, rekombinasyon sıklıklarını ortaya koyabilmek için çok fazla sayıda çaprazlamaları içeriyordu. Bu haritalar aslında rekombinasyondan ziyade (sızıntılık) gerçek çizgisel mesafeleri yansıtmaktaydı fakat tahmin edilir ki bu ikisi yakından ilişkilidir.

9.5 Cinsiyet Bağlantısı

Mendel'in gerçekleştirdiği çaprazlamalarda, sonuçlar zigota hangi ebeveynin belirli alel setlerini verdiğine bağlı değildi. Homozigot baskın ve homozigot çekinik çaprazlamada sonuç, anne ya da babanın baskın olmasıyla ilişkisiz olarak daima aynı idi. Meyve sineğinde de pek çok genetik çaprazlamada cinsiyetin tarafsızlığı görünmekte idi fakat bazı özellikler için cinsiyet sonucu etkilemedi. İlk kez Morgan'ın laboratuvarından Charles Bridges tarafından keşfedilen bu gibi durumlarda, özellikler erkekte dişiden farklı olarak kalıtıldığında *cinsiyet bağlantısı* terimini kullanırız.

Cinsiyet bağlantılı özelliklerin genleri cinsiyet kromozomları üzerindedir. Bu özelliklerden en iyi bilinenleri X kromozomu ile ilişkili olanlardır. *Drosophila* ve insanın (ve diğer memeliler) her ikisinde de erkek genellikle XY ve dişi XX'tir. Erkekler sadece bir X'e sahip oldukları ve Y kıyasla az sayıda gene sahip olduğu için, erkeğin X kromozomunda meydana gelen çekinik bir mutasyon, çekinik aleli baskılayacak alele taşıyan homolog bir kromozom olmadığı için ifade edilecektir. Dişide, sadece homozigot çekinik olanlar mutasyonu ifade edecek, X kromozomlarının biri üzerindeki baskın yabanıl tip alel (doğada var olan daha yaygın alel) diğer X kromozomu üzerindeki çekinik mutasyonun alelinin ifadesini baskılayacaktır.

ÖRNEK 9 *Drosophila*'da, kırmızı göz yabanıl tip iken beyaz göz mutant çekinik bir özelliktir. Homozigot kırmızı gözlü dişilerle çaprazlanan beyaz gözlü erkekler tamamı kırmızı gözlü yavrular üretirler. Bu bir kimsenin, herhangi bir homozigot baskın ve çekinik çaprazlamasından beklediği şeydir. Diğer taraftan, kırmızı gözlü erkeklerle çaprazlanan beyaz gözlü dişiler, tümü kırmızı gözlü dişi ve tümü beyaz gözlü erkek yavrular üretirler. Yavruların cinsiyeti kalıtım şablonunda bir etmen olduğu için, bu cinsiyet bağlantısının klasik bir vakasıdır. Tüm dişi yavrular erkek ebeveynden bir X kromozomu almalıdır. Sonraki çaprazlamada baskın kırmızı göz aleli erkeklerin tek X kromozomu üzerinde olduğu için tüm dişiler baskın aleli aldı ve kırmızı gözlü idiler. Tüm erkek yavrular dişi ebeveynden bir X kromozomu almalıdırlar; bu çaprazlamada, beyaz göz için çekinik aleli alan ve homolog alelden mahrum olan erkekler çekinik özelliği ifade ettiler.

İnsanlarda cinsiyet bağlantısı ile ilişkili çeşitli karyotipik hastalıklar tanımlanmıştır. *Hemofili,* X kromozomu üzerinde bulunan çekinik bir alelin neden olduğu, kanın pıhtılaşma mekanizmasının bozulduğu bir hastalıktır. Bir yabanıl tip ve bir mutant tip alele sahip dişiler normal fenotipli fakat hastalık için *taşıyıcı*dırlar. Erkek çocuklarının yarısı hastalığa sahip, yarısı normal olacaktır. Renk körlüğü de X kromozomu üzerinde mutant çekinik olarak taşınır ve kalıtım dinamikleri hemofili ile paraleldir.

Bir zamanlar, Y kromozomu üzerinde birkaç işlevsel gen olduğu düşünülürdü. Şimdi biliyoruz ki, Y kromozomu üzerinde fenotipik ifadesi olan genler vardır. İnsanlarda kellik geni muhtemelen Y kromozomu üzerinde bir lokusa sahiptir ve sadece erkekler kellik kalıtımına katılırlar.

1948'de Murray Barr ve Dewart Bertram dişi memeli çekirdeklerinde erkek hücrelerinin çekirdeklerinde var olmayan koyu boyanan bir bölge keşfettiler. *Barr cisimciği* olarak adlandırılan bu koyu boyanmış yapılar daha sonra Klinefelter sendromuna sahip erkeklerin (XXY genotipi) hücrelerinde de bulundu.

Birkaç yıl sonra, İngiliz genetikçi Mary Lyon Barr cisimciği görüntüsüne bir açıklama getirdi. O, yüksek oranda yoğunlaşmış inaktif X kromozomunu temsil etmektedir. İki X kromozomu birlikte bulunurken sadece bir tanesi genetik etki gösterir; diğeri sıkı sarılmış bir heterokromatin kütlesi olarak inaktif halde kalacaktır. Bu olayın altında yatan mantık yalındır: sadece bir X kromozomu erkek hücrelerinde mevcut ve

etkindir dolayısıyla dişide bir X kromozomunun inaktivasyonu neticesinde eşit gen dozajı mevcuttur. Lyon inaktivasyonun rastgele bir olay olduğunu dolayısıyla dişinin bazı hücrelerinin atasal bazılarının anasal X'çe etkilendiğini ileri sürdü. Belirli bir X kromozomunun inaktive olduğu bir hücrenin soylarında aynı X inaktif halde bulunur.

Çeşitli karyotipik hastalıklarda X kromozomunun çoklu kopyaları ortaya çıkar. Bunun güçlü kanıtı; bu hücrelerde sadece bir tane aktif X varken iki veya daha fazla Barr cisimciği bulunabilir. Birincil cinsiyet farklılaşmasını etkilemede her iki X'de gerekli olduğu için, X inaktivasyonu cinsiyet belirlendikten sonra meydana gelir. İnaktivasyon geç meydana geldiği veya tam olmadığı için bu hücrelerde gen etkinliğinin dozu anormal olabilir.

9.6 Gen İfadesinde Çeşitlilikler

Görmüş olduk ki; baskın bir gen çekinik olanın ifadesini baskılayabilir ancak bu genlerin birbirleriyle ve çevreleriyle etkileştikleri pek çok yoldan sadece biridir. Bu etkileşimlerin tümü genin nihai olarak nasıl ifade edileceğini etkiler. *Akşam sefası* çiçeğinde, örneğin, safkan kırmızı çiçeklerle safkan beyaz çiçeklerin çaprazlaması pembe çiçekli bir f_1 üretir. Bu olgu bir zaman "karışma" olarak adlandırıldı. Fakat talihsiz bir kullanımdı çünkü gerçekte gen hareketinde bir seyrelme yoktur. f_1 kuşağı çarpazlandığında 1:1:2 oranında kırmızı, beyaz ve pembe yavrular elde ederiz. Dolayısıyla renk için bireysel aleller karışmamakta, yerine açıklama her iki alelin de (kırmızı veya beyaz) tamamıyla baskın olmadığıdır. Bu *eksik baskınlık* durumunda, hem kırmızı hem beyaz aleller bağımsız olarak ürün üretirken beraber olduklarında pembe fenotip verirler.

Gen ifadesinin bir diğer yönü İngiliz genetikçi William Bateson tarafından keşfedilmiştir. *Epistasis* bir genin alellerinin tamamıyla farklı bir genin alellerinin ifadesinin üzerindeki etkiyi içerir. Yani bir gen diğeri üzerinde izin veren veya değiştiren bir hareket sergiler.

Pleiotropi'de, tek bir gen pek çok özellik üzerinde etki gösterir. Pleiotropi'de oldukça sık olarak, altta yatan, genin biyokimyasal veya moleküler hareketi sabit kalır fakat etkisi çeşitli organlarda karmaşık belirtiler üretecek şekilde farklı ifade edilir.

9.7 Kromozomlar ve Gen İfadesi

Morgan'ın laboratuvarında, ilk zamanlarda Mendel'in varsayımsal kalıtsal birimlerinin aslında kromozomlar üzerine dizildiği açıklığa kavuşturuldu. Klasik genetikçilerin kromozomlara odaklanması *sitogenetik* alt disiplinini doğurmuştur. Cinsiyet belirlenmesi gerçekleştirildiğinde bu sitogenetik çatısı altında idi: *otozomlar* (cinsiyet dışı kromozomlar) cinsiyet kromozomlarından ayrıldı. Birçok türde XX dişi ile ilişkilendirilmişti fakat sonrasında çalışmanın gösterdiğine göre birçok kuşta erkek XX, dişi ise XY idi. Ayrılmama hastalıkları Down, Kleinfelter, Turner vs. gibi kusurlu karyotiplerin analiz edilmesi yolu ile çalışıldı. Sitogenetikçiler aynı zamanda kromozomların iki ya da daha fazla noktadan ayrılabileceğini ve orta kısmın ters dönmüş bölgesinden tekrar birleşebileceğini göstermişlerdir. Bu tür *inversiyon* durumlarında genlerin kromozom üzerindeki çizgisel sıralaması değişir fakat gen içeriği aynı kalır. Bazı inversiyonlar ile gen ifadesinde değişimler tespit edilmiştir ve bu *konum etkisinin* tanımlanmasına yol açmıştır. Genler, eylemlerinde kromozom üzerindeki konumları nedeni ile etkilenirler.

Uzunluk ve şekil yönünden sıradışı olan kromozom türleri aynı zamanda belli genetik hastalıklar ile ilişkilendirilmiştir. Löseminin belli türlerinde bir kromozomda anormal uzunluk tespit edildi. Buna ilk tanımlandığı yer dolayısıyla *Philadelphia kromozomu* denir. Bu kromozomlar homolog olmayan kromozomlar arasında parça değişiminin *translokasyon* olarak bilinen ve mekanizması krosovere benzeyen bir olgunun sonucu olarak ortaya çıkabilir. Kromozomların yapısal değişimlerinin birçoğu ilk kez *Drosophila* larvalarının sözde tükürük bezi dev kromozomlarında tanımlanmıştır. Bu kromozomlar, kromozomun araya hücre bölünmesinin girmediği çok sayıda eşlenmesinin sonuçlarıdır.

9.8 Genetik Hastalıkların Tedavisi

Genoma insan müdahalesi beraberinde ciddi tehlikeler getirmektedir. Hangi genlerin üretilmesi ve hangilerinin kaldırılması gerektiği kararını verme hakkının kimin elinde olduğu sorusu hiçbir zaman net bir şekilde cevaplanamaz. Daha anlaşılmazı, bir ortamdaki zararlı olan birçok alel başka bir ortamda faydalıdır. Bu nedenle, hangisinin kaldırılması gerektiğine yönelik kararlar kaçınılmaz olarak kolay değildir. Yine de, genetik etkiler hakkında bilgi sahibi olmak ve kalıtımsal patolojileri iyileştirmede onu kullanmamak zordur.

Mütevazi bir yaklaşım alellerin ifadelenmelerinin bir bireyin çevresi ve yaşadıkları ile etkileşime girmedikleri sürece gerçekleşmediğinin anlaşılmasından köken alır. Berkeley'den Profesör I. Michael Lerner bir popülasyondaki zararlı genetik özelliklerin ifadelenmelerinin genel olarak önüne geçmek için çevrenin bir bütün olarak değiştirildiği önlemleri kastederek *ötenik* terimini kullanır. Bir örnek olarak, yüksek kan basıncının (hipertansiyon) oluşmasının genetik bir temeli olabilir fakat okul otomatlarında patates cipsi ve tuzlu kraker gibi yiyecek ürünlerini meyve ve belli sebzeler gibi düşük tuzlu ürünler ile değiştirirsek hipertansiyonun ifadelenmesini yaşamın geç evrelerine kadar engelleyebiliriz. Örneğin, şehir ortamlarındaki gürültü seviyelerinin düşürülmesi ile stresin azaltılması aynı zamanda genetik zayıflıklara bağlı tehlikeleri azaltacaktır.

Genetik problemlerin üstesinden gelmek için *belli* durumlarda biyolojik aracılarla müdahale olan *öfenik* ikinci çevresel yaklaşım olabilir. Bazı bebekler fenilalanin amino asidini işleme kabiliyetinden yoksun doğarlar. Fenilketonüri (PKU) denen bu durum bir tek gen mutasyonu dolayısıyladır ve bebeklikten ve çocukluğun ilk evresinden itibaren fenilalanin içeriği düşük bir diyet verilerek başa çıkılır. Bu tedavi hastalıkla geçmişte ilişkilendirilmiş zeka geriliğini önler. Öfeniğin diğer bir örneği kusurlu organların nakille yenilenmesidir. Her bir durumda özgün bir kurallara dayalı genotipin değişmediği fakat telafinin sağlandığı bir müdahale gerçekleşiyor.

Genetik danışma gelecekteki ebeveynlere yavrularının çeşitli genetik hastalıklara sahip olma ihtimalleri hakkında tavsiye sunmaktadır. Kaygılar genellikle Tay-Sachs hastalığı (ölümcül bir yağ metabolizma bozukluğu) veya orak hücreli anemi gibi durumlar için çekinik alel taşıyan normal çiftlerin ihtimali üzerindedir. Bu hastalıklar sadece homozigot çekinik durumlarda gerçekleştiği için, iki taşıyıcının eşleşmesi 1/4 ihtimalinde kusurlu bir çocuğu meydana getirir. Doğmamış çocuktan analiz edilmek üzere hücrelerin alındığı bir teknik olan *amniyosentez* ile fetüsün durumu belirlenebilir.

Ögenik, "beğenilen" özelliklere sahip bireyler ile eşleşmelerin teşvik edildiği, "istenmeyen" özelliklere sahip bireyler ile eşleşmenin teşvik edilmediği sosyal programlara karşılık gelmektedir. Ögenik önlemler arasında "uygun" farz edilenlere parasal ödüller ve uygun olmadığı varsayılanların kısırlaştırması ve hatta hapsedilmesi var idi. Toplumsal olarak suistimal imkanı muazzamdır.

En umutlu senaryo muhtemelen yazılmadı: zarar görmüş genlerin tamiri için gen mühendisliğinin kullanımı. Kalıtsal kansızlıklardan hasta olan bireylerin kromozomlarına işlev gören genlerden eksik ya da hasarlı olanların eklenmesi işi şimdiden yapılmaktadır. Kemik iliği seçkin bir dokudur çünkü vücuttan geri alınabilir, işlem görebilir ve sağlıklı hücre soyu üretebileceği kemiğe geri yerleştirilebilir. Bakterilerin gen mühendisliği insülin, büyüme hormonu ve genetik hastalığı olan hastaların tedavisi için gerekli bir dizi protein ürünlerinin üretimi için halihazırda kullanılmaktadır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

9.1. Eğer düz kanatlı sinekler (yabanıl tip) buruşuk kanatlı sinekler ile çaprazlanırsa, bütün f_1 soyu düz kanatlı oluyor. Punnet karesi kullanarak f_2 neslinin fenotipini ve birbirlerine göre kısmi oranlarını belirleyin.

P_1 çaprazlamasının bir sonucu olarak buruşuk kanatlı hiçbir sinek görülmediğinden, ebeveynlerin homozigot olduğunu varsayacağız. Bütün f_1 soyunun düz kanadı olduğundan, düz kanatların (*S*) aynı zamanda buruşuk kanatlara (*s*) baskın olduğunu varsayacağız. Heterozigot (*Ss*) olan f_1 soyu, eşit oranda hem *S* hem de *s* gametleri üretecektir. Bu yüzden, f_1 çaprazlaması için Punnet karesi şöyle olacaktır:

♀ \ ♂	S	s
S	SS	Ss
s	Ss	ss

S, *s*'ye göre baskın olduğundan; bir *S* bile içeren bütün genotipler düz kanatlı olacak; sadece *ss* genotipleri buruşuk kanat fenotipini ifade edecektir. Böylece, f_2 soyu tipik Mendeliyen 3:1 baskın-çekinik ilişkisini gösterecektir.

9.2. Mendel'in boy ile ilgili deneylerinde *görünüm* olarak baskın olan f_2 bezelye bitkilerinin dörtte üçünün bazıları homozigot dominant (*TT*) iken diğerleri heterozigot dominant (*Tt*) idi. Başka bir çaprazlama ile, hangi bireylerin *TT* ve *Tt* olduklarını göstermek nasıl mümkün olabilirdi?

Mendel'in hipotezine göre, eğer bu baskın uzun bitkileri bir çekinik eşi ile çaprazlayabilseydi heterozigotları homozigotlardan ayırabilecekti. Buna *test çaprazlaması* veya *geri çaprazlama* denir.

Çekinik ebeveyn *t* içeren sadece bir sınıf gamet üretirdi. Homozigot dominant (*TT*) ile çaprazlanırsa bütün döller uzun (*Tt*) olmalıdır. (Bu önceden Mendel tarafından gerçekleştirilen orijinal P_1 çaprazlamasının tam olarak aynısıdır.) Heterozigot ebeveyn diğer taraftan biri *T* aleli ve biri de *t* aleli içeren iki sınıf gamet üretirdi. T gametlerinin çaprazlanması ile hem uzun hem de kısa döllerin eşit sayılarda olması beklenirdi.

Bütün pratik amaçlar için, bir bilinmeyen genotipin baskını ile bir çekiniğin bu çaprazlanmasının bir tane ürününün bile görünümü gösterecekti ki; baskın, homozigottan ziyade heterozigottur.

9.3. Mendel'in itina ve sebatının bir işareti şudur ki, orijinal çaprazlamasının f_2'sinden köken alan her bir uzun bitkide uzun ve kısa bitkilerle bir deneme çaprazlaması gerçekleştirmiştir. Test çaprazlamalarından uzun bitkilerin kısalara oranını ne bulmuş olmasını beklerdiniz?

Mendel'in f_2 nesli 1 *TT*:2 *Tt*: 1 *tt* oranlarında genotiplere sahipti. Sadece bu nesilde (sadece test çaprazlamasında yer almış bitkiler) üretilmiş uzun bitkilere bakarak görebiliriz ki; homozigotlar, heterozigotların iki katı kadardır. Bu gerçeği görmenin diğer bir yolu şudur ki, homozigotlara nazaran heterozigotlar iki katı gamet ürettiklerinden uzun homozigotların iki katı alel üretirler. Şimdi uzun popülasyonunda *T* aleline karşılık ne kadar *t* aleli bulunduğunu ele alalım. Homozigot uzun bitki iki *T* aleli sağlar, bu yüzden *x*'in toplam bitki sayısı olduğu durumda homozigotlar tarafından sağlanmış 2*x* *T* aleli vardır. Heterozigot uzun bitki sadece bir *T* aleli sağlar ancak heterozigotların iki katı sayıda olduklarından bu bitkiler aynı zamanda 2*x* *t* aleli sağlarlar. Heterozigot aynı zamanda bir *t* gameti üretir ve heterozigotların tüm popülasyonu 2*x* *t* aleli üretir. *T* ve *t* alelleri karşılaştırıldığında, popülasyonda 4*x* *T* aleli (2*x* +2*x*) ve 2x veya 2:1 oranında *t* aleli vardır. Bu alellerin her biri test çaprazlamasında homozigot kısa bitkiden gelen bir t aleli ile birleşecek; test edilen popülasyondan gelen *T* aleli uzun bir bitki (*Tt*) üretecek ve bir *t* aleli kısa bir bitki (*tt*) üretecektir. T alellerinin t alellerine oranı 2:1 olduğundan; bu aynı zamanda test çaprazlamalarından beklediğimiz uzun bitkilerin kısalarına oranı olacaktır. Bu, aslında Mendel'in bulduğudur ve esasları ayrı kısmi alellerin dağılımı için şansa dayalı bir kanun olan ayrılma kanununa net bir doğrulama sağlamaktadır.

9.4. Mendel'in ikinci kuralını bağımsız ayrılan aleller yönünden açıklayın.

Alellerin bağımsız sınıflanmasını göstermek için, bir kerede iki karakteri ele alacağız: tohumun şekli (yuvarlak veya buruşuk) ve rengi (sarı veya yeşil). *R* yuvarlak alel, *r* buruşuk alel, *Y* sarı alel ve *y* yeşil alel olsun. Not: *R*, *r*'ye göre baskın ve *Y*, *y*'ye göre baskındır. P_1'de her iki karakter için homozigot baskın olanlar ile homozigot çekinikleri çaprazlayalım. Sadece bir sınıf sperm ya da yumurta mümkündür (gametler daire içine alınmıştır):

P_1 *RRYY* (*RY*) ♀ × *rryy* (*ry*) ♂

f_1 *RrYy*

f_1 soyunun tümü yuvarlak ve sarı ve her bir özellik için heterozigot olacaktır. Bu tür genotip bir dihibrit olarak adlandırılır.

Şimdi f_1'i çaprazlayalım. Eğer bağımsız sınıflanma gerçekleşirse, dihibrit bütün mümkün olan kombinasyonları (*RY, Ry, rY ve ry*) içeren gametler üretecektir; eğer sınıflanma gerçekleşmez ise, o zaman bir senaryo şu olur ki bir R içeren gamet aynı zamanda her zaman bir Y içerirken bir ikinci sınıf gamet *ry* içerecektir. Mendel f_1 çaprazlamasını gerçekleştirdiğinde, f_2'nin fenotipik oranlarının dört sınıf spermin dört sınıf yumurta ile birleşebildiği bir duruma karşılık geldiğini buldu.

♀

♂	*RY*	*Ry*	*rY*	*ry*
RY	*RRYY*	*RRYy*	*RrYY*	*RrYy*
Ry	*RRYy*	*RRyy*	*RrYy*	*Rryy*
rY	*RrYY*	*RrYy*	*rrYY*	*rrYy*
ry	*RrYy*	*Rryy*	*rrYy*	*rryy*

Mendel aslında 9 yuvarlak sarı: 3 yuvarlak yeşil: 3 buruşuk sarı: 1 buruşuk yeşil tohum şeklinde bir f_2 oranı elde etti. Yukarıdaki Punnet karesini incelersek bunlar bağımsız olarak düzenlenebilecek şekilde her bir çift zıt alellerin içinde bulunduğu tam olarak bir çaprazlamadan beklenebilecek oranlardır.

Varsayalım ki aleller bağımsız olarak ayrılmadı ve f_1 tarafından üretilen gametler sadece iki sınıf idi: *RY* ve *ry*. O zaman, şu çaprazlamamız olurdu:

	RY	*ry*
RY	*RRYY*	*RrYy*
ry	*RrYy*	*rryy*

3 yuvarlak sarı: 1 buruşuk yeşil

f_2'de 3:1 oranında sadece iki fenotipik sınıf üretilmiş olacaktır. Mendel'in f_2'nin 9:3:3:1 oranında dört fenotipik sınıftan oluştuğu için gen kategorilerinin bağımsız sınıflanması net idi.

Aynı zamanda son derece ilginçtir ki, Mendel genlerinin hepsinin farklı kromozomlarda olduğu dolayısıyla bağlı olmadıkları yedi karakter seçmiştir. Bahçe bezelyesindeki haploid set yedi kromozomdan oluşur ve rastgele seçilen yedi karakterin genlerinin yedi farklı kromozom üzerinde olması ihtimali astronomik derecede yüksektir. Bazı genetikçiler Mendel'in ikinci kurala uymayan bazı karakterler için verilerin bir kısmını görmezden gelmiş olabileceğini sezmektedirler.

9.5. Sarı tüylü ev fareleri kendi içlerinde çaprazlanıyor ve 2:1 oranında sarıya karşılık sarı olmayan döl veriyor. Sarı olan, olmayan ile çaprazlandığında 1:1 oranlı iki sınıf elde ediliyor. Tümü sarı olmayan yavrular üretmek için, sarı olmayanlar kendi içlerinde çaprazlanıyor. Bu nasıl açıklanabilir?

Bu sarının baskın ve sarı olmayanın çekinik olduğu bir durum gibi görülecektir. Sarı olmayan her zaman sarı olmayan döl verecektir; bu çekinik karakter ile uyumludur. Tek normal dışılık sarının davranışıdır. Heterozigot görünüyor fakat hibrit çaprazlamanın alışılmış 3:1 oranını veremiyorlar.

Açıklaması şudur ki, homozigot baskın *YY* öldürücü bir kombinasyondur ve böyle bireyler doğum öncesi ölürler. Bu yüzden bütün hayatta kalan sarı fareler melezdir. Genelde 3:1 oranını veren hibrit çaprazlama burada 2:1 oranı ile tanımlanmaktadır çünkü çaprazlamadaki baskın fenotipin üçte birini teşkil eden homozigot baskın, en son hesaplamada görünmemektedir.

9.6. Evcil kümes hayvanlarında ibik karakteri iki gen tarafından (gül ve bezelye) kontrol edilmektedir. Eğer baskın alel *R* dominant *P* ile birlikte bulunur ise, o zaman "ceviz ibik" oluşur. Eğer bir birey homozigot çekinik (*rrpp*) ise, ibik "tek" olacaktır. Eğer *P* olmadan *R* var ise ibik gül olacak, oysa *R* olmadan bir *P* olması bir bezelye ibik üretir. *RrPp* x *Rrpp* çaprazlamasının fenotiplerini belirleyin.

İlk önce gametleri belirleyin; ardından çaprazlamayı gerçekleştirin.

	(RP)	(Rp)	(rP)	(rp)
(Rp)	*RRPp*	*RRpp*	*RrPp*	*Rrpp*
(rp)	*RrPp*	*Rrpp*	*rrPp*	*rrpp*

↓

Fenotipler:				
	Ceviz	**Gül**	**Ceviz**	**Gül**
	Ceviz	**Gül**	**Bezelye**	**Tek**

9.7. Bir ceviz ibik, üretilmiş döllerden sadece bir tek ibikli olan biriyle çaprazlanıyor. Ebeveynlerin genotipleri ne idi?

Tek bir ebeveyn sadece homozigot çekinik olabilir (*rrpp*). Tek ibikli döl üretildiği için, her bir ebeveyn *rp* olan en az bir sınıf gamet sağlayacaktır. Böylece, ceviz ibik ebeveyn *RrPp* genotipine sahip olmuş olmak zorundadır. Her bir gen için homozigot baskın genotip iki çekinik aleli olan gamet üretemez.

9.8. Aşağıdaki tablo Mendel'in çalıştığı bezelye bitkilerinin özelliklerini listelemektedir ve P_1 ve f_1 çaprazlarının sonuçlarını göstermektedir. Örneğin, verilere göre 8023 f_2 dölünden 6022'si sarı tohum renginin dominant fenotipini göstermiş ancak 2001'i çekinik yeşil tohum rengini göstermiştir. Sarı rengi gösteren 6022 f_2 tohumundan kaç tanesinin yuvarlak olması ve mor, eksensel çiçekli ve dar, yeşil zarflı, kısa saplı bitkiler üretmesi beklenebilir?

P_1 ÇAPRAZLAMA ÖZELLİĞİ	TÜMÜ F_1 (BASKIN × ÇEKİNİK)	F_2 SOYU SOYU	TOPLAM BASKIN	ÇEKİNİK	F_2 SOYU	BASKININ ÇEKİNİĞE ORANI
Sap uzunluğu	Uzun × kısa	Uzun	787	277	1064	2,84:1
Tohum biçimi	Yuvarlak × buruşuk	Yuvarlak	5474	1850	7324	2,96:1
Tohum rengi	Sarı × yeşil	Sarı	6022	2001	8023	3,01:1
Çiçek yerleşimi	Eksensel × uca yakın	Eksensel	651	207	858	3,14:1
Çiçek rengi	Mor × beyaz	Mor	705	224	929	3,15:1
Zarf biçimi	Şişmiş × dar	Şişmiş	882	299	1181	2,95:1
Zarf rengi	Yeşil × sarı	Yeşil	428	152	580	2,82:1

Aynı zamanda gerçekleşen birkaç olayın olasılığı bunların tekil gerçekleşme olasılıklarının çarpımına eşittir. Mendel'in verileri f_1 çaprazlamasının 3:1 fenotipik oranını verdiğini gösteriyor; ör. her bir döl için üçü baskın fenotip ve biri çekinik fenotip gösteriyor. Bu nedenle, Mendel'in bitkilerinden biri baskın özellik ve 1/4'ü çekinik özellik göstereceği için olasılık 3/4'tür. Çeşitli fenotiplerin tekil gerçekleşme olasılıkları şöyledir: kısa sap, 1/4; yuvarlak tohum, 3/4; mor çiçek, 3/4; eksensel yerleşim, 3/4; dar zarf, 1/4 ve yeşil zarf, 3/4. Bütün bu fenotiplerin aynı zamanda gerçekleşme olasılığı (ör. aynı bitkide):

$$1/4 \times 3/4 \times 3/4 \times 3/4 \times 1/4 \times 3/4 = 81/4096$$

Bu nedenle, 6022 sarı tohumlu dölün 119 (ör. 6022×81/4096) tanesinin bu özelliklerin tümüne aynı anda sahip olması beklenebilir.

9.9. Önceki problemde bir çoklu melez fenotipin oluşma olasılığı her bir *fenotipik* karakterin tekil olasılıklarından belirlenmişti. Olasılık kurallarına genotiplerin belirlenmesinde benzer şekilde müracaat edilebilir. Dihibrit bir f_1 çaprazlamasının uzun boy ve tohum rengi için (fenotipik olasılıklar yerine) çeşitli *alellerin* olasılıklarını f_2 soyunun ne kadarının sarı tohumdan kısa saplı bitkiler üretmesinin beklenebileceğinin belirlemek için kullanın.

Bu tür bitkiler *ttYY* veya *ttYy* genotipine sahip olmalıdır. Kısa saplı fenotipin üretilebilmesinin sadece bir yolu vardır: homozigot tt bireyi oluşturabilmek için her bir ebeveynin bir *t* aleli sağlaması gerekir. *Tt* heterozigotunda *t* alelinin üretilebilmesinin olasılığı 1/2 olduğundan, iki benzer olayın beraber (ör. *t* aleli içeren iki gametin *tt* zigotunda birleşmesi) olma olasılığı (1/2) (1/2) = (1/4)'tür.

Sarı tohum kabuğu üç farklı yoldan üretilebilir: (1) her bir ebeveyn *Y* aleli sağlar (olasılık 1/2×1/2 = 1/4); (2) *Y* aleli sağlayan erkek ve *y* aleli sağlayan dişi (olasılık 1/2× 1/2 = 1/4); veya (3) *y* aleli sağlayan erkek ve *Y* aleli sağlayan dişi (olasılık 1/2×1/2 = 1/4). Bu üç mekanizmanın her biri sarı tohum oluşturmanın tümden olasılığına katkıda bulunurlar ve bu tümden olasılığın belirlenmesi için toplanmalıdırlar: 1/4 +1/4 +1/4 =3/4. [Bunu görmenin bir diğer alternatif yolu ise sarı tohum kabuğu vermeyen tek genotipin *yy* olduğunu görmektir (olasılık 1/2× 1/2 = 1/4); bu yüzden diğer bütün genotiplerin olasılığı (ve böylece sarı tohumların) 1- 1/4 = 3/4'tür.]

Kısa gövde olasılığı 1/4 ve sarı tohum olasılığı 3/4 olduğundan, bu iki karakterin beraber olma olasılığı (1/4)(3/4)= 3/16'dır. (Not: Bu, eğer fenotipik olasılıklardan başlasaydık kullanacak olduğumuz hesaplamanın aynısıdır.)

9.10. Varsayalım ki, normal kulak şekli (*T*) ve bir kıvrık kulak mutant aleli (*t*) için heterozigot farelerin f_1 çaprazları normal kulaklı 735 fare ve kıvrık kulaklı 265 fare üretiyorlar. Bu verilerin 0,05 anlamlılık düzeyinde Mendel'in baskın ve çekinik alellerin ayrılma kanununa uyup uymadığını belirleyin. ($\chi^2$0,05 anlamlılık düzeyinde 3,84'tür.)

Ayrılma kanununa göre, normal farelerin kıvrık kulaklılara oranını 3:1 olarak bekleriz. 1000 farelik örneklem büyüklüğü için, bu 750 normal fare ve 250 kıvrık kulaklı faredir. Ki-kare analizi kullanılarak:

$$\chi^2 = \frac{(735 - 750)^2}{750} + \frac{(235 - 250)^2}{250} = 0.3 + 0.9 = 1.2$$

1,2 değeri 3,84 değerinden az olduğu için, veri normal Mendel ayrılımına uymaktadır. Sapmayı beklenen orandan tek başına olma şansına bağlayabiliriz.

9.11. *Drosophila*'da gri gövde (yabanıl tip alel) siyah gövdeye (mutant alel) göre baskındır ve cinsiyete bağlı değildir çünkü gövde rengi geni otozomal bir kromozomda yer alır. Kırmızı göz (yabanıl tip alel) beyaz göze (mutant alel) baskındır ve cinsiyete bağlıdır çünkü göz rengi geni X kromozomunda yer alır (Y kromozomunda homolog bir alel yoktur). *Drosophila*'da erkek genelde XY ve dişi XX'tir. Aşağıda tanımlanan soyların ebeveynlerinin genotip ve fenotiplerini yeniden oluşturun.

Erkekler: 3/8 gri, beyaz; 3/8 gri, kırmızı: 1/8 siyah, beyaz; 1/8 siyah, kırmızı

Dişiler: 3/8 gri, beyaz; 3/8 gri, kırmızı: 1/8 siyah, beyaz; 1/8 siyah, kırmızı

İlk bakışta, bu daha çok zor bir iş gibi görünüyor. Ancak, parça parça ele alırsak analiz edilebilir ve çözülebilir. İlk önce gövde rengini ele alalım. Bütün gri kategorileri toplar ve siyah grubun toplamı ile karşılaştırırsak, erkek ve dişilerin her ikisi için bir 3:1 oranı mevcuttur. Bu ancak bir hibrit çaprazlamanın bir sonucu olabilir: *Gg* × *Gg*. O zaman her bir ebeveyn heterozigottur ve fenotip gri gövde rengi olur.

Şimdi, cinsiyete bağlı göz rengi özelliği durumunu ele alıyoruz. Dikkat edin ki, erkekler hem beyaz gözlü hem de kırmızı gözlü (1:1). Erkek kendinin bir X'ini annesinden aldığı için, buna göre annede bir X^R ve bir X^r olmak zorundadır ve bu yüzden kırmızı gözlü görünümündedir.

Dişi soylar aynı zamanda kırmızı gözün beyaz göze 1:1 oranını göstermektedirler. Eğer baba X^R olsa, bütün dişiler hepsi iki X'lerinin birini ve her zaman göz rengi için en az bir baskın aleli babadan alacakları için kırmızı gözlü olacaktır. Böylece, baba X^r olmalı ve beyaz gözlü görünmelidir.
Özetle:

$$\underset{\text{gri, beyaz göz}}{\sigma\ GgX^rY} \times \underset{\text{gri, kırmızı göz}}{\varphi\ GgX^RX^r}$$

Erkekler: ¾ gri, beyaz; ¼ siyah, beyaz
Dişiler: ¾ gri, kırmızı; ¼ siyah, kırmızı

Apaçık görülüyor ki, gövde rengi açısından bu bir hibrit çaprazlamadır (3:1 oranı).

Bütün erkekler beyaz gözlü olduğundan, anne X^rX^r olmak zorundadır. Bütün dişiler kırmızı gözlü olduklarından baba X^R olmak zorundadır.

Nihai sonuç bu yüzden şöyledir

$$\underset{\text{gri, beyaz göz}}{\varphi\ GgX^rX^r} \times \underset{\text{gri, kırmızı göz}}{\sigma\ GgX^RY}$$

Unutulmamalıdır ki dış renk oranları cinsiyete bağlı bir özellik olmadığı için erkek ve dişi soy için aynıdır. Göz rengi kalıtımı erkek ve dişi soy için farklıdır çünkü bunun geni X kromozomunda yer alır.

9.12. Kadın olarak yarışan erkekler problemi Olimpiyat oyunlarında ve diğer önemli spor etkinliklerinde son yıllarda ortaya çıkmıştır. Mary Lyon'un çalışması bu problemin çözümünde nasıl yardımcı olmuş olabilir?

Karyotipik hastalığı olmayan bireyler yalnızca genotipik olarak dişi olduklarında Barr cisimcikleri olacağından, Barr cisimcikleri kadın olarak yarışan atletlerin gerçekten o cinsiyette olduklarının tespitinde kullanılmaktadır. Yanak içerisinden yanak içi sürüntüsü elde edilir ve hücreler boyanır. Barr cisimciğinin varlığı dişiyi, yokluğu ise erkeği işaret eder. Lyon'un açıkladığına göre Barr cisimciği iki adet X kromozomu içeren hücrelerdeki X kromozomlarından birinin etkisizleştirilmesi ile oluşur.

9.13. Oldukça sıklıkla, bir popülasyon normal olasılık kurallarına göre beklenenden yüksek oranda heterozigot içerir. Bu durumdan ne sorumlu olabilir?

Homozigotlar seçilimli olarak bunlara karşılık gelen heterozigotlara nazaran daha az uygun olduklarında, doğal seçilim heterozigotları tercih edebilir. Bu melez gücü olarak bilinir. Orak hücreli anemide olduğu gibi mutasyonlar sıtmaya karşı yüksek oranda direnç sağlar. Sıtmanın görüldüğü bölgelerdeki bireyler orak hücre yönünden bir mutant alele sahip olduklarından, sıtmaya karşı nispeten dirençli olmalarından fayda görebilirler. Ancak, çekinik mutasyon yönünden homozigot olanlarda tam gelişmiş, sıklıkla ölümcül orak hücreli anemi görülür. Diğer taraftan, norma alel yönünden homozigot olanlar sıtmadan ölürler. Böylece heterozigotlar hakim gelir.

TAMAMLAYICI SORULAR

9.14. Mendel, (*a*) ayrılma (*b*) eksik baskınlık (*c*) bağlantı (*d*) hem *a* hem de *b* (*e*) hem *b* hem de *c* ile ilgilenmemiştir.

9.15. Eşeyli üreme, (*a*) sadece hayvanlarda (*b*) sadece bitkilerde (*c*) virüslerde fakat bakterilerde değil (*d*) canlılar dünyasındaki birçok organizmada (*e*) deniz canlılarında hiçbir zaman gerçekleşir.

9.16. Bir genin alternatif biçimleri (*a*) izomer (*b*) kros over (*c*) translokasyonlar (*d*) aleller (*e*) hiçbirisi olarak bilinir.

9.17. Tam baskınlık olduğu kabul edilerek, hangisi büyüktür (*a*) bir hibrit çaprazlamadaki genotip sayısı veya (*b*) bir hibrit çaprazlamadaki fenotip sayısı?

9.18. Hangisi büyüktür (*a*) homozigot bir birey tarafından üretilmiş gametlerin sınıfları veya (*b*) bir heterozigot tarafından üretilmiş sınıflar?

Bu nedenle, 6022 sarı tohumlu dölün 119 (ör. 6022×81/4096) tanesinin bu özelliklerin tümüne aynı anda sahip olması beklenebilir.

9.9. Önceki problemde bir çoklu melez fenotipin oluşma olasılığı her bir *fenotipik* karakterin tekil olasılıklarından belirlenmişti. Olasılık kurallarına genotiplerin belirlenmesinde benzer şekilde müracaat edilebilir. Dihibrit bir F_1 çaprazlamasının uzun boy ve tohum rengi için (fenotipik olasılıklar yerine) çeşitli *alellerin* olasılıklarını F_2 soyunun ne kadarının sarı tohumdan kısa saplı bitkiler üretmesinin beklenebileceğinin belirlemek için kullanın.

Bu tür bitkiler *ttYY* veya *ttYy* genotipine sahip olmalıdır. Kısa saplı fenotipin üretilebilmesinin sadece bir yolu vardır: homozigot tt bireyi oluşturabilmek için her bir ebeveynin bir *t* aleli sağlaması gerekir. *Tt* heterozigotunda *t* alelinin üretilebilmesinin olasılığı 1/2 olduğundan, iki benzer olayın beraber (ör. *t* aleli içeren iki gametin *tt* zigotunda birleşmesi) olma olasılığı (1/2) (1/2) = (1/4)'tür.

Sarı tohum kabuğu üç farklı yoldan üretilebilir: (1) her bir ebeveyn *Y* aleli sağlar (olasılık 1/2×1/2 = 1/4); (2) *Y* aleli sağlayan erkek ve *y* aleli sağlayan dişi (olasılık 1/2×1/2 = 1/4); veya (3) *y* aleli sağlayan erkek ve *Y* aleli sağlayan dişi (olasılık 1/2×1/2 = 1/4). Bu üç mekanizmanın her biri sarı tohum oluşturmanın tümden olasılığına katkıda bulunurlar ve bu tümden olasılığın belirlenmesi için toplanmalıdırlar: 1/4 +1/4 +1/4 =3/4. [Bunu görmenin bir diğer alternatif yolu ise sarı tohum kabuğu vermeyen tek genotipin *yy* olduğunu görmektir (olasılık 1/2×1/2 = 1/4); bu yüzden diğer bütün genotiplerin olasılığı (ve böylece sarı tohumların) 1- 1/4 = 3/4'tür.]

Kısa gövde olasılığı 1/4 ve sarı tohum olasılığı 3/4 olduğundan, bu iki karakterin beraber olma olasılığı (1/4)(3/4)= 3/16'dır. (Not: Bu, eğer fenotipik olasılıklardan başlasaydık kullanacak olduğumuz hesaplamanın aynısıdır.)

9.10. Varsayalım ki, normal kulak şekli (*T*) ve bir kıvrık kulak mutant aleli (*t*) için heterozigot farelerin F_1 çaprazları normal kulaklı 735 fare ve kıvrık kulaklı 265 fare üretiyorlar. Bu verilerin 0,05 anlamlılık düzeyinde Mendel'in baskın ve çekinik alellerin ayrılma kanununa uyup uymadığını belirleyin. ($x^2$0,05 anlamlılık düzeyinde 3,84'tür.)

Ayrılma kanununa göre, normal farelerin kıvrık kulaklılara oranını 3:1 olarak bekleriz. 1000 farelik örneklem büyüklüğü için, bu 750 normal fare ve 250 kıvrık kulaklı faredir. Ki-kare analizi kullanılarak:

$$\chi^2 = \frac{(735 - 750)^2}{750} + \frac{(235 - 250)^2}{250} = 0.3 + 0.9 = 1.2$$

1,2 değeri 3,84 değerinden az olduğu için, veri normal Mendel ayrılımına uymaktadır. Sapmayı beklenen orandan tek başına olma şansına bağlayabiliriz.

9.11. *Drosophila*'da gri gövde (yabanıl tip alel) siyah gövdeye (mutant alel) göre baskındır ve cinsiyete bağlı değildir çünkü gövde rengi geni otozomal bir kromozomda yer alır. Kırmızı göz (yabanıl tip alel) beyaz göze (mutant alel) baskındır ve cinsiyete bağlıdır çünkü göz rengi geni X kromozomunda yer alır (Y kromozomunda homolog bir alel yoktur). *Drosophila*'da erkek genelde XY ve dişi XX'tir. Aşağıda tanımlanan soyların ebeveynlerinin genotip ve fenotiplerini yeniden oluşturun.

Erkekler: 3/8 gri, beyaz; 3/8 gri, kırmızı: 1/8 siyah, beyaz; 1/8 siyah, kırmızı

Dişiler: 3/8 gri, beyaz; 3/8 gri, kırmızı: 1/8 siyah, beyaz; 1/8 siyah, kırmızı

İlk bakışta, bu daha çok zor bir iş gibi görünüyor. Ancak, parça parça ele alırsak analiz edilebilir ve çözülebilir. İlk önce gövde rengini ele alalım. Bütün gri kategorileri toplar ve siyah grubun toplamı ile karşılaştırırsak, erkek ve dişilerin her ikisi için bir 3:1 oranı mevcuttur. Bu ancak bir hibrit çaprazlamanın bir sonucu olabilir: *Gg* × *Gg*. O zaman her bir ebeveyn heterozigottur ve fenotip gri gövde rengi olur.

Şimdi, cinsiyete bağlı göz rengi özelliği durumunu ele alıyoruz. Dikkat edin ki, erkekler hem beyaz gözlü hem de kırmızı gözlü (1:1). Erkek kendinin bir X'ini annesinden aldığı için, buna göre annede bir X^R ve bir X^r olmak zorundadır ve bu yüzden kırmızı gözlü görünümündedir.

Dişi soylar aynı zamanda kırmızı gözün beyaz göze 1:1 oranını göstermektedirler. Eğer baba X^R olsa, bütün dişiler hepsi iki X'lerinin birini ve her zaman göz rengi için en az bir baskın aleli babadan alacakları için kırmızı gözlü olacaktır. Böylece, baba X^r olmalı ve beyaz gözlü görünmelidir.
Özetle:

$$\underset{\text{gri, beyaz göz}}{\overset{\delta}{GgX^r}} \times \underset{\text{gri, kırmızı göz}}{\overset{\varphi}{GgX^RX^r}}$$

Erkekler: ¾ gri, beyaz; ¼ siyah, beyaz
Dişiler: ¾ gri, kırmızı; ¼ siyah, kırmızı

Apaçık görülüyor ki, gövde rengi açısından bu bir hibrit çaprazlamadır (3:1 oranı).

Bütün erkekler beyaz gözlü olduğundan, anne X^rX^r olmak zorundadır. Bütün dişiler kırmızı gözlü olduklarından baba X^R olmak zorundadır.

Nihai sonuç bu yüzden şöyledir

$$\underset{\text{gri, beyaz göz}}{\overset{\varphi}{GgX^rX^r}} \times \underset{\text{gri, kırmızı göz}}{\overset{\delta}{GgX^R}}$$

Unutulmamalıdır ki dış renk oranları cinsiyete bağlı bir özellik olmadığı için erkek ve dişi soy için aynıdır. Göz rengi kalıtımı erkek ve dişi soy için farklıdır çünkü bunun geni X kromozomunda yer alır.

9.12. Kadın olarak yarışan erkekler problemi Olimpiyat oyunlarında ve diğer önemli spor etkinliklerinde son yıllarda ortaya çıkmıştır. Mary Lyon'un çalışması bu problemin çözümünde nasıl yardımcı olmuş olabilir?

Karyotipik hastalığı olmayan bireyler yalnızca genotipik olarak dişi olduklarında Barr cisimcikleri olacağından, Barr cisimcikleri kadın olarak yarışan atletlerin gerçekten o cinsiyette olduklarının tespitinde kullanılmaktadır. Yanak içerisinden yanak içi sürüntüsü elde edilir ve hücreler boyanır. Barr cisimciğinin varlığı dişiyi, yokluğu ise erkeği işaret eder. Lyon'un açıkladığına göre Barr cisimciği iki adet X kromozomu içeren hücrelerdeki X kromozomlarından birinin etkisizleştirilmesi ile oluşur.

9.13. Oldukça sıklıkla, bir popülasyon normal olasılık kurallarına göre beklenenden yüksek oranda heterozigot içerir. Bu durumdan ne sorumlu olabilir?

Homozigotlar seçilimli olarak bunlara karşılık gelen heterozigotlara nazaran daha az uygun olduklarında, doğal seçilim heterozigotları tercih edebilir. Bu melez gücü olarak bilinir. Orak hücreli anemide olduğu gibi mutasyonlar sıtmaya karşı yüksek oranda direnç sağlar. Sıtmanın görüldüğü bölgelerdeki bireyler orak hücre yönünden bir mutant alele sahip olduklarından, sıtmaya karşı nispeten dirençli olmalarından fayda görebilirler. Ancak, çekinik mutasyon yönünden homozigot olanlarda tam gelişmiş, sıklıkla ölümcül orak hücreli anemi görülür. Diğer taraftan, norma alel yönünden homozigot olanlar sıtmadan ölürler. Böylece heterozigotlar hakim gelir.

TAMAMLAYICI SORULAR

9.14. Mendel, (*a*) ayrılma (*b*) eksik baskınlık (*c*) bağlantı (*d*) hem *a* hem de *b* (*e*) hem *b* hem de *c* ile ilgilenmemiştir.

9.15. Eşeyli üreme, (*a*) sadece hayvanlarda (*b*) sadece bitkilerde (*c*) virüslerde fakat bakterilerde değil (*d*) canlılar dünyasındaki birçok organizmada (*e*) deniz canlılarında hiçbir zaman gerçekleşir.

9.16. Bir genin alternatif biçimleri (*a*) izomer (*b*) kros over (*c*) translokasyonlar (*d*) aleller (*e*) hiçbirisi olarak bilinir.

9.17. Tam baskınlık olduğu kabul edilerek, hangisi büyüktür (*a*) bir hibrit çaprazlamadaki genotip sayısı veya (*b*) bir hibrit çaprazlamadaki fenotip sayısı?

9.18. Hangisi büyüktür (*a*) homozigot bir birey tarafından üretilmiş gametlerin sınıfları veya (*b*) bir heterozigot tarafından üretilmiş sınıflar?

9.19. Hangisi büyüktür (*a*) tam dominant olan bir hibrit çaprazlamadaki fenotipik sınıf sayısı veya (*b*) tamamlanmamış dominant olan bir hibrit çaprazlamadaki fenotipik sınıf sayısı?

9.20. Hangisi büyüktür (*a*) Drosophila'daki bağlantı grubu sayısı veya (*b*) insandaki bağlantı grubu sayısı?

9.21. Hangisi büyüktür (*a*) Klinefelter sendromlu bir kişideki Barr cisimciği sayısı veya (*b*) normal bir erkekteki Barr cisimciği sayısı?

9.22. Huntington koresi gibi dominant alelin neden olduğu özelliklerde taşıyıcı (bir hastalığın alelini taşır fakat hasta değil) olmak mümkün değildir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.23. Beklenmedik kalıtsal değişiklikler (İlk kez Hugo De Vries tarafından tanımlanmıştır) mutasyon olarak adlandırılırlar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.24. X ışınları mutasyon oranını artırır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.25. Belli özellikler için iki ayrı sınıf yerine bir dizi farklılıkların varlığı muhtemelen o özellikte birkaç genin rol alması nedeniyledir (çok genli kalıtım).
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.26. Bir özellik için birden fazla alel var ise, herhangi bir birey o özellik için ikiden fazla alele sahip olacaktır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.27. Cinsiyete bağlı özellikler cinsiyet organlarını etkileyen özellikler olarak tanımlanabilirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.28. *Drosophila* larvasının tükürük bezlerindeki dev kromozomların bantlanma desenleri genlerin kromozomların özgün bölgeleri ile ilişkilendirilmelerine izin verir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.29. Hemofili için taşıyıcı olan normal bir kadın oğullarının yarısının hastalığa yakalanmasını bekleyebilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

9.30. Havaya atılan bir demir paranın tura ya da yazı gelme ihtimali eşit olduğundan; eğer bir parayı havaya atarsak ve tura gelirse o zaman havaya ikinci atımda yazı gelmek zorundadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

9.14 (*e*)
9.15 (*d*)
9.16 (*d*)
9.17 (*a*)
9.18 (*b*)
9.19 (*b*)
9.20 (*b*)
9.21 (*a*)
9.22 (*a*)
9.23 (*a*)
9.24 (*a*)
9.25 (*a*)
9.26 (*b*)
9.27 (*b*)
9.28 (*a*)
9.29 (*a*)
9.30 (*b*)

BÖLÜM 10

Genetikte Kontrol Mekanizmaları

Bir bakteri türü olan *Esherichia coli*'nin kromozomu toplam 1 mm uzunlukta ve hemen hemen tamamı DNA'dan oluşmaktadır. Fiilen bu DNA'nın tamamı aktiftir ya da 4000 kadar farklı polipeptid zincirini kodlama potansiyeline sahip potansiyel gen materyalinden oluşur. Bakteri hücrelerinde her an hazır 700 işlevsel enzim olabilir ve belirli zamanlarda mevcut proteinlerin her bir molekülünün sayısında da önemli varyasyonlar vardır. Bazı proteinler birkaç kopya halinde olabilir ya da olmayabilir.

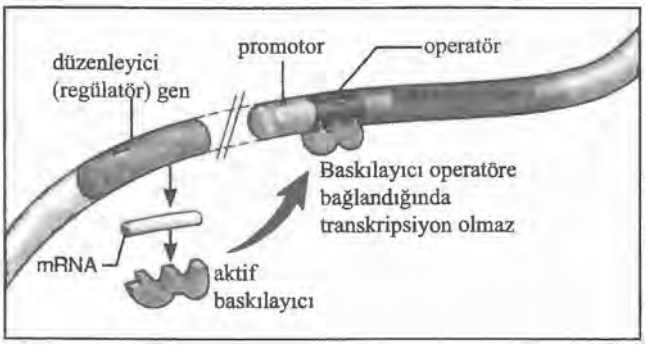
Bu senaryo bakterilerde gen ifadesinin düzenlenmesinde ayrıntılı mekanizmaların olduğunu akla getirmektedir. Bakteri kromozomunda belirli bir genin varlığı ifade olacağının garantisi değildir. Ayrıca ifade olma miktarı önemli ölçüde değişkendir. Gen ifadesindeki değişimler transkripsiyon ve translasyon seviyesini belirleyebilir. İfade değişimlerinde bileşenlerin şekil alma ve organize olma hızı kadar protein sentezleyici bileşiklerin kararlılığı da anahtar rol oynar. Yıkıma zıt denge olduğu durumlarda sentez önemli olduğu için protein parçalanmasında enzimatik mekanizmalar dikkate alınmalıdır .

Her ne kadar prokaryatlardan gen kontolü ile ilgili bilgilerimiz tamamlanmış olmaktan çok uzak olsa bile benzer genetik mekanizmaların ökaryotik hücrelerde olup olmadığı deneysel işlemlerle gösterilememiştir. Ökaryotik hücrelerde membran, gen materyalini stoplazmik bölmelerden ayırır ve böylece genetik koddaki transkripsiyon, translasyon da ayrılır. Ökaryotik hücredeki artan miktardaki DNA, nükleozom yapısını oluşturan öz histon proteinleri sararak katlanır. Ökaryotik DNA'nın sadece ekzon bölgesi proteine tercüme edildiği için DNA'nın büyük bir bölümünün başka görevleri vardır; ve bu da gen ifadesinin kontrolü için tek bir mekanizmanın anlatılmasını zorlaştırır.

Ökaryotik hücrelerde gen kontrolü ile ilgili anlaşılanlar nispeten basit bir ökaryot olan mayadan elde edilmiştir. Fakat tipik bir omurgalı hücresi maya hücrelerinden 40 kat daha büyüktür. Çok hücreli organizmaların hücrelerinin daha kompleks olması ve kontrol mekanizmalarının çok farklı olması nedeniyle tek hücreli mayalarda bulunan kontrol mekanizmaların çok hücreli organizmalara uygunluğu konusu kuşku uyandırmaktadır.

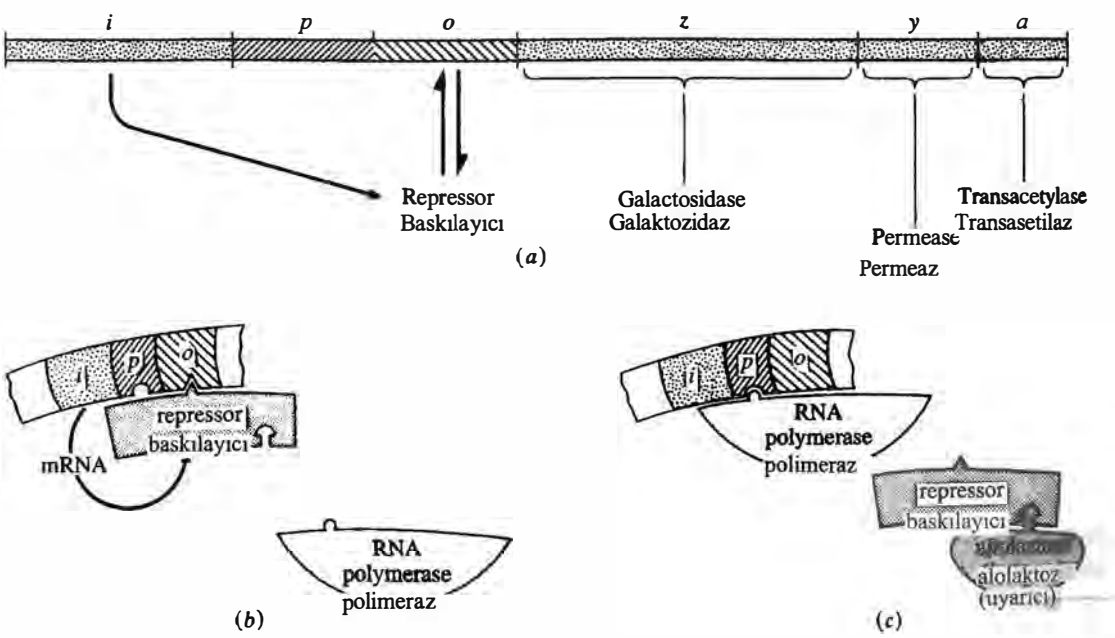
10.1 Operon Hipotezi

1961'de Paris'teki Pastör Ensitüsü'nde Francois Jacop ve Jacques Monad prokaryot gen düzenlenmesi konusunda yeni bir teori ortaya attı. İşlevsel olarak ilişkili olan enzimleri kodlayan genlerin bakteri kromozomlarında birbirine yakın durumda bulunduklarını ve birlikte açılıp kapatıldıklarını teori haline getirdi. Bir araya gelmiş genlerden oluşan birim *operatör* olarak isimlendirilen açma kapama düğmesi geni tarafından kontrol edilir (bk. Şekil 10.1). Operatör ve bitişiğindeki genler *operonu* oluşturur. Normal olarak operon *baskılayıcı* olarak adlandırılan küçük bir protein üreten *baskılayıcı gen* olarak isimlendirilen ikinci bir gen ile kapatılır. Operatör ile baskılayıcı birimler operatör geni kapalı pozisyonda tutar. Çevrede bazı maddeler mevcutsa bunlar baskılayıcı ile reaksiyona girer ve operatörün ön kısmının baskılanması engeller. Sonuç olarak operonun baskılanması geçer ve gen ifade olur *Promotora* bağlanan RNA polimeraz transkripsiyonu başlatmak için serbest kalır. Baskılayıcıya bağlanan madde *uyarıcı* olarak isimlendirilir, çünkü madde operonun açılmasını etkiler ve enzim üretilmeye başlanır.



Şekil 10.1 Prokaryotik hücrelerde gen ifadesini düzenleyen operon sistem. Kaynak Silvia S Moder, Biology 8. Basım MacGraw-Hill, 2004'; MacGraw-Hill şirketlerinin izni ile kullanılmıştır.

ÖRNEK 1 Jacob ve Monad'ın keşfettikleri ilk operon laktozu (süt şekeri) parçalamak için gerekli enzimleri oluşturan *lac operonu*dur. Şekil 10.2'de gösterilen lac operonu, disakkarit süt şekeri laktozun işlenmesi için gerekli olan üç enzimin sentezini yönlendirir. Üç yapısal genden oluşan kısım operonun anahtar işlevsel kısmını yapar ve topluca açılır kapanır. İlk yapısal gen β- galaktozidaz enzimini kodlar, enzim süt şekeri olan laktozu, monosakkarit birimleri olan glukoz ve galaktoza parçalar. Enzim dört polipeptid zincirinden oluşur (tetramer). İkinci yapısal gen laktozun daha sonra işleneceği bakteri hücrelerine girmesini sağlayan *permeaz* enzimini kodlar (permeaz, özel maddelerin geçirgenlik özelliklerini artırma anlamına gelir). Üçüncü gen transasetilazı kodlar. *Transasetilaz*, asetil -CoA'dan galaktoza asetil gruplarının transferini yapar. Fakat laktoz işlenmesinde önemli role sahip değildir. Genellikle bu enzim üretilmez. Besiyerinde laktoz mevcutsa, operonu uyarır (ya da *baskılayıcıyı*) *lac* baskılayıcısına bağlanarak operonu uyarıcı olarak görev yapar ve operatörün baskılanmasını engeller. Böylece laktoz parçalanması için gerekli enzim üretimi, hücre tarafından kullanımı ve sadece bu enzime ihtiyaç duyulduğu zaman enzim üretimi yapmak için mükemmel bir mekanizma elemanı olarak laktoz görev yapar.



Şekil 10.2. Lac operonu

Başka operonlar da keşfedilmiştir ve onların da çalışma prensipleri *lac* operonu ile aynıdır. Bazı durumlarda operon normal olarak açılır. Çevrede ortaya çıkan moleküller operonu kapatırlar. Evvela, aktif olamayan baskılayıcı üretilir; bu baskılayıcı çevredeki moleküller tarafından aktifleştirilir ve operonu kapatır.

ÖRNEK 2 Triptofan amino asiti birbiri ile etkileşen operon ile alakalı beş enzim aracılığı ile sentezlenir. Normal olarak yolak aktif ve operon açık ve dolayısıyla triptofan sentezlenebilir. Triptofan verildiği zaman triptofan baskılayıcı olarak görev alır. Aktif olmayan baskılayıcı ile birleşerek onu aktifleştirir ve operon kapatılır. Bunu takip eden enzim sentezi triptofan sentezi için gereklidir. *Son ürün tarafından engellenme* olgusu ürünün üretim işini kapatmasını gösterir. Bu hücresel "yetenek" bakteri hücresi için bir tür ekonomiyi kontrol eder.

Aktif ve aktif olmayan baskılayıcı rolü gen ifadesi için negatif kontrol mekanizmasını gösterir, bakterilerde pozitif kontrol mekanizması da vardır.

ÖRNEK 3 Hücresel aktivite pek çok hormonun etkisine yardımcı olan haberci madde olan siklik AMP ile birleşme yeteneğinde bir protein ile yapılır. Bu protein *siklik AMP'e bağlanan protein* ya da *CAP* adını alır. Ortamda siklik AMP varsa CAP, DNA'nın promotor bölgesine bağlanır. CAP, siklik AMP'ye bağlandığı zaman promotora tutunur, tutunma promotorun üç boyutlu yapısını değiştirir, bu durum promotorun RNA polimerazla bağlanma kapasitesini artırır. Siklik AMP seviyesi glukoz ya da benzer karbon kaynağı mevcut ise düşer (Glukoz ve diğer birkaç monosakkarit laktozdan daha verimli enerji kaynağıdır, bu nedenle laktozu kullanmaktan kaçınmak daha karlıdır). Siklik AMP seviyesi düşük olduğu zaman CAP promotora bağlanmaz ve bunun sonucu olarak ortaya çıkan RNA polimeraz aktivasyonu gerçekleşmez. Laktoz harici karbon kaynağı yokluğunda siklik AMP seviyesi artar. Siklik AMP, CAP ile kompleks oluşturur. Sonra lac operonunda promotordaki yerine tutunur ve aktivasyon başlar. Besiyerinde laktoz varsa, *lac* operonu yüksek aktifliktedir. Bu durumda CAP pozitif kontrol mekanizmasıdır.

Operon, bakteri kromozomuna virüs (*faj*) partiküllerinin entegrasyonunda rol oynuyor gibi görünmektedir. Virüs hücreye girdiği zaman nükleik asitini hücre içine sokarken protein kılıf hücre dışında kalır. Viral DNA biyokimyasal uyarlama işlemleri ile hücre genetik materyalini ele geçirir ve hücre, viral partikülleri üretmeye başlar. Bakteriye saldıran faj genellikle yüzlerce viral parçacık oluşturur (kromozom + protein kapsül) bakteri hücresini *parçalar* ve diğer hücrelere yayılır.

Bazı durumlarda viral genom konak kromozomuna entegre olur. Hücre bölünmeleri boyunca bakteri genleriyle birlikte viral genler replike olur. Bazen Truva atı gibi hareket eder ve çoğalma döngülerini başlatır ve bakteri kolonilerini enfekte eder. Bu şekildeki virüslere *temperat* virüs denir ve "low lying" virüs fenomeni periyodik enfeksiyon patlaması *lizojeni* olarak adlandırılır. İntegral viral partikül *profaj* denir.

Bakteri genomundan fajın ayrılması litik döngünün başlangıcı gibi görünür ve operonun açılması ile gerçekleşir. Parçalanma ile ilgili etkilenen zinciri başlatmak için birkaç operon birbiri ardına faaliyet gösterir. Profaj devresi aşamasındaki virüs operonu litik döngü operonlarını kontrol altında tutar.DNA tamir enzimleri hücre yaralanması sonucu olarak bol miktarda üretildiği zaman baskılayıcı kısmen parçalanır ve viral çoğalma için gerekli enzimleri virüs üretmeye başlar ve bakteri hücresi parçalanır. Daha aktif olarak çalışılmış temperet fajlardan birisi olan *lambda* virüsünde litik döngüyü ultraviyole ışınlar başlatır. Baskılayıcının oluşması engellenir.

10.2 Sistron, Recon ve Muton

Gen, varsa özgün alellik formlarda, tek bir protein kodlamak için doğrusal baz dizilerinden oluşmuş yapı şeklinde tanımlanır. Bazı durumlarda gen karmaşık proteinlerden ziyade bir polipeptid zincirini kodlar. Polipeptid ya da protein kodlayan bu işlevsel birimler *sistron* olarak isimlendirilir. Mutasyon ile DNA farklılaşır. Daha az sayıdaki bazlar mutasyona uğradıklarında *muton* denilen fenotipik değişiklik oluşur. Tek bir baz

değişikliğinin bile fenotipik değişiklik oluşturabilmesi nedeniyle her *sistron* yüzlerce mutona sahiptir. Aynı ifadeler her iki homolog kromozom arasındaki gen materyali transferini etkileyen birime de uygulanabilir. *Rekon* iki kromozom arasında gen bilgisi (rekombinasyon) değişimini içine alan sistronun bir bölümüdür. Rekombinasyon işleminde görev alan özel sayıdaki baz çiftleri, sistron ve muton ile ilgili DNA bölgeleri kadar iyi anlaşılamamıştır.

10.3 Ökaryotlarda Gen Düzenlenmesi

Teorik olarak prokaryotlardaki gen düzenlenmesinde var olan operon işlevi gibi mekanizmalar ökaryotik genomunda kontrol işlevi olarak kullanılabilir. Fakat ökaryotik kromozomlarda nicel ve nitel farklılıklar olması kuvvetle muhtemeldir.

Ökaryotların genomlarında bulunan toplam gen sayısı prokaryotlardakinin 800 katıdır. İlave olarak, herhangi bir ökaryotik hücrede potansiyel genlerin %99 kadarı kapalı konumdadır. Sonuç olarak ökaryotlarda tercüme edilen gen materyali ifade edilmeyen araya giren dizilerle kesintilidir. Bu durum şaşırtıcıdır ve biz bu konuyu daha detaylı inceleyeceğiz.

ÖRNEK 4 1977'de tavuklardaki ovalalbumin sentez geninin analizi, kodlama bilgisine sahip olmayan nükleotit segmentleri ile kesintili birkaç bölgenin varlığını ortaya çıkardı. Kodlanan bantlar *ekzon* olarak isimlendirilir. Geni bölen kodlanmayan diziler *intron* olarak isimlendirilir. Çeşitli gelişmiş ökaryotların detaylı analizi genlerin çoğunun kesintili olduğunu ortaya çıkarmıştır. Ovalbumin geninde sekiz ekzon ve yedi intron bulunur. Genin çoğunluğu protein kodlayan ekzonlardan ziyade kesinti dizileri olan intronlardan oluşur. Memeli β globin genleri genellikle iki intron ihtiva eder. Gen yaklaşık olarak intron ve ekzon şeklinde eşit bölünmüştür fakat diğer genlerde intron bölgeleri ekzondan daha fazladır.

Bu şekildeki *kesintili genler* her zaman görülmez. Nükleozom yapısının integral histonlarını kodlayan çeşitli genler kesintili değildir ve interferonların çoğu kesintisiz genler tarafından kodlanır. Fakat tRNA ve rRNA'yı kodlayan genlerin çoğunun intronu vardır. Genel olarak, intron kesintisine meyil az gelişmiş ökaryotlardan daha gelişmiş ökaryotlara doğru ortaya çıkar.

Bütün sonuçlar ökaryotik genomun farklı kontrol özelliklerine sahip olduğunu gösterir.

ÖRNEK 5 Ökaryotik kromozomda üç temel DNA var gibi görünmektedir. Burada ilginç olan ökaryotların çoğunda yalnız %l 'lik DNA tercüme edilen proteinleri kodlar. Hücredeki toplam DNA ile hücrenin kompleksliği arasında basit bir ilişki yoktur. *Drosophila*, *E. coli*'nin yaklaşık 75 katı DNA'ya sahiptir. Fakat insan semenderin DNA'sının otuzda biri kadar DNA'ya sahiptir.

Birinci tip DNA *yüksek tekrarlı DNA* olarak bilinir. Çünkü baz dizileri genomda binlerce kez bulunur. Bu diziler genellikle kısa ve kromozomun çeşitli yerlerinde birbiri ardına tekrar edilir. Bu ardı ardına bulunan diziler genellikle, DNA ekstraktlarına yoğunluk gradiyent santrifüjlemesi uygulandığında diğer DNA'dan ayrıldıkları için satelit DNA olarak isimlendirilir. Oldukça kısa, orta çeşitlilikte ve oldukça fazla sıklıkta bulunur. Bunlar kromozomal kollardaki heterokromatik kollar kadar kromozomun sentromeri ile alakalıdır. Bunlar transkribe olmazlar. Çok fazla tekrar eden DNA'ların uzun birimleri ribozomun en hafif RNA alt birimlerini kodlar gibi görünür. Fakat protein oluşturmazlar. Çok fazla DNA tekrarının nedeni ökaryotik hücre ihtiyacına karşılık pek çok histon molekülünü yapma olabilir.

Orta sıklıkla tekrar DNA'ları ikinci tip DNA'dır, kromozomun hemen hemen %25'ini oluşturur. Dizileri kromozom boyunca yüzlerce kez bulunur. Histon proteinlerini kodlayan genlerde tanımlanmıştır. Onun tekrar özelliği önemli histonların hepsinin birçok molekülünü oluşturmak için ökaryotik hücrelerin çoğunun ihtiyacına yönelik olabilir.

Ökaryotik genomun hemen hemen ¾'ü *tek kopyalı DNA*'dan oluşur. Kromozomlardaki protein kodlayan gen kaynağıdır. Bu DNA'ların çoğu asla transkribe edilmez. Transkribe edilmeyen dizilerin bazıları gerçek yapısal genlerle hemen hemen aynıdır ve bu genler *yalancı genler* olarak isimlendirilir. Bazı yalancı genlerin şaşırtıcı özel-

liği RNA'dan ters transkripsiyon işlemi ile türemeleridir. Yalancı genler mikro evrim işlemi oluşumunu temsil edebilmeleri nedeniyle orijinleri oldukça ilginçtir. Eğer sadece kötü adapte olmuş mutasyon birikimi sonucu işlevsel değilse genom için oldukça büyük bir külfet oluşturur.

Ökaryotlarda gen ifadesinin özgün şekil vericilere en önemli aday her bir kromozomun proteinleridir. DNA polinükleotitlerde keskin kıvrımların olduğu yerlerde nükleozomun öz histonlarının çevresini sarar. Düzenleyici faktörler stres altında etkilerini gösterirler. Alternatif olarak histonlar DNA ile etkileşiminin sıkılığını etki yaparlar. Histonlara daha gevşek bağlı olan DNA transkripsiyonu başlatan faktörlere daha kolay erişebilir. Daha büyük ve daha asidik proteinler çekirdekte de bulunur ve muhtemelen gen ifadesine katıldıkları düşünülür. Histon olmayan proteinler kromatinin hayati bileşenleri değildir ve bunlar çekirdeğin değişken bileşeni olma eğilimindedir, değişken olmayan işlemlerin değişen bileşeni olmaktan ziyade düzenleyici rolü olabileceği gerçeği akla gelir.

Aktif olarak transkripsiyon ve translasyonda görevli genler kromozomun daha az boyanan kısımları olan ökromatin bölgelerinde yer alır. Koyu boyanan bölgeler olan heterokromatin genellikle hiç aktif olmayan ya da artık aktif olmayan bölgelerini içerir.

ÖRNEK 6 Tekrar replikasyonları nedeniyle pek çok iplik ihtiva eden *politen* kromozomlarda açık bloklar şeklinde görülen bantlar kolayca çalışılabilir ve tanımlanabilir. Bu tip kromozomlarda gelişimin erken safhalarında mevcut olan ökromatik bölgeler gelişmenin ileri aşamalarında heterokromatik bölgelerce kaplanır. Bu da bize bir dönemdeki aktif olan gen aktivitesinin ileriki dönemlerde kapatıldığını gösterir. İki X kromozomlu hücrelerin durumunda X kromozomundan biri farklı hücrelerde rastgele olarak tamamen heterokromatik Barr cisimciğine dönüşmüştür.

Drosophila politen kromozomunda gen transkripsiyonu aracılığı ile kromatindeki yapısal değişikliklerin önemi gösterilmiştir. Transkribe olan ökromatin bölgelerinde DNAaz I'e karşı artan bir duyarlılık oluşur. DNAaz I DNA'yı parçalayan bir enzimdir. Enzim kesime karşı artan duyarlılık kromatin yapısının çözülmesi ve düzenli kromatinin dağılması ile sonuçlanır. Aşırı duyarlı bölgeler duyarlı DNA boyunca olabilir ve bu bölgeler tamamen nükleozomsuz kısa DNA bölgeleri ile ilişkilidir. Transkripsiyon için özel protein sinyaller bu çok duyarlı bölgelere yerleşmiştir.

Kromozomun herhangi bir transkribe olmayan materyali ökaryotik bölgelerdeki genleri açma potansiyeli olabilir. Ekzonlar kontrol merkezi olarak görev alabilir ve aynı durum kromozomla alakalı RNA ve proteinlerin hepsi için de doğru olabilir. Genlerin zamanın birinde oldukça aktif olduğu başka bir zamanda ise protein sentezleme aktivitesinin baskılandığı açıktır. *Drosophila* larvalarının politenlerindeki gen aktivitesindeki artış kromozomdaki aktif ekzon bölgelerinden tomurcuklanmış tutulmuş bol miktarda RNA ve DNA ilmeklerinden oluşan kabarık şekilli kromozom şeklinde görünür hale gelmiştir. Gen aktivitesinin artışının diğer şekli de gen takımının tamamının ihtiyaç duyulan RNA ya da protein türlerini temin için çok kez replikasyonu olabilir (*amplifikasyon* işlemi). Buna örnek transkribe olmuş ribozomal RNA genlerinin çok sayıda kopyasını ihtiva eden nükleolus oluşumu verilebilir. Nükleolus hem rRNA üretimi hem de depolama yeridir.

Gen aktivasyonunun moleküler mekanizması gen aktivitesi ve az metillenme arasında bir ilişki olduğunu akla getirir. Sitozindeki karbon residülerinin %5-7 kadarına memeli DNA'larında metil grubu bağlanmıştır. Transkripsiyonun olduğu gen bölgesinde (ya da olacağı bölgede) metil gruplarının uzaklaştığı görülmüştür. Gen aktivasyonunu metil gruplarının uzaklaşması DNA molekülünün üç boyutlu yapısına metil gruplarının etkisi nedeniyledir. Üç boyutlu yapıdaki değişiklikler etkileyici ve düzenleyicilerin DNA'ya bağlanmasını değiştirebilir.

Büyük ölçekli kontrol transkripsiyonun ötesinde mesela mRNA'nın transkripsiyon sonrası işlenmesi ve translasyonun birkaç adımda değişiminde kullanılabilir. Memelilerdeki hemoglobin sentezi önemli derecede translasyonel seviyede kontrol edilir. Kontrol modu kinaz proteinlerinin hassas olan trasnlasyondaki faktörlerin fosforilasyonudur. Ökaryotlarda translasyonun başlaması için gereken çeşitli sayıdaki faktörler topluca ökaryotik *başlangıç faktörleri olarak* (eFF) olarak isimlendirilir.

Prokaryot ve ökaryotların kontrol programındaki değişiklikler iki grubun farklı görev yapmalarından

kaynaklanabilir. Prokaryotlarda protein sentezi, çevredeki değişikliklere tam olarak ve hemen cevap vermelidir. Prokaryot genomunun %90'ından fazlası ifade edilir. Ökaryotlarda toplam genomun sadece küçük bir bölümü herhangi bir hücrede ifade edilir; ifade işlevi oldukça özelleşmiş hücrenin oluşturulmasıdır.

10.4 Genetik Anormallik Olarak Kanser

Kanser olarak sınıflandırılan kötü huylu (öldürücü) tümörler oldukça geniş patolojileri oluşturur. *Kanser* Latincedeki "yengeç" teriminden türemiştir solid tümörlerin yavaş yavaş büyümesi şeklinde gelişir. Fakat kanser kan gibi sıvı dokuların kontrolsuz çoğalmasını da içine alır. Kanser kontrolsuz çoğalan hücre popülasyonları ile karakterize olur. Bitişiklerindeki yapıları işgal ederler ve kendilerini çevreleyen dokuların normal işlevini bozarlar. Daha ciddi olay ise kan ve lenf yolu ile ilk kanser büyümesinin olduğu yerden vücudun farklı bölgelerine kanser hücrelerinin taşınması ve yerleşmesidir. Kanserin bu şekilde yayılımına *metastaz* denir.

Vücudun dışında üretilen kanser hücrelerinde yapılan çalışmalardan kanserin çoğalması ile ilgili oldukça fazla bilgi öğrenilmiştir. Bu şekilde başarılı olarak çoğaltılan ilk kanser hücre hattı HeLa hücreleridir. 1950'den beri pek çok laboratuvarda kültürü yapılmaktadır. Hücreler *Helen Lane* takma adı verilen (esas adı Hentietta Lacks) siyah bir kadının serviks kanserinden izole edilmiştir. Bu kültürlerden elde edilen çarpıcı buluş diğer hücre ile temas ettiği zaman hücre büyümesinin durması temas *inhibisyonunun* yokluğudur. Normal hücrelerdeki reseptörler çoğalma arttığı zaman büyümeyi durdurma sinyali ile uyarılır. Fakat bu mekanizma kanser hücrelerinde yoktur. Normal hücre kümelerinde büyüme bu hücreler belli sayıya ulaştığı zaman sınırlanır ve daha fazla çoğalmaz. Temas inhibisyonu gibi bir kontrol mekanizması kanser dokularında yoktur bu durum da kötü huylu tümörlerin kontrolsüz büyümesine katkıda bulunur.

Kanserin genlerden köken alan bir hastalık olabileceği konusunda ikna edici kanıtlar birikmiştir. Birçok kanserde kalıtımsal yatkınlık vardır. Pek çok kanser hücresinde anormal kromozom sayısı olurken, diğer kanserler translokasyon, inversiyon, delesyon gibi kromozom anormallikleri ile alakalıdır. Bazı kanser tiplerine fazla hassasiyet hücrenin hasarlı DNA'yı tamir etme özelliğinin kaybolması ile ilişkili olabilir. Kansere neden olan ajan olan *karsinojenler* de *mutajenik* (mutasyon oluşturur) olabilir. Böylece çeşitli kimyasal ajanlar ya da ilaçların karsinojenliğini anlamanın iki standart testi (Ames test) merak edilen maddenin mutajenitesinin bakterilerde belirlenmesini sağlar.

Kanserin genetik temeli ile ilgili en güçlü delil *onkogenlerin* keşfi olabilir. Bu genlerin varlığı ve aktiviteleri normal hücrelerin kanserli hale dönüşmesine neden olur. Onkogenler konaktaki protoonkogen olarak bilinen normal genlerden oluşur. Protoonkogenler belirli bir olay olup onların yapısını ve aktivitelerini değiştirene kadar sıradan hizmetçi gen gibi rol oynarlar. Protoonkogeni onkogene dönüştüren bir tip olay retrovirüsün normal hücreye girmesidir. Retrovirüsün esas genomu RNA'dır fakat ters (revers) transkriptaz virüs RNA'sından DNA sentezlemesini sağlar. Daha sonra bu transkript hücrenin genomuna girer. Konak genomuna viral DNA girdiği yerde buradaki normal ifade modunu viral düzenleyici faktörler değiştirir. Bu durum *insersiyonel tumorigenesis* olarak isimlendirilir. Tümör oluşumu başlatılır.

Bir dizi delil kanserin çoğalması için onkogenlerin rolüne işaret eder. Bazı durumlarda ise hücre geninin protein ürünü *neoplastik* değişimine neden olur (yani tümör oluşumu). Daha sonraları insersiyonel mutagenezin hücresel genin değişiminden sorumlu olduğu gösterilmiştir. Kültür hücrelerinde mutant protoonkogen viral vektörle taşındığında fenotipik değişiklikler olur; bu durum muhtemel uyarıcının biyolojik aktivitesini ispatıdır.

Daha fazla bilgi belki kromozom translokasyondan elde edilebilir (homolog olmayan kromozomlar arası değişimler). Kanser hücrelerindeki zarar görmüş kromozomlar uzun zaman önce fark edilmiştir fakat bazı araştırıcılar bu hasarın özel önemi olduğunu ileri sürerler. Translokasyonların analizi sonucu protoonkogenlerin yanında bir segmentin olduğu bulunmuş, protonkogenlere bitişik bulunma kromozom parçalarının değiş tokuşu sonucu protoonkogenin ifadesini değiştirebilecek bir komşu oluşturur. Bu durum *Burkitt lemfoma* türü kanser olarak adlandırılır. Myelogenous lösemi (kemik iliği ve dalak dokusu) da ise farklı

mekanizmalar vardır. Translokasyon 9. ile 22. kromozom arasında oluşur. Bu işlemde *c-able* protoonkogeninin bir bölümü *bcr* adı verilen başka bir lokus ile kaynaşır. Farklı gen materyallerinin kaynaşması sonucu oluşan yeni gen normalin dışında aktif bir enzim protoonkogen tarafından üretilen normal hücre ürününden biyokimyasal olarak farklıdır. Muhtemelen bu tümör ile ilgili işlemlerle alakalıdır.

1982 yılında tümör hücre DNA'sının kültürde muhafaza edilen normal hücreler içine transfer edildiği bir deney yapılmıştır. Önemli sayıda örnekte normal hücreler neoplazma (tümöre) dönüşmüştür. Normal hücresel genlerde önemli sayıda mutant aleli olan birkaç onkogen tanımlanmıştır. Tümör DNA'nın tanımlanabilir onkogenleri tümör oluşumunda değişen genlerin görevini gösterir. Üç farklı çalışmada onkogenlerin amplifikasyonunun düşük prognozlu yaşam ile alakalı olduğu gösterilmiştir. Bu durum onkogen ve kanser virulansı ile kantitatif bağlantı olduğunun kanıtıdır.

Yirmiden fazla retroviral onkogen tanımlanmıştır. 1910 yılında virüsün kanser oluşturduğu Peyron Rous tarafından gösterildi. 50 yıllık bir zaman sonrasında, Rous'a virüsün kansere etkisini gösterdiği için Nobel ödülü verildi. Tavuklarda bulunan *Src* isimli genin aslında *Rous Sarkoma virüsü* olarak adlandırılan retrovirüse ait olduğu gösterilmiştir.

Siğil gibi iyi huylu tümörlerin viral kökenli olduğu belirlendiği gibi insanlarda rastlanan bazı kanserlerin de virüslerle ilişkilendirildiğini belirtmeliyiz. Burkit lenfoma ve nazofarinks karsinomdan oluşan iki insan kanseri Herpes familyasına ait DNA virüsleri ile ilişkilendirilmiştir. Nadir görülen T hücresi lösemisi AIDS virüsünün retroviral akrabasının enfeksiyon yapması ile ortaya çıkar.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

10.1. Bakteri hücrelerinde genetik tasarım (DNA) nasıl dağılmıştır?

En iyi çalışılmış bakteri hücresi *E. coli*'dir ve genel olarak bakteriler için model organizmadır. Metabolizmayı, büyümeyi ve üremeyi yapan genler 2 milyon baz çiftinden fazla DNA ihtiva eden çift iplikli DNA dizisinden oluşan tek bir kromozomda yer alır. Kromozom bakteri hücresinden ayrıldığı zaman, halkasal yapıda olduğu tahmin edilir; fakat hücre içinde oldukça fazla katlanmıştır. Katlanma RNA ve proteinin yardımı ile oluşturulur; fakat tam detaylı bilgi henüz bilinmemektedir. Bakteri kromozomunda histon proteinleri bulunmadığı için katlanma diğer proteinler ile yapılır.

Kromozom dışında bulunan küçük halkasal DNA'da da bir grup gen bulunabilir. *Plazmit* olarak bilinen bu yapılar bakteri ve mayalarda bulunur. Birkaç gen gibi az sayıda ya da 25 kadar farklı sayıda gene sahip olabilir. Bu genler genellikle özgün antibiyotiklere direnç genleridir. Plazmitler kendi kendilerine replike olabilir ve genellikle hücre ile eş zamanlı ürer. Hücrelerden kolayca izole edilebilir ve genetik mühendisliği deneylerinde kullanılır. Plazmit restriksiyon enzimi ile açıldığında yabancı DNA ile birleşerek halkasal yapıyı oluşturabilir ve genleri ifade olacakları konak hücrelere aktarabilir. Plazmit ve virüslerin her ikisi de bakteri genomuna yabancı DNA sokmak için kullanılabilir.

Epizomlar belli zaman dilimlerinde küçük bağımsız DNA olarak diğer zamanlarda ise kromozoma giren plazmitlerdir. Epizom genellikle bakterilerin farklı eşeye sahip olmasını sağlayan eşey faktörünü taşırlar. Eşey faktörü F, F^+ olarak gösterilen *E. coli* suşlarında mevcut olan bağımsız DNA halkasıdır. Faktör replike olabilir ve faktöre sahip olmayan hücrelere (F^-) geçebilir. Ana kromozoma F entegrasyonu *Hfr* (yüksek sıklıkta rekombinasyon) olarak bilinen suşların oluşması ile sonuçlanır. Bu suşların hücreleri F^- suşlarla özel bir şekilde konjugasyona meyillidir. Hfr suşlarının kromozomları replikasyona başlar ve replike olan kısım F^- hücrelerine konjugasyon köprüsü olarak sokulur. F^- hücreler zamana bağlı olarak içeri giren iplikle rekombinasyona uğrar. Böylece konjugasyon ne kadar uzarsa o kadar fazla miktarda gen değişimi olur. Kromozomun yaklaşık haritalanması herhangi belli bir özelliğin gen değişim için gereken zaman temeline göre yapılır. Açıkça, rekombinasyon için fazla zaman gerekmesi özelliğin verici kromozomun giren ucuna o kadar uzakta olduğunu gösterir.

10.2. Operonların transkripsiyon kontrol mekanizmasını gösteriniz.

DNA'nın RNA oluşumunu başlatma ve onu takip eden translasyonu için ilk olarak RNA polimeraz ile birleşmesi gerekir. RNA polimerazın DNA'ya bağlandığı yer *promotor* 'dur. Operatör promotor bölgede yer alır (ya da örtüşür), bu nedenle baskılayıcı varsa RNA polimerazın bağlanması engellenir. Teşvik edicinin varlığında (*lac* operon durumunda laktat ya da yakın izomeri), baskılayıcı aktif değildir (ve böylece operatörden ayrılır ya da operatöre bağlanamaz) ve operon tipik teşvikleyici modunda açılır. Daha sonra RNA polimeraz promotordaki yerine bağlanır ve transkripsiyon yapılır.
Transkripsiyon DNA kalıbı boyunca 3′-5′ yönünde yapılır. Mesela lac operonu durumunda tek bir RNA transkripti oluşturur. *Lac* operonunun üç yapısal geni de sentezlenir. Translasyon öncesi, tek RNA molekülü üç ayrı enzimin oluşmasını sağlar.

10.3. Bakteri kromozomundaki operon organizasyonunun avantajları nedir?

Temel avantajı işlevsel olarak birbiri ile alakalı gruplar genellikle bir mRNA transkriptinden sentezdir. İşlevsel yolak bütün bileşenleri ile aktifleştirilerek operon ya hep ya hiç şeklinde cevap vererek verimli çalışır.
Operonun açma kapama kontrol mekanizmasına sahip olması operonu bakteri hücreleri çevre şartlarındaki değişime uyması için hassaslaştırır. Baskılayıcının işlevsel olmaması ya da işlevsel olma kabiliyeti çeşitli çevresel tetikleyicilerin etkilerini azaltır. Uyarılabilir sistemler baskılayıcı bağlayan ajanları aktifleştirebilir ve devamlı sistemler "başlangıç" baskılayıcıyı aktifleştirirken yardımcı baskılayıcıyı kapatabilir. Daha ileri ince ayar CAP proteininin katılması ve siklik AMP promotor bölgesinin aktivasyonu ile yapılır.

10.4. Protein sentezi, rekombinasyon ve mutasyonu bilimsel olarak açıklayabilmek için tek kalıtım birimi olan gen neden yetersizdir?

Genin birincil işlevi protein ürününü kodlamaktır. Proteinin birincil yapısını oluşturmak için her bir amino asiti ifade edecek DNA olmalıdır. Bu uzunluktaki DNA sistron olarak tanımlanır. Genin temel birimidir; fakat bu birinci seviyenin altında işlevsel birim vardır. Mutasyon sistronda barındırılan orijinal mesajdaki değişikliklerdir. Bu şekilde değişim hiçbir protein oluşmamasına ya da değişik protein oluşmasına neden olur. Bazı durumlarda, tek bir bazdaki değişiklik bile mutasyona neden olur. Çok kısa DNA'daki mutasyon birimini temsil edebilir buna muton denir. Sistron yüzlerce mutondan oluşur.
Genetik bilgi değiş tokuşuna katılan küçük uzunluktaki DNA açıkça görünmez. Kromozomlar arasında olan nispeten küçük bazların değiş tokuşu nedeniyle eksiksiz mesaj materyalinin eşit bir şekilde transferi olmaz. Rekombinasyon yapan birimi olan rekon, bütün sistrondan biraz daha kısadır.

10.5. Bol protein ve RNA üretimi için ökaryotik hücrede bulunan iki mekanizmayı tanımlayınız.

Özellikle ribozom RNA birimlerini kodlayan genler gibi pek çok genin çok sayıda kopyasının olması, bol miktarda üretilmesi gereken ürünler için güçlü yolaklar oluşturur. Tekrar eden genlerin pek çoğu ardı ardına (doğrusal silsile) oluşur fakat bazı tekrar dizileri daha geniş kromozomlarda politen segmenti oluşturmak için DNA ipliğinin replikasyonu ile oluşur. Çekirdekçik rRNA'nın depolandığı üretildiği bir bölgedir.

10.6. Bugüne kadar ökaryotlarda operon mekanizmasına rastlanmamıştır. O halde genom kontrolü nasıldır?

Geniş ölçekli açma kapama mekanizmaları kromozomda aktif gen materyalinin bulunduğu bir yerde, transkribe olmayan heterokromatik bölgelerin ise diğer bölgelerde bulunur. Bu bölgeler işlevsel birim olarak kabul edilebilir. Her ne kadar ökaryotlarda operon mekanizması yoksa da genomda farklı tip DNA'ların dağılım modeli operonların yerini tutan bir kontrol sistemi organizasyonun olduğunu gösterir. Protein ya da RNA bile yapamayan büyük bir DNA parçasının olması genomun DNA'sının çoğunluğunun gen ifadesinin kontrolünde görev aldığını gösterir. Bu kadar çok işlevsel olamayan DNA'nın genomda yayılmış olması kontrol sistemleri ilkel omurgasızların sinir ağı gibi birbirine bağlı moleküler ağdan oluşur.

10.7. Kesintili genlerin varlığının avantajları nelerdir?

Ekzonlar büyük polipeptid zincirinin alt birimlerini temsil ederler. Genlerdeki birbirinden ayrı belli sayıda ekzonların varlığı yeni tip proteinlerin oluşması için karıştırma ve eşleşmesi için alt birimleri oluşturur. Bu şekilde alt birimlerin karışımı prokaryotlarda pek görülmez.

Genin bu şekilde uzun olması farklı farklı genlerle rekombinasyon ihtimalini artırır. Ayrıca, bir kromozomdan diğerine aktarılan birim büyük bir ihtimalle ekzondan ziyade kodlanmayan bölgelerdir. Bu durum DNA değişimi sonucu protenini zarar göreme ihtimalini azaltır.

Kodlanmayan DNA'nın öncül haberci transkriptin işlenmesi sırasında çıkarılması nedeniyle ekzon intron sınırındaki değişiklik eksik ve aynı zamanda farklı proteinlerin oluşmasına neden olabilir. Böylece hücre eski kombinasyonlara ilave olarak yeni ekzon kombinasyonlarına da sahip olabilir.

Pek çok küresel proteinde ekzon ve intron sınırı protein katlanma bölgesine karşılık gelir. Bu ana materyal ve onun son ürünü protein alt yapısı arasındaki işlevsel ilişkiyi sağlar. mRNAdaki intron-ekzon sınırının proteindeki yapısal domainlere yansıması birkaç dehidrojenaz enziminde görülür.

10.8. Transkripsiyon esnasında genlerin aktivasyonunda histonların muhtemel rolünü tanımlayınız.

Nükleozomlardaki öz histonları DNA'nın sıkıca sarması düzenleyici faktörlere duyarlı basınç noktası oluşturabilir. Alternatif olarak, histonlar DNA ile etkileşimlerini gevşetebilir ve DNA'nın bazı bölgeleri başlatma faktörlerinin girişi için daha açık olabilir.

10.9. Sitozinin metillenmesi transkripsiyonun başlamasına nasıl etki eder?

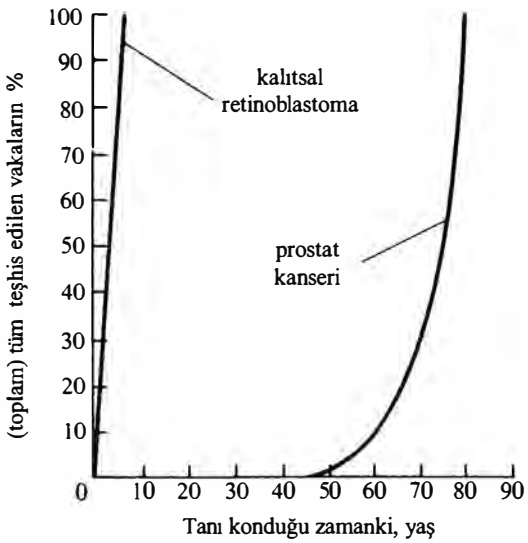
Transkripsiyon alanlarında belirgin metillenme gerçekleşir. Metil gruplarının DNA'nın üç boyutlu yapısının değişimine ve metilasyondaki değişiklik DNA'nın üç boyutlu yapısında değişikliğe, dolayısıyla DNA'ya düzenleyicilerin bağlanmasının etkilendiğine inanılır.

10.10. Normal hücrenin bozuk kanser hücresine değişimi tek bir uyarıcı olay ya da iki ya da daha fazla farklı olay sonucu olabilir. Uyarma olmasından sonra hücreyi geri dönüşümsüz ve önemli bir biçimde değiştirdiği açığa çıkmasından sonra uyarma işleminin genetik mekanizmayı ilgilendirdiği sonucuna varabiliriz. Sadece bir adım gerektirseydi, bu işlemin gerçekleşme ihtimalinin zamanla orantılı olduğunu bekleriz. Bu nedenle her yıl tek bir olay sonucu kanser olma ihtimali %0.1 ise 10 yıl sonunda başlangıç grubunda kanser sıklığı %1 olmalıdır. Fakat çoğu kanser görülme sıklığında zaman ile bu kadar az artış olmaz. Daha çok kanser görülme sıklığı genç yaşlarda nispeten az ileri yaşlara doğru -doğrusal değil gittikçe artan bir şekilde- hızla artarş. Bu da kanserin uyarılmasının aslında iki ya da daha fazla olay sonucu olduğu çok basamaklı hipotezi akla getirir. İlk basamaktaki olaylar ikinci basamaktaki olaylarla artarak kanser geliştirme ihtimalini etkiler. Bu eğri hayatın erken dönemlerinde oldukça düzken, her faktör zamanla biriktiği için ileri yıllarda hızla artar. Şekil 10.3 prostat ve retinoblostoma kanserlerinde yıl olarak yaşa karşılık biriken teşhis edilmiş kanser vakalarını göstermektedir. Şekildeki iki eğri her bir kanser için yukarda bahsedilen mekanizmalar hakkında neyi akla getirir?

Sadece demografik çalışmalar ve istatistik kullanarak tesadüfi olaylarda tam sayıyı belirlemek zordur, ayrıca bu olayların temelini de istatistik açıklayamaz. Fakat prostat kanseri için olan eğri yaşın artması ile görülme sıklığı arasındaki ilişkiyi ve muhtemelen beş basamaktan oluşan çok basamaklı bir süreç olduğunu gösterir. Diğer taraftan retinoblatomalı kişilerde gözde kanser yaşla orantısal olarak artar; bu da bize bu tip kanserin duyarlı bireylerde tek bir olayın aldığı akla getirir. Bu tip kansere yatkınlık kalıtsaldır; birincil genetik olay farz edilebilir. (Deliller kromozom 13'teki çekinik mutasyonun insan retinoblastoması ile bağlantısını gösterir. Bu nedenle hasarlı genin yerine yeni gen konarak hastalıktan kurtulmak için çalışmalar yapılmaktadır.)

10.11. Kanser oluşumu ile ilgili sınırlı bilgilerimizle kanser oluşunu en az indirmek için ne gibi uygulanabilir adımlar atabiliriz?

Öncelikle kanserin başlatılması hakkında bilgilerimizi artırmaya yönelmemiz aşikardır. Onkogen ve protoonkogenler hakkında yapılan çalışmalar kanser oluşturmada görev alan olaylar silsilesini belirlemede umut verici görünmektedir. Çok fazla bilgi ile tümör oluşumundaki ana basamaklar engelleme ihtimali olabilir. Belki bir gün.



Şekil 10.3

sahip olduğumuz moleküler araçlar dizini bu süreci durdurmak için doğru gen manipülasyonlarını bize sağlayabilir Radyasyon ve çeşitli kimyasal mutagenlerin kanserin başlatılması ile ilişkisi bilinmektedir. Otomobil egzozlan, kömür katranı türevleri, ağır metal bileşenleri ve işlenmiş radyoaktif yan ürünler gibi çevre kirleticilerin azaltılmasının kanser oluşma riskini düşüreceği açıktır. Çevreye bu kirliliği salan endüstriyel işlemlerin avantajları ile neden oldukları sağlık sorunları değerlendirilmelidir. Kararların sorumluluk sahibi ve kabul edilebilir olması için objektif ve detaylı bilgi mevcut olmalıdır.

Uygulanabilir diğer bir yaklaşımda çevredeki mutagenlere karşı "antidot" geliştirmektir. Antidot maddeyi çökelten, değiştiren ya da nötralize eden bir madde şekli olabilir. Sindirilen karsinojen hücresel seviyede reaksiyona giren bileşenlerle nötralize edilebilir. Antioksidanlar peroksitlerin zararından korunmak için reçeteye yazılabilir. Ağır metalleri ayıran şelatlayıcı ajanlar riski azaltmak için model olarak kullanılabilir. Kansere duyarlılık değişimi popülasyona göre de farklıdır, bunun nedeni anlaşılamamıştır, bu nedenle de bu değişiklikler deneysel olarak tekrarlanamaz.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

10.12. İnsandaki gen sayısı bakterideki gen sayısının .....katıdır. (*a*) 1000 katı (*b*) 10 katı (*c*) aynısı (*d*) 1/10 (*e*) 1/100

10.13. Operondaki operatör .....isimlendirilen küçük bir protein tarafından kapalı pozisyonda tutulur (*a*) promotor (*b*) modülatör (*c*) baskılayıcı (*d*) histon (*e*) globin

10.14. Baskılayıcı operatöre bağlandığı zaman, (*a*) promotor (*b*) siklik AMP (*c*) mRNA (*d*) rekon (*e*) düzenleyiciyi bloke eder.

10.15. DNA kalıbındaki RNA polimeraz bağlanma yeri (*a*) sistron (*b*) düzenleyici (*c*) operatör (*d*) promotor (*e*) bunlardan hiçbiri olarak isimlendirilir.

10.16. Operonun tüm yapısal genleri uzun tek bir mRNA'ya transkribe olur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.17. Baskılanabilir operonlarda, oluşan aktif olmayan baskılayıcı, operon enzimleri ile kontrol edilen reaksiyonların metabolik ürünü (korepresörler) ile aktifleştirilir (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.18. Laktoz *lac* operonu için korepresördür. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.19. Muton 100 sistrondan oluşabilir. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.20. Ökromatik kromozom bölgesinde transkribe edilebilen genler bulunmuştur. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.21. Nüklear işlemler için gerekli enzimler ökaryotlarda aslında stoplazmada yapılır. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.22. Protoonkogenler sadece ökaryotik hücreye retrovirüslerin girmesi ile oluşur. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.23. 1910 yılında kanser ile virüsün ilişkisini ilk olarak Peyton Rous göstermiştir. (*a*) Doğru (*b*) Yanlış

10.24'ten 10.28'e probleme kadar A ve B sütunlarında uygun olanları birbiri ile eşleştiriniz.

A	B
10.24. rRNA'nın sentezi ve depolanması	(*a*) CAP
10.25. Promotorun pozitif kontrolü	(*b*) Plazmit
10.26. Kromozom harici DNA	(*c*) Çekirdekcik
10.27. Ilımlı virüs (temperat)	(*d*) Transkripsiyon
10.28. DNA kalıbında 3′ ten 5′ e doğru	(*e*) Profaj

CEVAPLAR

10.12 (*b*)
10.13 (*c*)
10.14 (*a*)
10.15 (*d*)
10.16 (*a*)
10.17 (*a*)
10.18 (*b*)
10.19 (*b*)
10.20 (*a*)
10.21 (*a*)
10.22 (*b*)
10.23 (*a*)
10.24 (*c*)
10.25 (*a*)
10.26 (*b*)
10.27 (*e*)
10.28 (*d*)

BÖLÜM 11

Embriyoloji

Gelişmiş tüm çok hücreli canlılarda embriyoloji şu safhalardan oluşmaktadır:

1. Hücre bölünmesi veya büyümesi
2. Hücrelerin farklılaşmış dokulara özelleşmesi
3. Yetişkin formların karakteristik şekil ve fonksiyonel organ sistemlerine dönüşümü veya bitki bölümlerinin kıyaslanması.

Bu kompleks süreçler gelişimine devam eden hücrenin çekirdeğindeki DNA parçacığı tarafından yönetilirler. Gelişen hücrelerdeki DNA yönetimi altında üretilen proteinler yapısal yapı taşları ve enzimatik araçlar sağlayarak yetişkin organizmanın tarzını oluştururlar. Gelişen organizmanın her bir hücresinde üretilen DNA ortak havuzları gelişime yönelik koordinasyon ve birliktelik sağlarlar.

11.1 Hayvan Gelişimi

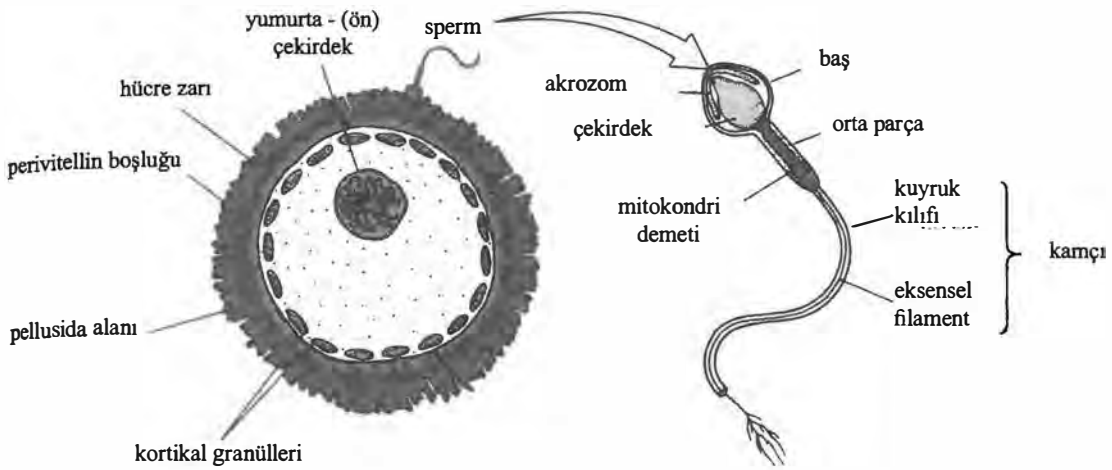
Fertilizasyon (Döllenme)

Çok hücreli hayvanlar, hayata genelde iki farklı gametin birleşmesi ile başlar, bunlar sperm ve yumurtadır. Bu birleşmenin sonucu oluşan hücre döllenmiş yumurta veya zigottur. Fertilizasyon, mobil sperm tarafından yumurta etrafındaki koruyucu katmanların aşılması, sperm nükleosunun yumurta sitoplazması ile birleşimi ve sonunda iki *pronükleosun* (birleşmeden önce her iki gamete *pronükleus* denir) tek bir diploid nükleus oluşturmasını içeren kompleks bir süreçtir.

Fertilizasyon anlayışımızın çoğu deniz kestanesi yumurtası ile yapılan detaylı çalışmalardan gelmektedir. Memeli fertilizasyonu hakkında kapsamlı bir literatür geliştirilmiş ve bu literatür kontrasepsiyon problemleri, IVF (laboratuvar ortamında döllenme) vb. konularla pratik açıdan ilişklendirilmiştir. Uzun zamandır bilinen deniz kestanesi gametlerinin birleşimi ve memeli fertilizasyonunun genel basamakları arasında çarpıcı paralellikler mevcuttur; farklılıklar büyük ölçüde özel ayrıntılardandır.

Memeli yumurtası (Şekil 11.1) Zona Cellocida adı verilen kalın bir hücre dışı tabaka ile kuşatılmıştır. Fertilizasyondaki ilk basamak spermin Zona Cellusida yüzeyine gevşekçe tutunmasıdır. Bunu spermin zona pellusidaya bağlanması izler. Bağlanma sperm ve yumurta sınıfı arasında gevşek tutunma safhasına göre son derece sağlam olur. Sperm bağlayıcı reseptörler zona pellucida da bulunurken yumurtaya özel bağlayıcı proteinler spermin plazma membranında bulunurlar. Binlerce sperm yumurtaya tutunabilir ancak bin tanesinden azı daha ileri bağlanma safhasına erişebilir. Fare zona pellusidasındaki asıl sperm reseptörü 83 bin dalton ağırlığında bir glikoprotein olarak izole edilmiştir. Glikoprotein içindeki tanıma sinyalleri *oligosakkarid* olarak bilinen küçük karbonhidratlarla ilişkili gibi görünmektedir. Benzer şekilde denizkestanesi yumurta ve sperminin bağlanmasında küçük karbonhidratların görevli olduklarına inanılmaktadır.

Bağlanmış sperm daha sonra yumurta ve spermin füzyonuna hazırlığı aşaması olan akrozom reaksiyonunu tamamlar. İki katlı akrozomal yapının dış membranı sperm başının periferi boyunca birçok yerde sperm plazma zarı ile tutunur ve birleşir. Bu (1) spermin yüzeyine erişen küçük vesiküllerin oluşumuyla ve (2) iç akrozomal membranın açığa çıkarılması ile ilişkilidir.



Şekil 11.1 Döllenme

Akrozomal reaksiyon spermin zona pellusidayı geçerek yumurtaya ulaşmasını sağlayacak hidrolitik enzimlerin salınmasını sağlar. Spermin ön ucunda hızlı ve özel reaksiyona sebep olan çok dar bir delik zona pellusidayı katetmesi süresince sperm tarafından açılır. Bu durum *akrozin* adı verilen bir enzim tarafından yönetilir.

Zona pellusida bir kez geçildikten sonra sperm zona pellusida ve yumurtayı birbirinden ayıran *perivitellin boşluğa* erişir. Spermin arka akrozomal membran ve yumurtanın plazma membranı arasında ki birleşime tek bir spermin yumurta ile birleşmesini sağlar. Sperm girişini takiben yumurta membranında oluşan elektriksel potansiyeller *polispermiye* (yumurtanın birden fazla sperm ile fertilizasyonu) ani bir engel koyar.

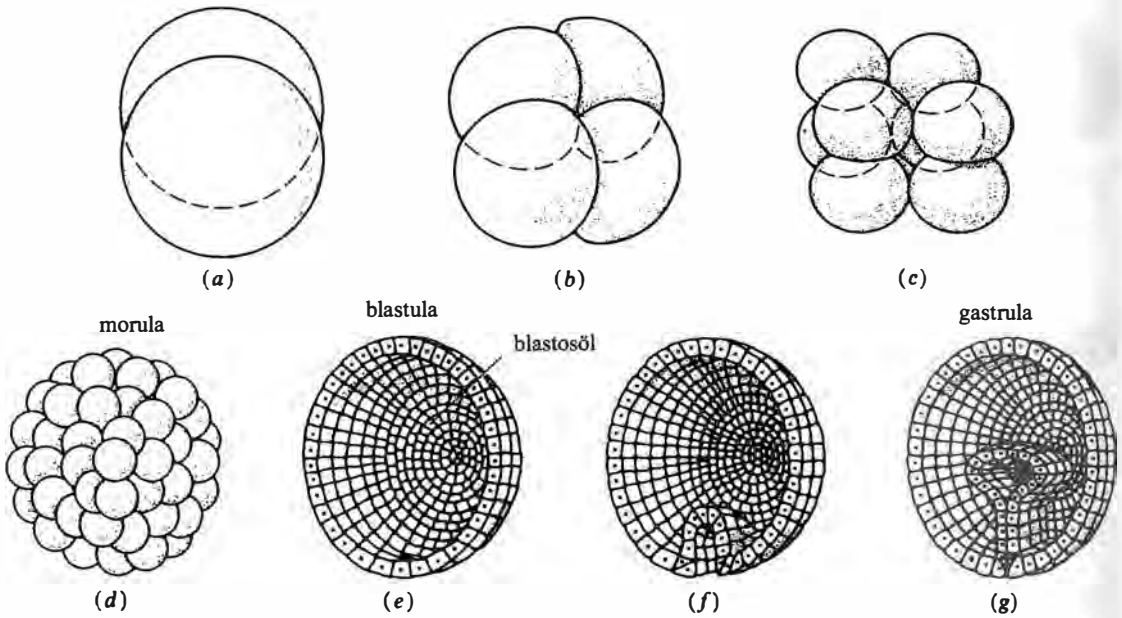
Sperm girişi yumurta ve çekirdeğini aktive eder. Mayoz biter (bk. Bölüm 8) ve sperm ve yumurta pronükleus haline gelirler. Aynı zamanda, yumurta sitoplazmasının periferindeki kortikal granüller üst plazma membranı ile kaynaşır ve perivitellin boşluğa çeşitli enzimler salınır. Bu enzimler zona pellusidanın sertleşmesine ve sperm bağlanabilme özelliğinin yitirilmesine sebep olur. Katılaşmış zona pellusida polispermi için uzun dönem önleme sağlar ancak memelilerdeki zona pellusida değişiklikleri deniz kestanesine göre çok daha ılımlıdır ki yumurtanın plazma membranının üzerinde belli bir fertilizasyon membranı oluşur ve dışarıdan gelen spermleri uzaklaştırır.

Bölünme Modelleri ve Morfogenezis

Fertilizasyonu takiben, tekli zigotik hücre erişkinliğine dek düzenli seri bölünmelerle uzun hayat yolculuğuna başlar. Erken dönem hücre bölünmelerine "*klevaj*" denir. Şu artık anlaşılmıştır ki klevaj ancak yumurta bölünmeye başlaması için uyarıldığı zaman başlar.

> **ÖRNEK 1** Genellikle sperm girişi yumurtanın aktive olmasına hizmet eder ve embriyogenezisin resmi işlemini başlatır. Halbuki, birçok böcek sınıfında döllenmemiş yumurta erkeği oluşturmak için klevaj bölünmelerine doğrudan başlar. Deniz kestanesinde, döllenmemiş yumurta deneysel olarak bölünmelerine başlatılabilir, örneğin, hipertonik tuz solüsyonlarına koyarak. Hafif elektrik şoku amfibik yumurtanın bölünmelerini başlatacaktır.

Tam olarak ayrışmış nispeten küçük yolklu olan yumurtalardaki erken bölünme şekilleri büyük miktarda yolklu olanlara göre daha az karmaşıktır. Tüm çok hücreli organizmalarda karşılaşılan büyüme evrelerine, deniz yıldızı karmaşık olmayan bir model olarak sıklıkla kullanılır (bk. Şekil 11.2). Deniz yıldızında ilk iki bölünme düzlemleri diktir (bk. Şekil 11.2*a* ve *b*), bunu yatay bölünme takip eder (Şekil 11.2*c*). Sonraki



Şekil 11.2 Denizyıldızında gelişim

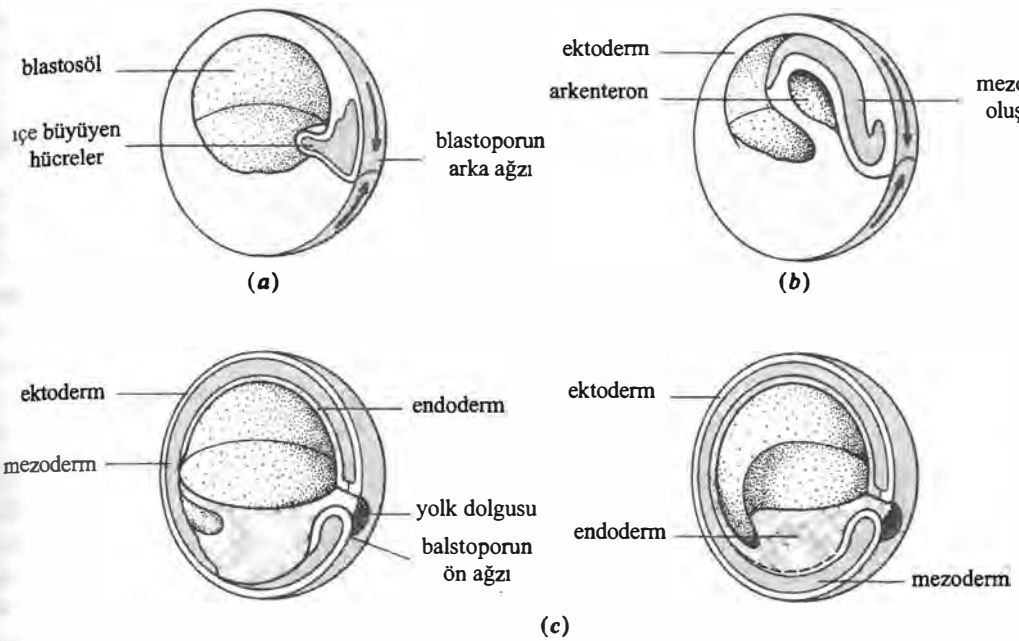
bölünmeler *morula* adı verilen hücreler kümesi oluşturur. Bunu kısa süren blastula evresi takip eder (Şekil 11.2*e*) – santral kaviteyi çevreleyen ince hücre tabakası veya blastosöl.

Bir sonraki aşamada, *gastrula* denilen bir seri hücresel göç ve düzenlemeler sonucu küreye benzeyen blastulanın çift katmanlı bir fincana dönüştüğü safha gerçekleşir (Şekil 11.2*f* ve *g*). Blastula hücrelerininin gastrulanın bir noktasından başlayan invejinasyonu (bastırılması) karşı tarafa ulaşıncaya kadar tamamlanır ki embriyonun bir ucundan diğer ucuna boş bir tüp oluşur. Gastrulanın dış katmanı sonradan deri ve sinir sistemini oluşturacak *ektoderm*e dönüşür. İç katman hücreleri barsakların iç kaplaması ve primer barsağın dış cepleri olan aksesuar yapıları oluşturacak *endoderm*e dönüşür. Endoderm tarafından kapatılan yeni boşluğa *arkenteron* ya da primitif (ilkel) gut (barsak) denir. Arkenterona ilk açılan invajinasyonun gerçek yeri olan *blastopor*'dur. Daha sonra blastoporun tam zıt yönünde bir açıklık oluşur, böylece arkenteron iki uçtan açık olmuş olur. Deniz yıldızı ve diğer derisi dikenli vertebralılarda, blastapor anüse diğer zıt açıklık da ağza dönüşür. Diğer çok hücreli hayvanlarda, blastopor ağza dönüşür.

Gastrulasyonla birlikte ya da biraz sonra, endodermden blastosele doğru iki invajinasyon ya da dış cep ektoderm ve endoderm arasında oluşan mezoderm adında üçüncü tabakayı oluşturur. Böylece gastrulasyon, yetişkinin genel yaygın özellikleri ve uzunlamasına eksenli 3 katlı embriyonik yapı oluşumunun sonucudur. Bu ilkel (primer) germ tabakalarından her biri (ektoderm, endoderm ve mezoderm) yakında çeşitli farklılaşmış yapıları oluşturacaktır.

Kurbağa ve birçok amfibik canlılarda, embriyonun gelişimi bölünmeleri sınırlayan sınırlı miktardaki yolk maddesi içeren yumurta nedeniyle karmaşıktır. Deniz yıldızı yumurtasında olduğu gibi az miktarda yolk maddesinin hücre boyunca dağılmış olduğu yumurtalar izolesital yumurta olarak adlandırılır (Yunancada isos eşit, tektip, lekithos yumurta, yumurta sarısı anlamına gelir). Sınırlı miktarda yolk maddesi dengesiz olarak dağılmış amfibilerde yapılanma telolesital (Yunancada *telos* tam, tamamlanmış anlamına gelir) olarak bahsedilir. Sıra dışı telolesital kuş yumurtalarında, yolk kütlesi o kadar fazladır ki, embriyogenez, yumurta hücresinin bir ucundaki küçük sitoplazma diskinde gerçekleşebilir.

Kurbağa gibi gelişmiş telosital organizmalarda, dikkate değer ölçüde farklılaşma fertilize olmamış yumurtayı belirler. Üst taraf, hayvansal yarım küre, ağırlıklı olarak pigmente iken alt taraf, bitkisel yarım küre, daha yoğun ve yolk yüklüdür. Kısaca sperm bağlanmasından sonra, yumurtalar kendilerini en üst hayvansal kutuba yönlendirirler. Metafaz II'de duran mayoz sperm girişi ile aktive olur. Singami (hücre birliği) oluşur ve sperm girişinden iki ya da üç saat sonra ilk yarıklanma (klevaj) tamamlanır.



Şekil 11.3 Amfibilerde gelişim

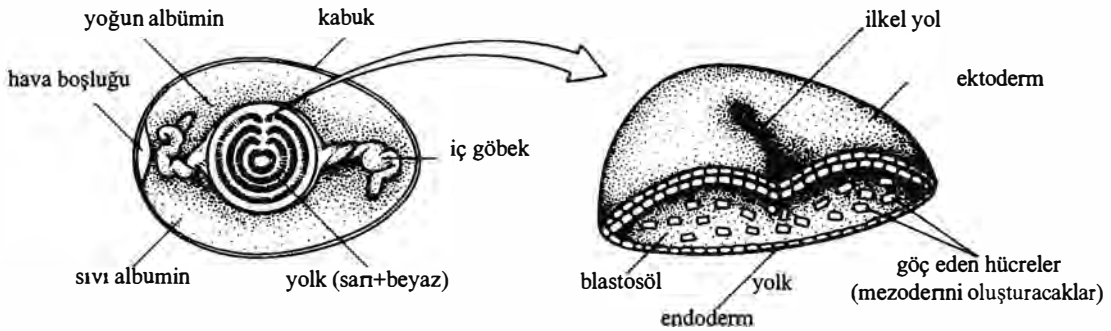
Erken klevaj (yarılma) bölümleri tamamlandığında, bitkisel yarım küre hücrelerinin daha yavaş yarılmalarından dolayı hayvansal yarım küre tarafında daha fazla sayıda hücre olacaktır. Sayıca fazla olan hayvansal yarım küre hücreleri bitkisel taraftan daha küçüktürler ve mikromerler olarak bilinirler. Blastula evresi büyüyen embriyonun siliasyonu ile biter, böylece bu evrede içeriden perivitellin boşluk oluşmuş olur. Erken evrelerde vitellin membran embriyoyu sarar ve kalınlaşarak sperm bağlanmasını etkili bir şekilde engelleyen döllenme membranına dönüşür.

Tüm gelişmiş çok hücreli hayvanlarda olduğu gibi, kurbağada da gastrulasyon (barsak oluşumu), top şeklindeki tek sıralı hücrelerden borusal yapıda uzamış organizmanın oluşumudur. İşlem esnasında (bk. Şekil 11.3), bütün önemli barsak bölümleri en içteki tüpün boşluğu olarak oluşur, endoderm. Başlangıçta, yüzeyde *gri hilal* (*grey crescent*) adında bir çentiklenme oluşur. Hücreler *dorsal dudak* adı verilen bu ilk yarık benzeri çökme oluşumundan içeriye doğru göçerler. Karışık bir seri hareket ve hücre göçü arkenteron boşluğunu oluşturur. Arkenteronun çatısını yapan ilk hücrelerin dorsal dudağı geçip aşması kordamezodermi ortaya çıkarır. İşte bu hücreler nörulo evresinde notokordu oluşturacak hücrelerdir.

Dorsal dudak daha sonra lateral dudakları oluşturmak üzere her taraftan aşağıya doğru eğilir, sonunda bu lateral yarıklar içe doğru eğilir ve ventral dudakla karşılaşır ve yuvarlağı tamamlar ve sürekli büyüyen arkenteron için tam bir blastopor sağlar. Çok sayıda yolkla dolu hücreler *tıkaç* (yolk-plug) oluşturmak için blastopora doğru çıkıntı yaparlar.

Kordamezoderm hem notokordu ve hem de mezoderme oluşturur. Vegetal yarıkürenin orijinal hücreleri embriyonun içine doğru gider ve endodermal tabakaya dönüşür. Arkenteron, barsak taslağını oluşturur ve endodermın iç tüpünü tamamlar. Mezoderm ise endoderm ve ektoderm tüplerinin arasında oluşturulur, en dıştaki hiçbir zaman içeriye girmeyecek olan tüp hayvani (animal) yarıküresi tarafından yapılır.

Tavuklarda (ve diğer kuşlarda), yumurta yolk ve diğer tarafta ince sitoplazma bölgesi ve çekirdek tarafından oluşturulur. Döllenme yumurta kanalının içinde oluşur, yumurta, yumurta kanalına doğru inerken özelleşmiş salgı bezleri tarafından dış katmanlar olarak albumin ve kabuk salgılanır. Blastula ve gastrula evreleri yumurta halen yumurta kanalı içindeyken gelişir. *Blastodisk* (bk. Şekil 11.4), fertilize olmuş



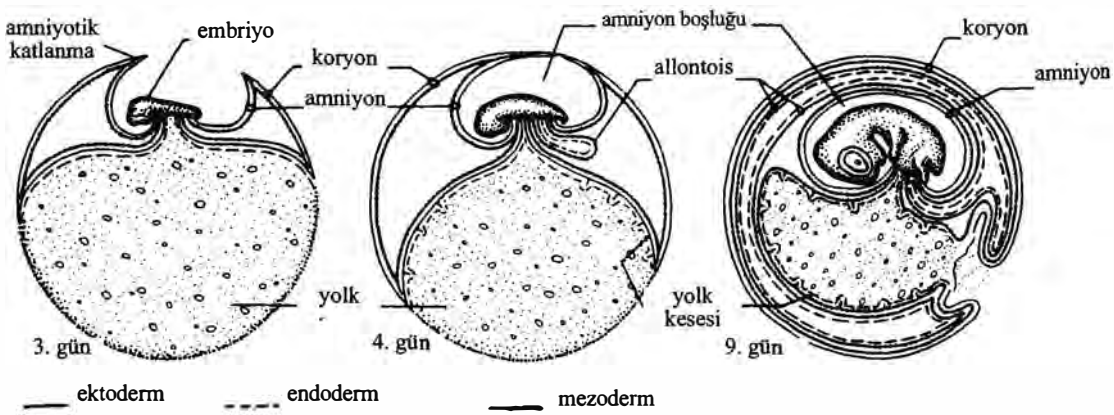
Şekil 11.4 Kuşlarda gelişim

yumurtanın sitoplazması ve nükleusundan oluşan hücre katmanları, blastosölü çevreleyen 2 katmanlı diski oluşturmak için deaminasyona uğrar. Alt katman, *hipoblast* adı verilen yolk yüklü hücrelerden oluşmuştur. Üst katman küçük olan hücreleri *epiblastı* oluşturur. *Primitif yarıklanma* adında uzun bir sıkıştırılma olayı epiblastın orta kısımları boyunca gelişir. Mezodermi oluşturmak üzere ve hipoblast hücrelerle beraber endodermi oluşturmak üzere epiblast hücreleri bu çizgi üzerinden aşağıya doğru göç ederler. Hipoblast aynı zamanda besin içeren embriyo dışı materyali oluşturacak olan *yolk-sac*'ı yapacaktır.

Embriyo Dışı Membranlar

Embriyo dışı membranlar embriyonun dokularının membranöz uzantılarıdır. Bunlar, aslında büyüyen embriyoyu saran 4 adet keseyi oluşturmak için kıvrılır ve büyürler. Her bir membran iki değişik primer germ tabakasının hücrelerinden oluşur (bk. Şekil 11.5).

Membranların ikisi bir membranın kıvrılıp embriyo üzerinde diğer membranla karşılaşması sonucu oluşur. İç membran (*amnion*) *amniotik boşluğu* çevrelerken daha geniş olan dış membrana ise *karyon* denir. İlkel barsağın ön ucundan başlayıp tüp boyunca devam eden membranın yolk kütlesi etrafında büymesi ile yolk kesesi (yolk-sac) oluşur. İlkel barsağın arka dış ceplerinden biri *allontois*i, bir başkası çevrelenen yumurtanın solunum ve salgı işlerini yapar.



Şekil 11.5 Ekstra embriyonik zarlar

Sürüngenlerde ve kuşlarda, her 4 kese de gelişim süresince önem arz eder. Memelilerde, karyon anne ve fetus dokusu arası gerekenleri fetusa sağlayan *plasenta*nın oluşumuna katılır. Yolk kesesi ve allantois göbek kordonu (umbilical kord) gibi plasenta ile ilişkili yapılarda birleşime uğrarlar.

Primer Germ Tabakaları ve Organ Oluşumu

Erken embriyogenezdeki en dikkat çekici farklılaşma, 3 primer germ tabakasının oluşmasıdır. Sonraki tüm gelişmeler bu 3 kat ya da hücre tabakalarından olacaktır.

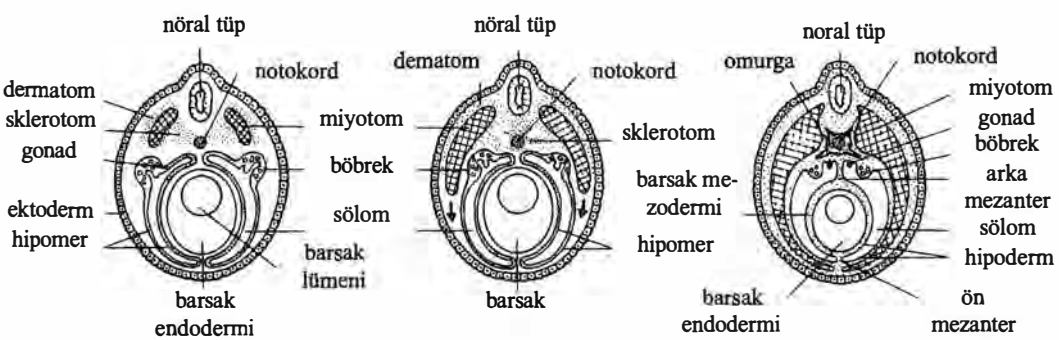
Embriyoyu dıştan saran katman olan ektodermden derinin dış tabakası, saç ve tırnaklar, salgı bezlerinin hücreleri gelişir. Notokord tarafından yapılan sinir tüpünden ektoderm ve beyin, spinal kord, periferik sinirler, duyu organlarının özelleşmiş reseptörleri gibi sinir sisteminin geriye kalan kısmı oluşturulur. Ağız boşluğunun bir kısmı ve anüs, dişin mine kısmı da ektodermden oluşur.

Endoderm, sindirim sistemi yolunun kaplamasını, ana respiratuvar kanalı, çoğu karaciğer ve pankreas hücrelerini, mesane kaplamasını ve üretranın iç tabakasını, tiroid ve paratiroid bezleri oluşturur.

Mezoderm oluşacak germ tabakalarının üçüncüsüdür (bk. Şekil 11.6) ancak bu tabaka daha çok organizma içinde canlı olan maddelerin kaynağıdır. Bütün kaslar, katı birleştirici dokular (kemik, kıkırdak ve tendonlar), kan ve damarlar ve viseral organlarla bağlantılı mezenter dokuları mezodermden gelişirler. Derinin primer fonksiyonel tabakası olan dermis, böbrekler ve üreme organları da mezodermden gelişirler. Bir çok hücrenin katılması ile oluşan bölünmeler mezodermal dokunun erken evrede tekrarlayan seri bölünmeleri neticesi oluşur. Vertebra ve vücudun büyük kasları gibi sonraki yapılar somitlere ya da önden arkaya kendi mezoderm yapılarından ayrılması için tekrarlayan ünitelere ayrılırlar.

Çoklu hücreli formların organları ve organ sistemleri ayrımlaşma işlemi içerisinde primer germ tabakalarının farklılaşmamış hücrelerinden artan farklılaşma süreci içerisinde ortaya çıkarlar. Bu tarz gelişme epigenez olarak bilinir. Bu durum; küçük bir erişkinin yumurta içerisinde çoktan var olduğunu ve açılıp büyüyerek erişkin formu oluşturduğunu belirten preformasyon kavramı ile karşıtlık göstermektedir.

ÖRNEK 2 Omurgalılarda ilk gelişen organ notokord üzerindeki ektoderm parçasından gelişen nörol tüptür. Notokord, kendi üzerindeki nöral tabaka adında bir kalınlaşmayı indükler. Daha sonra, nöral tabakanın ortalarında uzunlamasına nöral blok adında bir bölge fark edilmeye başlanır. Oluğun her iki yanında nöral kıvrım adında iki sırt yükselir. Nöral kıvrımın tepesine nöral krest denir ki bu bölgeden daha sonra santral sinir tüpün dış hücrelerini



Şekil 11.6 Organ oluşumu

oluşturacak hücreler çıkacaktır. Sonunda nöral kıvrımlar tüpü oluşturmak üzere birleşirler. Artık her iki mezoderm ve ektoderm hücreleri nöral tüpü yüzeyden batacak kadar çevrelemektedirler. Bu çevreleyen hücreler spiral kolum ve beyin ile omuriliğin oluşturduğu hassas sinir tüpünü koruyan kafatasını oluşturacaktır.

Bir yapının oluşumu bir başkasının gelişimini tetikleyecektir. Bu tarz büyüyüp farklılaşan organlar organizmanın ön ucunda bulunurlar.

ÖRNEK 3 Sinir tüpünün ön parçası yetişkin beyin 3. bölgesini oluşturacak 3 farklı çıkıntıyı oluşturur – *forebrain* (ön), *midbrain* (orta) ve uzun olan *hindbrain* (arka). Beyin oluşumuna başladığında arka beyinden ön beyine doğru iki taraftanda iki vesiküler çıkıntı oluşur. Bunlar optik vesiküllerdir. Bunların sonlanma noktalarındaki fincanımsı yapılar daha sonra retinayı oluşturacaklardır. Bu oluşmanda önce optik vesikül yüzey ektodermin alt kısmına erişir ve lens ile korneanın oluşumunu indükler. Bundan dolayı düzenli oluşan seriler önceden tetiklenen yapıların oluşumunu sağlar.

11.2 İnsan Gelişimi

İnsan yumurtası dişi fallop tüpünde döllenir. Erken bölünmeler genelde yavaştır ve blastomerler eşit ölçüdedirler. Bu blastomerler birden çok embriyo oluşturmak üzere ayrılabilirler. Döllenmeden yaklaşık 5 gün sonra, blastokist adı verilen blastula evresi oluşur. Burada dışta, trofoblast ve içte bir tarafta asılmış duran trofoblastlar vardır. İçteki hücre topluluğundan embriyo oluşurken trafoblastlar ise karyon ve anne ile fetus arası gaz ve sıvı değişimini sağlayan süngerimsi *plasentayı* oluşturur.

Yaklaşık 7. günde, trofoblast uterusun iç katmanının içine gömülür (*endometriyum*) ve embriyo ile uterus arasında bir bağlantı oluştururlar. Bu işleme *implantasyon* adı verilir. İmplantasyondan hemen sonra embriyo dışı membranlar oluşur.

Yolk kesesi yolk maddesini çevrelemez çünkü memeli yumurtası genellikle küçüktür ve nispeten yolk yoktur. Bu da annenin beslenmeyi sağladığı iç gelişme biçimi ile uyumlu olur. Aslında, yolk kesesi embriyonun gelecekteki gametleri için depo görevi görür, germ hücrelerini, allantois idrar torbası prekürsörünü ve embriyo ile plesanta arası bağlantıyı sağlayan umblikal kordu (göbek bağı) oluşturur. Koryenin villuslar plasentanın gelişimine katkıda bulunurlarken amnion embriyonun güvenli korunduğu sıvıyla dolu ortam hazırlar. Karyon aynı zamanda *insan karyonik genadotropin* (HCG) isimli gebeliği destekleyen anne hormonlarını düzenleyen bir hormon salgılar. Annedeki bu hormonlar östradiol ve pregesterondur. Gebeliğin ikinci trimestarında hormon üretimi plasentanın görevidir.

Hamilelik veya *gebelik* 3 bölüme ayrılır. İlk 3 aylık dönemde (trimester) bütün ana sistemler oluşur. 2. hafta civarında, mezoderm oluşur ve somitler belirginleşir. Kalp ve sinir tüpü 3. haftanın sonunda oluşmuşlardır. 2 ay sonra embriyo insan görünümündedir ve fetus evresine terfi eder.

İkinci 3 aylık dönemde, hareketler ve reflekslerden tam olarak bahsedilebilir ve detaylı organ gelişimi oluşur. Geçici kıl olan *lanugo* oluşur.

Üçüncü 3 aylık dönemin ana olayları vücut ağırlığı ve büyüklüğünün artışıdır. Sinir gelişimi ve uzaması *parturition*a (doğuma) dek devam eder. Üçüncü 3 aylık dönem sonuna doğru tüm sinir bölünmeleri durur. Kas lifleri de doğumun hemen sonunda bölünmez hale gelir. Yaklaşık 270 günlük hamilelik sonrası doğum olur.

11.3 Bitki Gelişimi

Hatırlamak gerekirse (Bölüm 8) bitkilerde, haploid gametofit ve diploit sporofit oluşumlar olmak üzere zaman içinde birbirlerinin alternatifi olan 2 hayat şekli vardır.

Alg Çoğalması ve Gelişimi

Alg formlarında gametofit oluşum genelde baskındır. Yeşil alglerin çoğunda sporofit evresi tamamen yoktur ve oluşumların değişimi gözlemlenmez.

ÖRNEK 4 Filamentöz alg *Spirogina* hayatının çoğunda uzunlamasına yerleşmiş haploid hücrelerden oluşmuştur. Çoğalma fazı boyunca, bitişik filamentler diğeri yanına uzanırlar, komşu hücreler arasında konjügasyon tüpleri oluşur ve hücresel içerikler (protoplastlar) köprülerden diğer hücreye göç eder. Bu şekilde oluşan zigotlar oluşumlarından sonra diploid sporofit evresinin temsilidir. *Zigospor* adı verilen hücre bölünmeleri su tabanına yerleşip yeni bir haploid gametofit oluşturmak için mayoza uğrar. Her bir haploid hücre mitoz ile yeni bir filament oluşturur. Buradaki mayozun önem arz eden tarafı sadece bir fonksiyonel hücrenin oluşturulmasıdır. Bu durum çok hücreli hayvanların oogoni içerisinde ki tekil ovum ve birkaç "Kutup Cisimciği" üretimini gösterir.

Biryofitlerde Çoğalma ve Gelişim

Biryofitler kızıl yaprak, seratofilum ve yosunları içeren damarsız bitkilerdir. Bunlar toprakta bulunurlar ancak sulu çevreye bağımlı değildirler. Bütün tiplerde, gametofit oluşumu baskındır. Genellikle, sporofit gametofite tutunur ve bağımlıdır. Biryofitler, spermlerin hareketli olması ve gametofit yumurtalarına yüzme gerekliliğinden dolayı nem tabakası ihtiyaç duyarlar.

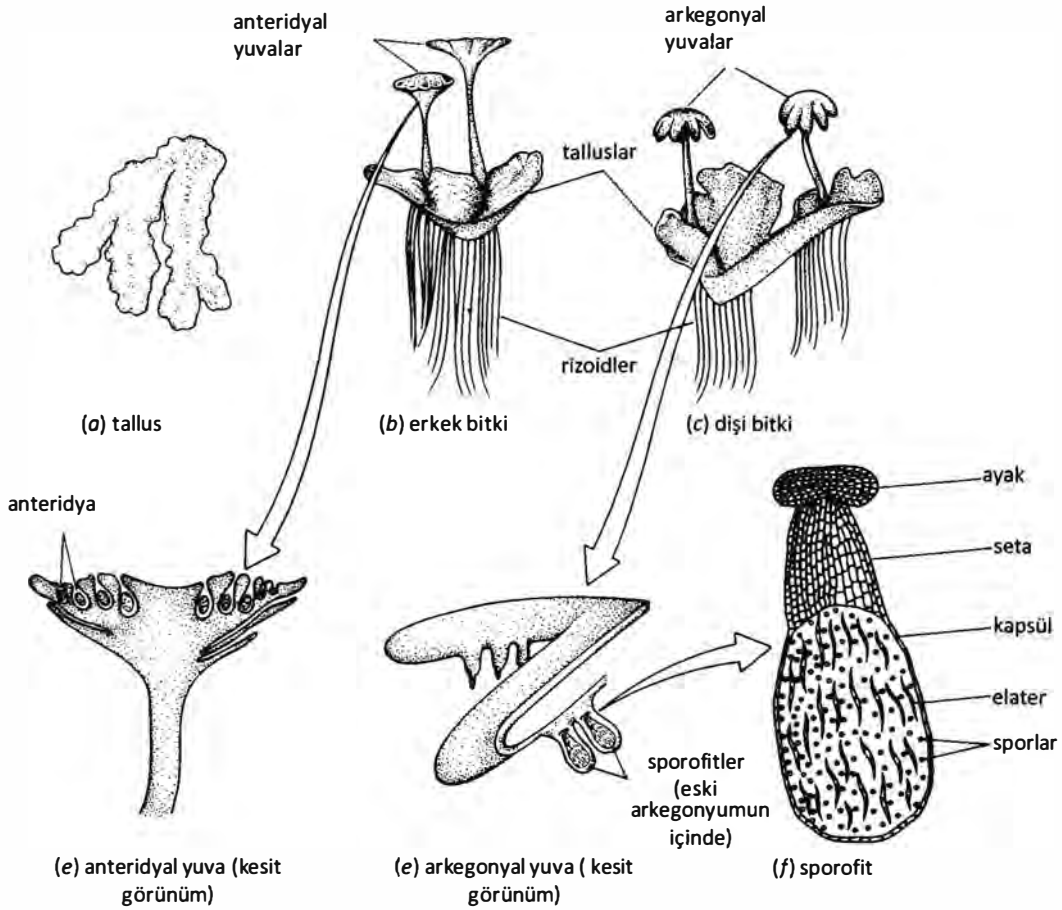
Biryofitler alglerden daha gelişmiştirler ve eğrelti otu ile tohumlu bitkiler gibi tüm gelişmiş bitkiler grubu olarak bilinen *embryophyta* üyesidirler. Embryofitler karakteristik olarak gameti çevreleyen, onları karasal çevre değişikliklerinden koruyan çok hücreli sert bir cinsiyet organına sahiptirler. Biryofitlerde spermler *anteridia* içinde çevrelenmişken, yumurtalar *arkegonia* içinde bulunurlar. Hareketli spermler fertilizasyonun olacağı arkegoniumun dar ağzına doğru yüzerler. Zigot arkegonial kesede oluşur ve sporofit genellikle gametofita dokularına bağlı kalır. Sporofitlerin bir taban kökü, gametofit dokusundan kalan besin artıklarına yapışırken, kökten kapsüle haploid sporların oluşacağı bir sap uzanır.

ÖRNEK 5 Temsili bir biryofit olan *Marchantia* (bk. Şekil 11.7) belirgin bir gametofit ve arkegonium içinde parazitik yapı olarak bulunan sporofit dönemleri olan bir kızıl yapraktır. Gametofit bölünmüş yaprağı tanımlayan oldukça kalın yapıdan oluşur. Cinsiyetler ayrılmıştır (diosious). Yumurtalar arkegonial ceplerin alt yüzünde bulunan şişe şekilli arkegonia içinde oluşur.Sperm dişi gametofitin anteridial cebi üstünde olan antheridia içinde üretilir. Antheridiadan salınan spermler sıvı su katmanı boyunca arkegonya içindeki yumurtalara doğru yüzerler. Gemma ismi verilen özelleşmiş hücreler gametofitin en düz kısmı olan tallus yüzeyindeki fincanımsı yapılar içinde üretilirler. Bu gemmalar asıl tallusun parçalanması sırasında yeni bir tallus oluşumunu sağlayan aseksüel hücreleri temsil eder.

Döllenmiş yumurta arkegonyum içinde sporofite farklılaşır. Kök arkegonyum hücrelerine bağlı kalır ve "seta" kapsülün distal ucunda kapsülü taşıyan bir sap olarak uzanır. Kapsül içinde, ana spor hücreleri mayoza girerek dörtlü haploid sporları oluştururlar. Bu noktada, seta uzar ve kapsül havaya doğru itilir. Kapsül dışının düzensiz kurumaları yırtılmaya sebep olur ve sporlar bükülme hareketleri ile dağılırlar. Sporlar yeni gametofit olmak üzere büyürler.

Eğrelti Otlarında Çoğalma ve Gelişim

Eğrelti otlarında (bk. Şekil 11.8) baskın faz sporofit oluşumudur. Gametofit kalp şekilli göze çarpmayan çok ince ve uçta düğümlü *protallus* şeklinde oluşur. Bir evcikli (bir bitkide her iki cins), arkegonya düğüm kenarından gelişir, anteridya ise toprağın alt katmanlarına kadar gametofiti narin dalları ile tutma eğiliminde olan *rizoidlerin* arka ilerisinden oluşur. Tomurcuk kasesi veya paralel aseksüel yapıları yoktur.



Şekil 11.7 Marchantia

Arteridya içindeki sperm arkegonya içinde yatan yumurta hücrelerine yüzmek zorundadır. Fertilize yumurta başlangıçta Marchantia gibi, arkegoniyum dokuları üzerinde parazitik şekilde sporofite dönüşür. Kısa süre sonra, sporofit ana bitki ötesine geçen gerçek bir kök geliştirir, sap ve yapraklar gametofiti gölgelerler ve yetişkin eğrelti otu sporofiti oluşmuştur.

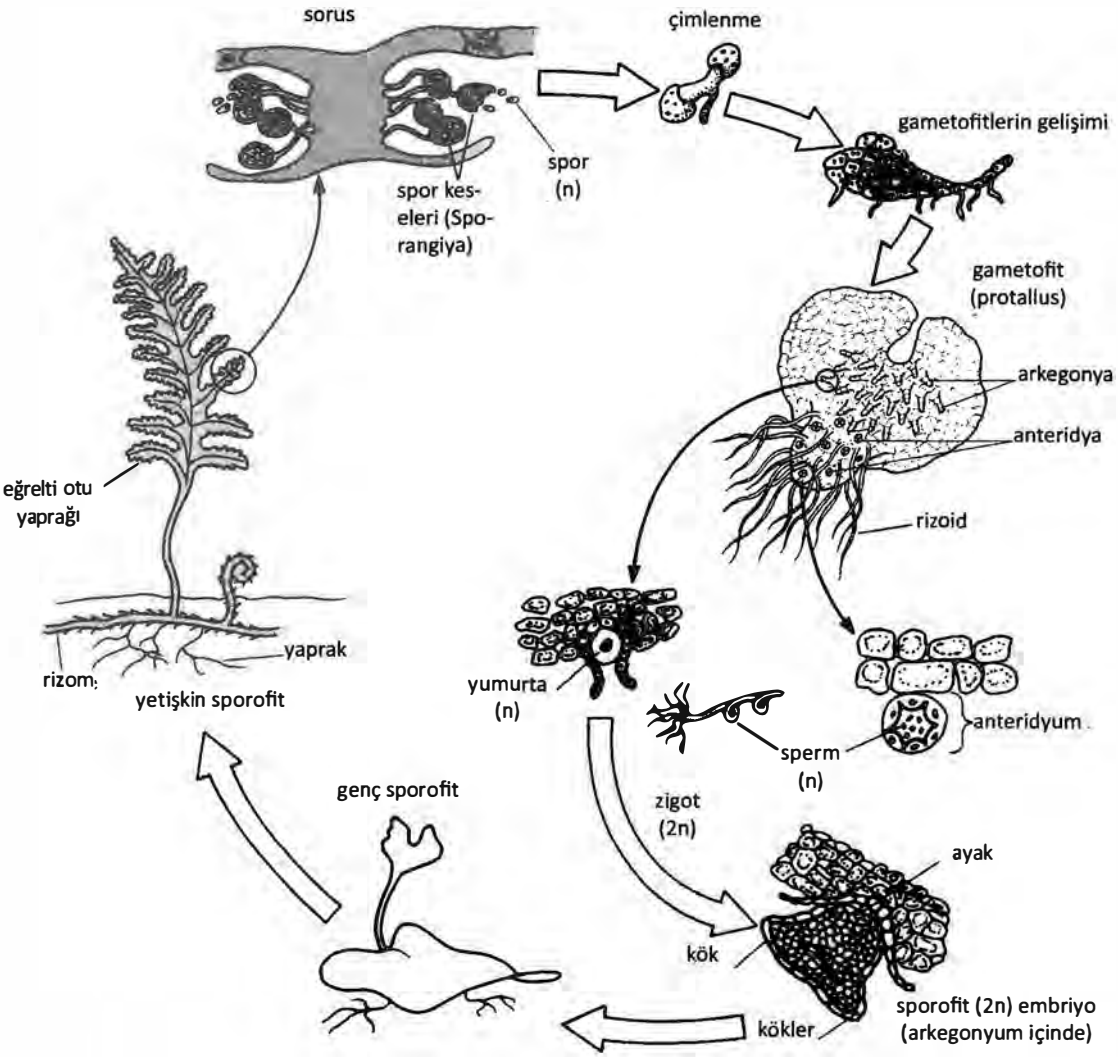
Çoğu eğrelti otu yaprağı altında ya da değiştirilmiş *sporofiller* üzerinde diploid ana spor hücreleri *sporongiya* (spor tipleri) ile ilişkili spor tetratlarını yapmak üzere mayoza uğrarlar.

Sporongiyalar *sori* adı verilen ısı zonlarındaki büyüme bölgesi yanında olan yuvarlak küme birikimleridirler. Sporongiya kurudukça, her bir sporongiyumu kısmen saran kalın duvarlı hücre kemerleri (*annulus*), fiske şeklinde spor kütlesini salarlar. Döngü her bir sporun haploid protallusa dönmesiyle tamamlanır.

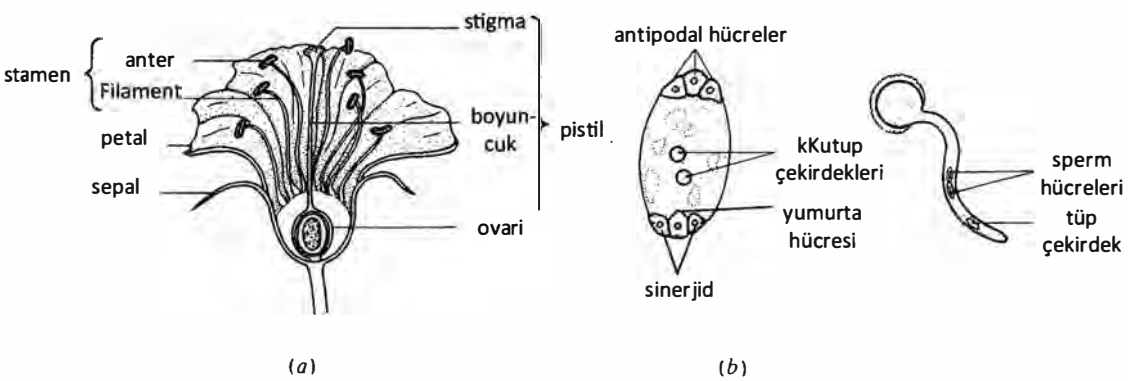
Çiçekli Bitkilerde Üreme ve Gelişim

Çiçekli bitkiler en gelişmiş bitki şeklini temsil ederler ve karasal hayata karşı en iyi donanımla dayanırlar. Çiçekli bitkilerde, sporofit nesli görülen tek formdur. Haploid gametofit o kadar küçülmüştür ki, alıcı sporofit çiçeğinin dokusunda parazit gibidir (bk. Şekil 11.9). Birçok angiospermde cinsler ayrılmıştır. Grubun en önemli özelliği yaprakların değişimi sürecinde ortaya çıkan karmaşık üreme organı olan çiçektir.

Çiçeğin bölümleri 4 *sarmal* ya da birbirinin içine geçmiş konsentrik tabakalardan oluşur. En içteki sarmal yapı ovaryum ve ovüllere uzun ve dar biçimde uzanan yapışkan stigmalardan oluşan dişi organı ya da *pistili*



Şekil 11.8 Eğrelti otu



Şekil 11.9 Çiçekli bitki

içerir. Pistili çevreleyen erkek organı stamenlerdir. Stamenlerin dışında genelde renkli, aromatik yapılar içeren, birleşerek *Korolla*'yı oluşturan (petal) taç yapraklar vardır. Nihayet en dış halkada ise kaliks adı verilen sert (sepal) çanak yapraklardan oluşan, gelişen tomurcuğu tamamen kapatan yapı vardır. Çiçeğin açılması kaliks ile başlar ve içe doğru uzanır.

Çiçekli bitkilerin gametofiti olan olgun *embriyo kesesi* tekil haploid megasporun ovul içinde mitotik bölünmeleri ile oluşur. Aslında, megasporun sitoplazmik bölünmeleri ile 7 hücre üretilirken, bu hücrelere 8 çekirdek (nükleus) dağılır. Mikrofil yanında ya da ovule açılışında yumurta hücresi ve 2 sinerjid hücresi olarak 3 hücre eşlik eder. (Fonksiyonel olmayan sinerjid hücreleri için oldukça fantastik bir izah var ki bunların artık tohumlu bitkilerde olmayan atasal arkegonyum artığını temsil ettiğine dairdir.) Karşı tarafında kimilerine göre gametofitin üremeyen dokusuna benzer 3 antipodal hücre vardır. Bu tür izler atasal formları ile bağlantı kurarlar. Embriyo kesesinin içinde son hücreler olan 2 kutup hücresi vardır. Bunlara polar (kutupsal) hücreler denir, çünkü bunlar birbirine zıt kutuplarda oluştuktan sonra birleşirler. Polar nükleuslar çabucak merkezi, diploid endosperm nükleusuna bağlanırlar. Bu noktada, ovul, özellikle embriyo kesesi döllenme için hazırdır.

Şimdi, stamenin dış kesesi içinde gelişen haploid *mikrospor* olan polene dönelim. Nükleusu bölünmüş olan polen stigmaya taşındıktan sonra polen tüpüne dönüşür (erkek gametofit) ve aşağıya mikropile doğru büyür (pistil tarzı). Ana çekirdeğe tüp çekirdek (tube nükleus) denir ve uzayan tüpe kılavuzluk yapar. Sondaki 2 sperm nükleusuna bölünen çekirdek üretken çekirdektir (generative nükleus). Polen tüpü embriyo kesesine erişince çift döllenme meydana gelir. Bir sperm çekirdeği yumurta nükleusu ile zigotu oluşturmak üzere birleşir. 2. Sperm çekirdeği endosperm veya tohuma dönüşecek triploid hücreyi oluşturmak üzere diploid endosperm çekirdeği ile birleşir.

Endosperm gimnospermlerin (çiçeksiz tohumlu bitkiler) içinde gelişmesine rağmen, çift fertilizasyon sadece angiospermlerde olur. Şunu vurgulamak gerekir ki, tohumlu bitkilerin üreme tarzları döllenme işleminde ve sonraki kapalı tohum içindeki embriyonun gelişimlerindeki çevresel suyun özgürlüğünü gerektirir.

Döllenme sonrasında ovul olgunlaşarak tohum haline gelir. Tohum topraktan yayılmak için özellikle adapte olmuştur. Bu adaptasyon 1) gelişim evresinde durmuş bir embriyo sporofiti, 2) fazlasıyla büyük bir besin deposu ve 3) şartların embriyonun büyümesine kaldığı yerden devam edebilmesi için uygun olana kadar, embriyo ve besin deposunu koruyan dayanıklı tohum mantosunu kapsar. Tohumlar çiçeğin yumurtalığı içinde gelişir. Tohumları içeren olgun yumurtalığa meyve denir. Meyveler yenilirse ya da çürürse, tohumlar yeni gelişim için tekrar salınırlar.

Çiçekli bitkilerin 2 ana grubu vardır: monokotiledonlar ve dikotiledonlar. Monokotların yaprak damarları paralel düzendedir, tohumdaki embriyolar küçüktür ve düzdür, koleoptil adı verilen bir kabuk tarafından korunur ve ilk tohum yaprağı (kotiledon) tekildir. Tohumdaki besin deposunun çoğu endospermle ilişkilidir. Otlar, buğday, mısır, pirinç dahil hepsi monokottur.

Dikotların yapraklarında ağsı damar gözlemlenir. Tohumlar büyük olma eğiliminde embriyolar içerirler ve her zaman 2 kotiledona sahiptir. Çoğu besin tohum boşluğunun çoğunu kaplayan kotiledon içinde depolanır. Dikotların koleoptili yoktur (kılıf).

11.4 Farklılaşmanın Kontrolü

Farklılaşan embriyoyu oluşturan hücreler çoğu yerde genetik açıdan benzerler. Özelleşme sürecinde ise genlerin baskınlığı gereklidir. Bu durum bazı genlerin diğerleri baskılı iken transkripte olması, bazı genlerin aktivitesinin artışı (amplification) veya transkripsiyon sonrası ürünlerin düzenlenmesi şeklinde olabilir. Yumurta içerisinde zaten bulunan ve yarıklanma süresince blastomerler boyunca geçen sitoplazmik faktörler embriyogenezizde görev almış olabilirler.

Yumurta hücresi organizmanın tamamını oluşturma kapasitesine sahiptir. Memeli ve amfibiklerde en azından ilk 3 klevajda oluşan blastomerle paylaşılan bu gibi kapasiteye totipotensi denilmektedir. Erken yarılanma evrelerinin ötesinde, üretilen hücreler esnekliklerini kaybederler ve *kararlı* hale gelirler; diğer bir deyişle, yani onlar bütün embriyo içerisinde, özelleşmiş yapılar olmaya koşullandırılırlar. Eğer izole edilirlerse, artık tam bir embriyo oluşturamazlar. Totipotent hücreler *saflık* durumlarının varlığı ve bu duruma açık olan tüm opsiyonlar noktasında karakterize edilebilirler.

Onun saflığını kaybetmesi, opsiyonların daralması ve koordineli parçaların kompleks ağı içerisinde ki işlevselliği için daha uygun özelleşmiş sorumlulukları olması varsayımıyla örtüşür.

Daha eski hücresel farklılaşma teorileri "gelişimsel alan" kavramını benimserdi. Bir embriyo kendi oluşumunun enerjik alanı içerisinde gelişirdi. Bir uç diğerine göre daha aktif olma eğilimindeydi, bu da baş-kuyruk yönelimine sebep oluyordu. Genel olarak, daha büyük metabolik aktivite baş ucu ile ilişkilendirilmişti. Yapılar bu tarz metabolik değişimleri temel alan öncül hücrelerden biçimlenirlerdi.

Bazı organizmalarda, metabolik alanın oluşmasında çevresel etkenlerin sorumlu olduğuna inanılır. Işık veya basıncın hücrenin bileşenleri üzerine etkisi içsel parçacıkların yönelimine etki edebilir, bu da gelişimsel alan oluşturur ve embriyonik büyüme yolağının rotasını etkileyebilir.

Bitki parçalarının ana depodan temin edilmesi ile serbest kısımların gelişmesini etkileyecek bir yer oluşturulur. Yakın uç (bağlı) kök sistemini oluşturmaya meyilli iken, uzak uç (serbest) yaprak veya gonca oluşturacaktır. Örneğin, izole bir dalda oluşmuş bir kutuplaşma, döllenmenin hemen sonrasında kurbağa yumurtasında oluşan kutuplaşmaya çok benzerdir.

Embriyolarda farklılaşma sürecinin doğası 1920'lerde daha fazla açıklağa kavuşturulmuştur. Dr. Hans Spemann ve Dr. Hilde Maugold embriyogenezin ilk safhalarında ortaya çıkan ve embriyoda daha karmaşık yapıların oluşmasını yöneten ilkel yapıların rolünü ortaya koymuşlardır. Öncü ilkel yapıya *organizatör* denir ve bunun, gelişimi biçimlendirerek ve sonra embriyonun belirli bölgelerine difüz eden ve belirli yapıların sentezlenmesini etkileyen *uyarıcı* kimyasallar salarak düzenlediği düşünülmektedir. Uyarıcının küçük ve diffüze olabilen bir madde olduğuna inanılmaktadır fakat bu maddenin bulunması için yapılan araştırmalar hayal kırıklığı ile sonuçlanmıştır.

Kurbağa yumurtası ele alındığında, gelişimsel kontrol yapısının ilk belirtisi sperm giriş noktasının tam karşısında oluşan gri hilal alanıdır. Sonraki hücre bölünmeleri ve morfogenetik düzenlemeler sürecinde yönelimi ve ana gelişimsel ekseni orijinal gri hilalin lokasyonunu temel alan bir iribaş gelişir.

Eğer klevajın erken safhalarında oluşan blastomerler birbirinden ayrılırlarsa, her biri tam bir iribaş oluştururken, eğer klevajlar yapay olarak uyarılıp blastomerlerden biri tüm gri hilali kapsarken diğerinde hiç gri hilal olmazsa her biri tam bir iribaş oluşturmaz.

Mangold ve Spemann tarafından gastrulanın dorsal dudağı kurbağa gelişiminin düzenleyicisi olarak detaylı şekilde çalışılmıştır. Normal gelişim koşulları altında, dorsal dudak hücreleri gri hilalden türerler. Yeni oluşmuş arkenteronun orijinal çatısını oluşturacak dorsal dudağa göç eden ilk hücreler nöral tabaka oluşumunun uyarılmasında anahtar rol oynayacaklardır. Dorsal dudak gelişimsel yolakta o kadar önemlidir ki, normal gelişen embriyoya deneysel olarak ikinci bir dorsal dudak eklenmesi alıcı embriyonun 2 gastrulasyon bölgesi ve 2 nöral tüp geliştirmesine sebep olur.

Gelişimin aktif olarak çalışılan bir alanı farklılaşmanın gerçekleştikten sonra tersinirliğidir. Yeni çalışmalar, uygun şartlar altında farklılaşmış hücrenin çekirdeğinin bile tekrar totipotensi durumuna geri getirile ileceğini göstermektedir. Gelişim sürecinde yumurta içindeki sitoplazmik inklüzyonların rolü de açıklanmıştır ve çalışmalar göstermiştir ki, salyangoz gelişiminde, sadece *polar lob* olarak bilinen sitoplazmik yapıları içeren blastomer bütün embriyoyu oluşturma kapasitesine sahiptir. Belki de embriyolojideki yeni gelişmelerin en heyecan verici olanı, birçok farklı türde bulunan ve birim olarak açılıp kapatılabilen, korunmuş grup genlerinin tanımlanmasıdır. *Homeotik kutu* terimi; memeli, böcek gibi yaygın organizmalarının somitleri ya da bölünmüş bloklarından meydana gelen yapıların oluşumunda görev alıyor gibi gözüken bu genetik yapılara verilmiştir.

11.5 Embriyoloji Alanına Büyük Katkılar

Biyoloji altında organize edilmiş bir disiplin olan embriyoloji, 17. yüzyılda William Harvey ve Marcello Malpighi'nin ufuk açıcı çalışmaları ile başlamıştır. Harvey'in klasik embriyolojik gözlemleri içerisinde tavuğun ve hatta memelinin (geyik) gelişiminin anlatıldığı *Exercitationes de Generatione Animalium* (Hayvan Jenerasyonu Üzerine Deneyler) (1651) adlı kitabında yer almaktadır. O bütün yaşayan canlıların yumurtadan geldiği görüşünü vurgulamıştır. Hatta yeni yapıların, hücrenin materyallerinden en baştan meydana geldiğini ileri süren epigenetik perspektifi öngörmüştür.

Malpighi tavuk gelişimindeki evreleri tanımlayan ve gösteren ilk araştırmacıdır. Malpighi'nin, preformasyonist (önoluşçu) olmasına rağmen, muhteşem çizimlerinin ve nörolasyon tariflerinin embriyolojiye büyük katkıları olduğu kabul edilmiştir.

1700'lerde, sperm ve yumurta gözlemleriyle meşguliyet, cüce insanların (homunkulüs) ya sperm ya da yumurtanın içine kapatıldığı *preformasyon doktrini*ne yol açmıştır. Nesil Teorileri'nde (*Theoria Generations*) (1759), Friedrich Wolf bu görüşe saldırdı ve epigenetik görüşün yerine, bugünde kabul edilen yeni parçaların aşamalı olarak zaman içinde ortaya çıktığını savundu.

Embriyolojinin modern çağ öncesi en ileri geleni Karl Ernst von Baer'dir (1792-1876). O önemli kavramsal katkıları kadar embriyolojide deneysel çalışmalar da standartları yükselttiği için takdir edilir. Hemen hemen tüm çok hücreli organizmaların gelişiminde temel sayılan germ tabakası teorisini kurmuştur. Hatta, embriyolojiyi kıyaslamalı çalışmalar haline getirmiştir. Memeli yumurtasının varlığını keşfetmiş ve bütün omurgalı embriyolarında notokordun olduğunu göstermiştir. Bu katkıları ona "embriyolojinin modern babası" lakabını kazandırmıştır.

Oskar Hertwig, fertilizasyon çalışmalarını başlatmış 19. yüzyıl embriyologistidir. Aynı çağda, Wilhelm His sinir sistemi gelişimini ve insan embriyolojisinde özel yolakları aydınlatmıştır. 20. yüzyılda embriyoloji alanına, genetik analizler ve embriyoların deneysel manipülasyonları hakim olmuştur.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

11.1. İsolesital, orta telolesital ve son lesital yumurtanın gelişimini tanımlayınız, ihtiyaç duyulan yolk miktarındaki farklılığı açıklayınız.

Çok az ve homojen dağılmış deniz yıldızı yumurtasından, kuş yumurtalarındaki uç telolesital duruma kadar, yolkun miktarı ve dağılımındaki değişimin sürekliliğinin varlığını vurgulamak gerekir. Bu spektrumun her bir ucundan örneklerin ve orta kısmın temsili üzerinde durulması doğada olmayan kategorileri kesin bir şekilde tanımlamayı önermeye yönelik değildir.

İzolesital yumurtanın gelişimini örneklendirmek için genelde denizyıldızı veya deniz kestanesi seçilir. Yumurta homojen olmaya meyillidir ancak çok az kutuplaşmıştır. Diğer hayvansal (animal) kutupta sitoplazma ile ilişkili yüksek aktivite oranı varken, vegetal kutupta hafifçe yolk miktarı fazladır. Singamiyi (sperm ve yumurta pronükleusu birleşmesi) takiben klevaj başlar. Yarıklanma düzlemi bütün yumurta boyunca olur, böylece blastomer hücreleri erken fazda boyutça oldukça denktirler. Blastula, blastokoeli saran tek katlı hücre tabakasından oluşmuş hayali bir toptur. Gastrulasyon blastulanın bir duvarının invajinasyonu ile başlar. Girinti bölgesi sonunda karşı duvara ulaşır. Girintileşen materyal endodermde arkenteron olarak bilinen kapalı kavite şeklinde iç tüpü oluşturur. Büyüdükçe blastula daralır. Evajinasyonlar ya da keseler, blastoporun en uzak yerinden, endoderm sonundan oluşur. Bu keseler eksternal ve internal endoderm arasında 3. germ tabakası olan mezodermi oluşturur.

Blastula oluşumu ve gastrulasyonun başlangıcı kurbağa ve denizyıldızında benzerdir ancak yolk fazlalığı nedeniyle kurbağa daha karmaşıktır. Daha fazla yolk bulunduran yumurta bölgesi vegetal kutup haline gelir. Daha sonra, karşıt kutup olan hayvansal kutupta daha sık klevaj oluşur. Buradaki hücreler küçük, çok sayıda ve yüksek metabolik orana sahiptir. Oogenez esnasında polar cisimciklerin atıldığı yer hayvansal kutuptur (bk. Bölüm 8, Örnek 5).

Kurbağa blastulası denizyıldızınkinden biraz küçük düzensiz dizilmiş blostokoellerden oluşmuştur. Gastrulasyon, blostopor yani pigmentsiz vegetal yarıküre sınırında hilal şekilli oluşumdan başlar. Hücreler blostoporun dorsal sınırı boyunca arkenteronu oluşturmak üzere içeriye doğru hareket ederler. Blastoporun dorsal duvarı sonunda arkenteron içinde yolku tamamen kuşatan hücrelerin katlanması ile tam bir halka haline gelir. Bu evrede, katlanan ve göç eden hücreler 3 germ tabakasının da ayırt edilebildiği, uzamış bir embriyoyu oluştururlar. Orta ve arkaya doğru yerleşen orta tabakaya kordamezoderm denir ve omurgalılarda olan sert kıkırdak çubuk olan notokordun gelişmesini sağlar. Orta tabakasının yan ve ön bölümleri mezodermi oluşturur.

Kuşlarda blastula ve gastrula blastodisk adı verilen inca tabaka hücreleri tarafından oluşturulur. Tavuklardaki blastodisk blostokoel adı verilen ve ince boşlukla ayrılan 2 kat hücrelerden oluşur. Üstteki ektodermi, alttaki ise endodermi oluşturacaktır. Gastrulasyon, pirimitif çıkıntı (streak) adında blostodisk yüzeyinde ince çizgi şeklinde girintinin oluşması ile başlar. Primitif streak, orta mezoderm tabakasını oluşturmak üzere göç eden hücrelerin

organizasyonunu sağlayan amfibiklerin blostoporuna benzerdir. Diğer omurgalılardaki gibi kurbağada da ektoderm üzerinde nöral tüpü oluşturacak bir notokord gelişecektir. Civciv sadece blostodisk bölgesinden kesilmesi nedeniyle denizyıldızı ve kurbağadan erken klevajda yumurtanın tümünün yarılmaması ile ayrılır. Yolk geniş bölünmeleri önler ki buna *meroblastik klevaj* denir. Aynı zamanda civciv, sürüngen ve memeli gibi embriyolojiye karakterize 4 embriyo dışı membranı geliştirecektir.

11.2. Embriyogenezle ilgili ne tür hücresel hareketler vardır?

1. Animal yarıkürenin daha aşağıdaki vegetal yarıküreyi kapsadığı epiboli adı verilen aşağı doğru sıçrama hareketi vardır. Bu özellikle kurbağanın gastrulasyon safhasında önemlidir. Epiboli terimi, aynı zamanda kuşların veya balıkların düz disk santral ekseninden yan hareketlerine de verilmektedir. Başta epiboli lokal hızlı büyüme ile ilişkilendirilmişse de, durum aslında böyle değildir. Şu açıktır ki, embriyonun bir bölgesindeki hareketler embriyoyu sürtünmek veya yırtılmadan korumak amaçlı olarak zarifçe koordine edilmelidir.
2. Migrasyon, yüzeyden içe hücre hareketleri anlamına gelir. Eğer yüzey hücreleri basitçe içeriye doğru giderse bu harekete immajinasyon denir. Delaminasyon yüzey tabakasının iki ayrı yaprağa ayırmak üzere bölünmesidir.
3. Embriyonun santral aksi boyunca olan hücre hareketine konvenjans, aksine ise diverjans denir.
4. Ekstansiyon, hücrelerin embriyonun uçlarına doğru toplam uzunluğu artırması için yaptıkları hareketlerdir.

Bu hareketlerin çoğu 1920'lerde Wilhelm Vogt'ın çalışmalarında tasvir edilmiştir. Vogt, embriyoya zarar vermeyen canlı boyalar vasıtasıyla (fate maps) kader haritaları yapmıştır. Bu sayede boyalı sitoplazmanın izini takip ederek geç embriyodaki blastula veya yumurta bölünmelerinin yerdeğişimini saptamıştır.

11.3. Çoğu organizma hayatları boyunca morfogenezde iki ayrı bölüm yaşarlar. Bu tür organizmalar larva evresine erişmek için gelişirler. Daha sonra bunlar pupa adı verilen ve içinde yeni morfogenetik değişim serilerinin gerçekleştiği geçici inaktif evreye girerler, bunun sonrasında, genellikle larval hallerinden tamamen farklı görünümde yetişkin olarak ortaya çıkarlar. Larvadan yetişkin hale dönüşmeye *metamorfoz* denir. Bazı organizma türlerinde metamorfoz sıra dışıdır. Larva ve yetişkin formaları arasında benzerlik yoktur. Diğer organizmalarda fark edilebilir keskin çizgilerin olmadığı geçişler oluşur. Metamorfoza bir örnek veriniz ve bunun avantajlarını açıklayınız.

Kelebeklerde, yumurta bütün hayatını yiyerek geçiren tırtıla dönüşür. Tırtıl koza haline gelip herhangi bir besin için iştahsız cinsel görevi olan uçan bir güzellik oluşturmak üzere bozulur. Yetişkin formu üreme görevini yapmak üzere donanımlanmışken, tırtıl devasa kalorileri depo etmek için idealdir.

11.4. Ekstraembriyonik membranlar ile karasal yaşam arasındaki ilişki nedir?

Sürüngenler, kuşlar ve memelilerin hepsi, kuru toprakta yaşamakta başarılıdırlar ve her biri ekstraembriyonik zar (membran) taşırlar. Membranların sunduğu temel avantaj, hayat döngüsünün embriyonik evresi için sudan bağımsızlıktır.

Kuş ve sürüngen türlerinde, embriyo kuru toprağın kuruluk ve diğer zararlarından uzak biçimde kleidoik (kapalı) yumurta içerisinde gelişir. Amniyon gelişim için şoku önleyen nemli bir çevre sunar. Yolk sac gelişim süresince devamlı bir besin deposu sunar. Allantois öncesi embriyo atıklarının depolandığı yerdir. Daha sonraları koryon ile birleşip metabolik olarak aktif embriyo için solunum yüzeyi oluşturur. Memelilerde embriyo ve fetus anne vücudu içinde gelişir. Dört kesenin düzenlenmesi fetus tarafından anne dokusuna parazit gibi yerleşen plasenta stilini destekler. Burada, membranlar dış dünyadan izole çevre gelişimi için oluşturulan mini çevre ile karasal hayata uyum için ilişkilidirler. Amfibiklerde, gencin gelişimi sulu ortama dönüş gerektirir. Çoğu amfibikte metamorfoz suya bağımlı organizmayı göletler ve akarsulara daha az bağımlı bir forma geçirir. Amfibikler karasal toprağın fatihleri olarak görülürler.

11.5. Genel anlamda, embriyogenez esnasında endodermi saran mezodermi ektoderm sarar. Bu ekstraembriyonik membranların birinde bu ilişki tutmaz. Hangi membran bu kalıptan ayrılmıştır ve neden?

Ekstraembriyonik membranların her biri mezoderm, ektoderm veya endodermden oluşmuşlardır. Koriyon ve amniyon oluşumunda, Şekil 11.5'te gösterildiği üzere mezodermin üzerindeki ektodermin iki katı embriyo üzerinde amniyotik katları yapmak üzere büyür. Bu şekilde katlantının alt yarısındaki katlanma hareketi nedeniyle mezoderm ters ve ektoderm üzerinde uzanmış olarak görünür. Embriyonun her iki tarafındaki katlar birleşip alt yarı kısım amniyonu oluşturunca, amniyon mezoderm tarafından sarılmış ektodermi içerir.

11.6. Biryofitler ve eğrelti otları arasındaki basit farkları listeleyiniz.

BİRYOFİT	EĞRELTİ OTLARI
Gametofit baskın	Sporofit baskın
Damarsız	Damarlı
Diosious	Monocious
Seksüel çoğalma	Aseksüel çoğalma
Gerçek kök veya yaprak yok	

11.7. Angiosperlerin embriyo kesesi içindeki endosperm çekirdeği için olağan dışı olan nedir?

Angiosperlerdeki embriyo kesesi dişi gametofiti teşkil eder. Bunun hücreleri haploiddir ancak gametofit parçası olan endosperm çekirdeği iki polar çekirdek birleşimi ile oluştuğundan diploiddir. Çift (double) döllenmede endospermi oluşturmak için sperm nükleusu ile birleştiğinde triploid hale gelir.

11.8. Briggs ve King'in 1950'lerde yaptığı deneylerde embriyonik kurbağa hücresi çekirdekleri, çekırdeksiz hale getirilen kurbağa yumurtalarına transfer edilmiştir. Erken embriyonik hücreler normal kurbağayı oluştururken, daha yaşlı embriyo yumurta nükleusları normal gelişememiş ve gelişmeyi tamamlayamamıştır. (Verici nükleusun bireysel kopyasının üretimine aseksüel kopya ya da klon denir). Sonuçlar çekirdeğin neticede çözüldüğünü ortaya koymuştur. Daha sonra, John Gurdon tarafından yapılan zorlu deneyler ortaya koymuştur ki, geç evre iribaşlar bazı vakalarda totipotent tarzda davranmıştır. Gurdon'ın çalışmasının çıkarımları nedir?

Gurdon göstermiştir ki, farklılaşmanın tam olarak gerçekleşmediği durumda hücre farklılaşması sırasında oluşan değişiklikler genetik materyal kaybına yol açmaz. Bu nedenle, farklılaşma daha çok sitoplazmik faktörler ve çekirdek arasındaki düzenleyici etkileşimle sağlanmaktadır.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

11.9. Aşağıdakileri (*a*) haploid veya (*b*) diploid olarak tanımlayınız. 1) yumurta pronükleusu 2) arkegonial hücre 3) denizyıldızı yumurtasındaki germinal veziküller 4) endosperm nükleus 5) polen tüpü tüp nükleusu 6) biryofitin tomurcuğu 7) eğrelti otu kökü hücresi

11.10. Hangisi daha geniştir? (*a*) animal (hayvansal) kutup hücreleri (*b*) vegetal (bitkisel) kutup hücreleri

11.11. Hangisi daha büyüktür? (*a*) kurbağa yumurtası yolk miktarı (*b*) insan yumurtası yolk miktarı

11.12. Hangisi daha geniştir? (*a*) biryofitteki sparofit (*b*) biryofitteki gametofit

11.13. Hangisi daha geniştir? (*a*) angiosperdeki sparofit (*b*) angiosperdeki gametofit

11.14. Hangisi daha büyüktür? (*a*) protallusta ki cinsiyet sayısı (*b*) tallusta ki cinsiyet sayısı

11.15. Sinir tüpü ektodermden oluşur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

11.16. Çam ağacı gibi gimnospermlerde tohum varken çiçek bulunmaz.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

11.17. Von Baer gelişimdeki germ tabakası teorisini kurmuştur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAP ANAHTARI

11.9 1–*a*; 2–*a*; 3–*b*; 4–*b*; 5–*a*; 6–*a*; 7–*b*
11.10 (*b*)
11.11 (*a*)
11.12 (*b*)
11.13 (*a*)
11.14 (*a*)
11.15 (*a*)
11.16 (*a*)
11.17 (*a*)

BÖLÜM 12

Hayvanlarda Üreme

12.1 Evrimsel Bakış

Bölüm 8, 10 ve 11'de tartışıldığı gibi, üreme, yeni genetik kombinasyonlar meydana getirecek kısımların bir araya gelerek oluşturdukları ve yaşam dünyasında neredeyse evrensel olan bir olaydır. Virüslerin bile, ki onlar yaşamın en kıyı çizgisinde var olmalarına rağmen nükleik asitlerinin ana kısımlarının rekombinasyona uğradığı görülür.

Özelleşmiş gamet hücreleri, eşeysel birlik olan zigotu meydana getirmek için bir araya gelirler. Pek çok alg formunda, gametler birbirine benzerdir ve *izogamet* olarak adlandırılırlar. Diğer ilkel bitkilerde ise spirojirada olduğu gibi yapısal olarak benzer ama işlevsel olarak farklıdırlar. Bu tür bir durum fonksiyonel *heterogami* olarak adlandırılır. Çoğu yüksek yapılı bitkilerde ve hayvanlarda gametler hareketli spermler ve genellikle pasif besin taşıyan yumurtalar olarak büyük bir özelleşmiş yapıya sahiptirler. Üremenin orijinini ele alan eski bir düşünceye (üreme açlığı teorisi) göre gerçekte gamet olan spor benzeri hücreler besin maddelerini paylaşmak için bir araya gelmişlerdir.

ÖRNEK 1 Spermin şeklinde ve aktivitesinde önemli çeşitlilikler vardır. Nematod solucanlarda (yuvarlak veya ipliksi solucanlar da denir), bir parazit olan *Ascaris*'de (bağırsak solucanı), kenelerde, çıyanlarda ve bazı yengeç türlerinde ameoboid sperm yani dalgalanma şeklinde hareket eden sperm yapısı görülür. Çoğu yüksek yapılı hayvanlarda (omurgalılarda) sperm hücreleri uzun, flagelladan çıkan ve devam eden bir gövde yapısıyla uzamış sperme sahiptirler. Gövdeleri mitokondri bakımından zengindir. Bu mitokondriler flagellanın kürek çekme benzeri hareketi için gerekli olan ATP enerjisini sağlarlar. Bu temel hareketler yumurtayı koruyan çekirdek başına doğru sürüklenme için önemlidirler.

Memelilerde, gövde kısmında bireysel mitokondriler vardır fakat diğer pek çok omurgalıda ve çoğu omurgasızda mitokondriler tek ve büyük bir metabolik yapı oluşturmak için birleşmişlerdir. Çoğu omurgasızda kristalar (mitokondrinin iç kısmındaki kıvrımlı zarlar) modifiye olabilirler. Flagellum yapısı vardır. 9+2 mikrotübüler yapısı harekete katkıda bulunması karakteristiktir. Pek çok türde Golgi cisimciği, endoplazmik retikulum, ribozom ve diğer sitoplazmik organeller bir tomurcuk içinde ayrılmışlardır. Bunlar daha sonra düzgün biçimli spermden ayrılırlar.

Çoğu sperm hücresinin çekirdeği döllenme için gerekli olan yükü taşıdığından kısmen küçüktür ve rokete benzer. Hem çekirdek hem de çevresini saran sitoplazma mikrotübüler bir yapıya sahiptir, hatta kromatin bile tübüler dizide bulunabilir. Histonlar genellikle büyük miktarlarda yer alırlar, fakat, çoğu balık spermında histonlar oldukça temel bir protein olan *protamin*lerle yer değiştirmişlerdir. Kromozomlar gerçekte boylamasına iplikler olarak spermin baş kısmı boyunca yerleşebilirler. Primat spermlerinde, früktoz birincil monosakkarit yakıtı olan glukozla yer değiştirir.

Spermin yaşam süresi çok değişkendir. Böceklerde, erkekten gelen spermler kraliçe arının vücudunda bir yıldan fazla yaşayabilirler. İnsanlarda, dişi üreme sisteminde aktivitesi 1 haftaya kadar devam eder ve ölü erkeğin vücudunda 3 gün yaşar.

Eşeyli üremenin kapasitesine bağlı olarak en karşı konulmaz avantajı nesiller boyu döllerde çeşitlilik sağlamasıdır. Böyle bir çeşitlilik daha iyi adapte olmuş bireylerin seçiliminde sağlıklı bireyleri arttırmak için popülasyonların sonsuzluğunu hedefleyen engellenemez bir harekettir. Eşeyli üremenin en açık dezavantajı çok azda olsa dioik formların olmasıdır. Yani iki farklı organizmanın bir araya gelmesini gerektiren durumdur. Gametlerin suya bırakıldığı yer belki sadece gametlerin buluşması için gereklidir. Gamet meydana getirenler kendi yollarını izlemekte özgürdürler.

ÖRNEK 2 Bazı semenderler arasında, erkekler spermlerini paket şeklinde nemli yaygın ormanlık zeminlerde biriktirirler. Dişi gelir ve kloak dudaklarıyla spermleri toplar. Döllenme dişi üreme sisteminin içinde gerçekleşir

fakat yumurtalar bir dere boyunda veya nemli bir çevrede biriktirilirler. Bunun için ebeveynler hiçbir zaman bir araya gelmezler fakat yavrular meydana gelir.

İç Döllenme

Çiftleşme sucul çevrelerde olduğu sürece, ki bu yerlerde gametlerin bir yerden bir yere gitmesi ve ıslak tutulması garanti altına alınmıştır, dış döllenme yumurta ve spermi bir araya getirmek için daha uygun bir yöntemdir. Sonuç olarak bu sucul ortamlarda yaşayan hayvanlar ve iki yaşamlılar için daha uygundur.

ÖRNEK 3 Kurbağalarda, yumurtaların dış döllenmesi bir derede veya gölette gerçekleşir. Erkek dişinin üzerine çıkar ve ellerindeki ikincil eşey karakteri olan kalın nasır yapısıyla dişinin yan kısımlarına bastırıp sıkıştırarak ilerler. Bu kucaklaşma ampleksus olarak adlandırılır. Sıkıştırma işleminden dolayı dışarı bırakılan sıkılmış yumurtalar dizisinin üzerine erkek kurbağa spermce zengin idrarını direkt olarak bırakır ve döllenme birbirine kenetlenmiş çiftin etrafında meydana gelir.

Karasal habitatlara geçişle birlikte hayvanlar (ve tabii ki bitkiler) gametler ve büyüyen embriyo için sucul çevrenin devamlılığını sürdürmek için adaptasyona gereksinim duyarlar. Bazı durumlarda gördüğümüz üzere ıslah çalışmaları boyunca göletlere ve dere kenarlarına dönüş olmuştur. Bu çevresel suya olan süregelen bir bağımlılığı yansıtır. Diğer organizmalar, memeliler gibi, dış döllenme yerine iç döllenme ortamı sağlayarak bu problemin üstesinden gelmişlerdir. Sürüngenlerde ve kuşlarda sperm, dişinin üreme kanallarında biriktirilir ve döllenme albümin ve kabukla çevrili zigot oluşumuyla sonuçlanır. Dış ortamda biriktirilen zigotlar annenin veya hem annenin hem de babanın gözetiminde büyürler.

Çiftleşmede (cinsel ilişki), penis dişinin üreme sistemine girer ve burada spermleri içeri doğru bırakır. Kuşlarda, iç döllenme erkeğin ve dişinin kloaklarını (dışarda toplama kanalı) birbirlerine yakın bir şekilde kloak öpücüğü adı verilen koitusun değişik bir formunda bulundurduklarında başarıya ulaşırlar. Burada penis yoktur fakat bazı kuşlarda erkeğin kloağı dişinin kloağına doğru ters döner. Sürüngenlerde eksik bir yapı olan hemipenis (yarıpenis) dişinin vajinasının içine spermi bırakır. Spermi erkeğin sağladığı çoğu böcek türünde döllenme çiftleşme yoluyla sağlanır.

ÖRNEK 4 Hemen hemen mucizevi diyebileceğimiz iç döllenme tahtakurularında görülür. Evrim sürecinde erkeğin penisi genişler ve dişinin yumurta kanalına giremeyecek kadar büyür. Bu nedenle hayati önem taşıyan şey seksüel rekombinasyondur. Bu türlerde dişinin alt karın bölgesi boyunca özelleşmiş keseler gelişmiştir. Bu keselere erkek bireyler sperm paketlerini bırakırlar. Bu spermler daha sonra yumurtalıktaki yumurtalarla buluşmak için dişinin dokularında kazarak ilerler.

İç Büyüme

Memelilerde, karasal habitat zorluğunun üstesinden gelmek için çok yaratıcı bir strateji gelişmiştir. Bu strateji sadece iç döllenme için değil, aynı zamanda anne vücudunda embriyonun kendisini parazit gibi algılayan gelişme süreci içinde geçerlidir. Bu büyümedeki yaşam stili memelileri üreme için gerekli olan su ihtiyacından tamamen kurtarır. Bazı özel durumlarda böceklerde, örümceklerde ve balıklarda dişinin vücudu içinde bebeğin büyümesi için modifikasyonlar görülür. Bu modifikasyonlar genellikle üreme sisteminde döllenmiş yumurtaların kuluçkaya yatmasından, yumurtadan çıkmasına kadar olan süreyi içermekle beraber bu değişimler görülür.

Dişinin üreme sisteminde bebeğin başarılı bir şekilde taşınması için büyük değişimlerin olması gerekli-dir. Bunlar en azından embriyonun içinde büyüdüğü uterusu (rahim), anne ve bebek arasında oluşan besin, oksijen ve atık maddelerin değişimini sağlayan plasentayı, uterusun ve dişinin üreme kanalı içindeki diğer maddeleri düzenleyen periyodik değişimleri yapan hormonların ayrıntılı birikimlerini içerir. Daha açık olarak, embriyoyu taşıyan bir uterus bu konuda eksik olan diğer bir uterustan farklı olacaktır.

12.2 İnsanlarda Erkek Üreme Sistemi

Erkek üreme sistemi:

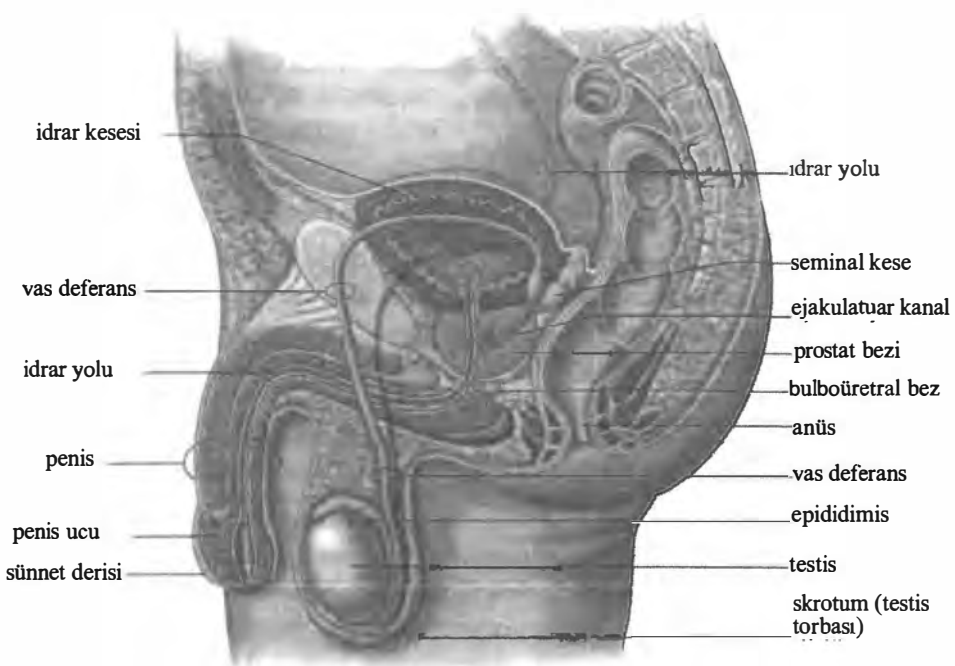
1. Sperm üretir (erkek gamet),
2. Spermleri dişi üreme kanalında uygun yerlere taşır,
3. Erkek üreme hormonlarını (androjenleri) üretir. Bu hormonlar erkek üreme sistemindeki ikincil cinsiyet karakterleri olan sakal, yüksek oranda kas gücü ve libido (cinsel istek) çalışması ve üretimi için gerekli olan bezleri ve tübüler kanalları hazırlarlar.

Spermin üretildiği ve androjenin sentezlendiği erkek eşey bezleri testislerdir (Şekil 12.1). İnsanlarda, sıklıkla testis olarak da adlandırılır. Pek çok memelide testisler testis torbasının (skrotum) keselerinin gevşekliği için karın altında böbrek bölgesinden kökenlerini alırlar. Testis torbası penisin hemen arkasında sarkmış halde bulunan kesedir. Hem penis hem de testis torbası keseleri memelilerde dışta bulunurlar ve bacaklar arasında konumlanırlar.

Sperm bir dizi mayoz bölünme sonucu uzamış ama büyük ölçüde bükülmüş spermatik tübüller içerisinde meydana getirilir (Bölüm 8). Testis içerisinde tübüller boyunca dağılmış devamlı testesteron (erkeklerdeki başlıca androjen) salgılayan dokular arası hücreler vardır (interstitial cells). Androjenler ergenliği yani cinsel olgunluğun olduğu zamanı izleyen dönemde yüksek oranda sentezlenir ve salgılanırlar.

Testislerin spermatik tübüllerinde sabit oranda üretilen sperm *epididimiste* depolanır. Epididimis yüksek miktarda bükülmüş yapısıyla her bir testisin üstünde bulunur. Sperm *vas deferans* sayesinde alt karın boşluğu boyunca taşınır. Vas deferans prostat bezindeki bir bölgede üretraya bağlanan uzun bir borudur. *Üretra* penis boyunca bulunan bir tüptür ve idrarı vücut dışına taşır ya da seminal sıvıyı taşıyan bir iletim kanalı gibi görev görür. Sperm erkek üreme sistemindeki *sperm keseleri, prostat* bezi ve erkek üreme sisteminin yardımcı bezleri olan *Cowper bezleri* tarafından üretilen bir sıvının içinde taşınır.

Penis dişinin üreme sistemine spermi (semen) taşımada etkili bir araçtır ama öncelikle erekte olmalıdır. Bu durum insanlarda cinsel uyarılma süresince parasimpatik sinir sistemindeki sinirsel uyarıların tetiklenmesiyle gerçekleşir. Bu durum kanın penisin ucu ve sapındaki erektil dokulara hücum etmesine neden olur. Arteriyollerin vasodilasyonu



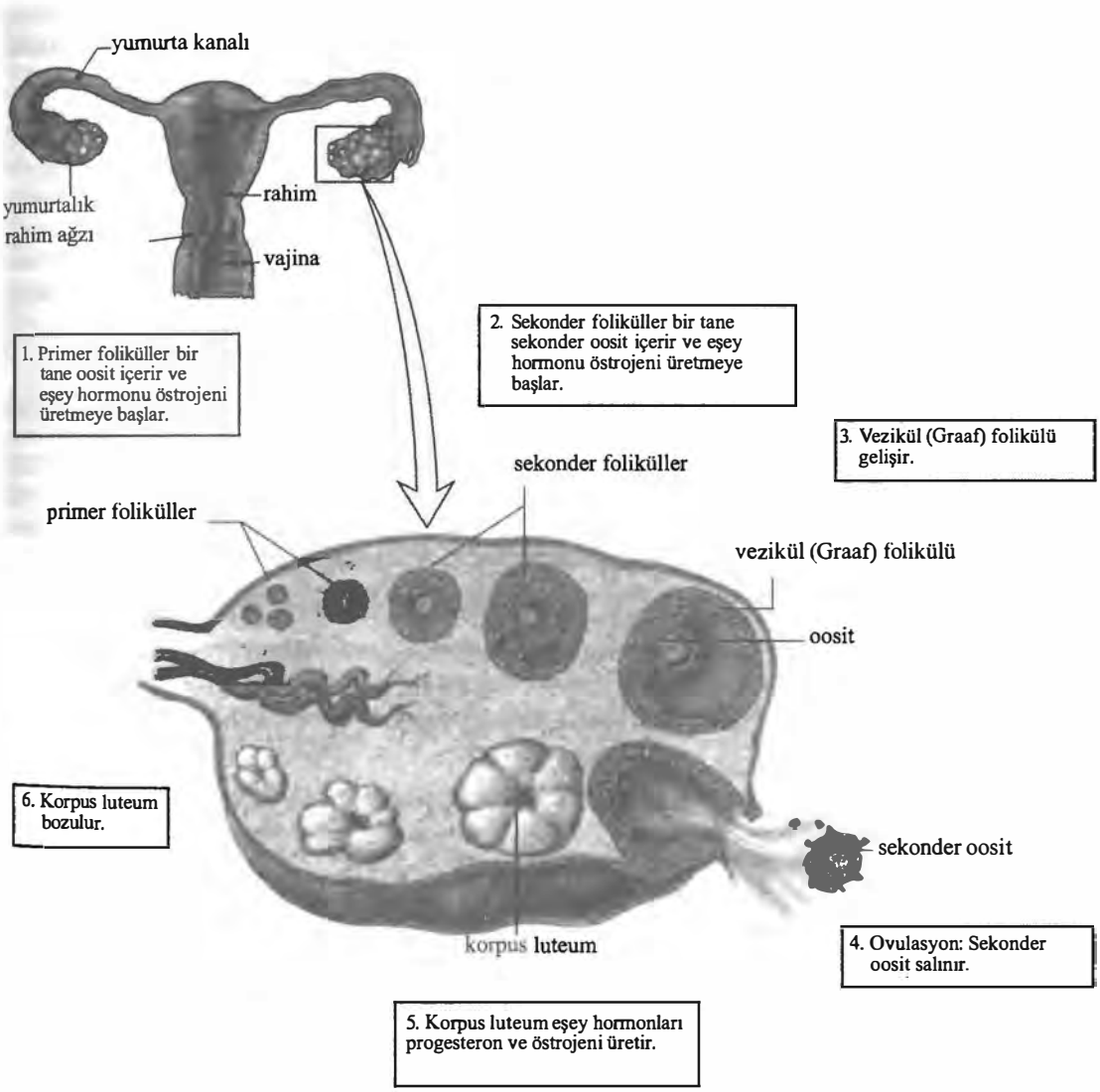
Şekil 12.1 Erkek üreme sistemi. Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8. Baskı, McGraw-Hill, 2004; McGreaw-Hill şirketinin izniyle çoğaltılmıştır.

(damar genişlemesi) penis dokularına gelen kanın giden kandan daha fazla olması şişmeye ve sertleşmeye yani ereksiyona neden olur. Sertleşmiş durumda yani erekte olmuş penis dişi üreme sistemine girebilir. İleri geri hareketler uyarılmayı ve seminal sıvının penisten zirve anında bir dizi fışkırma hareketiyle dışarı atılmasını artırır. Bu güçlü çıkarma işlemi *ejakulasyon* olarak adlandırılır. Bu erkeğin genital sisteminin üçte ikisinden azının kasılmalar sayesinde oluşan ritmik dalgalarından kaynaklanır. Genel olarak süresi 0.8 saniyede birdir.

12.3 İnsanda Dişi Üreme Sistemi

Anatomi

Dişinin yumurtalıkları çifttir ve yaşam boyunca karın altı boşluğu içinde kalırlar. 400.000'den fazla yumurta yumurtalık içinde bulunur, ama sadece 400 tanesi mayozu tamamlayabilir.



Şekil 12.2 Dişi üreme sistemi. Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8. Baskı, McGraw-Hill, 2004; McGreaw-Hill şirketinin izniyle çoğaltılmıştır.

Yumurtalıklar, *ligamentler* (bağ dokusu şeritleri) ve ince zarımsı mezenterler (karında bulunan organları birbirine bağlayan zar) tarafından tutulurlar. Her bir yumurtalıktan *fallopi tüpleri* (yumurta kanalı, yumurtanın rahme giderken geçtiği yol) sarkar. Bu fallopi tüpleri kalın kassı uterusa (rahim) bağlanır. Embriyo daha sonra fetüs olur ve uterusun içersinde büyür. Döllenmiş yumurtalar fallopi tüpleri içinde (genellikle sadece 1 yumurta) rahim içerisindeki siller sayesinde uterusa doğru ilerlerler. Bu yolda erken gelişim ve son olarak implantasyon olacaktır.

Uterus *vajina* olarak bilinen oluklu bir boruya bitişiktir. Vajina bir ucundan uterusun dar boynuna (*serviks=rahim ağzı*) bağlanır ve merkezden uzak olan ucu dışarı açılır. Dış cinsiyet organları (labia majör, labia minör ve klitoris) vajina açıklığını çevreler ve ayrı bir açıklık olan idrar yolunu vulvadan ayırır. Dış dudakların (*labia majör*) etrafı bir çift iç dudakla (*labia minör*) çevrilidir. Labia erkeklerdeki skrotuma homologdur. Klitoris vajina açıklığının hemen üzerinde bulunan erekte dokunun ucudur ve erkeklerdeki penise homologtur.

Menstural Döngü

Menstural döngü belirli zaman aralıklarıyla insanlarda ve yüksek primatlarda dişi üreme sisteminde görülen bir dizi olaydan meydana gelen değişikliklerdir. Diğer memelilerde cinsel aktiviteye duyarlılık döngüsü menstral döngüden daha az karmaşık olmakla beraber *östrus döngüsü* olarak bilinir.

> **ÖRNEK 5** Östrus Yunanca kökenli bir kelime olup atsineği anlamına gelir. Çünkü muhtemelen cinsel libidonun dürtüsünün etkisi sinek ısırığı etkisi gibi keskin hissedilir. Adının etkisi gibi, hayvanlar östrusun yüksek seviyesinde güçlü ve kısa süreli çiftleşme baskısı yaşarlar. Bu durumdaki hayvanlara kızgınlık döneminde ya da östrus döneminde denir. Bu kısa dönemin sonunda cinsel dürtü pasif hale geçer. Fiziksel olarak östrus döngüsü dişinin üreme sistemini çiftleşmeye hazırlar. Menstural döngüdeki döl yatağı duvarının örülmesi gibi özenli bir hazırlanma görülmez. Eğer döllenme görülmezse döl yatağının herhangi hazırlayıcı kalınlığı vücut tarafından yeniden emilir. Döngü süresince meydana gelen olaylar çevre koşullarıyla ilişkilidir. Bazı hayvanlarda yumurtanın bırakılması çiftleşmeye bağlıdır.

Menstural döngü beyindeki hipotalamus bölgesindeki hipofiz bezinden salgılanan hormonlarla ve yumurtalıkta bulunan endokrin yapılarıyla düzenlenir. Beyindeki hipotalamustan salgılanan GnRH (*Gonadotropin-releasing hormone*) kan damarlarında boydan boya hipofize doğru hareket eder ve orta doruk (*median eminence*) olarak adlandırılır. Daha sonra hipofiz iki hormon salgılamak için uyarılır. Bu hormonlar FSH (follicle-stimulating hormon) ve LH'dır (luteinizing hormone). Bunlar yumurtalıkları dişi eşey hormonları olan *estradiolü* (bir yumurtayı kaplayan graaf folikülünden) ve *progesteronu* (bir rüptüre folikülünden oluşturulan korpus luteumdan) salgılanması için uyarırlar. Hipofiz ayrıca *prolaktin* üretir. Bu hormon direk olarak göğüslerdeki süt bezlerine etki eder, ayrıca mineral ve sıvı dengesini kontrol eder.

Estradiol (ve diğer östrojen türevleri) ve progesteron yumurtalıkta ve uterusta vücut boyunca meydana gelen menstural değişikliklere neden olur. Menstural döngü hormonları, menstural tepkiyi düzenlemek için sinir sistemiyle de ilişki içerisindedirler. Uzun süreli açlık durumlarında, oruçluyken veya atletizm yarışmalarında sert antremanlarda mensturasyon sıklıkla durdurulur. Nazi kamplarında hapis tutulan kadınlar menstural döngü kaybı yaşamışlardır.

Toplam döngü üç bölüme ayrılabilir: *regl* (menses) kanın akması durumudur ve yaklaşık olarak 5 gün kadar devam eder, *foliküler fazı* (ya da çoğalma) akmanın durmasını izleyen dönemdir ve 9 günde sonlanır, *luteal faz* döngünün son 2 haftasını oluşturur.

Akmanın 5 günlük süresi boyunca GnRH seviyesi düşük ile orta seviye arasındadır. FSH düşüktür fakat ovulasyonda (yumurtalıklarda yumurta atılması) daha da düşük olacaktır. LH da düşük seviyededir. Estradiol ve progesteron seviyeleri aynı şekilde düşüktür. *Endometrium* (rahim içi) makul oranda kan ile birlikte bozulan damar dokusunu atar. Daha yüksek oranda tahmin edilmesine rağmen kaybedilen kan nadiren 1.5 kupayı aşar. Merak edilen soru şu: neden kanın menstural akışı pıhtılaşma mekanizmasıyla durdurulmuyor? Aslında menstural kan pıhtılaşmadan oluşan kandır. Fakat daha sonra bu kan fibrinolizin ve plazmin enzimleri tarafından çözünüyor. Yani menstural kan pıhtılaşıp çözünmüş kandır.

Foliküler faz boyunca, foliküller yumurtalık içerisinde hipofizden salgılanan FSH ve LH'ın etkisiyle büyümeye başlar. Hipotalamustan salgılanan GnRH üretimi farkedilir seviyededir. Tek gelişen folikül (diğerleri bu fazın sonunda baskılanır) artan seviyede estradiol üretimine devam eder. Bu durum rahim içinin

gelişmesini ve damarlanmasını etkiler. Ovulasyonda (yumurtanın atılması) estradiol seviyesinde keskin bir düşüş görülürken LH seviyesinde artış olarak dalgalanma gözlenir. Bu foliküler fazdan luteal faza geçişin bir işaretidir. LH seviyesideki bu kısa süreli artışın etkilerinden biri rüptüre folikülün bir seri değişime uğrayarak sarımsı *korpus luteuma* dönüşümüdür. Korpus luteumdan küçük bir miktar estradiol üretilir fakat daha karakteristik olarak yüksek miktarda ikinci dişi eşey hormonu olan progesteron salgılar. Progesteron luteal fazın değişimlerinden büyük oranda sorumludur. Kalın endometriyum daha fazla bezsel yapıya bürünür ve glikojen artışı olur. Uterusun bu olgunlaşma değişimleri onu aşılanmaya ve hamilelik süresinde meydana gelen doku bozukluklarına hazırlar. Döngünün bu üçüncü Fazı boyunca çok az miktarda GnRH üretilir. Yüksek seviyede progesteron salgılanmasının önemli bir etkisi yumurtalıkta foliküler büyümenin baskılanmasıdır. Doğum kontrol hapının ana maddesi progesterondur. Çünkü bir kadın bunun etkisiyle yumurtlama sonrası koşulları sürdürür. Yani folikül oluşumu olmaz.

Eğer hamilelik başarısızlıkla sonuçlanacak olursa, korpus luteum luteal fazın (yaklaşık 21 gün) daha sonraki kısmında yıkılacaktır ve sonra endometrial duvar yıkılacaktır ve yeni kanama başlayacaktır. Luteal ve akış fazı arasındaki sınır keskin progesteron düşüşüyle çizilir. Diğer bütün hormonlar bu önemli anda düşük seviyededir. Fakat, korpus luteum kaybıyla yeni GnRH artışı olur ve akış sonlanır. Östrojen artışı yeni gelişen foliküllerle yenilenecektir.

Menstürasyon ay kelimesinden köken alır. Çünkü pek çok kadında menstural periyot ay takvimi süresine benzer, yani 28 gündür. Gelgit olayları aydan etkilendiği gibi, 28 günlük döngüsü vardır, bazı biyologlar döngünün bir işareti olarak inşa edildiğini iddia ederler. Çünkü atalarımız sahil kenarında yaşıyorlardı ve gelgitlerden etkilenmişlerdi. Mensturasyon genellikle hamilelikte durur ve olgun kadınlar *menapoza* girdiklerinde azalarak durur. Menapoz menstural döngünün kontrolünü sağlayan hormonların salgılanmasının azalması sonucu olan bir süreçtir. Menapozdaki menstural döngüdeki durma ille de cinsel arzudaki düşüşle ilişkili değildir.

12.4 İnsanlarda Cinsel Tepki (İlişki)

Her iki cinste kendi cinsel aktivitelerine göre benzer fizyolojik tepki birikimlere sahiptirler: *vazokonjeksyon* ve *miyotonia*. Vazokonjeksiyon kanın hareketi ve birikimidir, her iki cins içinde ön karın bölgesindeki cinsel kan akışından sorumludur. Penis ve klitorisin öncül ereksiyonu, ikincil olarak meme uçları ereksiyonu ve hatta *vajina terleme* olgusu bile, birikmiş kanın gücüyle vajina duvarına baskı yapar ve iç yüzey içinde toplanır. Miyotonia orgazm boyunca erkek ve dişi üreme sistemindeki ve anüsteki kasların aralıklı kasılmalarını ve kasılmaların ürettiği dalgaları içerir; orgazm sırasında kalçanın, kolların ve bacakların titremesi ve cinsel tepki çözülmesi boyunca artçı şok diyebileceğimiz daha yüzeysel doğasıyla küçük kasılmalar meydana gelir.

Hem erkek hem de dişide cinsel tepki dört aşamadan meydana gelir: İlk olarak erotik uyarıcılar *heyecanlanma fazına* neden olur. Bu aşamada kan hücumu olur ve bu durum şişmeye neden olur. Yüksek seviyedeki uyarılma *plato fazında* en yüksek seviyededir ve süreklidir. Bu durumu genellikle beklenen bir fizyolojik duygunun eşlik etmesi izler. *Orgazmik fazda*, çözülmenin muhteşem hissine orgazmın miyotoniası eşlik eder. Çözünme fazında başlangıç seviyesine dönüş olur. Bundan sonra yeniden uyarılma mümkündür.

Temel benzerliğe rağmen cinsel tepkilerde farklılıklar vardır. Kadınlar cinsel tepkinin her fazında bitkin olma eğilimdedirler. Böylece erkek ve kadın tepkisindeki nitelikli benzerlik, nicelikli benzerlikle farklılıklar gösterir. Bu süreçteki farklılıkların temelinde heteroseksüel çiftlerde cinsel uyumdaki zorluklar yatar. Özellikle partneri platonun sonlarındayken erkek çözülme evresine ulaşır.

İkinci farklılık kadınlar postplato tepkilerinde çoklu orgazmı da içine alan çok fazla çeşitlilik yaşarlar. Çoklu orgazmda plato ve orgazm evrelerinden birinden diğerine doğru hareketle çözülme fazına geçmezler. Pek çok erkekte peş peşe gelen fazlar birbiri arasında boşluk olmaksızın ilerlerler. Orgazmı genellikle çözülme evresi izler. Daha yaşlı erkeklerde çözülme fazı ölçüsüz bir biçimde uzun olabilir.

Erkekte cinsel uyarılmanın ilk işareti penisin ereksiyonudur. Kadında cinsel uyarılmanın ilk işareti vajinal terleme (ıslanma) olgusudur. Bazı dişilerde orgazm ilkel primatları hatırlatan vulva (dış genital organlar) bölgesinin açık renkte kırmızı olmasıyla anlaşılır.

Menstural döngü dişide cinsel yönden fiziksel ve duygusal olarak dalgalanmalara neden olur. Bu dalgalanmalar erkekte daha az tanımlanmış durumdadır.

12.5 Doğum Kontrolü

Diğer bütün memelilere benzememekle beraber insanlarda cinsel aktivite için belirli bir dönem yoktur. Her zaman cinsel beraberlik olabilir. Çiftleşme genellikle üreme fonksiyonlarıyla ilişkili olmasına rağmen, insanlarda erkek ve dişi arasında kalıcı bir bağın sürmesine neden olabilir.

ÖRNEK 6 Eşler arasındaki aşk ve sevgi bağlılığı sıklıkla öpüşme ve kucaklaşma gibi bazı cinsel aktivitelerle ifade edilir. Eğer bunlar olmazsa sadece cinsel münasebettir. Yıllar boyunca cinsel ilginin sürdürülmesiyle, kalıcı temeller üzerinde aile birliktelikleri sürdürülebilir. Aile yapısının beraberliği ve kültürel görevlerin özelleşmesi sayesinde, ilkel insan topluluklarının yaşama şansının arttırılabilirliği görülmüştür. İnsanlar için cinsel ifadeyi sürdürmeye yönelik bir eğilim evrimsel avantaj olabilirdi.

Üreme yönünden değil de sosyal yönden cinselliği ele alırsak, cinselliği sürdürürken hamileliği önlemek (*doğum kontrolü kullanarak*) belirli sosyal yükümlülükleri karşılamak olarak görülebilir. Pek çok birey için cinsel aktivite yaşamın diğer alanlarından kaynaklanan stresi düşürebilir ve güçlü bir haz sağlayarak öz saygı hislerini artırabilir. Bu nedenlerden dolayı, ailedeki birey sayısını kontrol etmedeki faydacı gereklilik, doğum kontrol tekniklerine olan ilgiyi arttırır.

Günümüzdeki *doğum kontrol* tekniklerinin çeşitliliği eski ve geleneksel olan yöntemlere katkı sağlar.

Verimlilik yönünden bakacak olursak, doğum kontrolünde en iyi yöntem *vazektomi*dir. Vazektomi basit anlatımıyla cerrahi olarak erkekte testislerin yanında bulunan vas deferansın bağlanıp kesilmesidir. Dişilerde ise buna paralel olan tüp bağlanması yöntemi vardır. Yani fallopi tüplerinin bağlanmasıdır. Vazektomi olmuş erkekler cinsel birleşme yaşarlar, orgazm olurlar ve sıvı atımı gerçekleşir ama bu sıvı sperm bakımından yoksundur. Çünkü epididimis ve vas deferans arasında cerrahi bir blok oluşmuştur. Dişilerde tüplerin bağlanması demek spermin yumurtaya ulaşmasını engellemek demektir. Bu yöntem bir kere yapıldığı zaman çiftlerde tekrar yapılmasına gerek kalmaz. En önemli dezavantajı geri dönüşümsüz bir yöntem olmasıdır. Böyle bir işlem yapmadan önce geniş kapsamlı bir danışmanlık gereklidir.

Doğum kontrol hapı nispeten etkili bir yöntemdir. Dikkatli bir uygulama muhtemelen daha verimli sonuçlar verebilir. Düzenli olarak alınması gerektiği durumlarda, kullanımı için çok yönlü bazı aşamalar gerekebilir. Masraflı olması, çok aşırı olmasa da gelişmekte olan ülkelerde yüksek oranda kullanılmasına engel olur. Kullanımında bazı felç risklerinin arttığı rapor edilmiştir.

Rahim içinde oldukça uzun süre ta ki enfeksiyonlar yüksek oranda görülene ve rahatsızlık verdiği not edilene kadar kullanılan (sarmal, düğüm) alet özellikle Dalkon Shield olarak adlandırılan tiptir.

Kondom oldukça popüler bir konuma gelmiştir. Çünkü doğum kontrol özelliğinin yanı sıra cinsel yolla bulaşan hastalıkları da önlemesi verimliliğini arttırmaktadır. AIDS'in (sonradan oluşmuş bağışıklık sistemi bozukluğu sendromu) yayılmasıyla ilgili endişe bu tekniğin popülaritesinin artmasına neden olmuştur. Bu teknikle cinsel ilişki sırasında kan ve diğer vücut sıvılarıyla temas önlenmiştir. Kondomların homoseksüel birlikteliklerde özellikle de anal ilişkilerde kullanılması önemle tavsiye edilmektedir.

Diyafram sperm öldürücü jel ile kullanıldığında ve bir jinekolog tarafından dikkatli bir şekilde yerleştirildiğinde oldukça etkili bir yöntemdir. Böylece rahim ağzı açıklığının kapanması tamamen garanti altına alınır. Bu yöntemin hiçbir yan etkisi yoktur.

İstatistiksel kanıtlar vajinal sünger kullanımına karşı geri çıkarımı, ritmi (ovulasyon zamanı civarında cinsel ilişkiden kaçınılması gerekir, çünkü hamilelik olabilir) ve temizliği açısından itiraz ederler. Fakat doğal aile planlaması yöntemi hiçbir zaman ritim yöntemini uygulamaz. Bu yöntem rahim ağzı mukozasının çok güvenilir muayenelerine dayanır. Ailedeki birey sayısını kontrol etmede daha etkili bir yöntem olarak görülmektedir.

Gelecek vadeden araştırmalar erkek doğum kontrolü gelişimi üzerine devam etmektedir. Bunlar testesteron türevlerinin enjeksiyonunu içerir. Bu perhiz belirgin bir şekilde sperm üretimini azaltır. Bu yaklaşım cinsel ilişki ile herhangi bir mekanik karşılaşma gerektirmez.

Bazı komünist ülkelerde, zorla yapılan *kürtaj* programı sayesinde, aktif ve erken müdahele ile hamilelik sonlandırılır ve bu popülasyon sayısını belli bir sayıda tutmak için kullanılır. Kürtaj batıda daha yaygındır. Fakat artan muhalefet Birleşik Devletlerde yasallaşmış olan kürtajın yeniden değerlendirilmesine yol açmıştır.

ÖRNEK 7 Kürtaj tartışması gibi konular ve büyük ölçülerde izin verilebilirlik boyutu üzerine yapılan tartışmalar ölümcül hastalığa yakalanmış hastalarda ölümü defetmek gibi sorunlar yaşayan insanların aklına sadece yaşam gerçekten başladığında ve bittiğinde gelir. Bazı dini mezheplere göre yaşam sperm yumurtaya girdikten sonra başlar. Fakat başka dini gruplara göre yaşam doğumla başlar. Bu açıkça bazı ilgileri kürtaj tartışmalarına taşır. Yaşam kalitesi de tetkik edilmiştir ve bazı dini uzmanlar sadece vejetatif fonksiyonların varlığını duygu ve düşünce belirtisi nefes alma, dolaşım vb. doğrulaması olmaksızın test ettiler.

12.6 Cinsel Tercih

Libido ya da cinsel dürtü stres azaltma aktiviteleri için gerekli istek olarak genellenir. Daha pek çok değişik şekilde ifade edilebilir. Genetik yapı, erken eğitim ve deneyim kişinin ilerdeki cinsel seçimlerini belirler. Heteroseksüel ilişki çoğunlukla cinsel enerjinin doğal ifadesi olarak bilinir fakat pek çok alternatifi bulunmaktadır. Bunların arasında mastürbasyon (kişinin cinsel doruğa kendini uyarmasıyla ulaşmasıdır) ve homoseksüel ilişki (aynı cinsiyetteki partnerle cinsel arenada bundan kaçınılsa bile ya da bunu içermese de beraber olmaktır) bulunmaktadır. Pek çok toplumda bu tür girişimlerin bazılarına ya da tamamına karşı doğrudan güçlü kınamalar ve ayıplamalar vardır. Mastürbasyon ve homoseksüel davranışlar özellikle stres koşulları altında diğer memelilerde de görülebilir.

1940'ların sonlarına doğru insan toplumunda erkeklerin cinsel aktiviteleri üzerine yapılan çalışmada, Alfred Kinsey ve araştırma grubu seçilen cinsel sapkınlığın doğası ve gerçekleşen cinsel aktivitelerin miktarı arasında çok büyük bir çeşitlilik olduğunu keşfettiler. Sağlıklı bireyde kan basıncı ve kan şekeri gibi belli fizyolojik fonksiyonlar belirli parametreler içinde bulunurken, cinsel aktivite bu standart düzenden sıyrılır. Deneysel popülasyonlarda en azından altı farklı çeşit sapkınlık tekrar tekrar bahsedilmiştir. Bu popülasyonlarda çeşitliliğe cinsel maceraların hoş görülmediği çağ boyunca isteyerek göz yumulmadı.

12.7 Cinsel Fonksiyon Bozukluğu

Cinsel memnuniyet üreme başarısıyla beraber pek çok işlevsel aşamaya bağlıdır. Cinsel birlikteliği gerçekleştirmek için uyarılmış erkeğin başarısı ereksiyon olmasına bağlıdır. Ereksiyon olamama veya bunu sürdürememe durumu *iktidarsızlık* olarak bilinir. Bütün erkekler kısa süreli iktidarsızlık deneyimi yaşayabilir. Uzun süreli iktidarsızlık sağlık nedenlerinden dolayı halsizlik ve güçsüzlüğe neden olan rahatsızlıklardan kaynaklanır. Çok daha sıklıkla görülen iktidarsızlık duygusal karmaşa ve ruhsal bozulma gibi rahatsızlıkların neden olduğu *psikolojik* kökenlidir. Cinsel ilişkide yemek yemek, uyumak gibi vejetatif fonksiyonlar grubuna girer ama organizma dış tehlikelere karşı savunmasız duruma gelirse ya da güvenliğini tehdit edecek herhangi bir tehditle karşılaşırsa cinsel ilişki gibi lüks sayılabilecek ihtiyaçlarını baskılar (ya savaş ya da kaç). Tehlikeye karşı bu seferberlik sempatik sinir sisteminin kontrolü altındadır (Bölüm 15) ve vejetatif fonksiyonları baskılama eğilimindedir. Bu nedenle, cinsel tepkide reaksiyonların gizli bir bölümü şekillendirilmiştir. Tehlike önceden düşünülmüş veya planlanmış olsa bile, bilinçli veya bilinçsiz performansa engel olabilir. Aynı zamanda organik işlev bozukluğuna neden olan bir faktörün olma olasılığı da göz ardı edilmemelidir.

Biyolojik olarak anne veya baba olamama durumuna *kısırlık* denir. Kısır bir erkek sperm üretemez ya da çok az miktarda sperm üretir. Bu az miktardaki sperm başarılı bir şekilde fallopi tüpündeki yumurtaya ulaşamaz. Kısırlık aynı zamanda bozuk spremle de ilişkili olabilir. Özellikle böyle bir bozukluk sperm hareketini azaltır. İktidarsızlık ve kısırlık birbirinden farklı olgulardır. İktidarsız bir erkek son derece verimli ve sağlıklı spermlere sahip olabilir. Böyle erkeklerden sperm örneği alınabilir ve hamilelik için yapay döllenmeye başvurulabilir. *Yapay döllenme* dişinin üreme sistemine spermin enjekte edilmesidir.

Kısır bir dişi yumurta üretemez ya da yumurtalar yumurtalığın yüzeyinden boşalamayabilirler ve fallopi tüplerine ulaşamazlar. Bazı kısır kadınlarda döllenmenin gerçekleşememesi tüplerde olur ve genellikle kronik iltihaplanmayla ilişkilidir. Dolaylı bir kanıt bazı kadınların spermi parçalayan ya da inaktif hale getiren ölümcül faktörler ürettiğini belirtmiştir. Bunlar rahim ağzında biriktirilir. Kadınlarda, cinsel uyarıya tepki vermedeki aksama çiftleşmeyi engellemez. Ama erkeklerde ereksiyona ulaşamama çiftleşmeyi engeller. Fakat, duyarlılığın azalması cinsel birleşmeden her iki partnerin de az zevk almasını sağlar.

Cinsel heyecanın yüksekliği ani bir gevşemeyle rahatlatır. Bu şiddetli zevk alma orgazmdır. Erkeklerde orgazm genellikle spermin dışarı atılmasına eşlik eder. Orgazma ulaşmadaki başarısızlık özellikle kadınlardaki durumlarda yoğun incelemelere tabi tutulmuştur. Günümüzde bu da bir cinsel fonksiyon bozukluğu olarak kabul edilir. Pek çok erkekteki genel problem *erken boşalma*dır. Bu durumda orgazm ve spermin dışarı atılması uygun olmayacak kadar kısa bir zaman diliminde gerçekleşir.

İnsanlarda, cinsel ifade duygusal ve fiziksel tepkilerin bütünüdür. Mecazi bir ifadeyle şiirin ve mimarinin birleşmesinden oluşur. Her koşulda zorluklar ortaya çıkabilir. Bu alandaki yetenekli profesyonellere ulaşılabilirliğin artması ve pek çok toplumda cinsellikle ilgilenen gönüllü sayısındaki artış ve cinselliğin kendini gerçekleştirme için önemli bir konu olmasının farkına varılması cinsel işlev bozukluğundan acı çeken insanlar için umut vaat eder.

ÖRNEK 8 Wiiliam Master ve Virgina Johnson 1954 yılında Missouri eyaletinde St. Louis şehrindeki Washington üniversitesi tıp fakültesinde insan cinsel tepkileri üzerine bir dizi çalışmalara başladılar. Bu bilim adamları insan cinselliğini anlama açısından ve cinsel yetersizliği ele alan bir dizi klinik teknik için kavramsal bir taslak ürettiler.

Daha önceden de beraber ortak çalıştıkları meslektaşları vajinal terleme (ıslanma) olgusunu keşfettiler. Diğer psikolojik tepkiler, çoğunlukla jinekologlar bilmezler, yakın zamanda keşfedilecekti. Diğer hastalıklarda karmaşık faktör olarak bulunan cinsellik konusundaki çoğu endişe bu grup tarafından keşfedildi. Sağladıkları katkılar, karşılaştırmalı psikolojiye, *etolojiye* (hayvan davranışları üzerine karşılaştırmalı çalışma) ve cinsel işlev bozukluklarına kendi alanlarında yeni ufuklar açtı. Yumurtlama (doğum) merkezi kurdular ve bu merkez iktidarsızlık ve erken boşalma gibi cinsel işlev bozukluklarının tedavisinde kısa süre içerisinde özel klinik teknikler kullanarak oldukça başarılı oldu.

Bütün bunların ötesinde, insan cinselliğinde bilimsel çalışmalara karşı derin bir saygı duyulmasını sağladılar. Aynı zamanda sıkıntılı hastaların cinsel problemlerine tatmin edici bir çözüm bulmalarını mümkün kıldılar.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

12.1. Hayvanlarda döllenme olmadan görülen üremenin aşamalarını anlatın. Bu tip bir üremenin en önemli dezavantajı nedir?

Erkek karıncaların ve arıların olağan üretimi olan döllenmemiş yumurtaların gelişimini partenogenez olarak Bölüm 11'de incelemiştik ve yine denizkestanesi yumurtalarının yapay uyarımla bölünmeye başladığını görmüştük. Yumurta bir eşey hücresi olmasına rağmen döllenmemiş yumurtanın gelişimi bir eşeysiz üreme işlemidir.

Süngerler ve suyılanı (hydra) arasında *tomurcuklanma* yaygın bir oluşumdur. Bu durum ebeveyn vücudunun bir kısmının gelişip büyüyerek yeni bireyler meydan getirmesini içerir. Bazen yeni büyümeler ebeveyn stoğuna takılı kalacaktır fakat genellikle tomurcuk yeni birey oluşturmak için ayrılır.

Platyhelminthes şubesinde *fragmantasyon* adı verilen bir işlem gerçekleşir. Bu işlemde bazı yassı solucanlar kendiliğinden ayrı uzunluklara ayrılırlar. Her bir fragment yeni bir yassı solucan üretir. *Rejenerasyon* fragmantasyonla ya da kayıp olan parçaların restorasyonlarıyla ilişkilidir. Görünüşe göre bu mekanizma kazara ayrılan organların ya da uzamış yapıların telafisi içindir. Fakat ekinodermler arasında (denizyıldızı, yılan yıldızı vb.) bir kolun ayrılması ve merkezi diskin parçası olan bu koldan yeni organizma oluşumuna yol açması hem fragmantasyon hem de rejenerasyon olarak düşünülebilir.

Eşeysiz üreme yavrular üretmek için basit bir işlemdir fakat çeşitliliği azaltmak eğilimindedir. Varyasyon evrimin mihenk taşıdır. Aynı zamanda eşeysiz üreme tomurcuklanma örneği hariç ebeveynlerin varlığını elimine etmek eğilimindedir. Hemen hemen tüm hayvansal organizmalarda eşeysiz üreme eşeyli üremeye sadece bir tamamlayıcıdır.

12.2. Üreme alanında böceklerin ve memelilerin gösterdikleri benzerlik nedir?

Açık bir şekilde birbirlerinden tamamen farklı kökenlerine rağmen hem böcekler hem de memeliler karasal çevre zorluklarının üstesinden gelmede belirgin bir başarı gösterirler. Her iki sınıfta su kaybını önlemek için evrimleşmiş mekanizmalara sahiptir; böcekler gerçekte dayanıklı bir kitin dış iskeleti aracılığıyla, memeliler de bir sıra aşağıdan çevrilmiş ya da bir sıra kürkle çevrilmiş ayrıntılı deri yapısı vasıtasıyla. Fakat, üreme adaptasyonu açısından böcekler ve memelilerin stratejileri belirgin bir şekilde çakışan benzerlik gösterir.

Her iki grupta da, erkek gametleri dişi üreme sistemine bırakmak için kapalı bir tüp yapısı içeren penis, seminal sıvıyı iletmek için etkili olmuştur. Çiftleşme erkeğin spermi sağladığı bütün böceklerde olur. Erkeklerin olmadığı

ve yumurtaların partenogenezle büyüdüğü birkaç tür vardır (Bu durum aynı zamanda omurgalılar arasında bazı kertenkele ve balık gruplarında da geçerlidir).

Memeli dişilerinin en büyük modifikasyonu plasentanın evrimi sayesinde bebeğin içsel büyümesidir. Birkaç böcek türünde, özellikle hamam böceği ve sineklerde yaşayan yavrular anne tarafından doğurulur. Bu tam anlamıyla memelilerle paralel değildir. Çünkü böcek anneler yalnızca kendi dişi üreme sistemlerinde yumurtaları korurlar ta ki yavrular yumurtadan çıkmaya hazır olana kadar. Yavrular genellikle yumurtadan çıktıktan kısa bir süre sonra dişi üreme sisteminden atılırlar.

12.3. Balık ve çoğu memeli olmayan omurgalıda testisler karın altı boşluğu içinde kalırlar. Fakat fillerde üreme mevsimi boyunca aşağı inerler. Kemirgenlerde, yarasalarda, develerde ve birkaç maymunda sadece çiftleşme boyunca açığa çıkarlar. Keseli hayvanlarda, çoğu etoburda ve hemen hemen bütün primatlarda testisler kalıcı olarak dışarıdadırlar. Bu çeşitliliğe uygun açıklama nedir?

Memeliler vücut sıcaklıklarını 37 °C'de tutmak eğilimindedirler. Böylesine yüksek sıcaklıklar spermin üretimine, bunun yanı sıra vücuttan salınması ve hareketine engel olur. Bu nedenle çoğu sıcakkanlı hayvanda testisler vücut merkezinden dışarda konumlanmışlardır. Soğukkanlı omurgalılarda bu problemle karşılaşılmaz ve testisler alt karın boşluğunda bulunmayı sürdürebilirler.

İnsanlarda, testisin aşağı inmesi belirli potansiyel zorluklarla ilişkilidir. Kısaca doğumdan sonra testisler alt karın boşluğundan ayrılırlar ve inguinal kanala ilerlerler. İnguinal kanal, önceden oluşmuş bir kanaldır. Skrotal keselerle güçlü kassı vücut duvarını keser. Bir kere testis aşağı indiği zaman vücut duvarındaki yarık iyileşir fakat sürekli zayıf nokta olarak kalır. Ani hareketin baskısı altında, şiddetli öksürük, bir ağırlığın yanlış kaldırılması durumlarında yırtık oluşabilir ve bunun sonucunda *inguinal fıtık* oluşur. Eğer yarığa bağırsak düğümü sıkışırsa, bu durum kan gelişinin kesilmesine ve sonuç olarak kangrene neden olabilir. Çok ciddi olan bu durum düğümlenmiş *inguinal fıtık* olarak adlandırılır.

Eğer testisler aşağı inemezlerse, bunu bir sürü ciddi sonuç izleyebilir. Bunlar, cinsellikte başarısızlık, vücut büyümesinin genel olarak durması ve kısırlıktır. Tıp dilinde bu durum *kriptorşizm* ya da kriptorşidizm olarak adlandırılır ve literatürdeki anlamı gizlenmiş testistir. Orşid (orchid) terimi yunancada testis anlamındadır. Aynı zamanda çiçek ismidir. Çünkü kökleri oval şişkinlikler şeklindedir ve bu haliyle testislere benzer.

12.4. Menstural döngü karmaşık olan hormonların birbirleriyle etkileşimini içerir. GnRH'ın hipofizi uyardığını ve hipofizden FSH ve LH'ın salgılandığını, bunun folikül büyümesine neden olduğunu ve korpus luteuma dönüşümünü gördük. Folikül sırasıyla büyük miktarda estradiol üretir ve progesteron seviyesinin keskin bir şekilde artmasından korpus luteum sorumludur. Fakat negatif dönüt eşit oranda önemli rol oynar. Yüksek seviyedeki estradiol hipotalamusun FSH-uyaran merkezini baskılar ve döllenme olmadığı durumlarda LH-uyaran merkezi de baskılar. Verilen estradiol ve progesteron salınım zamanlamasına göre, menstural döngüde bunun gibi inhibisyonlar nasıl rol oynar?

Estradiol üretimi bir folikülün diğerlerinden daha hızlı olgunlaşmaya başlamasıyla önemli oranda artar. Çünkü foliküllerden biri seçilir ve büyür. FSH'ın rolü bunu yapmaktır. FSH'ın inhibisyonunu estradiol gerçekleştirir. Böylece metabolik duyarlılık yapar. FSH-uyaran merkezinin progesteron tarafından inhibisyonu FSH seviyesinin artmamasını ve diğer bir döngünün başlamasını tetiklemesini sağlar. Eğer döllenme olmazsa, progesteron LH-uyaran merkezini baskılamaya başlar. Çünkü LH korpus luteumun devamlılığı için gereklidir. Bu vücut progesteron seviyesinin düşmesi sonucuyla bozulmaya başlar. Düşen progesteron seviyesi atrofiye ve rahim duvarının parçalanmasına neden olur. Estradiol ve progesteron seviyesindeki azalma baskılanmış hipotalamusu GnRH üretmesi için serbest bırakır ve yeni döngü başlar.

12.5. Östrus ve menstural döngü nasıl farklıdır?

Hayvanlar kızgınlık döneminde östrus döngüsünün ortaları boyunca kısa ve güçlü bir cinsel istek duyarlar fakat başka zamanlarda cinselliğe duyarlı değildirler. Cinsel duyarlılık menstural döngü boyunca olur. Fiziksel olarak östrus dişinin üreme sistemini çiftleşme için hazırlar, oysa menstural döngü döllenmiş yumurtanın endometriyuma tutunması için ayrıntılı bir hazırlık içerir. Sonuç olarak, eğer döllenme olmazsa östrus döngüsü gösteren hayvanlarda oluşmuş herhangi bir rahim duvarı kalınlaşması hazırlığı yalnızca yeniden soğurulur; menstural döngü hayvanlarında ise hipertrofik duvar yapımı menstural akıntıyla yer değiştirir. Son olarak, östrus döngüsünün olayları menstural döngü olaylarına göre çevresel etkilere çok daha fazla maruz kalır.

12.6. Gebelik önleyicilerin etkin kullanımına karşı bazı genel engel olma yolları ne olabilir?

Din büyük olasılıkla en büyük caydırıcı olabilir. Katoliklerde, Ortodoks Yahudilerde ve Müslüman inancının bazı mezheplerinde gebelik önleyiciler resmen yasaklanmıştır. Bu üç durumda da yasaklamanın temelinde İncil'deki emirdir: "İnançlı ol ve çoğal". Bu emir cinsel aktiviteden ve üremeden ayrılmadan vazgeçirir. Doğum kontrol programlarının geniş çaplı etkisi çeşitli doğum kontrol tekniklerini doğru kullanan halkın bir kısmının anlayış eksikliğinden dolayı az gelişmiş ülkelerde bile azalmıştır.
Rahatsızlık vermesi ve pahalı oluşu diğer iki faktördür.

12.7. Kısırlık ve iktidarsızlık erkeklerde görülen iki cinsel fonksiyon bozukluğudur. Fakat bunlardan sadece biri kadınlarla ilişkilidir. Açıklayınız.

Kısırlık doğrudan gametleri etkileyen bir fonksiyon bozukluğudur. Dişilerde bu durum yumurta üretememe ya da fallopi tüplerine başarılı bir şekilde yumurtayı atamamakla olur. Bu aynı zamanda döllenmeye engel olan koşulları da içerir. Örneğin üreme sisteminin uygun olmayan çevresel koşulları sperm için ölümcül olabilir. Uygun olmayan çevresel koşullara iltihaptan dolayı tıkanan fallopi tüpleri örnek olarak verilebilir. Fakat, iktidarsızlık cinsel aktiviteleri yerine getirebilecek gücü olmama olarak tanımlanır. Erkekler cinsel birliktelik yaşamak için ereksiyon olmak zorundadırlar. Dişilerde ise sağlıklı bir cinsel birliktelik için böyle bir fiziksel değişime gerek yoktur.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

12.8. Fonksiyonel heterogami ve yapısal izogami ..... görülür. (*a*) insanlarda (*b*) yeşil alglerden bir türde (ulothrix) (*c*) yeşil alglerden bir türde (spirogyra) (*d*) hepsinde

12.9. Ampleksus kurbağalarda görülen iç döllenmeye bir örnektir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

12.10. Gametler genellikle gonadlar olarak bilinen özelleşmiş yapılarda üretilirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

12.11. En tamamlanmış ve yeterli penisler başarılı karasal formlarda bulunurlar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

12.12. Yardımcı bezler seminal keseler gibi, seminal sıvının sıvı yapısına katkıda bulunur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

12.13. Seminal sıvının ejekulasyonu periyodik olarak hem erkekte hem de kadında 0.8 saniyede bir olur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

12.14. Menstural döngünün başlangıç hormonu hipotalamustan salgılanır.
(*a*) Doğru (*b*)Yanlış

12.15. Kolon A'daki menstural döngü olaylarıyla kolon B'deki uygun sözcük grubunu eşleştiriniz.

	A	B
1.	LH'ın aniden artması (dalgalanması)	(*a*) Regl (akma)
2.	Endometriyumun dökülmesi	(*b*) Çoğalma fazı
3.	Yüksek progesteron seviyesi	(*c*) Salgı (luteal) faz
4.	Korpus luteumun gelişmesi	(*d*) Ovulasyon

5. Graaf folikülleri tarafından estradiol üretimi

12.16. Progesteronun yüksek seviyesi beslenme hormonu LH'ın azalmasıyla sonuçlanır. Bu ..... olarak adlandırılır. (*a*) ardı ardına etki (cascade effect) (*b*) negatif dönüt (negative feedback) (*c*) hermafroditizm (*d*) pozitif dönüt (positive feedback)

12.17. Sperm bankalarının varlığı doğum kontrolü metodunun hangi önemli faktörüdür? (*a*) kondom (*b*) vazektomi (*c*) tüp bağlanması (*d*) geri çekilme (*e*) uzak durma

CEVAPLAR

12.8 (*c*)
12.9 (*b*)
12.10 (*a*)
12.11 (*a*)
12.12 (*a*)
12.13 (*b*)
12.14 (*a*)
12.15 1—*d*; 2—*a*; 3—*c*; 4—*d*; 5—*b*
12.16 (*b*)
12.17 (*b*)

KISIM IV

Bitki Biyolojisi

BÖLÜM 13

Damarlı Bitkilerdeki Temel Yapılar ve Fonksiyonları

Bölüm 31'de bütün bitki alemini evrimsel açıdan inceleyeceğiz. Bu bölümde, karasal yaşam alanlarına başarılı bir geçiş yapan bitkilerin yapılarına yoğunlaşacağız. Tüplerle iletimi sağlayan bir yapıya sahip olan bu bitkiler *trakeofitler* ya da damarlı bitkilerdir. Bitkilerin çoğunluğunu, su ile doğrudan temas etme zorunluluğundan kurtaran ve iletim demetlerinden oluşan bu ağ, su ve besin maddelerinin, bitkilerin bir tarafından diğer tarafına aktarılmasını sağlamaktadır. Trakeofitlerin ilkel divizyonları arasında (alemi oluşturan filumlara eş değer olan gruplar), hücrelerin gerçek kök ve gövdelere farklılaşmadığı Psilophyta, çok basit şekilli bir iletim sistemine sahip olan Lycophyta ya da kibrit otları ve kök, gövde ve yapraklara farklışan hücrelere sahip olan Sphenophyta ya da atkuyruklar yer almaktadır. Her üçü de iletim dokusunun basit bir şeklini, hareketli spermi bulundurur ve birçok botanikçi tarafından nesli tükenmiş antik formların kalıntıları olarak kabul edilirler.

On iki binden fazla türden oluşan eğrelti otları (Pterophyta), geniş bir fotosentetik yüzeye sahip yassılaşmış yaprakları içeren oldukça başarılı bir trakeofitik divizyondur. Eğrelti otlarının başarısı, muhtemelen artmış yaprak yüzeyine dayanmaktadır.

ÖRNEK 1 Tipik bir eğrelti otunun yaprakları, büyük ve yaygın damarlı bir yapıya sahiptir. Pinnatların (tüysü yapraklar) yaprak parçalarının düzenlenmesi, fotosentez için uygun yaprak yüzeyini en yüksek seviyeye çıkarır. Bazı botanikçiler, eğrelti otunun tohumlu bitkilerdeki düz yapraklar şeklinde gelişen yapraklarını, değişikliğe uğramış gövde olarak kabul ederler. Eğrelti otunun iç yapısı tipik bir çiçekli bitkinin organlarına oldukça benzerdir. Burada, odun borusu olarak bilinen ve su ileten kalın duvarlı bu tüpler ile soymuk borusu olarak adlandırılan ince duvarlı ve organik maddeyi yapraklardan aşağılara taşıyan tüpler bulunur.

Soymuk borusu ve odun borusu tüpleri eğrelti otunda görülmesine rağmen, bu dokuların hücreleri *açık tohumlular* (çiçeksiz tohumlu bitkiler) ya da *kapalı tohumlulardaki* (çiçekli bitkiler) gibi özelleşmemiş ya da farklılaşmamıştır. Ayrıca, gerçek kökler eğrelti otlarında yüksek bitkilerdeki kadar yaygın değildir. Gövde, oldukça belirsiz, çoğunlukla yer altında yatay olarak uzanan rizom şeklindedir. Ilıman bölgelerde, sporofitleri tek gelişme döneminde sona eren eğrelti otlarının birçoğu oldukça küçük bitkilerdir. Açık tohumlu ve kapalı tohumlulardan oluşan tohumlu bitkiler eğrelti otlarından iki önemli yönden farklılık gösterirler. Tohum üretirler ve genellikle sürekli olarak sekonder dokuları oluşturma kapasitesine sahip meristem dokusu (farklılaşmamış hücre tabakası) olan kambiyum takabakasına sahiptirler. Bu ikincil dokular odun borusu ya da soymuk borusu olabilir veya ağacın gövdesini koruyan mantar hücreleri dahi olabilir. Bugün, tohumlu bitkiler botanik dünyasının büyük bir çoğunluğunu oluşturma noktasında oldukça başarılıdırlar.

ÖRNEK 2 Açık tohumlularda, tohumlar açık kozalaklar içinde kümelenmişlerdir. Buna karşın, çiçekli bitkilerde (kapalı tohumlular, en yaygın bulunan bitki grubu) tohumlar çiçeğin ovaryumunda kapalı bir yapının içinde bulunurlar. Angio Yununcada vazo anlamına gelmektedir. Bu bitkilerin birçoğunda çiçeklerin taban kısımları vazoya benzediği için angiospermler olarak adlandırılmıştır. Açık tohumlular (gymnosperm) ile kapalı tohumlular (angiosperm) arasındaki temel fark kapalı tohumluların çift döllenme göstermeleridir (bk. Bölüm 11).

13.1 Bitki Besin Elementleri

Altıncı bölüm olan fotosentez de gördüğümüz gibi, atmosferik karbondioksit karbohidrat üretimi için kullanılan karbon ve oksijeni sunmaktadır. Bu durum, abartısız bir şekilde çok uzun bir ağacın dahi havadan üretildiğine işaret etmektedir. Buna rağmen, toprak bitkinin biyokimyasal yapı ve fonksiyonları için gerekli birçok bitki besin elementini sağlamaktadır.

Makro ve mikro besin elementleri

Nispeten büyük miktarlarda gereksinim duyulan mineral elementler (inorganik elementler) makro besin elementleri olarak adlandırılmaktadır. Birçok bitkinin kuru ağırlığının yaklaşık yüzde dördünü oluşturan azot elementi, büyük çoğunlukla topraktan alınmaktadır. Potasyumun birçok bitkinin kuru ağırlığının yüzde beşten fazlasını oluşturduğu bulunmuştur (Potasyumca zengin diyet yapması gereken insanlara muz, kayısı ve portakal gibi meyveleri yemeleri önerilmektedir). Kalsiyum bitki kuru ağırlığının yüzde 0.5-3 kadarını oluşturmaktadır. Fosfor, magnezyum ve kükürt gibi diğer makro besin elementleri, çeşitli enzimler ve klorofil gibi hücrenin temel makro moleküllerinde bulunmaktadır. Göreceli olarak daha az miktarlarda bulunan mineraller *mikro besin elementleri* olarak adlandırılmaktadır. Bunlar demir, bor, klor, mangan ve sodyumdur. Çok az miktarlarda bulunan diğer elementler ise *iz elementler* olarak adlandırılmaktadır. Bunlar çinko, bakır ve molibdendir. Mikro ve iz elementler büyük miktarlarda bulunmamalarına rağmen, enzim aktivasyonu, kloroplast gelişimi ve diğer minerallerin metabolizması için gereklidirler.

Azot döngüsü

Bütün yaşam formları gibi bitkiler de azota gereksinim duyarlar. Atmosferin yaklaşık olarak %79'u azot elementinden oluşmasına rağmen, bitkiler bunu doğrudan alamazlar. Öncelikle ara süreçlerin azotu kullanılabilir formlara dönüştürmesi gerekir.

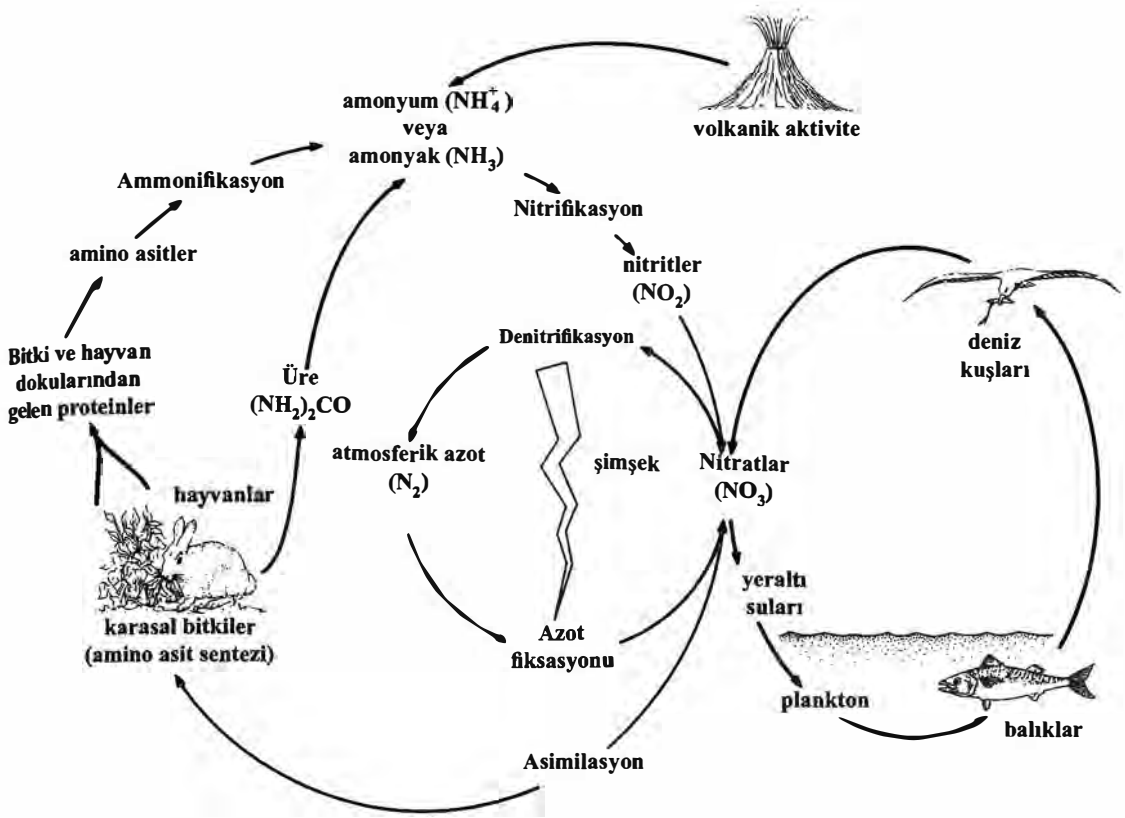
Azot fiksasyonu yapabilen bakteriler, amonyak iyonlarını (NH_4^+) oluşturmak için atmosferik azot ile hidrojeni birleştirebilirler. Siyanobakteriler de (mavi yeşil algler) bu özelliğe sahiptirler. Bitkiler tarafından alınıp kullanılacak olan amonyak daha sonra çevreye bırakılır. Diğer taraftan, azot fiksasyonu yapan bakteriler mutualizm yaşam formu şeklinde yonca, üçgül ve baklagillerin (fasülye, bezelye ve nohut) özel nodülleri içinde yaşayabilirler. Bu bakteriler, azotu tutarak oluşturdukları amonyağı doğrudan bitkiye verirler. Bitkiler tarafından emilen amonyak, *nitrogenaz* olarak adlandırılan enzimlerin aracılığıyla amino asitlere ve diğer azotlu bileşiklere dönüştürülür.

Bir miktar amonyağın volkanik aktivite gibi fiziksel olaylar vasıtasıyla oluşturulduğu unutulmamalıdır. Azot fiksasyonu sonucu oluşturulan amonyak nitrifikasyon olarak adlandırılan döngüye katılabilir. Birinci basamakta, *nitrosomonas* gibi bakteriler amonyağı (amonyak iyonlarını) nitrite (NO_2^-) dönüştürürler. Nitrit bitkiler için oldukça zehirli olduğu için ikinci bir dönüşüm gereklidir. Bu dönüşüm, nitritleri nitratlara (NO_3^-) dönüştüren, *Nitrobakter* gibi bakteriler tarafından gerçekleştirilir. Çiçekli bitkilerin nitratları amonyağa göre daha çok tercih etmelerinden dolayı, nitrifikasyon dünya florasının korunması açısından önemlidir.

Nitratlar, şimşek ve fitokimyasal sis ile reaksiyon gibi çeşitli fiziksel olaylar sonucu doğrudan atmosferik azottan üretilebilirler.

Azot fiksasyonu döngüye yeni azot sağlar ancak yaşayan organizmalarda bulunan azotun yani organik maddelerin parçalanması da etkilidir. Ölü bitki ve hayvan artıklarının bakteri ve funguslar tarafından parçalanmasıyla oluşan üre, protein ve diğer azotlu bileşikler ikinci azot kaynağını oluştururlar. *Amonifikasyon* süreci boyunca bu organik bileşikler amonyağa dönüştürülür, daha sonra iki basamaklı nitrifikasyon ile nitrat üretilir.

Bir miktar azot elementi, azot üretmek için nitrat ve nitritlere etki eden denitrifikasyon bakterilerinin faaliyeti sonucu atmosfere geri döndürülür. Azot elementinin azot fiksasyonu ve nitrifikasyonla yakalanması, azotun (N_2) denitrifikasyonla atmasfore geri döndürülmesi, organik azotun çürüme, amonifikasyon ve nitrifikasyon ile geri dönüşümü şeklindeki bütün bu süreçler azot döngüsünün parçalarıdır (bk. Şekil 13.1).



Şekil 13.1 Azot döngüsü

Azot yakalayan bakteriler ve bitkiler gibi iki farklı tür arasındaki herhangi bir yakın yaşam ilişkisi *simbiyoz* yaşam olarak adlandırılmaktadır. Simbiyoz yaşamın özel bir çeşidi olan ve her iki türün de fayda sağladığı yaşam şekline ise *mutualizm* adı verilir.

Damarlı bitkilerin kök sistemleriyle bazı mantarların yakın birlikteliği olan *mikoriza* da mutualizmin diğer bir örneğidir. Çoğu durumda mantarlar köklere nüfuz ederek, toprakta hazır olarak bulunan çeşitli besin elementlerinin bitkilerin kök sistemleri tarafından alınmasını sağlarlar. Görünen o ki, herhangi bir nüfuz etme olmasa dahi, mantarlar besinlerin bitkinin kök sistemine ulaşmasını artırmaktadırlar. Bu çam ve söğüt için böyledir. Açıkça görülmektedir ki, mantarlar ve kök sistemi arasındaki ortaklık oldukça yaygındır ve en azından bütün tohumlu bitkilerin dörtte üçünü kapsamaktadır. Birçok fosil bitki de mantar ortaklığını göstermektedir. Bu olay oldukça yaygın olmasına rağmen, mantarların topraktaki mineral besin maddelerinin kullanılabilirliğini nasıl arttırdıkları tam olarak bilinmemektedir.

ÖRNEK 3 Bahçecilik, ticari amaçlarla kontrollü koşullarda dikkatli bir biçimde büyütülen bitkileri içermektedir. Seralarda yetiştirilen bitkilerin birçoğu dekoratif amaçlarla kullanılmaktadır. Bu bitkiler arasında yapılan araştırmalarda, mantarlar tarafından oluşturulan ortaklık çok erken safhada oluşmazsa, toprak gerekli besin elementleri yönünden zengin olsa dahi bitki gelişimini sürdüremeyeceği bulunmuştur. Sera ya da dış ortam fidanlıklarındaki genç ağaçlar dahi büyüyebilmeleri için bir "mantar" bağlanmasına ihtiyaç duymaktadırlar.

Kökler

Su ve çözünmüş bitki besinleri bitki içine kökler vasıtasıyla taşınırlar. Köklerin yüzeyindeki hücrelerin ince uzantıları olan *emici tüyler*, suyu emerek kökteki iletim dokusuna getirirler. Maddelerin köke doğru hareketini düzenleyen faktörler difüzyon, ozmoz ve aktif taşınmadır. Kök sistemini çevreleyen toprağın yapısı

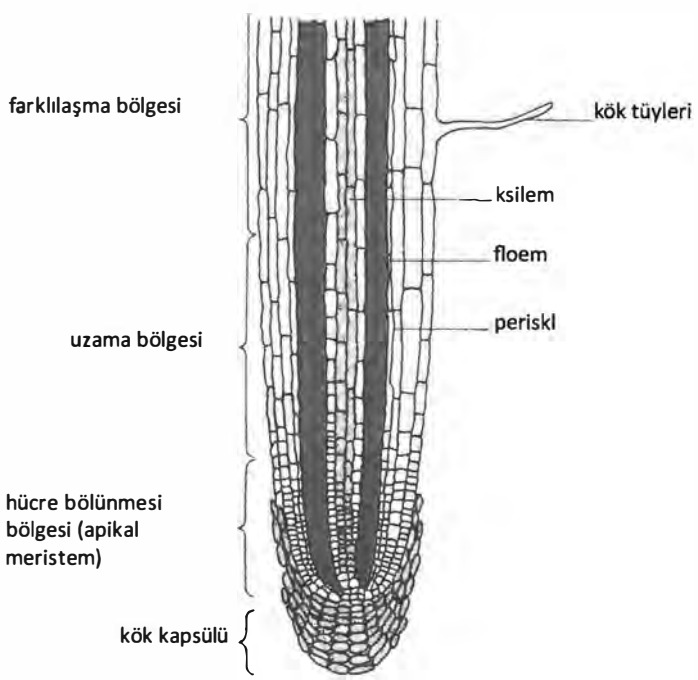
kökler için kullanılabilir su miktarını etkiler. Çok sıkı ya da çok gevşek olan bir toprak, sıvıların toprak tarafından emilmesini engeller, böylece emici kök sistemlerinin emmesi için yeteri kadar su bulunmaz.

Çimenlerdeki gibi yayılmaya eğilimli ve oldukça dallanmış bir yapıya sahip olan kök sistemleri saçak *kök sistemleri* olarak bilinmektedirler. Onlar hem bitkilerin toprak içinde sabitlenmesi hem de çok geniş toprak bölümünden su çekilmesi için fazlasıyla uygundurlar. Fazla sayıda olmayan yatay köklere sahip, derinlere inebilen etli ana kökler ise daha az yaygın olan depo köklerdir. Tapyoka, havuç ve karahindiba gibi bitkilerde bulunur. Çoğunlukla, depo kök temel besin depolama organı haline gelir. Çimlenmeyle oluşan ilk köklerin doğrudan uzaması sonucu primer kökler oluşurken, sekonder kökler ise bu köklerin dallarından oluşmaktadır. Bazen, kökler yaprak ya da gövde gibi kök kaynağı olmayan organlardan da gelişebilir. Bu tür kökler *adventif* (ek kök) kök adlandırılır ve bitki parçalarının toprağa tutunmasına yardımcı olurlar.

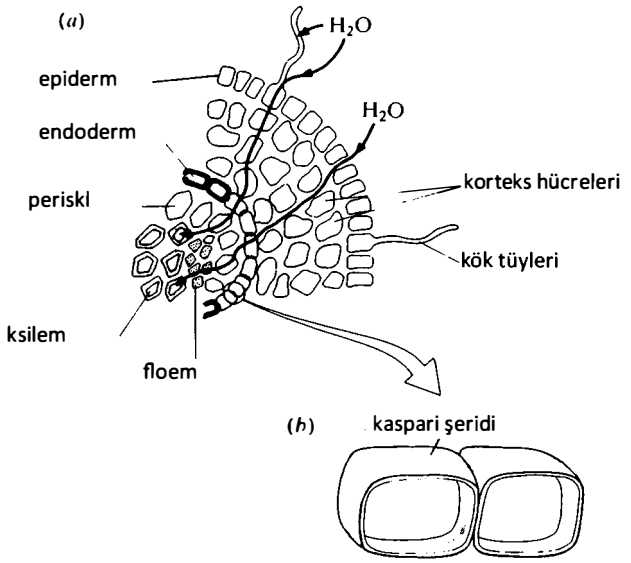
ÖRNEK 4 Önemli bir adventif kök sistemi mısır bitkisinin gövdesinden aşağıya doğru büyür. Bu kökler bitkiyi, uzun yapısından dolayı tutulması oldukça zor bir pozisyon olan dik pozisyonda tutar. Adventif kökler, hint inciri ağacında olduğu gibi bu bitkilerin yatay olarak yayılmasına yardımcı olabilirler.

Kökler, kökün en ucundaki büyüyen bölge olan apikal meristemdeki hücrelerin bölünmesiyle uzunlamasına (primer büyüme) büyürler. *Kök örtüsü* (kaliptra), toprak parçalarının sert kenarları boyunca çıkıntılar oluştururak bu yumuşak ucu korur (Şekil 13.2). Hücre uzama bölgesi hemen meristemin arkasında yer alır ve bitkinin ana gövdesine yakın bir yerde yavaşça hücre farklılaşma bölgesine dönüşür. Bu, yüzey epidermis hücreleri tarafından oluşturulan kök tüylerinin bulunduğu hücre farklılaşması bölgesi içinde yer almaktadır. Bu kök tüyleri, yaşlı tüylerin dökülerek yenilerinin sürekli olarak eklendiği aktif bir sistemin parçasıdır. Kök sisteminin en büyük emici yüzeyi, kökün uzayan ucunun hemen ötesinde bulunan kök tüylerinden oluşur.

Enine kesitinde, kökün iç içe geçmiş silindirlerden oluştuğu görülür (Şekil 13.3). En dıştaki halka epidermisin tek hücreli tabakasıdır. Yanındaki korteks olarak adlandırılan parankimanın kalın halkasıdır. Korteks, dış sınırına yakın yerlerde bazı sikleranchima hücrelerini de içerebilir. Yuvarlak, gevşekçe bir araya gelmiş korteks hücreleri, su ve minerallerin hücrelerden kökün merkezine doğru geçişini kolaylaştırmak için ince duvarlara sahiptirler. Su, hücreler arasından da kolaylıkla geçebilir. Yaşlı korteksde bu hücreler besin maddelerinin depolanması için kullanılır. Korteksin en içindeki tabaka, sıkıca bir arada bulunan hücrelerden oluşan tek tabakalı halka şeklindeki *endodermis*dir.



Şekil 13.2 Kök

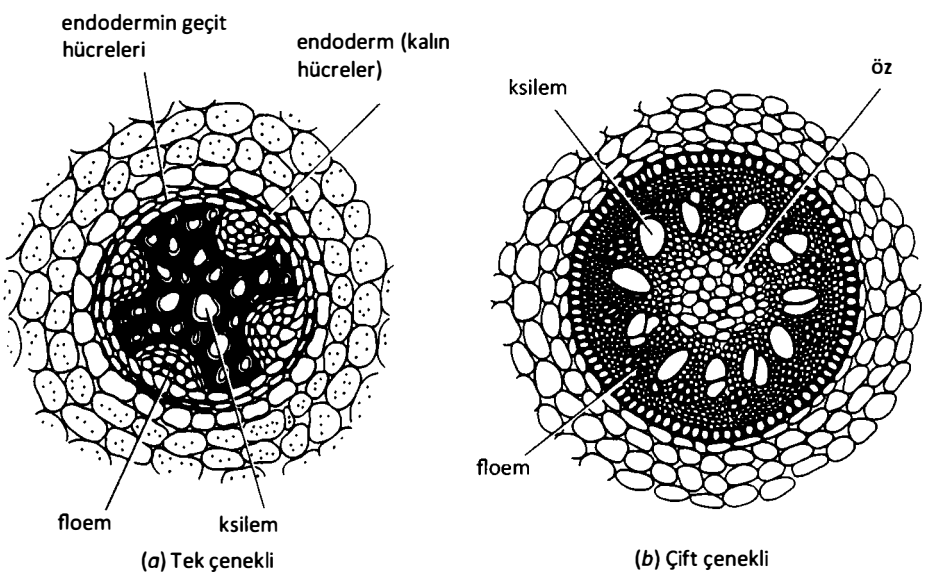


Şekil 13.3 Kökün çapraz kesiti.

Endodermisin bazı hücreleri belirgin bir şekilde diğerlerinden daha ince duvarlara sahiptir. Bunlar *geçiş hücreleri* olarak adlandırılır ve kökün merkezine yani merkezi silindire su ve minerallerin taşınmasıyla ilgilidirler.

Merkezi silindir *periskl* adı verilen ve hücrelerin oluşturduğu bir halka ile örülmüştür. Bu hücreler meristematik hücrelerdir yani onlar ikincil hücreleri oluştururlar. Bu durumda, bu hücreler sırasıyla su ve besin maddelerinin taşınmasından sorumlu olan odun borusu ve soymuk borusu dokularını oluştururlar. Periskl ayrıca yan kökleri de oluşturur. Odun borusu ve soymuk borusu fibrovasküler demet ya da merkezi silindirin ana bileşenleridir. Bu bileşenlerin sırası tek ve çift çenekli bitkiler arasında oldukça farklıdır (Şekil 13.4).

Tipik çift çenekli bir bitkinin kökünün enine kesitinde, kalın duvarlı odun borusu merkezi silindir içinde çarpı işareti şeklinde uzanırken soymuk borusu ise çarpının kolları arasına yerleşmiştir. Saparna gibi tipik



Şekil 13.4 Kökün fibrovasküler demeti

otsu çift çenekli bir bitkide iletim silindiri, öz bölgesinden yani ince duvarlı hücrelerin merkezi çekirdek bölgesinde toplanmasıyla oluşan yapıdan ibarettir. Özü çevreleyen, birbiri ardına gelen odun borusu ve soymuk borusu tabakalarıdır. Odun borusu hücreleri, büyük çapları, kalınlaşmış ve suberinleşmiş (su geçirmeyen öz içeren) hücre duvarlarıyla kolaylıkla ayırt edilebilirler.

Gövdeler

Bitkinin fonksiyonun basit görüntüsü, kökler su, mineral maddeler ve biraz karbondioksiti bile (HCO_3^- formunda) topraktan emerek bitki tarafından gereksinim duyulan organik besin maddelerin sentezlenmesi için bu maddelerin yaprak tarafından kullanılması şeklindedir. Dolayısıyla gövde, yapraklar ve kökler arasındaki bir bağ olarak görülebilir. Ancak bundan daha fazlası gövdenin görevleri arasında yer almaktadır. Bunlar; bitkinin büyük kısmını oluştururlar ve yaprakların pozisyonlarının desteklenmesiyle, fotosentezin gerçekleşmesiyle (özellikle gövdesi odunsulaşmayan otsu bitkilerde), hammaddelerin ve sentezlenen primer ve sekonder fotosentetik ürünlerin taşınmasıyla ve besin maddelerinin depolanmasıyla ilişkilidirler.

Yaprak sistemiyle birlikte gövde ve onun dalları, sürgünü oluştur. Otlar gibi tek yıllık bitkilerde bütün gövde bir tek gelişme sezonundan sonra tamamıyla ölür. Ya da havuç gibi *iki yıllık bitkiler*de ise bütün sürgünler ölür ve ikinci büyüme sezonunda yeniden dirilirler. Birçok *çok yıllık* bitkide, gövde bütün hayat döngüsü süresince varlığını sürdürür. Ayrıca odun borusu ve soymuk borusunun ikincil büyümeleri sonucu her gelişme döneminde daha kalınlaşarak büyür. Eğer gövde kısmen kısa kalır ve tamamen dallanma gösterirse, bu tip bitkiler *çalı* olarak adlandırılır. Tabanda küçük dallanmalar gösteren kalın gövdeli çok yıllık bitkiler ise *ağaç* olarak adlandırılır. Hem çalılarda hem de ağaçlarda, merkezi silindir her zaman iyi gelişmiştir ve gövdenin boylamsal gücüne katkıda bulunur. Bazı bitkilerde çevre yaşam şeklini belirler. Örneğin, hint fasülyesi ılıman bölgelerde otsu iken tropikal kuşakta odunsu çalı şeklindedir.

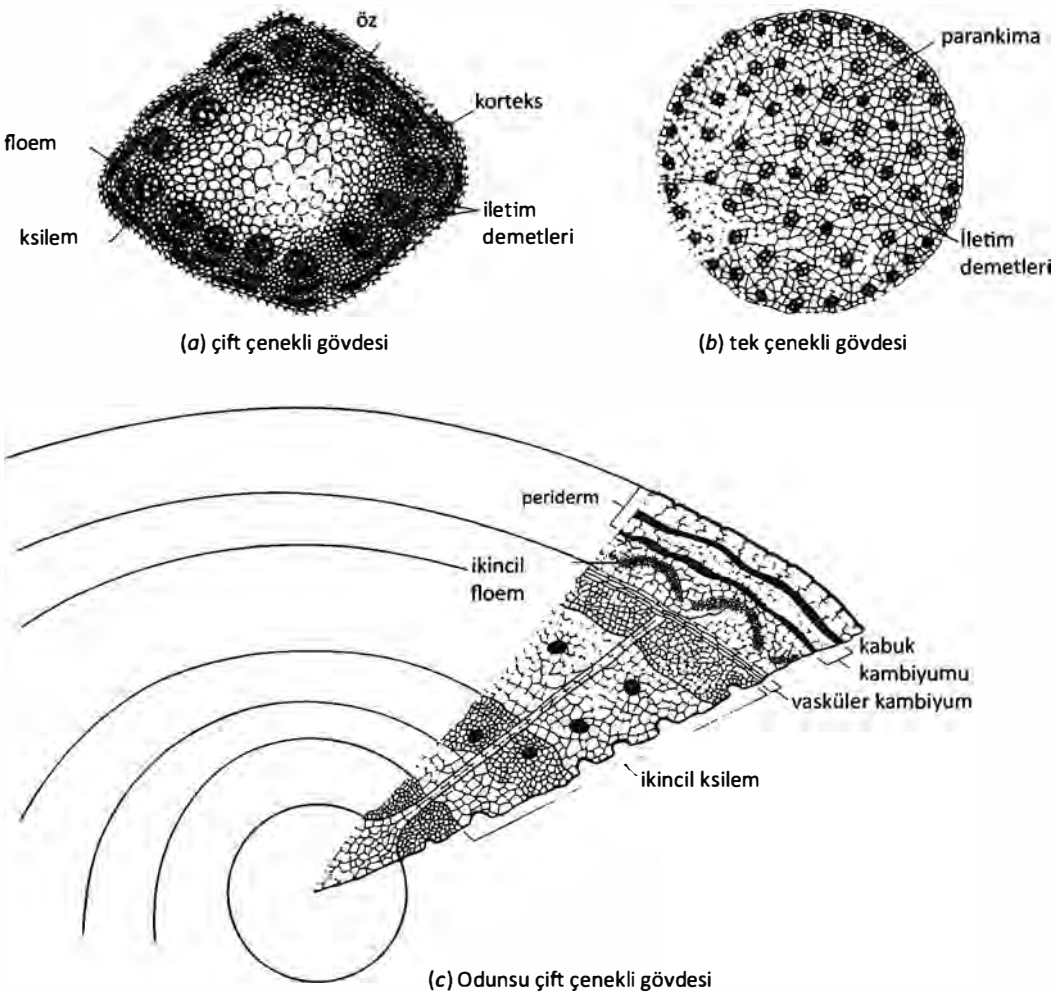
Yeşil renkleri dolayısıyla bütün genç gövdeler fotosentez yapma eğilimlidir. Tipik yüzey tabakası veya epidermis çoğunlukla otsu bitkilerde bulunur. Fakat, odunsu bitkilerde mantarlaşmış hücrelerin dış tabakası (kabuk) gövdenin etrafında su geçirmez bir zırh oluşturur. Kabuğun *lentisel* olarak adlandırılan delikleri iç kısmındaki hücreler ile atmosfer arasında gaz alışverişini sağlarlar.

Yapraklar gövdeye karakteristik bir biçimde bağlanmıştır. Bağlanma noktası *düğüm* olarak adlandırılır. İki düğüm arasında kalan gövde bölgesine ise *düğümler arası bölge* adı verilir. Genellikle, yaprak gövdeye *yaprak sapı* adı verilen ince bir sapla bağlıdır.

Gövdeler, tomurcuk adı verilen ve apikal meristem aktivitesinin olduğu bölgeler olan özelleşmiş büyüyen yapılar aracılıyla gelişirler. Gövdenin ucundaki son tomurcuklar gövdenin uzamasını sağlarken yanlardaki yan tomurcuklar dalların oluşumunu sağlarlar. Bu yan tomurcuklar, yaprak sapı ve gövde arasındaki dar açıdan (aksil) doğar ve bu nedenle *aksiller tomurcuk* olarak da adlandırılırlar. Tomurcuklar, gövdenin dallarını oluşturabilir ya da çiçekleri oluşturmak üzere özelleşebilirler.

Gövdeler genellikle odunsu ve otsu gövde olarak ikiye ayrılır. Odunsu gövdeler ağaçların karakteristik özelliğidir ve genellikle çift çenekli bitkilerde bulunur. Otsu gövdeler yumuşak olarak kalır ve yaygın bir biçimde fotosentez yaparlar. Otsu gövdeler birçok tek çenekli bitkinin ve çift çeneklerinin bazılarının karakteristik özelliğidir. Enine kesitte, otsu bir gövdenin en dış tabakasının epidermisten oluştuğu görülür (Şekil 13.5*a* ve *b*). Daha içerde ise korteks tabakası yer almaktadır. Bu tabakanın epidermise yakın bölümünde kollenkima hücreleri bulunurken, merkeze yakın bölümde ise parankima hücreleri daha fazladır. Çok az olmakla birlikte korteksin iç kısmında endodermis tabakası bulunabilir. İletim dokusu ise hemen sonra gelmektedir. Tek çenekli ve çok çenekli bitkilerin iletim dokularında birçok farklılık bulunmaktadır. Otsu çift çeneklilerde, her bir demetin merkezine doğru odun borusunun, dış tarafa doğru ise soymuk borusunun yer aldığı iletim demetleri halkası yer almaktadır (Şekil 13.5*a*). Odun borusu ve soymuk borusu arasında *vasküler kambiyum* olarak adlandırılan doku bulunmaktadır. Gövdenin merkezi, öz ile doldurulmuştur. Alternatif olarak kesintili demetler yerine, aralarında kesintisiz bir vasküler kambiyum dokusu ile dışarda kesintisiz soymuk borusu halkaları ve merkezde kesintisiz odun borusu halkaları bulunan bir yapı da görülebilmektedir (Şekil 13.5*c*). Tek çenekli bitkilerin çoğunda, iletim demetleri aradaki kambiyum tabakasını bulundurmazlar ve korteks ya da öz olarak kabul edilen parankima hücrelerininin içinde gömülü bir biçimde, gövdede dağınık halde bulunurlar (Şekil 13.5*b*).

Bazı çift çenekli bitkilerin vasküler kambiyumları hiçbir zaman aktif durumda olmamasına rağmen, diğer çift çeneklilerde özellikle odunsu gövdeli olanlarda kambiyum her iki tarafında da hücreleri üretir. Merkeze doğru üretilen hücreler odun borusu olurken (ikincil odun borusu olarak adlandırılan), kambiyumun dışına doğru oluşturulan hücreler ise ikincil soymuk borusu hücreleridir. Tıpkı gövdenin uzunlamasına (birincil



(*a*) çift çenekli gövdesi

(*b*) tek çenekli gövdesi

(*c*) Odunsu çift çenekli gövdesi

Şekil 13.5 Gövdenin enine kesiti

büyüme) gelişmesinden sorumlu olan tomurcuklarin uç meristemleri gibi vasküler kambiyum da gövdenin enine büyümesinden (ikincil büyüme) sorumludur. Ağaçların gövdelerinin büyük bir bölümü ikincil odun borusu hücrelerinden (odun) oluşmaktadır.

İkincil odun borusu ve soymuk borusuna ilaveten, ince duvarlı parankima katmanı ve odun borusu-soymuk borusu arasında yayılan kanalları oluşturan kalın duvarlı kollenkima katmanları olan vasküler ışınları da vasküler kambiyum oluşturur. Vasküler ışınlar, genç gövdede besinlerin yatay hareketini sağlar. Yaşlı ağaçlarda ise ışınlar odun borusunun genişleyen silindiri tarafından oluşturulan basıncı azaltır.

Ağaç olgunlaştıkça ve çapı genişledikçe, epidermis ve korteks parçalanır ve soyulur. Yerlerine, meristematik olan (*mantar kambiyumu*) kabuk hücrelerinden oluşan katman mantar hücrelerini üretmeye başlar. Dış kabuk ölü mantar hücreleri (periderma), ince fakat fonksiyonel olarak gerekli olan iç kabuk ise soymuk borusu tarafından oluşturulur.

Yaşlı ağaçlarda, odun borusunun büyük çoğunluğu reçine, gam, tanin ve pigmentler ile tıkanmıştır. Böylece gövdeye destek sağlamasına rağmen iletim kapasitesini kaybetmiştir. Bu yaşlı odun borusuna *öz odun* adı verilir. Henüz su ve elementleri taşıyan daha yeni olan odun boruları ise *diri odun* olarak adlandırılır.

Yaygın olan dik formlu gövdenin yanı sıra, toprak altı kalınlanmış gövdeden ince dal şeklindeki gövdelere kadar farklı şekillerdeki gövdeler gelişmiştir. Bu bir dizi modifikasyon bitkinin *vejetatif üremesi* için bir strateji oluşturmaktadır. Örneğin sürünen ve ana bitkinin eşeysiz olarak bölünen parçası gibi.

Birçok çok yıllık otsu bitkinin gövdesi toprak altında yanlamasına büyür. Bunlar *rizom* olarak adlandırılır. Bu gövdeler uç ve yan tomurcuklarından her gelişme döneminde yeni sürgünler oluştururlar. Böylece, her

bir ana bitkiden uzun bir toprak altı gövde ağı oluşturulabilir. İlk olarak Peru'da geliştirilen ve daha sonra Avrupa'ya getirilen beyaz patates bu yatkınlığın ortaya çıkardığı sonuca yani yumru köklere bir örnektir. Besin maddelerinin önemli depoları olan yumru kökler kalınlaşmış toprakaltı gövdeleridir ve doğrudan yaprak oluşturamazlar. Patateslerin gözleri, indirgenmiş yaprak modifikasyonu olan ve *slit* (uzun kesik) adlandırılan tomurcuklardır.

Çilekte sürünücü gövde toprak üzerinde gelişir ve yeni sürgünleri uzunlamasına oluşturur. Bu gövdelere *stolon* adı verilir. Üzümde, gövde sarılıcı olarak değişikliğe uğramış ve ağaçlara ya da çalılara sarılarak üzüm meyvesinin oluşumuna olanak sağlamaktadır.

Kormlar (sert soğanlı) ve *soğanlar* diğer gövde değişiklikleridir. Soğanlar (örneğin lale) kalın etli yaprakların sardığı oldukça kısalmış gövde şekilleridir ve her büyüme döneminde yeni bitkileri oluştururlar. Kormlar (örneğin çiğdem) hemen hemen hiç dahili yaprak yapıları içermeyen fakat oldukça fazla miktarda besin maddesi içeren kısalmış kalın gövdelerden oluşmaktadır. Korm belirli orkitlerin büyüme modelleriyle de ilişkilidir.

Bazı bitkilerde, gövdeler yaprakların fonksiyonlarını devralmıştır. Böylece, birçok kaktüs türünde, gövdenin bir bölümü yaprak ayasının yassılaşmış şekli olduğu varsayılır. Bu şekilde değişikliğe uğramış gövdeler *kladotlar* olarak adlandırılır. Birçok bitkinin gövdesinin bazı yan dalları koruyucu dikenler şeklinde farklılaşmıştır.

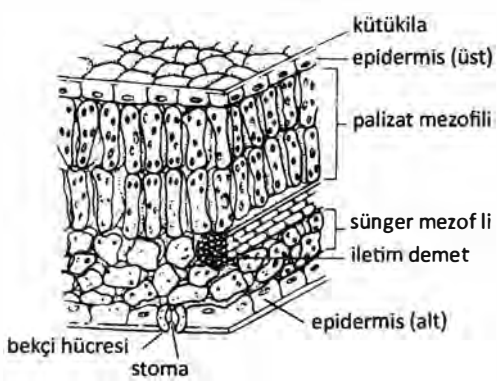
Yapraklar

Yapraklar genellikle ince ve bitkinin fotosentetik kapasitesini artıran yassılaşmış yapılardır. Fotosentezin yanında başka görevlerinin de olduğunu akla getiren çeşitli şekiller ve boyutlarda yapraklar bulunmaktadır.

ÖRNEK 5 Bazı yapraklar tomurcukların hassas dokularını korumak için dayanıklı pullar şeklini almıştır. Çilekgiller ailesinin bazı üyelerinde yapraklar koruyucu dikenlere farklılaşmıştır. Soğanda, kalın, şekerlerin depolandığı iç içe geçmiş loplar aslında kabuksu yapraklardır. Bazı durumlarda, değişikliğe uğramış yapraklarda besin maddelerinden ziyade su depolanır. Belki de bunların en tehlikelisi, su ibriği bitkisindeki gibi böcekleri yakalamak için bir yapıya sahip olan yaprak formlarıdır.

Enine kesitte yaprak hemen hemen her zaman bir alt ve üst epidermisten oluşur (bk. Şekil 13.6). Üst epidermisin altında kolon şeklinde *palizat mezofili* onu takiben ise *sünger mezofil tabakası* yer alır. Her iki mezofil tabakası, ince duvarlı kloroplastlarca zengin ve yüksek fotosentetik aktiviteye sahip parankima hücrelerinden oluşmuştur. Alt epidermis genellikle, yırtık şeklinde dışarıya açılan açıklıklar olan stomaların fazla olmasıyla ayırt edilir. Her bir stoma hücresi bir çift epidermal bekçi hücresi tarafından sarılmıştır. Bekçi hücreleri kendilerini çevreleyen epidermal hücrelerden kloroplast bulundurmalarından dolayı farklıdır. Bu özellik stoma açıklığının açılması ve kapanmasının bekçi hücreleri tarafından düzenlenmesiyle ilgilidir. Mumsu bir kütikila genellikle yaprağı kaplar ve çoğunlukla yaprağın üst tarafında alt tarafına göre daha kalındır.

Yapraklar ekonomik olarak oldukça önemlidirler. Bitkinin farklı yerlerinde depolanan besin maddelerini üretirler. Soğan, ıspanak, kereviz, marul, brüksel lahanası ve kabakta olduğu gibi bazı durumlarda yapraklar kendileri de depolanmış besinler yönünden zengindirler. Manila kendiri ve sabır ağacı lifi gibi ticari liflerin birçok çeşidi yapraklardan elde edilmektedir. Çeşitli uyuşturucu maddeler de yapraklardan elde edilmektedir. Örneğin; tütün, kokain (koka bitkisinden), dijitalis (yüksük otundan) ve belladon. Çay dünya çapında önemli bir içecektir.



Şekil 13.6 Yaprak

Tek ve çift çeneklilerin yaprakları arasındaki önemli fark damarların (fibrovasküler demetler) dağılımında görülür. Çift çeneklilerde ana damar genellikle yaprağın merkezindedir ve ağsı damarlanma olarak bilinen karmaşık çapraz modellere ayrılmıştır. Tek çeneklilerde, benzer çaplı damarların yaprak boyunca paralel olarak uzunlamasına hareket etmesiyle oluşan düzenli paralel damarlanma örneği bulunur.

13.2 Odun Borularında Su ve Minerallerin Hareketi

Odun boruları çoğunlukla, *trakeit* ve *trake* adı verilen iki temel hücre çeşitinden oluşmaktadır. Trakeitler, üzerlerinde ince oyuk noktalar bulunan uzun ve ince hücrelerdir. Trakeit demetleri su için sürekli bir kanal oluştururlar çünkü sıvılar bir trakeittten diğerine oyuklar sayesinde kolaylıkla geçebilir. Trakeler çok çeşitlidir ve daha ilkel trakeitlerden geliştikleri varsayılmaktadır. Bazı trakeler halkasaldır (dairesel trake) böylece tüpün gerilme gücünü artırmaktadır. Diğerlerinde hücreler uçtan uca birleşmiştir ve sınırlardaki duvarlar daha sonra ortadan kalkarak uzamış tek bir tüp oluşur. Hücrenin ölümüyle birlikte, fonksiyonel odun borusu sitoplazmasını kaybeder ve böylece sıvı taşınması için en uygun hali alır. Hem trakeitler (bütün vasküler bitkilerde bulunur) hem de trakeleır (genellikle sadece çiçekli bitkilerde bulunur), boru sistemini güçlendiren, hızlı su geçişini sağlayan maddelerce zengin, kalınlaşmış yan duvarlara sahiptir.

Su, çözünmüş mineraller ve gazlar bitkiye kök tüyleri vasıtasıyla girer. Bu tüyler içindeki ozmotik basınç genellikle etraflarındaki topraktan daha fazla olduğu için sürekli bir sıvı akışı beklenir. Bu, kök bölgesinde *kök basıncı* olarak adlandırılan bir baskı meydana getirir. Bu basınç, suyun köklerden gövdeye ve en sonunda bitkinin bütün bölümlerine hareketiyle sonuçlanan bir dinamizmin parçasıdır. Demetler köklerde ve gövdelerde farklı bir biçimde düzenlenmiş olsalarda, odun borularında sürekli bir sıvı akışı bütün bir bitki boyunca gerçekleşir. Daha öncede belirtildiği gibi, köklerden kaynaklı basınç bu artışa katkı sağlar. Belki de suyun taşınmasında daha önemli olan buharlaşmayla yapraklardan çekilme yani yaprak yüzeyindeki suyun buharlaşmasıyla oluşturulan negatif basınç ya da emmedir. Hem köklerden kaynaklı baskı hem de yapraklardan çekilme, bitkinin bütün odun borusu sisteminde sürekli, sıklıkla oldukça uzun sıvı kolonunun oluşmasına etki eder. Eğer su kolonu kırılırsa, tıpkı bir sifon içindeki sıvı kolonunun kesintiye uğramasının bir bölümden diğer bölüme suyun akışını engellediği gibi, su taşınımında kırılmalar olacaktır. Bu devamlılığın sağlanması, ikinci bölümde de bahsedilen suyun özelliklerine bağlıdır. Çoğunlukla birbirine yakın iki su molekülü arasındaki yoğun hidrojen bağının sonucudur, bu iki molekül arasında aşırı miktarda birleşme (kohezyon) gerçekleşir. Adezyon ya da su moleküllerinin içinde bulundukları kapların duvarlarına yapışması oldukça yüksektir. Bu yapışma kısmen, suyun yüksek yüzey gerilimi sonucudur. Gövdede suyun yukarılara çekilmesinde adezyonunun yardımcı olduğu düşünülmektedir. Bu özellikler birbirine yapışan su moleküllerince oluşturulan kolonun herhangi bir kanaldan kesintiye uğramadan geçmesini sağlamaktadır.

13.3 Besin Maddelerinin Soymuk Borusunda Taşınması

Soymuk borusu, yaprakta sentezlenen besin maddelerini bitkinin bütün kısımlarına taşır. Herhangi bir anda, bitişik soymuk ve odun borusu içindeki maddelerin akış yönleri ters olabilir ancak bu her zaman geçerli bir durum değildir. Yapraklar gövdeden uzak bölgelerde daha yoğun bulunduğu için soymuk borusunda akış genellikle gövdeye ve köklere doğrudur.

Çeşitli maddeler soymuk borusunun protoplazmasında birlikte hareket ederler fakat genellikle en fazla sükroz bulunur. Odun borusundan farklı olarak soymuk borusu hücreleri taşıma fonksiyonunu yerine getirirken canlı kalırlar. Temel olarak iki çeşit soymuk borusu hücresi vardır. Bunlar *kalburlu hücreler* ve *arkadaş hücreleri*dir. Kalburlu hücrelerin uzun kolonu bazen *kalburlu tüp* olarak adlandırılır ve kalburlu hücrelerin birbirine zıt olarak uç uca eklenmesi sonucunda oluşurlar. Hücre duvarlarında, bir kalburlu hücre ile üstündeki komşusu arasındaki protoplazmik bağlantıyı sağlayan delikler mevcuttur. Bu delikli duvarlar *kalburlu plak* olarak adlandırılır. Kalburlu hücrelerin yanlarında da delikler mevcuttur. Kalburlu hücrelerin uzun bir kalburlu tüp şeklinde düzenlenmesi, soymuk boruları içinde kesintisiz bir protoplazmik ağ oluşumunu sağlar.

Kalburlu hücrelerin yanında, arkadaş hücreleri olarak adlandırılan oldukça farklılaşmış, ince duvarlı parankimal hücreler bulunur. Genellikle, kalbur hücreleri olgunlaşmayla birlikte çekirdeklerini ve birçok organelini kaybeder ancak iletken sitoplazma kalır. Arkadaş hücresi yaşamı boyunca sağlam kalır ve muhtemelen kalbur hücresi için çekirdek kontrolü sağlar. Kalburlu hücrelerin fonksiyonları için gerekli ATP de arkadaş hücresinden gelmektedir.

Hasar anında kalburlu plakta bulunan deliklerin kısmen onarıldığına dair bazı bulgular mevcuttur. *Soymuk borusu proteini*nden (P protein) oluşan bir salgı kalburlu hücrelerin içinde bulunmaktadır ve bu onarılma işleminde yer aldıkları düşünülmektedir. Bu olay gemi ambarındaki bölümlerde su taşkınını önlemek amacıyla yapılan onarıma benzemektedir. *Kalloz* olarak adlandırılan bir polisakkaritin kalburlu plakların onarılmasında fonksiyonu olabilir. Sükroz, früktoz ve hatta amino asitler, genellikle kalburlu tüpler aracılığıyla, *translokasyon* olarak bilinen bir işlemle yapraklardan gövde ve köklere doğru hareket ederler. Bu taşınmadaki kesin mekanizma tamamıyla anlaşılamamıştır. Ayrıca akışın yönü belirli bir bitki bölgesinde her zaman aynı değildir.

Yüksek miktarda organik besin maddesine sahip bitki bölümleri bu maddeleri bitkinin diğer kısımlarına aktarma eğilimine sahiptir ve bu maddeler için verici oldukları kabul edilir. Az miktarda organik besin maddesine sahip olan bitki organları bu maddeleri diğer bölümlerden alma eğilimindedirler ve bunlar ise alıcı olarak kabul edilirler. Translokasyondaki alıcı-verici görünümü üzerine yapılan bir değerlendirme *basınç akış teorisi*ne odaklanmaktadır. Bu görüşe göre, verici (kaynak) bölümlerdeki şekerlerin ya da diğer çözünen maddelerin yüksek konsantrasyonu, ozmoz ile suyun bu bölümlere doğru hareketlenmesine neden olur. Bu olay buradaki basıncı artırır ve çözünen maddelerle birlikte sıvıyı yandaki, yüksek miktarda çözünen madde bulunmayan bölüme doğru iter. Çözünen madde bu ikinci bölüme girince o da çevresindeki bölümlerden suyu çekecek ve artan hidrostatik basınç ile su ve çözünen maddeler üçüncü bir bölüme itilecektir. Böylece çözünen maddeler basınç artışı uyarısını yani sıvıları ve onların çözünenlerini ilk verici konumundan ilk alıcı konumuna iten basıncı korurlar. Sükroz konsantrasyonundaki değişim bütün soymuk borusu boyunca olabilir ve su bu maddelerin kesintisiz kalburlu tüpler boyunca hareket etmesini sağlar. Bütün süreç aslında oldukça karmaşıktır ve birçok durumda kalburlu hücrelerin zarlarında aktif taşınma gerçekleşebilir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

13.1. Eğrelti otlarının karasal bir bitki olarak önemli rol oynamasını sınırlayan en önemli özellikleri nedir?

Eğrelti otunun sporofiti, sahip olduğu vasküler doku ve yeterli kök, gövde ve yaprak gelişimden dolayı karada oldukça fazla gelişebilir. Ancak, karasal bitkiler sadece dış yapılarını su kaybından korumak ve kurak şartlarda fonksiyonunu devam ettirmekle kalmayıp aynı zamanda da kurak alanlarda çoğalma görevini yerine getirmek zorunda oldukları için, eğrelti otları çoğalma aşamasında başarısız olmaktadırlar. Gametofit (protallus), hem hayatta kalmak için hem de hareketli sperminin taşınması için suya ihtiyaç duymaktadır. Eğrelti otunun hayat döngüsündeki bu kırılganlık, tohumlu bitkilerde gametofitin sporofit dokularıyla birleşmesiyle ve hareketli olan sperme yumurtayı getiren mekanizmanın gelişmesiyle aşılmaktadır.

13.2. Bitkiler ile hayvanlar arasındaki hemen hemen bütün farklılıklar, bitkilerin ototrof (kendi besinini yapma) hayvanların ise bunun aksine heteretrof (dışardan besin alan) olmalarıyla ilişkilidir. Açıklayınız?

Bir bakıma bitkiler canlılar aleminin orta sınıfıdır. Yani dünyada kendi köklerini kendileri oluşturur, toprağa salarlar ve kendi yapraklarında hayatta kalabilmeleri için gerekli organik maddeleri sentezler. Hayvanlar organik madde gereksinimlerini ya doğrudan bitkilerden ya da bitkilerden alan hayvanlardan karşılarlar. Birçok bitkinin sabit karakteriyle karşılaştırıldığı zaman, kolaylıkla gözlemlenebilen hayvan hareketinin gerçeği, her grup kendi besin maddesini alır şeklinde izah edilmektedir. Hücresel düzeyde, bitkiler olumsuz çevre koşullarına karşı kendi durumlarını korumak için gerekli mekanizmalara sahiptirler. Sert lifler dik duran sürgünü ya da gövdeyi kırılmaya karşı korurken, her hücrenin hücre duvarı rüzgar kaynaklı aşındırma stresine karşı koruma sağlayabilir. Kök sistemi toprakta sabit bir yer sağlar. Ayrıca odun borusu sisteminin parçaları ile yapraklar bu yapıya güçlü destek sunarlar. Bitkiler yerlerinden hareket etmeden besinlerini aldıkları için, hayvanlara kıyasla ayrıntılı bir kas ve sinir sistemi gelişmemiştir. Eş güdüm mekanizması genellikle yavaş bir biçimde işletilir ve kimyasal sinyal ile sınırlıdır. İnsanların sinirsel eş güdüm mekanizmalarında oldukça büyük ayarlamalar yapmak istedikleri için, bitkilerin kendi karmaşıklığı ve oldukça çok gelişmiş özellikleri yeterince kabul görmemesi belirgin bir tehlikedir. Ancak, bir ekosistem (Bölüm 26) öncelikle onun bitki türleri bakımından tanımlanır. Buna ilaveten, aktif olarak

metobolik faaliyetlerini yürüten hayvanları destekleyen atmosfer yeşil bitkiler olmadan varlığını sürdüremez.

13.3. Çinko bitki metabolizmasında aktif olan çok sayıda enzimin içinde bulunur fakat bitkiler oldukça az miktarda çinko bulundurur. Bitki fizyolojisindeki büyük önemine rağmen bu nasıl münkün olmaktadır?

Çinko bir enzim parçası olarak çok sayıda kimyasal reaksiyon içinde yer almasına rağmen, katalizleyen olarak görev yapmaktadır yani bir reaktif değildir ve böylece reaksiyonlarda tükenmez. Çünkü tekrar kullanılabilir ve böylece azalmaz. Dolayısıyla büyük miktarlarda gerekli değildir.

13.4. Azot fiksasyonu karşılıklı faydaya dayalı bir simbiyoz yaşam şeklidir. Bitkinin avantajı nedir? Bakteri bu ilişkiden ne sağlıyor olabilir ? (İpucu: N_2 molekülü oldukça kararlıdır.)

Birçok faktör bitkilerin çevreden amonyak ve nitratları sağlamasına engel olmaktadır. Eğer kuraklık varsa, bu bileşikleri bitkinin köklerine taşıyacak su olmayabilir. Eğer toprak çok gevşek ya da yanlış pH varsa, azotlu bileşikler yıkanıp gidebilir ve ortamda kalmayabilir. Sonuç olarak, köklerde yaşayan ve kendi azotlarını paylaşmaya hazır olan bakteriler açık bir biçimde bitkilere yarar sağlamaktadır. Karşılıklı yarar sağlamaya dayalı olan ortak yaşamda (mutualizm), her iki organizma da yarar sağlamaktadır dolayısıyla bakteriler de bu ilişkiden yarar sağlar. Bu durumda, bakterilere yaşamlarını sürdürebilmeleri ve azot fiksasyonu için gerekli olan ATP enerjisi konakçı tarafından sağlanır. Bu gereklidir çünkü N_2 çok kararlı bir moleküldür ve parçalanması için büyük miktarda enerji gereklidir. Bezelye bitkisi tarafından üretilen ATP'nin kabaca beşte biri nodüllerdeki ortak yaşayan bakterilere aktarılır.

13.5. Azot döngüsünde iki aşama bulunmaktadır. Açıklayın?

Birinci döngüde element halindeki azot, azot fiksasyonu yapan bakteriler tarafından atmosferden yakalanmakta ve daha sonra nitratlare ya da amonyağa dönüştürülmektedir. Böylece organik moleküllerin içine katılmış olmaktadır. Ancak, denitrifikasyon bakterileri element halindeki azotu üretmek için nitratlar ve nitritlere etki eder ve böylece N_2 atmosfere döndürülür ve döngü tamamlanır.

İkinci döngüde amonyak ve nitratlar organik moleküllerin içine katılır. Ayrışma sürecinde, bu moleküller amonyaklaşarak daha sonra nitritleşerek nitrata dönüştürülmektedir. Eğer onlar, denitrifikasyon yerine tekrar bitkiler tarafından emilirse ve organik moleküllerin içine katılırsa, ikinci farklı bir döngüyü tamamlarlar.

13.6. Yonca bazen azotça fakir toprakları zenginleştirmek için ekilir. Yoncanın da azota ihtiyaçı olmasına rağmen bu yöntemin amacı ne olabilir?

Yonca azot fiksasyonu yapan bakterilerle bir simbiyotik ilişki içindedir. Sonuçta, onun azotunun büyük çoğunluğu toprak yerine atmosferden gelmektedir. Eğer yonca sürülürse, bu atmosferik azot kaynağını toprağa ekler ve topraktaki azot içeriğinde net bir artış sağlar.

13.7. Görüldüğü gibi, kök korteksinin hücrelerin en içteki tabakası endodermdir. Bu tek katlı katmanın hücreleri bir halka etrafında dizilmiş ve yanındaki hücre ile hemen hemen hiçbir boşluk bulunmamaktadır. Endodermin her bir halkası aşağıdaki ve yukarıdaki halka ile sıkı bir uyum içindedir ve böylece hücrelerden yoğun bir silindir oluşur. Onun hücre duvarı içerisinde, her bir endodermal hücre halkaya paralel dikey bir mum bandıyla çevrelenmiştir. Bu bant, halkanın her iki ucundaki yanyana olan hücrelerin mumsu bantlarıyla ve halkanın altında ve üstünde yer alan hücrelerin bantlarıyla birlikte devam eder. Bu devamlılıktan dolayı, bantlar büyük bir conta gibidir ve yanyana bulunan endodermal hücreler arası su geçişini imkansız kılar. Bu mumlu Kaspari şeridi bütün iletim silindirini çevreler. Bunun amacı nedir?

Daha önce gördüğümüz gibi su ve içinde çözünen herşey, gevşekce bir arada bulunan korteks hücrelerinin arasından kolaylıkla geçebilir. Ancak Kaspari şeridinden dolayı su mutlaka endodermis hücrelerinden geçmelidir. Bu hücrelerin hücre zarlarının seçici geçirgenliğinden dolayı, endodermal hücreler bir filtre gibi görev yaparlar, çeşitli iyonları, büyük molekülleri ve toksinleri iletim demetinin ilerisinde bulunan taşıma sisteminin dışında bırakırlar.

13.8. Şekil 13.4*a* bir çift çenekli bitki olan düğün çiçeğinin iletim demetlerini göstermektedir. Demetin çevresinde endodermisin kalın hücreleri ve bunlara ilaveten endodermin ince duvarlı geçit hücreleri bulunmaktadır. Bu iki hücre çeşidi ve iletim demetinin bileşenleri arasında açık bir farklılık görülebilir. Bu farklılığı tanımlayın ve niçin bulunduğunu açıklayınız?

Kalın endodermal hücreler soymuk borusunda bulunur ancak geçit hücreleri odun borusu kollarının karşısında bulunma eğilimindedir. Daha önce gördüğümüz gibi Kaspari şeridi, endodermisin hücrelerinden suyun geçebilmesi için suyu merkezi silindire doğru iter. Geçit hücrelerinin ince duvarları, su ve çözünmüş maddelerin merkezi silindire doğru taşınması için kalın duvarlı hücrelere göre daha uygun bir durum ortaya çıkarmaktadır. Odun borusu, gelen su ve besin maddelerini bitkinin geri kalan kısımlarına taşıdığı için mantıken ona suyu sağlayan geçit hücrelerinin yanında bulunmalarıdır.

13.9. Çöl bitkileri ve okyanusun yakınında yetişen bitkiler oldukça farklı habitatlarda yaşarlar fakat su tutma adaptasyonu açısından benzer modifikasyonlara sahiptirler. Bunun nedeni nedir?

Çöl ortamında açıkça su kıtlığı vardır ve çölde yetişen bitkiler, küçük boyutlu hücreler, daha kalın hücre duvarı ve uzun bir dönem kapalı kalan daha az stoma gibi değişimleri gösterirler. Bu değişimler, su kıtlığına karşı birincil ve hatta ikincil adaptasyonlarla birlikte görülür. Fakat okyanus suyu ile ilişkili hipertonisite, toprakta ve bitkilerin kendi dokularında bulunan sudan mahrum bırakma noktasında tehdit oluşturmaktadır. Diğer yapılara göre daha fazla değişim gözlemlenen kök izolasyonuna rağmen, çöl çeşitlerinde olduğu gibi deniz kıyısında yaşayan bitkilerde de benzer değişimleri görmek sürpriz değildir.

Kurak koşullara daha fazla adapte olan bitkiler *kserofitler* (kurak habitat bitkileri) olarak bilinirler. Su alınımını artırmak için bu bitkiler çok geniş bir kök sistemine sahiptirler. Yapraklar genellikle pul düzeyine indirgenmiştir ve stomalar ya çukurlara gömülmüştür ya da su kaybına karşı tüylerle örtülmüştür. Bazı bitkiler, tuz bataklığı veya diğer tuzlu ortamlar gibi uygun olmayan hipertonik çevrelerde yaşayabilir. Bu bitkiler *halofitler* olarak adlandırılırlar (tuz bitkileri) ve deniz kıyısında ya da çölde yetişen bitkilerin birçok özelliğine sahiptirler.

13.10. Çift çenekli bir bitkinin kök ve gövdesinin enine kesitindeki anatomik farklılıkları tablo halinde belirtiniz.

KÖK	GÖVDE
Öz bölgesi yoktur	Öz bölgesi vardır
Odun (odun borusu) ve soymuk borusu (soymuk borusu) ardışıktır	Soymuk borusu odun borusunun dışındadır
Odun borusu ve soymuk borusu kökün merkeziyle sınırlıdır	İkincil soymuk borusu ve odun borusu perifere doğru genişlemiştir
Perskl	Vasküler kambiyum
Işınlar yoktur	Vasküler ışınlar
Endoderm vardır	Endodermis genellikle kaybolmuştur
Kaspari şeridi ve geçit hücreleri	Kaspari şeridi ve geçit hücreleri yoktur
Kalın korteks	İnce korteks
Dış kortekste sklerenkima bulunur	Dış kortekste kollenkima bulunur
Epidermis	Odunsu çift çeneklilerde epidermis yoktur
Periderma indirgenmiş ya da kaybolmuştur	Belirgin bir periderma vardır

13.11. Bazı istisnalar dışında tek çenekli bitkilerde vasküler kambiyum bulunmaz. Bu gerçeklik ışığında tek çenekli bitkilerin en belirgin özelliği nedir?

Kambiyum olmadığı için, tek çenekli bitkiler genellikle ikincil büyüme yeteneğine sahip değillerdir. Bundan dolayı bu bitkiler otsu, uzun ve dar olma eğilimindedirler.

13.12. Odunsu bir çift çenekli bitki gövdesinde görülen dokuların merkezden başlayarak sırası nasıldır?

Öz, birincil odun borusu, ikincil odun borusu, vasküler kambiyum, ikincil soymuk borusu ve birincil soymuk borusu.

13.13. Ilıman bölgelerdeki ağaçların gövdelerindeki yıllık halkaların oluşumundan ne sorumludur?

Bütün çift çenekli bitkilerde ince bir kambiyum tabakası gelişir. Bu tabaka, birçok otsu bitki formunda olduğu gibi açık fibrovasküler demetlerdeki soymuk borusu ve odun borusu arasında ya da çok yıllık odunsu bitki formlarındaki gibi soymuk borusu ve odun borusunun devamlı halkası içinde gelişebilir.

Ağaçların bulunduğu ikinci grupta, odun borusu ve soymuk borusunun yeni tabakaları her büyüme sezonunda oluşturulur. Odun borusu, selülozca zengin sağlam bir madde olan odunu oluşturur. Bu yapı hem ağaç ya da çalı formu bitkilerini destekler hem de su ve mineral maddeler için temel iletim hattı olarak görev yapar.

Soymuk borusu hücreleri kırılgandır ve ya yenisi ile değiştirilir ya da yıldan yıla ağacın çapı arttıkça kabuğun içine katılır. Odun borusu hücreleri yani hem trakeitler hem de trakeler sağlam olarak kalır. Bu hücreler herbir büyüme sezonundaki olayların belirteci olarak görev yapar. İlkbaharda oluşturulan odun borusu tabakasına *ilkbahar odunu* adı verilir. İlkbahar odunu ile yaz odunu karşılaştırıldığı zaman, ilkbahar odununda daha büyük çaplı ve daha ince çeperli hücrelerden oluştuğu gözlemlenir. İlkbahar odununda daha az lifli materyal varken sonbahar odununda daha yoğun lifli materyal vardır ve bir sezonun odun borusu büyümesi diğerinden açıkça ayrılmıştır. Her bir halka net iki zonlu bölgeden oluşmaktadır ve kış mevsimi genellikle iki sene halkası arasındaki hücre bölünmesi görülmeyen boşluk ile karakterize edilir.

Sene halkaları ağacın yaşını gösterir ayrıca bu halkaların özellikleri belirli bir yıl için çevre koşulları hakkında da ipuçları verebilir. Geniş halkalar genellikle daha fazla yağışın göstergesidir.

13.14. Ağaç gövdesindeki ince kabuğun tamamen soyulması ağacı öldürebilir fakat bir yüzeydeki derin oyuk öldürmez. Neden?

Kabuğun en iç bölgesinde soymuk borusunun bulunduğu unutulmamalıdır. İnce kabuk tabakasının bile tamamen soyulması, organik maddelerin yapraklardan ve gövdenin üst tarafından aşağılara ve köklere doğru hareketini bozar. Daha açık biçimde, kökler ve gövdenin alt tarafı açlık çekebilir ve onların fonksiyonları askıya alınır. Hayatta kalmaları imkansızdır.

Diğer taraftan, gövdenin bir yüzü boyunca oluşan derin bir kesik hem soymuk borusundaki besin maddelerinin hem de odun borusundaki sıvı akışını bozacaktır. Ancak bu durum sadece dar bir banttaki sistemi etkileyecektir. Gövdenin geri kalanı, yapraklar tarafından üretilen şeker ve diğer organik maddeler ile gerekli sıvılar için bir iletim hattı görevi görecektir. Bazen, öz odunu çürümüş ya da yanmış ağaçların hayatta kalması mümkün olabilmektedir. Bu durum, onların güçlerini azaltmasına rağmen, besin maddelerini taşıma kabiliyetlerini değiştirmez ve hayatta kalabilirler.

13.15. Stomalar yapraklarda bulunan küçük uzunlamasına açıklıklardır ve en büyük açıklıkları yaklaşık 0.0001 mm kadardır. Stomalar birçok yaprakta alt yüzeyde yoğunlaşmışlardır ve santimetre karede 100 ile 100,000 arasında olabilirler. Bu yapılar iki eğri bacaklı sosise benzeyen bir çift bekçi hücresi tarafından çevrelenmiştir. Yaprağın içinde, stomanın tam üstünde büyük bir hava boşluğu bulunur. Yaprakta bulunan diğer alt epidermis hücrelerinden farklı olarak, bekçi hücreleri kloroplast içerirler. Stomaların açılıp kapanmasını sağlayan mekanizma nasıldır?

Bekçi hücreleri, sitoplazmalarındaki ozmotik değişimler ile fonksiyonlarını yerine getirmektedirler. Gündüz saatleri süresince yani şartların aktif fotosentez için en iyi olduğu zaman diliminde, bekçi hücreleri şeker moleküllerini biriktirir. Bu şeker molekülleri ozmotik basıncı artırır, artan basınç hücre içine su alınmasını sağlayarak hücre içi turgor basıncının artmasına neden olur. Hücreler şişmeye başladığı zaman birbirinden ayrılır ve stoma açıklığı (por) büyür. Bu açıklık CO_2 ve su buharının yaprağa girişine, oksijen ve fotosentez artıklarının da dışarıya atılmasına imkan sağlar. Böylece, yaprak atmosfere kendisini sadece fotosentez için gerekli gaz alışverişini sağlamak için açmış olur. Fotosentez için şartlar uygun olmadığı zaman, bekçi hücreleri şeker üretmezler ve ozmotik basınç azalır. Turgor basıncının azalmasıyla, bekçi hücreleri gevşer, duvarlar kısmen çöker ve açıklık hemen gevşek hücre duvarları tarafından kapatılır. Bu olay fotosentezin yeteri kadar yapılamadığı durumlarda su kaybını önler.

13.16. Crassulacean Asit Metabolizması (CAM) karbondioksit'in gece alınmasını (açık stoma ile) ve hızlı bir şekilde malik ve izositrik asit gibi metabolitlere dönüştürülmesini içerir. Kaktüs gibi bitkilerde CAM süreci, bitkilerin çöl ortamına adaptasyonları için hayati öneme sahiptir. Bu mekanizmayı açıklayınız.

Ortamdaki kuru havanın bitkinin iç yapısını olumsuz bir şekilde etkilediği gündüz saatlerinde, stoma kapalı bir biçimde kalır. Fakat gece emilen CO_2 depolanan metabolit formundan serbest bırakılır ve fotosentezin gerçekleştirilmesi için kullanılır.

13.17. Odun borusu ve soymuk borusunda gerçekleşen taşınma olaylarını karşılaştırınız?

Odun borusunda hareket genellikle yer çekimine zıt yönde gerçekleşir. İki olayın bu süreçte gerçekleştiğine inanılır. Çevresindeki toprağa göre, ozmotik basıncı oldukça yüksek olan kök ucundaki kök tüylerinden su içeri alınır. Bu durum kök hücrelerindeki basıncı artırır, artan basınçta odun borusu tüpündeki

sıvıyı yukarıya doğru iter. Diğer uçta ise, yapraklardaki stomalar vasıtasıyla buharlaşan su negatif basınç oluşturur. Oluşan bu basınç suyun emilmesine ve odun borusunun boşluklu tüplerinde yukarı doğru çekilmesine neden olur. Bazı araştırmacılar adezyonun yani suyun bulunduğu kaba tutunma eğiliminin, suyun yukarıya doğru çekilmesinden sorumlu olduğuna inanmaktadırlar. Su molekülleri arasındaki hidrojen bağları tarafından oluşturulan kohezyon ise su kolonunun parçalanmadan kalmasını sağlar.

Soymuk borusunda sıvıların ve besin maddelerinin hareketi genellikle yer çekimi yönündedir. Fakat, odun borusu tüplerinden farklı olarak kalburlu tüpler sitoplazmayla doludur. Odun borusunda gerçekleşen taşınmada olduğu gibi, ozmoz sıvıların hareketi için gerekli basıncın oluşmasında rol oynar. Fakat, odun borusundaki gibi sadece başlangıç noktasında görülen bir basınçtan ziyade, ozmotik güç bütün sistem boyunca bir hücreden diğerine geçer. Bir hücre su aldığı zaman basınç oluşur ve sıvıyı yandaki hücreye yani suyun ozmotik olarak girdiği hücreye iter. Oluşan güç sıvıyı diğer bir hücreye iter. Aktif taşınma da yeterli basıncın oluşmasında etkili olabilmektedir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

13.18. Şu anda var olan bitkilerin büyük çoğunluğu hangi grupta yer alır? (*a*) kibrit otları (*b*) eğrelti otları (*c*) açık tohumlular (*d*) kapalı tohumlular (*e*) hiçbiri

13.19. Bekçi hücreleri neyi çevreler? (*a*) tyloz (*b*) kalburlu plak (*c*) arkadaş hücresi (*d*) stoma (*e*) lentisel

13.20. Fazla su asla bitkiye zarar vermez.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.21. Demir eksikliği bitkide klorofil sentezlenmesini engeller.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.22. Kohezyon gerilim teorisi sürekli su kolonunun ve çözünmüş minerallerin bitkilerin odun borusu elemanlarında hareketlerini açıklamaya çalışır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.23. Apikal (uç) meristem primer dokuları oluştururken kambiyum tabakası ikincil dokuları oluşturur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.24. Yaprakların stomaları kapalı iken terleme en hızlı biçimde gerçekleşir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.25. Korteks, öz ve odun ışınları dokuları çoğunlukla parankima hücrelerinden oluşmaktadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.26. 4 yaşındaki bir sürgünün uç tomurcuk izi sayısı aynı sürgünün enine kesitindeki halka sayısına eşit olmalıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.27. Bir toprak bütün tahıllar için ideal olmayabilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.28. Birçok baklagilin kökünde bulunan nodüller azot yakalayabilen bakterileri taşırlar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

13.29. A sütunundaki cümleler ile B sütundaki kelimeleri eşleştirin.

A	B
1. Palizat mezofili içerir.	(*a*) Kökler
2. Kütükila tabakasına sahiptir.	(*b*) Gövdeler
3. X şeklinde merkezi odun borusu çekirdeğine sahiptir.	(*c*) Yapraklar
4. Tek çenekli bitkilerde iletim demetleri öz bölgesine dağılmıştır.	
5. Beyaz bir patatesi oluşturmak için değişikliğe uğramıştır.	

CEVAPLAR

13.18 (*d*)
13.19 (*d*)
13.20 (*b*)
13.21 (*a*)
13.22 (*a*)
13.23 (*a*)
13.24 (*b*)
13.15 (*a*)
13.26 (*a*)
13.27 (*a*)
13.28 (*a*)
13.29 1—*c*; 2—*c*; 3—*a*; 4—*b*; 5—*b*

BÖLÜM 14

Damarlı Bitkilerin Çevreleri ile Etkileşimleri

Çevresel değişikliklere (uyarıcılara) hızlı ve karmaşık cevaplar verme hayvanların karakteristik bir özelliğidir. Bu durum bir heterotrofun beslenme tarzı ile yakından bağlantılıdır. Bir hayvanın yiyeceğini bulması için, yeşil bitkiler tarafından organik besin maddelerinin daha yavaş üretimi ile karşılaştırıldığında, daha hızlı davranması gerekmektedir. Bununla birlikte, bitkiler çevrelerindeki değişiklikleri algılayabilir ve bu değişikliklere spesifik yollarla tepki verirler. Bu tepkiler; hareket (gezinti şeklinde olmayan), büyüme şekillerinin değişimi, gelişimsel olaylar veya bitkinin belirli kısımlarındaki değişiklikleri kapsamaktadır. Tepkiler bölgesel (lokal) görünse de genellikle tüm bitkiyi etkiler ve çevresel etkenlere karşı başarılı bir şekilde mücadele etme potansiyelini değiştirir. Bu yüzden, bir bitkinin çevresine karşı verdiği tepkiler bir yönüyle tüm organizmada görev yapan bileşenlerin etkileşiminin bir sonucudur.

14.1 Tropizma

Tropizma, bitkilerde ve ilkel omurgasızlarda, çevresel tepkilere verilen değişmeyen bir büyüme yanıtıdır. *İrkilme* reaksiyonun nispeten basit bir türüdür. *İrkilebilirlik* ise ortamdaki değişikliklere karşı karakteristik bir şekilde cevap verme kapasitesidir. Primatlardaki irkilme reaksiyonuyla ilişkili olarak basit yanıtlar tarafından oluşturulan karmaşık (kompleks) repertuar, kalıplaşmış ve sınırlı davranış türlerini içeren tropizmaya kıyasla, çevreye karşı daha geniş yelpazede düzenlemeler sağlar.

Tropizma, ortaya çıkaran uyarıcılar için kullanılmakta olup eğer büyüme, ortaya çıkaran uyarıcıya doğru ise "pozitif", uyarıcıdan uzağa doğru ise "negatif" olarak tanımlanır.

ÖRNEK 1 Bir bitkinin kökleri yer çekimi kuvvetine (dünyanın merkezi) doğru büyür. Bu nedenle, kökler *pozitif* jeotropiktirler. Diğer yandan, şayet gövde ve diğer toprak üstü organlar yer çekimi kaynağından uzağa doğru büyürlerse *negatif* jeotropik olarak karakterize edilirler.

Yerçekimi (jeotropizma), su (hidrotropizma), ışık (fototropizma), basınç, dokunma (tigmotropizma) ve benzerlerine karşılık verilen tepki bir bitkinin yaşaması için önemlidir. Bir dizi tropizma eş zamanlı olarak görülebilir.

ÖRNEK 2 Bitki sürgünü (toprak üstü organlar) negatif jeotropik olarak tanımlanmıştır. Işığa doğru büyüme eğilimlerinden dolayı, aynı zamanda, pozitif fototropiktirler. Bu iki tropizma hareketi de büyümeyi etkileyecek şekilde, birbirlerini takviye edebilir veya baskılayabilirler.

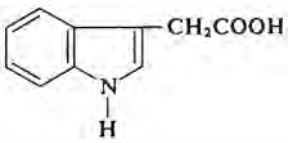
14.2 Bitki Hormonları

Tropizma ve bitkide gerçekleşen diğer bazı olaylar, büyük olasılıkla büyüme hormonları tarafından düzenlenmektedir. Hormon, canlı organizmanın bir bölümünde üretilen ve organizmada damar sistemi içerisinde dolaşırken önemli metabolik etkilerde bulunan bir maddedir. Hormonlar, fonksiyon ve davranışın kimyasal

iletileri (mediatör) olup sadece memelilerde bulunan ve genellikle daha hızlı nöral cevaplar (tepkiler) ile karşılaştırıldığında nispeten daha yavaş tepkiler vermektedirler.

Bitkilerde keşfedilen ilk hormonlardan birisi olan oksin, Fritz Went tarafından 1926 yılında izole edilmiş ve isimlendirilmiştir. Onun deneyleri, oksinlerin etkisini ilk defa keşfeden deneyler değil ama en kesin sonuçlu deneyler olarak kabul edilmektedir.

Bitkilerde doğal olarak bulunan temel oksin *indolasetik asittir* (IAA).



Diğer taraftan, hidroksiindol asetik asit gibi maddeler aynı zamanda oksin faaliyeti ile ilişkilidir fakat bu maddelerin aktif olabilmeleri için IAA'ya dönüştürülüp dönüştürülmediği netlik kazanmamıştır.

Oksinler, çok çeşitli bitki davranışları ve büyüme modellerinde önemli rol oynamaktadırlar. Bunlar; (1) gövdede bulunan yan tomurcukların baskılanmasını, (2) kök ve bitki sürgün sistemini, (3) meyve gelişimini, (4) yaprak ve meyvelerin dökülmesini (absisyon), (5) kambiyumda hücrelerin bölünmesini ve (6) ek kökler gibi yeni yapıların gelişmesini içermektedir. Oksinler etkilerini farklı konsantrasyonlarda gösterirler. Sürgün yapısı için uyarıcı etkiye sahip oksin seviyesi kökler için gerekli miktardan oldukça farklı olabilir. Bazı durumlarda da, oksin yokluğu özel bir etki yapabilir.

Kırk yıl öncesine kadar oksin benzeri maddeler yabancı ot öldürmek amacıyla üretiliyordu. Bu maddeler öncelikle geniş yapraklı yabancı otlar üzerinde etkili olup çimlere ve diğer önemli bitkilere zararı yoktu. Bunların Vietnam'da bitki örtüsünü yok etmek için kullanılması, bazı bilim adamlarının herbisitlere (Agent Orange, vb.) maruz kalan insanlarda kanser ve bağlantılı hastalıkların ortaya çıktığını buldukları zaman tartışmalı bir konu haline geldi. Bu maddeler, kullanılan konsantrasyonlarda yabani otların aşırı büyümesini ve sonunda ölmesini tetiklemiştir. Bununla beraber etki mekanizmaları hala tam anlamıyla bilinmemektedir.

Sitokininler, bitkilerde hücre bölünmesini teşvik eden hormonlar sınıfındadırlar. Meristematik dokuların farklılaşmasını belirlemek için oksinler ile etkileşime geçerler. Kloroplast gibi organellerin oluşumu için gereklidirler ve çiçeklenmede, meyve gelişiminde, tohumlarda dormansinin kırılmasında rol oynayabilirler.

Sitokininler, ilk olarak Wiskonsin Üniversitesi'nde Folke Skoog ve arkadaşlarının doku kültürü laboratuvarında keşfedilmiştir. Bitki nükleik asitlerinden parçalanma ürünleri olarak elde edilmiştir. Yeni Zellanda'da Dr. D. S. Letham liderliğinde bir grup, 1964 yılında, mısır tohumlarından günümüzde aktif sitokinin olarak bilinen zeatini izole etmişlerdir. Sitokininler oksinler ile bağlantılı olarak çalışmakla beraber, hücre bölünmesi üzerinde odaklanmış bir etki gösterirler. Buna karşın, oksinler çoğunlukla hücre duvarı üzerinde etki ederek hücrelerin uzamasını sağlarlar.

Giberellinler, bitkilerde bulunan başka bir hormon sınıfıdır. İlk olarak, çeltik bitkilerinin anormal uzun boylu olmasını sağlayan *Gibberella fujikuroi* mantarı ile ilişkilendirilmiş olmakla beraber, bitki dokularında da çeşitli giberellinler bulunmuştur. İlk olarak son yüzyılın başında "sersem-fide hastalığı" diye adlandıran Japonlar, giberellinlerin bitki büyümesi üzerindeki etkilerini kapsamlı olarak incelemişlerdir. Bu hormon sınıfı ile ilişkili olarak gövde uzunluğundaki dikkat çeken artışın, özellikle bodur bitki çeşitlerinde daha belirgin olması özel bir ilgi uyandırmıştır. Çünkü yeşil devrim (özel tahıl çeşitlerinin kullanımı, sentetik ürünler ile yoğun gübreleme ve pestisitlerin yoğun uygulanması yoluyla verimi artırmak için gelişmemiş ülkelerdeki tarımsal uygulamalarda görülen belirgin bir değişim) çeltik ve diğer başlıca tarımsal ürünlerin bodur türlerinin kullanımını öne çıkarmış olup bu yeniliklere bağlı olarak giberellinler toplumun özel ilgisini çekmiştir. Giberellinler bitki boyunu artırabilir, canlılık ve besleme değerini değiştirebilirler.

Oksinlerde olduğu gibi, giberellinin etkisi hücre uzamasındaki birincil etkisi ile sınırlı değildir. Nişastayı parçalayan enzimlerin oluşumunu etkiler, tohumlardaki dormansinin kırılmasını sağlayabilir ve eksikliklerinde çiçeklenmenin olmayacağı durumlarda çiçeklenmeyi sağlayabilirler. Ticari olarak kullanışlı bazı bitkilerin kalitesini artırabilse bile, giberellinin bitki canlılığını artırmadaki etkisi genellikle zayıftır. Bu durum tarımdaki uygulamalarını kısıtlayabilir.

Giberellinler, omurgalılardaki steroid hormonuna benzer bir şekilde sentezlenmektedirler. Yapı olarak seks hormonlarına benzemekte ve fonksiyonları genelde paraleldir. Lipid-çözünürlükleri nedeniyle hücre membranından kolaylıkla geçebilir ve spesifik genleri aktive ederek etkili olurlar (derepression-baskıyı kaldırma). Özellikle tohumda nişastanın parçalanmasını sağlayan enzimleri indüklemekte etkilidirler.

Etilen, sıvıdan ziyade gaz olarak var olduğu için eşsiz bir hormondur. Nispeten hızlı meyve olgunlaşması ile ilişkilidir. Genellikle meyve maksimum boyutuna ulaştığında bitkinin kendisi tarafından üretilir. Özellikle meyve yeşilken toplandığında, meyve olgunlaşmasını sağlamak için üreticiler tarafından dışarıdan eklenebilir.

Yaprak kopması gibi senesens (yaşlanma ve dejenerasyon) olayı ile ilişkili pek çok değişiklik etilen ile yönlendirilir. Bazı botanikçiler tarafından, ölümün veya her büyüme sezonunun sonunu belirleyen, canlılıktaki mevsimsel aralığın ya da ölümün baş habercisi olarak kabul edilmektedir. Tamamı hormon özelliği göstermeyen çeşitli inhibitörler hareketsizliği koruma ve büyümeyi engellemede rol oynayabilirler. İnhibitörlerin fonksiyonları etilenin etkisini tamamlamaktadır. Gerçek bir hormon olarak kabul edilen tek inhibitör ise absisik asittir.

ÖRNEK 3 Absisik ait sadece tohumlarda, tomurcuklarda ve kambiyal tabakada dormansiye neden olmaz, ayrıca bir çeşit stres hormonu olarak da rol oynar. Absisik asitin yüksek konsantrasyonlarında en dıştaki yaprak izleri (bağlanma noktaları) korunabilecek ölçeklere dönüştürülür, su geçirmez reçine sentezi artar ve stoma kuru ortamlara hazırlanmak için kapanır. Absisik asit ayrıca yaprak dökülmesinde de rol oynar. Tüm bu etkiler, bitkiyi olumsuz şartlara göre hazırlar. Absisik asit kloroplast tarafından üretilir fakat küçük bir miktar kökteki ve gövdedeki apikal meristemler tarafından da sentezlenir.

14.3 Fotoperiyodizm

Fotoperiyodizm, bitkilerin ışık ve karanlık periyotlara cevap verebilme yeteneğini ifade eder. Çiçeklenme gibi spesifik cevaplar, bazı durumlarda uzun ışık süreleri ile ve diğer olaylarda kısa ışık periyotları ile sağlanmaktadır.

Çiçeklenmeye cevap açısından, hemen hemen tüm bitkiler üç ayrı gruba ayrılabilir: minimum ışık süresi isteyen uzun gün bitkileri (kısa-gece bitkileri); ör. pancar ve yonca, sadece gün ışığı belirli bir süreden az olduğu zaman çiçeklenen kısa gün bitkileri (uzun-gece bitkileri); ör. krizantem ve kanarya otu; çiçeklenmesi kritik bir ışık veya karanlık süreye bağlı olmayan nötr bitkiler; ör. ayçiçeği ve domates.

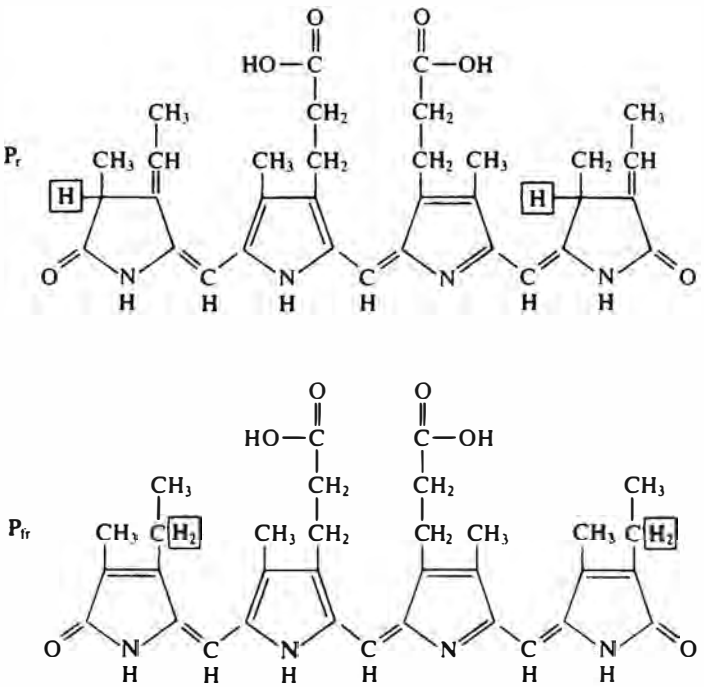
ÖRNEK 4 Pancar, yonca, güneş şapkası ve diğer uzun gün bitkileri kuzey yarımkürede genellikle günlerin uzun olduğu yaz mevsimi boyunca çiçeklenir. Diğer yandan, yıldız çiçeği gibi kısa gün bitkileri, günlerin nispeten kısa ve gecelerin buna bağlı olarak uzun olduğu bahar veya ilkbahar aylarında çiçeklenirler. Ayçiçeği ve mısır fotoperiyottan bağımsızdırlar ve her zaman çiçeklenebilirler.

Görünen o ki, çiçeklenmeyi sağlayan kritik olay kesintisiz ışık süresi değil, daha ziyade süregelen karanlığın uzunluğudur. Kısa gün bitkisi mutlaka minimum karanlık süresine maruz kalması gereken bir bitkidir. Bu karanlık sürede ortama kısa bir ışık patlaması girdiği zaman, kısa gün bitkilerinde çiçeklenme olmaz.

Öte yandan, uzun gün bitkilerinde çiçeklenme ile bağlantılı karanlık dönem için bir üst sınır vardır. Yani karanlık belirli bir saati geçerse çiçeklenme meydana gelmez. Eğer uzun gece bir ışık ile kesilirse çiçeklenme olur, çünkü maksimum karanlık seviyesi geçilmemiş olacaktır.

Toplam karanlık ve aydınlık miktarı kısa gün ve uzun gün bitkilerine göre büyük ölçüde değişebilir. Bazı kısa gece bitkileri, aşılamaz (geçilemez) derecede nispeten uzun gece sürelerine sahip olabilir, diğer bazı uzun gece bitkileri ise geçilebilen veya karşılanabilen nispeten kısa gece sürelerine sahip olabilir.

H. A. Borthwick ve S. B. Hendricks kırmızı ışığın (660 nm) ve kızılötesi ışığın (730 nm) daha çok fotoperiyodizme yöneltmede etkili olduklarını bulmuşlardır. Kırmızı ışık, daha çok kısa gün bitkilerinde çiçeklenme için gerekli olan minimum karanlık seviyesini engellemede etkilidir. Kırmızı ışık ayrıca, uzun gün bitkilerinde ışığa maruz kaldığı zaman çiçeklenmeyi indükleyen spektrumun en etkili bileşenidir. Diğer yandan, kızıl ötesi ışığın tam tersi etkileri vardır. Ayrıca, kırmızı ışığa maruz kalmanın etkileri, daha sonra kızılötesi ışığa maruz kaldığında kaybolabilir ve büyük ölçüde bu olayın tersinde de aynı durum söz konusudur.



ŞEKİL 14.1 Fitokrom

Borthwick ve Hendricks, bu durumun en iyi şekilde ışık reseptörü olarak rol oynayan tek bir pigmentin varlığı ile açıklanabileceğini ileri sürmüşlerdir. *Fitokrom* olarak adlandırdıkları bu pigmentin mutlaka iki formda bulunması gerekir. Bir formu (P_r) kırmızı ışığı emer, diğeri (P_{fr}) kızılötesi ışığı emer. Yakın zamanda elde edilen kanıtlara göre, fitokrom, prostetik grubu gerekli reseptör özelliklerini taşıyan konjuge bir proteindir (bk. Bölüm 3). Pigmentin iki formu sadece iki hidrojen atomunun pozisyonlarındaki farklılığa göre ayrılmaktadır (Şekil 14.1)

Fitokrom ilk olarak P_r formunda sentezlenir. P_r, kırmızı ışığı emdiği zaman P_{fr} formuna dönüşür. P_{fr} kızıl ötesi ışıkta ışığı emerek daha kararlı olan P_r molekülünün tekrar oluşmasını sağlar. P_r daha stabil olduğu için, P_{fr} karanlıkta P_r'ye dönüşecek ve aynı zamanda ya kendiliğinden ya da enzim yıkımı sonucu parçalanmaya meyilli olacaktır. Kızıl ışık gün boyunca baskın olacağı için, çoğu fitokrom ışıkta P_{fr} formunda bulunur. Gece P_{fr} seviyesi düşüktür. Bu nedenle, iki pigment formunun oranı bitkinin gece ve gündüzü algılamasını sağlamaktadır.

Bitki tarafından gece ve gündüz sürelerinin belirlenmesi daha kompleks bir olaydır. Bu büyük olasılıkla fitokrom ile neredeyse her canlı hücrenin özelliklerinden olan biyolojik saat mekanizması arasındaki bağlantıyı içermektedir. Biyolojik saatler, oldukça yoğun aktiviteye sahip endojen (içsel) ritimler şeklinde var olup genellikle sirkadiyen (24 saat) döngüyü takip ederler. Fitokrom sistemi gece veya ışık periyodunu belirler fakat sürelerini ölçemez. Bu iki mekanizma birlikte çalışarak bitkinin ışıkta ve karanlıkta gerçekte ne kadar süre geçirdiklerini belirlemelerini sağlayabilir.

Biyolojik saatlerin ritmi membran fonksiyonundaki değişikliklerden meydana geliyor gibi görünmektedir. Hücre metabolizmasında çok önemli olan membranın geçirgen özelliği, protein yapısındaki değişiklikler ile veya alternatif olarak membrandaki fosfolipitlerin konsantrasyonu veya özelliklerindeki değişiklikler ile de alakalı olabilir. Her iki alternatif formdaki fitokromlar, hücre membranının özelliklerini değiştirerek saatin ayar noktasını değiştirebilirler. Bu nedenle, fotoperiyodizm sonuç olarak hücre membranı düzeyinde ayarlanabilir.

Fotoperiyodizm bitkiler ile sınırlı değildir. Böceklerden memelilere kadar primatları da içerecek şekilde, ışık ve karanlık döngüleri göç hareketlerini başlatabilir, duygusal durumları değiştirebilir, cinsel davranışları ve kur yapmayı tetikleyebilir ve metamorfoz oluşturabilirler. Şüphesiz her iki grupta da ışık dalgalarına tepki

göstermede benzerlikler olsa da hayvanlardaki hormonal mekanizma çiçeklerdeki çiçeklenme mekanizmasından çok farklıdır.

14.4 Bitki Hastalıkları

Tüm bitkiler, optimum gelişme ve büyüme için suya, ışığa ve çeşitli besinlere ihtiyaç duyduğu için, doğada bu faktörlerden herhangi birinin yeterince bulunmaması bitkinin sağlığını ve yaşamını etkiler. Eğer bitkiler ışık olmadan büyürlerse, çok uzun olurlar ve klorofil oluşturamazlar. Bunlar *etiole* bitkiler olarak adlandırılırlar.

Birçok bitki yeterli düzeyde klorofil üretemediği zaman sarımsı bir renk alır. *Sarılık* (chlorosis) olarak bilinen bu hastalık, genellikle topraktaki mineral besinlerin eksikliğinden ortaya çıkmaktadır. Demir eksiklikleri önemli ölçüde sarılığın sebebidir.

Bitkilerdeki enfeksiyonel hastalıklar, virüs, bakteri ve mantarların istilası ile ortaya çıkabilir. Bitki hastalıklarının çiftçiler için ciddi ekonomik etkileri olmasının yanında, sonrasında gelen kıtlık büyük çaplı ölümlere ve açlığa neden olabilir. İrlanda'da, 1840'ların ortalarında patates bitkisini yok eden mantar hastalığı sonucu 1 milyona yakın insan ölmüştür. Bu ayrıca, bu süre içerisinde İrlandalılar'ın ABD'ye kitle halinde göçüne neden olmuştur.

Bazen bir mantarın buğday, çavdar, arpa gibi tek çenekli (monokot) bitkilere saldırması sosyal bir olgu haline dönüşebilir. *Ergot* olarak bilinen mantar, insanların ruh halini değiştiren maddeler üretir ve enfekte olmuş ürünü yiyen veya tohumun alkolik yan ürünlerini kullananlar tarafından vücuda alınabilir. Psikoz (ergotizm) dalgaları Orta Çağ'da tüm Avrupayı sarmış, ekmek ve diğer tahıl ürünlerinin kontamine olması ile birlikte daha büyük oranda yayılmıştır. Bununla birlikte, tıpta kullanışlı olan "ergotrate" gibi türevler, ergot ile bulaşmış (enfekte) tahıllardan elde edilmiştir. Ergotrate ve benzer bileşikler, kanamayı kontrol etmek, migren ataklarını iyileştirmek ve rahim kasılmalarını uyarmak için kullanılan güçlü vazokonstriktördürler (damar büzücü).

Dünya çapında buğday, *pas mantarı* olarak bilinen bir mantar tarafından tahrip edilmişlerdir. Virüsler birçok sebze ve meyve bitkilerini tahrip eden mozaik hastalığına yol açmaktadır. İlaçlama, bu enfeksiyonel hastalıklardan bazılarının yayılımını kontrol etmede önemli derece etkili olmuştur.

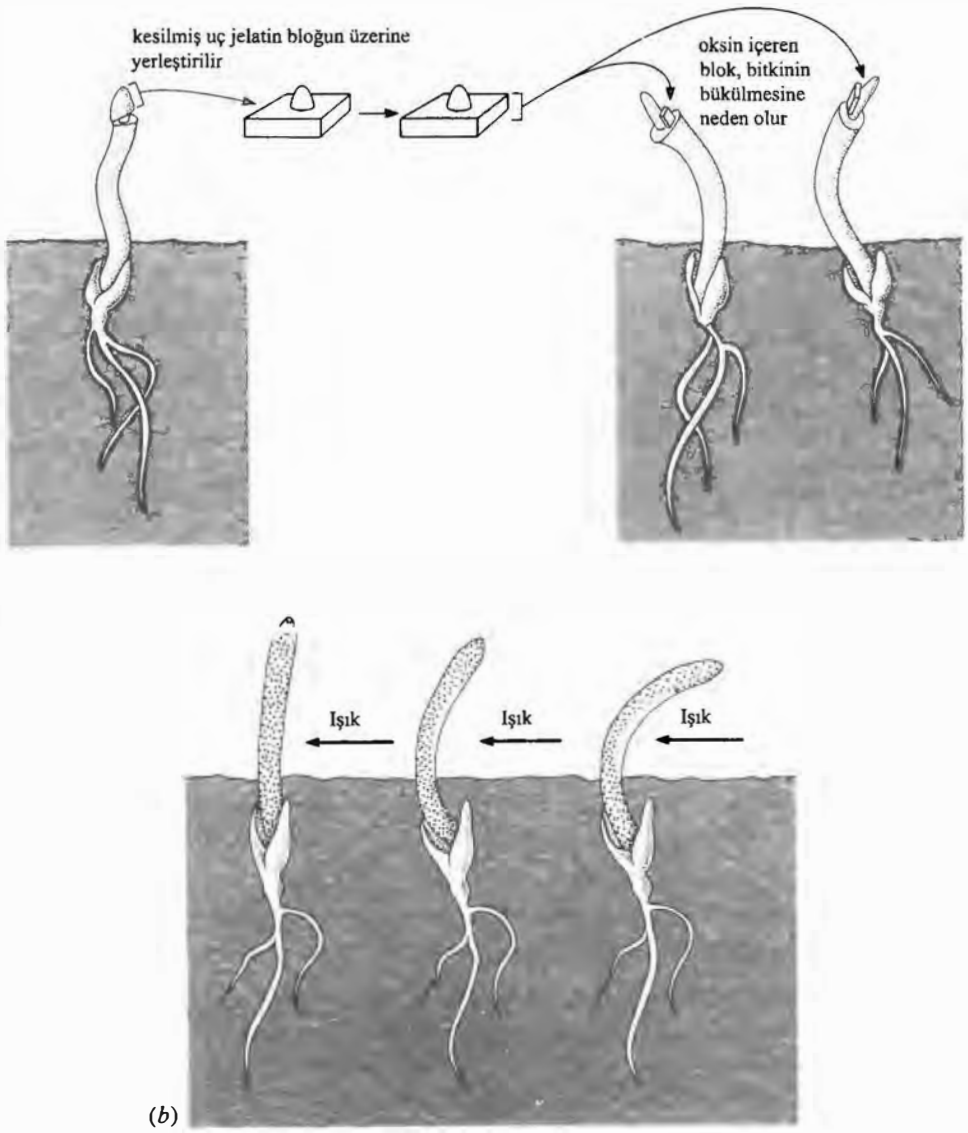
Bitkiler ayrıca gelişimsel anormallikler gösterebilirler. Bunlar genellikle doku kültüründe büyüyen bitkilerde belirgindir. Bitkiler yaralandığı zaman, organize olmayan pek çok hücre yığınları oluştururlar. Bunlar kallus olarak bilinen, zayıf hücresel farklılaşmalardır. Bitki tümörleri hatta bitki kanserleri, farklılaşmış dokuların düzensiz çoğalması olarak bitkide meydana gelir ve yayılırlar. Parazitler tarafından oluşturulan ve genellikle çok iyi organize olmuş urlar (galls), bitki üzerindeki oluşumlardır. *Taç tümörü* (crown galls) bakteriler tarafından oluşturulan tümörlerdir. Bunlar genellikle diğer taç tümörü türlerine göre daha az farklılaşmışlardır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

14.1. Birçok çim bitkisinin ucunu saran ve koleoptil (çim kını) olarak adlandırılan kağıda benzer yapının ışığa çok duyarlı olduğu Charles Darwin tarafından bulunmuştur. Darwin, koleoptilin çeşitli yerlerini koyu renkli bir materyal ile kaplayarak, fototropik cevabı oluşturmak için gerekli olan kısmın koleoptilin en ucu olduğunu göstermiştir. Darwin, bir şekilde uca gelen ışığın bazı faktörlerin bitki sürgünün ucundan aşağı kısımlarına doğru hareket etmesine neden olduğunu öne sürmüştür. Bir kuşak kadar sonra P. Boysen-Jensen, koleoptili uca yakın bir yerden kesmiş ve uç ile taban kısmı arasına ince bir jelatin koymuşlardır. Işık, sürgünün bir tarafını aydınlatınca diğer tarafta fazla büyüme olmuş ve böylece sürgün ışığa doğru bükülmüştür.

1926'da Went, yulaf fidelerinin koleoptil uçlarını çıkarmış ve tabanı aşağıya gelecek şekilde agar bloklara yerleştirerek bir saat veya daha fazla bekletmiştir (bk. Şekil 14.2). Sonra bu blokları karanlıkta bekletilen ve uçları alınan yulaf fidelerinin üzerine yerleştirmiş ve bu fidelerin büyümeye devam ettiklerini görmüştür. Daha da önemlisi, bloklar merkezin dışına yerleştirildiği zaman, sürgünler karşı tarafa doğru eğilmişlerdir.

Bu deneylerden fototropizma hakkında hangi sonuçlar elde edilebilir?



ŞEKİL 14.2 Went'in yulaf fideleri ile yaptığı deney

Bu sonuçlara en iyi yorum, yayılabilir özelliği olan bir maddenin koleoptilin ucundan aşağıdaki hücrelere geçmesidir. Bu kimyasal veya hormon oksindir. İlk başta oksinin yanal değil de aşağı doğru hareket ettiği sanılmıştır. Işığın etkisiyle, ışığa maruz kalmış kısımdaki oksinin yıkıma uğradığı, böylece karanlık kısımdaki oksin konstantrasyonunun arttığı düşünülmekteydi. Oksin hücrelere ışıklanma sağladığı için ve karanlık kısımda fazla konsantrasyon nedeniyle bitkinin ışığa doğru bükülmesini sağlamıştır.

Artık oksinin bitki içerisinde yanal olarak da ilerleyebildiğini biliyoruz. Fototropizma olayında ışık, oksini yıkmaktan ziyade oksinin düzensiz bir şekilde dağılımını sağlamaktadır. Sürpriz bir şekilde hala oksinin bitkideki hareketi ve hangi moleküllerin oksin özellikliğine sahip oldukları hakkında detaylı bilgi bulunmamaktadır. Membran geçirgenliği ve aktif transport mekanizmalarındaki değişiklikler, muhtemelen oksinlerin dağılımında rol oynamaktadırlar.

Oksinin hücre uzamasını sağlayan mekanizmadaki rolü, bitki hücrelerinde oksine bağlanan ve hücre zarındaki hidrojen iyon akışını etkileyen reseptörler üzerinde odaklanmıştır. Hidrojen iyon akışını takiben oluşan pH değişiklikleri, hücre duvarı sıkışıklığını (yapısını) değiştiren ve uzamasını sağlayan enzimleri aktive eder. Oksinin hem enzim hem de yapısal protein konsantrasyonunu artırmada doğrudan rol alabileceği bazı bulgularla ispatlanmıştır.

14.2. Doğada, oksinler, genellikle döllenme ve tohum oluşumunu takiben yumurtalığın gelişimini ve meyve oluşumunu sağlarlar. Oksinler bazı meyvelerin ticari üretimlerinde bu doğal seyre ters olarak nasıl kullanılmışlardır?

Oksin uygulanan bitkilerde, yumurtalık döllenme ve tohum oluşumu olmaksızın meyve oluşumuna zorlanabilir. Tohumsuz domatesler oksin etkisiyle oluşan meyvelerden biridir.

14.3. İnhibitörlerin bitkinin yaşaması için önemli olduğuna dair birkaç örnek veriniz.

İnhibitörler özellikle yüksek bitkilerin ılıman bölgelerde hayatta kalmasında önemli rol oynarlar. Bu bitkiler sert kış döneminde veya koşullar bitkinin büyümesine elverişli olmadığında dinlenmede veya uykuda olurlar. Tohumlar, soğuğa ve daha sonra orta derecede sıcaklığa maruz kalmadıkça genellikle çimlenemezler. Dormansının kırılması ve büyümenin başlaması güçlü metabolik aktivitenin engellenmesinin (inhibisyon) kalkmasına bağlıdır.

Çöl alanlarında, tohumlar, yoğun bir ıslanma ile etkisi ortadan kaldırılan inhibitörler içerirler. Böyle bir ıslanma sadece yeterince yağmur yağdığı zaman olur ve bir miktar tohumun büyümesini sağlar. Bu durum çöl bitkisinin dışındaki bitkilerde, dormansinin kırılması için sıcak dönemden önce uzun süren soğuk bir dönemin olması ile paralellik gösterir.

14.4. Konteynerdeki çürük bir meyve parçası neden aynı ortamda bulunan diğer meyvelerin hızlı bir şekilde olgunlaşmasını ve çürümesini artırabilir?

Etilen hormonu sadece olgunlaşmayı değil, ayrıca birbirini daha hızlı takip edecek şekilde yumuşamayı, kararmayı ve çürümeyi de sağlar. Bir kere olgunlaşma veya çürüme başladığında, hızlı bir şekilde fazla miktarda etilen üretilir. Gazlar çok fazla hareketli oldukları için etilen bir çürüme reaksiyonu içerisinde hızlı bir şekilde konteyner içerisine yayılır ve daha fazla gaz oluşur.

Etilen senesens ile alakalı başlıca hormon olarak bilinse de, bazı durumlarda büyümeyi tetikler ve bazı yarı tropik bitkilerde çiçeklenmeyi etkileyebilir.

14.5. Pek çok bitkide, büyümenin ilk şekilleri, kompakt bir çiçek düzenlemesi şeklindedir. Bazı durumlarda, bu kompakt, ufak biçim birden çok uzun saplı çiçekleri oluşturur. Bu çiçeklenmeden önce oluşan olağandışı sap uzaması *bolting* olarak bilinir. Bu olaydan hangi hormonun sorumlu olduğunu düşünürsünüz?

Genel olarak giberellinler sapa kalkma ve sapların aşırı uzamasından sorumlu hormonlardır. Giberellinler bitkilerde olağandışı ve hatta patolojik gelişme şekillerine benzer faaliyet gösterseler de, aynı zamanda, sekonder ksilem ve floemin kambiyal oluşumlarını düzenlemek için oksinler ile etkileşime girerler.

14.6. Sovyetler Birliğinden M. H. Chailakhian ilk defa *fotoindüksiyon* (özel bir ışığa maruz kalma sonucunda çiçeklenmenin oluşması) sırasında spesifik bir hormon tarafından çiçeklenmenin kontrol edilebildiğini keşfetti. 1936 yılında başlatılan çalışmalarında, kısa gün (uzun gece) bitkisi olarak da bilinen kasımpatı (chrysanthemum) bitkisini kullanmıştır. İlk olarak bitkinin üst yarısındaki yaprakları koparmış ve sadece bitkinin alt yarısındaki yaprakları bırakmıştır. Sonra bu bitkiyi kısa gün (uzun gece) döngüsüne maruz bırakmış ve yapraksız üst kısmını ise uzun gün döngüsünü uygulamıştır. Bu bitki sonuçta çiçek oluşturmuştur. Bu işlemi tersine çevirdiğinde ise yani bitkinin üst yarısındaki yapraksız kısmı kısa gün (uzun gece) döngüsüne ve alt yarısındaki yapraklı kısmı uzun gün döngüsüne maruz bıraktığında bitkide çiçeklenme olmamıştır. Araştırıcının bu bulgulardan nasıl bir sonuç çıkardığını düşünüyorsunuz?

Yaprakları içeren bitki kısmı uygun ışık döngüsüne maruz kalmak zorunda olduğu için, Chailakhian, yaprakların tarafından çiçeklenmeyi etkileyen bir hormonun üretimine bağlı olarak fotoindüksiyonun düzenlendiği sonucuna ulaşmıştır. Bu hormon *florigen* olarak kodlanmıştır. Varlığına dair çok güçlü kanıtlar olmasına rağmen maalesef bu hormonun izolasyonu ve analizi yapılamamıştır.

Florigenin etkileri üzerine destekleyici kanıt deve kazığı (kısa gün bitkisi) ile yapılan aşılama çalışmalarından gelmektedir. İki deve kazığı bitkisi birbirine aşılanıp, aralarına ışık geçirmez bir platform konulduğunda, birinin uygun kısa gün ışık döngüsü alması bitkide çiçeklenmeye neden olmakta ve bu durum yeterince ışık almayan ikinci bitkinin çiçeklenmesiyle devam etmektedir. Bu etkinin görülebilmesi için bu kısa gün bitkisi üzerinde az sayıda yaprak olması yeterlidir. Florigenin izole edilememesine rağmen, bu maddenin uygun olmayan ışık döngüsünde etkin bir şekilde önlendiği (inhibition) yönünde ihtimaller güçlenmektedir.

14.7. Kısa gün bitkileri için kritik fotoperiyot 13 saat gün ışığı ise, 15 saat gün ışığında çiçeklenme olabilir mi?

Bir kısa gün bitkisi çiçeklenmek için minimum karanlığa ihtiyaç duyar. Normal koşullarda bitki maksimum seviyede gün ışığına ulaşmış olsa da çiçeklenme olmayacaktır, çünkü 24 saatlik periyotta kalan karanlık saatler yeterli olmayacaktır. Bu örnekte, gün ışığının kritik seviyesi 13 saat olup bundan daha fazla gün ışığı bitkiye yeterli karanlık süresi bırakmayacaktır. Bu nedenle bitkide 15 saatlik gün ışığından sonra çiçeklenme olmayacaktır.

14.8. Bir kısa gün bitkisi için kritik fotoperiyodun 14 saat gün ışığı olduğunu varsayın. Aşağıdaki durumlarda çiçeklenme olup olmayacağını belirleyiniz: (1) 15 saat gün ışığını takiben 9 saat karanlık (2) 12 saat gün ışığını takiben 12 saat karanlık (3) 13 saat gün ışığını takiben 11 saat karanlık, 18. saatte de kızıl ötesi ışık ile aydınlatma (4) 12 saat gün ışığını takiben 12 saat karanlık, 18. saatte de kırmızı ışık ve sonra kızılötesi ışık ile aydınlatma (5) 10 saat gün ışığını takiben 14 saat karanlık, 17. saatte de kırmızı ışık ile aydınlatma.

1. Bitkide çiçeklenme olmayacaktır, çünkü gerekli olan minimum karanlık süre geçmeyecektir.
2. Bitkide çiçeklenme olacaktır, çünkü gerekli olan minimum karanlık miktarını alabilecektir.
3. Bitkide çiçeklenme olacaktır, çünkü gerekli olan minimum karanlık süre geçmiştir. Kızıl ötesi ışık P_{fr}'nin P_r'ye dönüşmesini hızlandırır ve böylece sadece karanlık periyotta hali hazırda olan işlemi artıracaktır.
4. Bitkide çiçeklenme olacaktır, çünkü gerekli olan minimum karanlık süresi geçmiştir. İlk olarak kırmızı ışığa maruz kaldığı için bitkinin biyolojik saatini karanlık saatleri hesaplamak için tekrar başlatabilecek ve daha sonra kızıl ötesi ışığa maruz kaldığında durum tersine çevrilecektir.
5. Bitkide çiçeklenme olmayacaktır. Kırmızı ışığa maruz kalma bitkiyi tekrar karanlık saatleri saymaya zorlayacak ve ışık 17. saatte geldiği için karanlık evresi sadece 7 saat daha devam edecek, bu da bitki için yeterli olmayacaktır (10 saate ihtiyacı vardır).

14.9. P_r'nin P_{fr}'ye dönüşmesi genellikle bir bitkinin karanlık veya gündüz olup olmadığını ayırt etme mekanizması olarak kabul edilmektedir. Yüksek P_{fr} seviyesi bitkiye ışıkta olduğunu bildirir. Bu mekanizma, halbuki bitkinin geçen karanlık sürelerini nasıl ölçtüğünü açıklamamaktadır. Bir hipoteze göre, P_r'nin P_{fr}'ye oranı ölçüm aracı olarak kullanılabilir. Gün ışığı, P_r'nin hızlı bir şekilde P_{fr}'ye dönüşmesini sağlar. P_r'den daha az kararlı olan P_{fr}, karanlıkta yavaşça P_r'ye yeniden dönüştüğünden dolayı, P_r'nin P_{fr}'ye oranı karanlık süresinin artması ile artacaktır. Ayrıca bitkinin zamanı ölçmesi sıcaklıktan bağımsızdır. Bu gerçek, teoriyi desteklemekte midir yoksa çürütmekte midir?

Kimyasal bir dönüşüm olan P_r'nin P_{fr}'ye dönüşmesi sıcaklığa bağlı olmalıdır. Bitkinin zamanı ölçmesinin sıcaklıktan bağımsız olması gerçeği, dönüşüm oranının bitkinin geçen zamanı ölçmede kullandığı faktörlerden değildir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER:

14.10. **A** stünundaki açıklamanın B sütunundaki hormon eşleniğini bulunuz.

A	**B**
1. Senesens (yaşlanma) uyarıcı	(*a*) Etilen
2. Apikal baskınlığı düzenleyici	(*b*) Absisik Asit
3. Nişastanın hidrolizini etkiler	(*c*) Giberellin
4. Sürgünün karanlık tarafında yüksek konsantrasyonda bulunur	(*d*) Oksin
5. Sapa kalkmaya neden olur	
6. Dormansiyi korur	

14.11. Fitokrom bitki tarafından gölgelenme şeklinin saptanmasında kullanılır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.12. Etiyole edilmiş bitkiler yeterli klorofil üretemezler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.13. Sarılık (chlorosis) düşük karbondioksit kaynağı nedeniyle oluşmaktadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.14. İrlanda'da patates kıtlığına bir virüs neden oldu.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.15. Hayvanlarda tümörler, bitkilerde büyümeyi engelleyici toksik maddeler tarafından oluşturulur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.16. Pas hastalığı çim bitkilerinde demir eksikliği ile ilişkilidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.17. Uzun gün bitkileri mutlaka kritik süreyi aşmayacak kadar karanlığa maruz kalmaları gerekir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.18. P_{fr}, fitokromun daha stabil formudur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

14.19. Oksin ve giberellinler hücre uzamasını sağlarlar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

14.10. 1-*a*; 2-*d*; 3-*c*; 4-*d*; 5-*c*; 6-*b*

14.11. (*a*)

14.12. (*a*)

14.13. (*b*)

14.14. (*b*)

14.15. (*b*)

14.16. (*b*)

14.17. (*a*)

14.18. (*b*)

14.19. (*a*)

KISIM V

Hayvan Biyolojisi

BÖLÜM 15

Homeostaz: Fizyolojik Fonksiyonların Regülasyonu

15.1 Genel Bakış

Hem canlı hücreler, hem de daha büyük çok hücreli organizmalar nispeten dar bir aralık içinde yeterli koşullar içerisinde işlev görebilir. Eğer bir hücre içindeki sıcaklık 60°C'yi geçerse, hücre kendi hayati fonksiyonlarını sona erdirir. Yüksek sıcaklıklarda, hücrenin yağ ve proteinleri yıkılır ve hücre parçalanır. Çok düşük sıcaklıklarda, donma ve buz kristallerinin oluşumu hücrelerin fonksiyonel ve hatta yapısal bütünlüğünü tehdit eder.

Aynı sıcaklık aşırılıklarında olduğu gibi, pH, iyon konsantrasyonu ve şeker seviyelerindeki dalgalanmalar canlı hücreyi tehdit eder. Son derece karmaşık moleküller birbiriyle ilişkili çeşitli fonksiyonları yürütmek için belirli şekillerde düzenlenmiş ve bunun sadece desteklenen ortamlarda yapılabileceği kolayca görülmüştür. Bir hücrenin mikro ortamı hücre zarı tarafından belirlenir. Hücre zarının geçirgenlik özellikleri, hangi iyonların girdiğini, hangi maddelerin çıkarıldığını ve belirli bir ortamda membranın seçici doğası hangi iç koşullarla sonuçlanacağını kontrol eder. Başarılı bir şekilde belirli bir doğal yaşam için uyarlanmış olan hücreler, sabitliği makul bir derecede sağlamak için iç bölmesinde dalgalanmaları kontrol etmek için bir yetenek göstermektedir. Bu sabitliğin korunmasına *homeostaz* denilir. Yaşayan dünyada, süreklilik statik bir konu değil ancak dinamik bir olgudur. Belirli bir özelliği güçlendirmek ya da bazı materyal konsantrasyonunu yükseltmek için eğilimi kuvvetler özelliğini zayıflatmak veya konsantrasyonunu azaltmak için eğilimi güçlere karşı dengelenir. Dinamik 'kararlılık' bütün organizmalar içinde bir dengeyi korur. Bu denge ya da kararlı durum, hücre, organizma ve hatta nüfus düzeyinde fizyolojinin (işlev) tüm yönleriyle tek ve en önemli birleştirici özelliğidir.

Homeostaz en yoğun çok hücreli hayvanlar, özellikle de omurgalılarda çalışılmıştır. Ancak hayatın her düzeyinde çalışır durumdadır. Homeostazı korumak için geçen bu süreçler *homeostatik mekanizmalar* olarak bilinir.

Tarihsel olarak, Hipokrat hastalıktan, sağlığı rahatsız eden ve doğal güçler tarafından tedavi edilen bir inanış olarak bahsetti. Yunanlı doktorun bu kavramı, kendi adını taşıyan hekimin yeminini ilk formüle eden anormalliğe karşı doğal bir eğilim ve patolojik değişikliğe karşı bir direnci fark etmiştir. Ancak Claude Bernard (1813-1878) homeostaz kavramının babası olarak kabul edilmektedir. Bu Fransız doktor 19. yüzyılın ortalarında bir dizi zekice tasarlanmış laboratuvar incelemeleriyle deneysel bir bilim olarak fizyolojiyi geliştirdi. O zaman onun yazıları iç ortamda sürekliliğin önemini vurguladı. O, vücuttaki her hücrenin hem besleyici hem de destekleyici bir sıvı içinde bulunduğunun farkındaydı. Kan ve lenfle yakından ilişkili olan bu doku sıvıların büyük bir çoğunluğu *iç ortamı* oluşturur (bk. Bölüm 18). Bernard ünlü özdeyişi olan "La fixite´du milieu inte´rieur est la condition de la vie libre" ifade etmiştir. Bu kolayca "özgür yaşam için ortamda süreklilik gereklidir" olarak tercüme edilebilir.

Homeostaz terimi ilk olarak, özellikle sindirim sistemi ve onun kontrol hareketleri ile ilgilenen bir Amerikan fizyoloğu olan Walter B. Cannon (1871-1945) tarafından kullanılmıştır. "Vücüdun Bilgeliği" adlı genişletilmiş bir çalışmada, Cannon, iç süreklilik sağlayan bir metabolik bilgeliğin evrimsel bir gelişim olan homeostazın özünü açıkca yakalamıştır.

Cannon, Bernard tarafından açıklanan sabitliği isimlendirmiş ve sabitliğin dinamik yapısı hakkındaki anlayışımızı genişletilmiştir. O, sıcaklık gibi olayları düzenlemek için birbirlerine karşı dengede tutan homeostatik mekanizmaları tarif etti ve onları evrimsel terimlerin içine attı.

O, özellikle memeli organizma üzerinde korku ve öfke etkileriyle ilgilendi. Bu duygusal tepkilerin çalışmaları, yani sindirim süreçleri ve bu süreçlerin üzerinde duyguların etkilerini düzenleyen otonom sinir sisteminin rolü takdir gördü. Kısa süre sonra otonom sinir sisteminin iç sürekliliğin korunması ile ilgili tüm homeostatik olayları düzenleyen temel bir rol oynadığını fark etti. Öncüllerinden daha anlayışlı olan bir yaklaşımda, Cannon organizmadaki kararlı durumun içindeki karışıklığın organizma içindeki değişikliklerin yanı sıra dışarıdan gelen değişikliklerden de doğabileceğini anladı. O, kısa süreli kas aktiviteleri sonucunda oluşan ısı eğer ortadan kaldırılmazsa, bu üretilen ısı proteinlerinin koagülasyonu için yeterli olduğunu belirtmiştir. Bu nedenle, organizma içindeki aktivite sırasıyla iç çevredeki çarpışma ve dış ortam üzerindeki değişiklikler homeostatik mekanizmalar üzerine büyük bir zorlama oluşturabilir.

Cannon ayrıca, homeostazın sinir ya da endokrin sistem gibi tek bir birleşik bir sistemin sorumluluğunda olmadığını fakat vücudun tüm organ sistemleri, iç istikrar etkisi kordinasyonu ile çalıştığını fark etti. Ayrıca, daha fazla "gelişmiş" belirli bir grup ya da organizmanın evrimsel aşaması, daha ustaca yapılmış ve karmaşık homeostatik aparatı ifade etmektedir.

Onun *sempatik sinir sistemi* (SNS) yanı sıra endokrin yapısı ile ilişkili uzun süreli araştırmalarında, Cannon *adrenal medullanın*, özellikle acil durumlarda (tehdit) hayvanların hazırlanmasında bulunduğunu keşfetti. Öte yandan, *parasempatik sinir sistemi* (PNS) sakin koşullar altında gerçekleştirilen büyüme fonksiyonları (beslenme, içme, uyku, vb.) ile ilgili reaksiyonları kontrol eder. İki sistem, SNS ve PNS, iç organların istemsiz tepkilerini kontrol eden sinir sistemi içinde otomatik ve nispeten hızlı alt sistemi oluşturmaktadır. Bu otonomik sinir sistemi, sinir sisteminin diğer bölmeleri içinde ince ayar koşullarına bağlı olan esas bir motor aletidir.

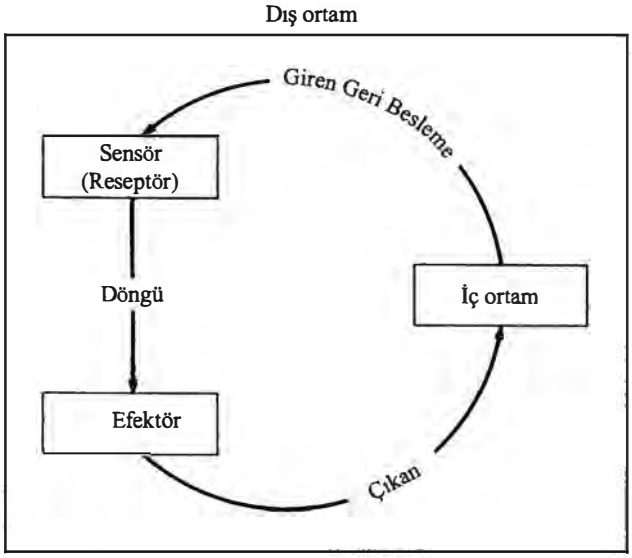
Organizma bir tehdit algıladığında, bu acil duruma döner ve SNS devreye girer. Sempatik sinir aksiyonun *nörohümoral* (sinir kimyasalı) madde, *norepinefrin* (*nöradrenalin*) ve daha az ölçüde *epinefrin* (*adrenalin*) aracılığıyla uyarılması, acil durum ve vejetatif (parasempatik) sisteminin etkinliğini kırmak için vücudu hazırlamaktadır. Acil müdahale, savaş ya da kaç tepkisine dönüşmüş olur çünkü hayvan tehlikeye tepki göstermek için tehditden kaçar ya da köşeye sıkıştığında tehdide karşı mücadele eder.

Acil durum bittikten sonra, SNS aktivitesi azalır ve PNS'nin sinir deşarjı artar. Bu, vücut üzerinde yatıştırıcı etki yaratır ve acil ayarlamaların bitmesini sağlar. Acil yanıtlar, PNS aktivitesini baskılar, bu yüzden büyüme dönemlerindeki PNS aktivitesinin artışı SNS aktivitesinin azalmasıyla ilişkilidir.

15.2 Geri Besleme Kontrolü

Sürekliliği korumak sadece, var olan duyarlılığı değiştirmek için ya da bir farkındalık durumunda mümkündür. Doğrulanmadan önce sapmalar tespit edilmelidir. Fizyolojik durum içerisindeki değişikliklerin gerçekten bulunması, belirli çevresel değişikliklere duyarlı olan yapılar olan reseptörler tarafından kontrol edilir. Değişiklikler, değişen durumun reseptör sinyal varlığına neden olan uyaranlardan oluşmaktadır. Reseptörün sinyali genellikle homeostatik sisteme katılan tamamlayıcı mekanizmaları aktive eden bir elektrik uyarısıdır.

Geri besleme bir sürecin izlenmesi veya denetimi anlamına gelir. Genel olarak, bu herhangi bir işlem sonucunda A' dan B maddesinin oluşturulmasına yol açar ve ilk işlemdeki A'nın düzenlenmesi gibi koşulları içerir. Böyle bir bağlantı, bir devre gibi ifade edilebilir: A↔ B. Eğer B, A'yı baskılama eğiliminde ise, o zaman kontrol döngüsü (devre) *negatif geri besleme* olarak bilinir. Eğer B, A'yı arttırma eğiliminde ise, o zaman kontrol döngüsü *pozitif geri beslemeyi* oluşturmaktadır. Açık olarak, reseptörler geri besleme sürecinin ayrılmaz bir parçasıdır, çünkü ilk işlemdeki bir değişikliğin saptanması geri besleme devresini aktive eder.



Şekil 15.1 Homeostatik döngü

Sadece değişikliklerin kontrolü ve aşılabileceği karşıt güçlerin biçimlendirilmesi ile oluşan, Homeostaz negatif geri besleme mekanizmaları ile büyük ölçüde korunur. Diğer taraftan pozitif geri besleme, sürekli değişim ve belirli sapmaların büyümesi sonucunda oluşur.

ÖRNEK 1 Sindirim enzimi, *tripsin* tripsinojen olarak adlandırılan aktif olmayan bir zimogen (ön-maddesi) olarak pankreasta üretilmektedir. Bağırsak duvarından doğan ikinci bir enzim aktif enzim tripsini oluşturmak için tripsinojenin ucundan küçük bir kısım keser. Bir kere oluştuktan sonra tripsin, daha fazla tripsinojeni tripsine dönüştürmek için hareket eder ve bağırsak içindeki çoğu tripsinojenin aktif tripsin olana kadar devam eder. Böyle kademeli bir etki, yani ilk değişikliğin daha fazla değişikliği etkilemesi tipik bir pozitif geri besleme örneğidir.

Negatif geri besleme, bir evin ısıtmasının kontorlü gibi fiziksel sistemlerde kolayca anlaşılabilir. Bu fiziksel sistemler algılama cihazları ve geri besleme döngülerini kullanırlar ve *servomekanizmalar* olarak bilinir.

ÖRNEK 2 Termostat adı verilen bir algılama cihazı bir fırının açma veya kapanmasını içeren bir devre parçasından yapılır. Ortam sıcaklığı belirli bir seviyenin altına düştüğünde, termostat devreyi tamamlayarak fırını açmak için ayarlanır. Sıcaklık artar ve daha sonra kritik bir değeri aşarsa, termostat fırını kapamak için devreyi keser. Bu tür bir düzenleme, oda sıcaklığının bilgisi, giriş, fırından ısı çıkışına neden olan nispeten kararlı bir sıcaklık aralığı sağlar.

Servomekanizmaların ve homeostatik kontrolün temel geçerliliği bilgidir. Homeostazdaki iç ortam bozulması, reseptöre bilginin gelmesiyle oluşur. Reseptörden bir mesaj *efektörü* etkinleştiren bir devre boyunca gönderilir. Efektör iç ortamı orijinal durumuna döndürmek için çalışır (bk. Şekil 15.1).

15.3 Sıcaklığın Düzenlenmesi

Homeotermi (endotermi) sabit vücut ısısını korumak için bazı hayvan gruplarının kapasitesidir. Kusurlu ifade edilmesiyle beraber, ilk olarak sürüngenlerde gözlenmiştir. Ancak kuşlar ve memelilerde, çevre sıcaklık dalgalanmalarının geniş bir yelpazesi boyunca vücut sıcaklığını sabit tutmak için son derece hassas yapılar bulunur.

Homotermlerde sıcaklığın korunması önemsiz bir özellik değildir ve bu önemli bir ilerleme olarak değerlendirilir. Homotermlerle omurgalılar bu özelliğin eksikliği bakımından tezatlık oluşturur ve omurgalılar *poikilotermler* (ektotermler) olarak bilinir. "Soğuk kanlı" olarak bilinen poikilotermlerde aslında yüksek veya düşük olabilen dış çevre sıcaklığı ile iç vücut sıcaklığı bir denge göstermektedir.

Homotermler çevrenin sıcaklık dalgalanmalarından bağımsız ve bu toprakların başarılı bir şekilde kazanılmasına yardım eden önemli bir evrimsel ilerleme olmuştur. Bir kurbağa ya da semender, dünyanın kuzey bölgelerinde uzun süren kış sırasında metabolik olarak hareketsiz hale gelirken, genellikle 37 °C ile 40 °C arasında değişen iç vücut sıcaklığı ile çoğu memeliler ve kuşlar faaliyetlerini yürütmek için serbesttirler.

Homotermlerin bağımsızlığının arttırılması, yüksek iç sıcaklığın nispeten korumasına doğrudan bağlıdır. Karada veya havada hareket, suyun kaldırma kuvveti tarafından desteklenmediğinden, daha fazla enerji harcanmasına neden olur. Homotermlerin nispeten yüksek ve sürekli vücut sıcaklığı, yüksek enerji çıkışları üreten aktif bir metabolizma hızını destekler. Bu enerji çıkışları zorlu gıda tedarik görevleri, eş seçimi, güvenliğin korunması, vb. olaylara kanalize edilir.

Hayvan ısısının ana kaynağı kas kasılmasıdır. Kaslar kasıldığı zaman, kendi yakıtının parçalanarak kasılmanın mekanik enerjisine dönüşmesi sonucunda yüzde 30'dan fazla enerji açığa çıkarken, yüzde 70 veya daha fazlası ısıya dönüştürülür. Bu aslında son derece verimli bir süreci oluşturmaktadır çünkü son derece verimli olarak kabul edilen bir buhar makinesi bile yaklaşık yüzde 25 verimlilikle çalışır. Ayrıca, mekanik motorda enerjik bir drenaj olarak algılanan ısı, homotermlerde homeostatik sistemler için bir araçtır.

Sıcaklık kontrolü için homeostatik mekanizmalarının pek çok seviyesi bulunmaktadır. Belki de vücut soğutulması için en çok gözden kaçan özellik, ısı kaynağından kaçışı içeren davranış modelidir. Sıcak havalarda, çoğu memeli gölge arar. "Sadece deli köpekler ve İngilizler öğle vakti güneşin altına çıkarlar." Buna ek olarak, fiziksel aktivitede belirgin bir azalma meydana gelir. Kas kasılması hayvan ısısının önemli bir kaynağı olduğu için, fiziksel aktivitenin bastırılması sıcaklık daha da artmasını önlemek için çok önemlidir. Üçüncü bir davranışsal yanıt giyim seçimidir. Gevşeklik ve renk ısının dağılımına yardımcı olur (beyaz, ısı ve ışığı yansıtma eğilimindedir).

Vücut kendi yüzeyinde ısı kaybeder, bu nedenle dışarıya atıldığı yerden ısı yüzeye getirilmelidir. Kan vücut ısının büyük bir kısmını taşır. Aşırı sıcak koşullarda, deri ve bazı iç yapılardan reseptörleri deri yüzeyindeki genişlemiş kan damarları geri-besleme döngülerini aktif hale getirir böylece yüzeyin kan hacmi artmış hale gelir. Dönen kan daha da soğutulması için yüzeysel damarlara doğru yolunu değiştirir. Isı daha sonra üç fiziksel yol ile kaybolur. Isı, havanın bir ortam içinde vücut yüzeyinden ilerleyen elektromanyetik enerji dalgalarını içeren *radyasyon* ile kaybolabilir. Ayrıca ısı, ya soğuk hava ya da su ile doğrudan temas yoluyla ısı transferi içeren *taşıma*, yoluyla kaybolabilir. Son olarak ısı, vücudun içinden çıkan ısıyı devamlı olarak uzaklaştırmak için yüzeydeki daha önce geçen hareketli su ve hava akımlarını içeren *konveksiyon* ile kaybolabilir.

Eğer ısının uzaklaştırılması sıcaklık sabitliğini korumak için yeterli değilse, *ter bezleri* bol miktarda tuzlu sıvı (ter) salgılar. İnsanlarda, ter bezleri deriye bolca dağılmış ve büyük miktarlarda ter, soğutma ihtiyaçlarına uygun olarak üretilebilir. Bölüm 2'de incelendiği gibi, terin buharlaşması büyük bir soğutma etkisi ile sonuçlanır çünkü 1 g H_2O (sıvı) buharlaşmasında 540 cal emilir. Açıkçası, hava nerede su buharı ile doymuşsa orada buharlaşma meydana gelmez, soğutma kontrol edilir. Terlemeye evaporatif soğutma eşlik etmediğinde sıcak, nemli günlerde, özellikle rahatsız olmamızın nedeni budur.

Bazı hayvanlar, köpek gibi, dil ve ağız parçalarını büyük bir buharlaştırıcı soğutma cihazı olarak kullanırlar. Soluma sırasında, köpek hava ve nemli zar yüzeyleri arasındaki değişimi artırır ve böylece, soğutma etkisi artar. Sıçan ve farelerin deri üzerinde ter bezleri eksikliği nedeniyle, buharlaşmanın soğutma etkilerini arttırmak için birbirlerini yalarlar. Hem soluma hemde yalanma sıcaklık artışı ile artan bir davranıştır. Bu durum, sıcaklık dengesinin, bu tepkilerin gelişimi için temel olduğunu göstermektedir.

Vücudunun ısıtılması için çoğu mekanizma soğutma işlemlerinin tersidir; ancak çoğu ısıtma işlemi için özeldir. Memeliler kalınlığını arttırmak için kürkle (tüy) kaplanan bir mekanizmaya sahiptirler. Bu *piloereksiyon* içerir, her bir saçın kökününde bulunan piloerektör kasların kasılması sonucunda tek tek kılların dikilmesi meydana gelir. Korkunç bir şey duyduğunuz zaman, boynunuzun arkasındaki deride ''yavaşça ilerleme" hissedersiniz, hem korku hemde duygusal tepkiler piloereksiyonu tetikleyecektir. Boyutlarını çok büyük ölçüde artmak için kendi kürklerini kabarttığı zaman kediler özellikle tehditkar görünler. Piloerek-

siyon sırasında yalıtım tabakasının kalınlığındaki bir artış, saç veya kürkte bulunan örgü içerisindeki sabit havanın tutulması sonucunda olur.

Piloereksiyon ve kanın manevraları gibi davranış ayarlamalarının yetersiz kalması durumunda, benzersiz bir yanıt olan *titreme* meydana gelebilir. Titreme, kısa bir süre içinde büyük bir ısı üreten, nispeten koordineli olmayan bir seri kas kasılmadır. Piloereksiyon gibi, yüksek sıcaklık koşulları altında çalışan basit bir mekanizma değil, aşırı soğuğa karşı eşsiz bir uyum olarak gelişmiştir. Titreme beyin organizasyonunun düşük bir düzeyde kontrol edilen bir refleksidir (bk. Bölüm 22). 30°C altındaki bir vücut sıcaklığında, titreme refleksi durur. Kriyocerrahi, normal vücut sıcaklığı ile ilişkili bir dizi komplikasyonları önlemek için bu sıcaklıkta düşük metabolizma hızından istifade eder.

15.4 Kan Şekerinin Düzenlenmesi

Glukoz, kan içinde bulunan başlıca karbonhidrat ve vücudun birçok organı için, primer yakıttır. Glukoz vücudun tüm bölgelerine plazma yardımıyla taşınır. Bazı bölgelerde, bu kapiler yatak üzerine çıkarılır ve bir enerji kaynağı olarak doğrudan kullanılır. Diğer bölgelerde, glukoz içeriye alınır ve glikojen olarak depolanır (bk. Bölüm 5) ve yağ asitleri gibi yüksek enerjili ara maddelere dönüştürülür.

Adipoz dokusunda glikoz, yağ asitlerinin sentezi için ham madde (*lipogenez*) hem de kararsız yağ asitlerini daha stabil nötr yağlara dönüştürmek için gerekli olan aktifleştirilmiş gliserol sağlar (*esterifikasyon*).

Kan şekerinin dikkatli düzenlenmesi homeostazın tek başına önemli bir yönüdür. Glukozun merkezi kullanımı, ikmali ve tüm metabolik yakıt dağıtımı ve kan şekeri seviyesi keskin değişiklikler ciddi performans ve sağlık kayıplarına neden olabilir ve hatta hayatın kendisi tehdit edebilir. Düşük kan şekeri seviyelerinde, baş dönmesi ve beyin ile ilişkili işlev bozuklukları ortaya çıkar. Bu, yakıt olarak beynin güvendiği glikozun sonucudur. Glukoz düzeyi 100 ml kanda 80-110 mg olduğunda normal kabul edilir, kan akımı kapilere doğru gerçekleşir. Kan şekeri uzun vadeli yükseldiğinde, retina hasarı ve nihai körlük, böbrek hasarı ve enfeksiyona duyarlılık ve hatta kangrene neden olabilir. Damar hasarları, glikozun sabit durum seviyesinin bozulması ile ilişkilidir.

Kan şekerini istikrarlı bir hale getirmek için farklı hormonlar uyum içinde hareket eder ancak bu hormonların en önemlisi *insülin* peptididir. İnsülin karbonhidrat homeostazını koruyan hormonlardan biridir; kullanımı teşvik ederek kandaki şeker düzeyini azaltır, depolar ve glukoz depolarının metabolik dönüşümünü sağlar.

İnsülin kan şekeri düzeyine son derece duyarlıdır ve sürekliliği sağlayan bir negatif geri besleme devresinin efektör parçasıdır. Kan şekeri düzeyi kısa sürede yükselmeye başladığında, pankreas adacık dokusunun β hücreleri (bk. Bölüm. 21) insülin sentez ve salınımını arttırır. Kanda artan insülin titresinin etkisi glukoz konsantrasyonunun bir azalmasıdır. İnsülin aracılığı ile bu düşüşü üreten reaksiyonlar aşağıda listelenmiştir:

1. Karaciğer glikojen oluşumunun artması karaciğerde depolamaya teşvik bir enzim olan glikojen sentetazın insülin kaynaklı artışından etkilenir;
2. Kas ve yağ hücrelerinin artan glikoz geçirgenliği, bu dokulardaki akan kandan glikozun kaldırılması ile sonuçlanır;
3. Artan glukozun oksidasyonu, serbest glukoz kaynağının azaltılması ile sonuçlanır; ve
4. Amino asitlerden proteinlerin artan sentezi, yakıt olarak amino asitler yerine karbonhidratların kullanılması sağlanır.

İnsülin üretme yetersizliği, yeterli insulin azlığı, ya da insülinin tedaviye cevap vermeyen etkileri bir hastalığa diyabete, (*diabetes mellitus*) neden olur. Oldukça sık olarak, bu hastalık erişkin (olgunluk başlangıçlı diyabet) döneminde başlar ve diyet, egzersiz ve daha ciddi durumlarda pankreas dokusunun insülin üreten adacıkları ağızdan uyarıcılarla tedavi edilebilir. Hastalığın bu hafif biçimi, aynı zamanda *insüline bağımlı olmayan diyabet* olarak adlandırılır. Daha ciddi olan erken yaşta başlayan gençlik diyabetidir ve çoğunlukla insülin enjeksiyonu ile tedavi edilir, buna *insüline bağımlı diyabet* adı verilir. İnsülin ya enjekte edilebilir ya da deri altına devam eden bir damlatma cihazı yerleştirilir. İnsülin ağız yoluyla alınmaz çünkü ne yazık ki sindirim sistemi tarafından parçalanır.

Bazı hormonlar doğrudan veya dolaylı olarak kan şekeri düzeyini etkileyebilir. Prolaktinin olası istisnası hariç, incelenen tüm hormonlar insüline karşı kan şekeri üzerinde etkileri vardır; yani onlar depolardaki şekeri harekete geçirme eğilimindedirler ve şekerin kandaki düzeyini artırırlar. Bu hormonların en önemlilerinden biri epinefrindir. Epinefrin, savaş ya da savaşa tepki sırasında adrenal medulladan bolca salınır. Hedef organları, karaciğer ve daha az bir ölçüde iskelet kasıdır. Epinefrin, glikojenin glikoza parçalanmasını katalizleyen fosforilaz adlı enzimi aktive eder.

Adrenal korteksten salınan bir grup steroid hormon kan şekeri düzeyini yükseltmek eğilimindedir. *Glukokortikoidler* olarak bilinen, *kortizol*, *kortizon* ve *kortikosteronu* içermektedir. En önemli görevleri, *glukoneogenezizin* artışı, amino asit ve diğer karbohidrat olmayan maddelerin glikoza dönüşümüdür. Yağ asitleri gibi karbohidrat olmayan kaynaklar steroid etki süresi esnasında artan miktarlarda kullanılır; bu kan şekerini koruma eğilimi göstermektedir. Adrenal steroidler de savaş ya da savaşa tepki, stres ve özellikle de açlık ile ilişkilidir.

Tiroid bezinden salgılanan *tiroksin* ve hipofiz bezinden salgılanan büyüme hormonu *somatotropin* (STH) insüline antagonistik (karşı) olarak hareket etme eğilimindedir. Pankreatik adacık doku hücrelerinde üretilen *glukagon*, aynı zamanda, bir insülin antagonisti olarak görev yapar. Fakat glukagonun kas üzerinde hiçbir etkisi yoktur ve sadece karaciğerde glikojenolizi teşvik etmektedir.

Kan şekeri düzenlenmesi diğer karbonhidrat metabolizması veya lipit ve protein metabolizması yollarından bağımsız olarak devam etmez. Bölüm 5'te bahsedildiği gibi, önemli metabolik yollar oldukça birbirine bağlıdır. Bir bileşenin düzenlenme zorunluluğu, diğer yolların bileşenlerindeki değişiklikleri içerir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

15.1. Claude Bernard meraklı bir tiyatrocuydu. Bir akşam, şeker analiz etmek için bir tavşanın karaciğerini dışarı çıkarıp inceledi. Ancak, o analizi tamamlayamadan önce tiyatroya gitmek zorunda kaldı. Döndükten sonra, o kimyasal testlere devam etti ve şeker seviyesini haddinden fazla yüksek olduğunu buldu. Bu gözlemden, Bernard ne gibi sonuçlar çıkarabilir ve bu sonuçların temelini oluşturacak hipotez hangi homeostatik sistemdir?

Bernard karaciğer içinde saklı karbonhidrat bulunduğu ve bu depolanan malzemenin karaciğer içerisinde serbest glikoza parçalandığı sonucuna vardı. O "şeker öncüsü" anlamına gelen depolanan karbonhidratı, glikojen olarak adlandırdı. Kısmen karakterizasyonu ve bu polisakkaritin izolasyonundan sonra, Bernard bunun muhtemel işlevini fark etti— kan şekeri için bir depo olarak görev yaptığını buldu. Sindirim sistemindeki karbonhıdratlar, karaciğer tarafından alınır ve beslcme sırasında glikojen olarak saklanır. Kan şekeri düzeyinin düşüş dönemlerinde, karaciğer sürekli olarak glikojen depolarından glikozu az miktarda serbest bırakır. Bu şekilde, glikojen kan şekeri sabit durum seviyesini korumak için hizmet verebilir: beslenme sırasında kan şekerindeki artışı önlemek için karaciğer glikojeni arttığında bağırsak şekeri karaciğerde depolanır ve karaciğer glikojeni azaldığında beslenme arasında kan şekeri düzeylerini korumak için glikoz sağlar.

Bu iç ortamın sürekliliği kavramı Bernard'ın ilk anlayışı oluşturmuştur. Daha sonra vücut ısısının korunmasıyla ilişkili "sabitlik" kavramını geliştirmiştir. Vazodilatasyon (kan damarlarının genişlemesi) ve vazokonstriksiyon (kan damarlarının daralması) sırasında kan damarlarının sinir kontrolü keşifleri de Bernard tarafından yapılmıştır ve onun sıcaklık ayarlamaları ile ilgili yanıtları anlamasına yardımcı olmuştur.

15.2. Artan sempatik stimülasyonun neden olduğu değişiklikler arasında kalp atışının artış sıklığı ve gücü, kan basıncının artışı, kanın vücudun gövdenin iç organlarından kol ve bacak periferik damarlar içine doğru yön değiştirmesi, pıhtılaşma zamanı azalması, kan şekerinde keskin artışlar sayılabilir. Acil durumlarda ortaya çıkan öfke ya da korku duyguları, tehlike dönemi boyunca sürekli olarak sempatik yanıtı tetikleme eğilimindedir.

Tüm bu değişiklikler, doğrudan tehlikeye karşı organizmanın kapasitesini artırmaktadır. Nasıl?

Savaş ya da kaç durumlarında, sindirim gibi büyüme süreçleri askıda kalabilir; ekstremiteler de çok önemli hale gelir. Bu, kol ve bacaklara kanın manevrasını açıklar. Acil durumlarda, aynı zamanda vücudun yüksek enerji talebi artar ve atılması gereken yan ürünlerin üretimi artar. Kalp hızı ve gücündeki artış ve kan basıncındaki

yükseliş, glikozu yüksek seviyelerde sağlayarak ve atık ürünleri ortadan kaldırarak kanla beslenmiş aktif kasları korur. Son olarak, daha hızlı bir pıhtılaşma yaralanma durumunda belirgin bir değer taşımaktadır.

15.3. Vücut birçok homeostatik sistemden oluşmaktadır. Bu döngülerde en yaygın reseptörler nelerdir, söyleyebilir misiniz?

Sinirlerin özelleşmiş uçları vücudun en yaygın reseptörleridir. İlk olarak bir uyarıcı, reseptör üzerine harekete geçer ve tüm geri besleme devresi aracılığıyla, sinirin geri kalanı boyunca hareket eden bir uyarıcı dürtü kurar ve genellikle kasın uyarılması biter. Özel bir uyarıcı için eşik (bir darbe başlatmak için gerekli minimum yoğunluk) son derece düşüktür, böylece bir uyarıcı mevcut olduğunda geri besleme döngüsünü kolayca kapatılabilir.

Beynin hipotalamus bölgesindeki ozmoreseptörler, homeostatik geri bildirime iyi bir örnek oluşturmaktadır. Dehidrasyon koşulları altında, kanın ozmotik konsantrasyonu artar. Bu çözünen yüklü kan hipotalamusa doğru hareket ettikçe, düşükten daha yükseğe doğru çözünen konsantrasyon eşiği vardır ve orada reseptörleri uyarır. Bu özel devrede, antidiüretik hormon (ADH) üreten hipofiz, uyarılmış efektör olarak en arka lob bölgededir. Böbrekler üzerinde görev yapan hipofiz tarafından ADH' ın serbest bırakılması, idrar oluşumunu engeller. Bu eylemin sonucunda vücutta tutulan su hemen dehidratasyona karşı koyacak ve organizmayı orijinal sabit duruma doğru geri itecektir.

15.4. Soğuk çevresel sıcaklıklara karşı birçok yanıt, yüksek sıcaklık ayarı sırasında kullanılan mekanizmaların tersini içerir. Bu tersine çevirme mekanizmalarına neler dahil olabilir?

Davranışsal tepkiler, sıcak bölgeleri arayan (sıcak bir kayanın üzerinde güneşlenmek) ve artan motor aktiviteyi içerir. Aktivitede herhangi bir artış ısı üretme eğilimindedir. İnsanlar da yalıtım için kendi miktarını artırarak soğuğa cevap verirler. Birkaç kat tabaka bir tane kalın tabakadan daha verimlidir çünkü katmanlar arasında sıkışan havanın kendisi bir yalıtım tabakası oluşturur.

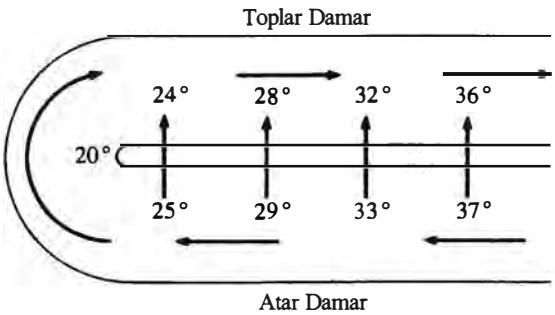
Kan yüksek bir sıcaklığa maruz kalma durumunda yüzeye taşınır ancak soğuğa maruz kalma sırasında kan yüzeyin altında tutulur ve vücudun merkezine daha yakındır. Bu çevre ısısını dağıtma eğilimini azaltır.

15.5. Fiziksel ve biyolojik sistemlerde, birbiri yanında uzanan fakat ters yönde hareket eden akımlar, *herhangi bir seviyede* bu iki akımın bileşenleri (oksijen, sıcaklık, vb.) bir denge oluşturma eğilimindedir. Bu balığın solungaçlarında kolayca görülür. Solungaç içinde oksijenini kaybetmiş kan, solungaç üzerinden geçen oksijenli su akışına ters bir yönde akar. Su solungaç boyunca geçerken, solungaçta su oksijenini kaybeder ve kana geçer; bu nedenle su içerisinde solungacın ön kısmında daha yüksek konsantrasyonu olan bir oksijen gradyanı oluşur. Düşük oksijen konsantrasyonu seviyesinde, oksijenini kaybetmiş kan solungacın arkasından girer ve suyun içerisinde oksijenin giderek artan daha yüksek konsantrasyon gradyanına doğru hareket eder. Her düzeyde kan ve su arasında bir denge kurulmuştur ve aynı zamanda kan solungacın ön kısmına ulaşır. Kanın oksijen miktarı solungaç içine giren suyun okisjen miktarına yakındır ve böylece yeniden oksijenlenir. Bütün bu süreç *ters akıntı çoklu sistemi* olarak adlandırılır.

Bir ters akıntı çoklu sistemi ısı kaybını azaltmak ve kanın ekstremitelerden hassas iç organlara taşınmasını önlemek için vücutta kullanılır. Bunun nasıl çalıştığını tahmin edebilir misiniz?

Şekil 15.2 görüldüğü gibi, bir komşu atar damar ve toplar damar merkeze dönen kanın sıcaklığını hissedilebilir şekilde düşürmeden soğuk bir ekstremiteye (bu durumda parmak) sıcak kanı getirmek için birlikte çalışabilir. Atar damar yoluyla ekstremiteye giren kan, kendi uzunluğu boyunca komşu toplar damardan geri gelen serin kan tarafından yavaş yavaş soğutulur. Ancak, soğuk uçtan geri hareket eden damar içindeki kan, atar damar içerisindeki kan tarafından ısıtılır. Böylece, herhangi bir düzeyde atar ve toplar damar içerisindeki sıcaklık oldukça yakın olduğunda bir gradyan kurulur ancak uca doğru ilerleme yapıldıkca nispeten keskin bir düşüş gerçekleşir. Bu düşük sıcaklıklarda sadece uç kısımda hem atar hemde toplar damar bulunur.

Ters akıntı değişimleri tüm ekstremitelerin temel özellikleridir. Kan akımı hızlı ve engelsiz olduğunda onlar en iyi şekilde çalışır. Diyabet gibi dejeneratif hastalıklarda, kan akışı engellenebilir ve ters akıntı değişimleri iyi bir şekilde çalışmayabilir.

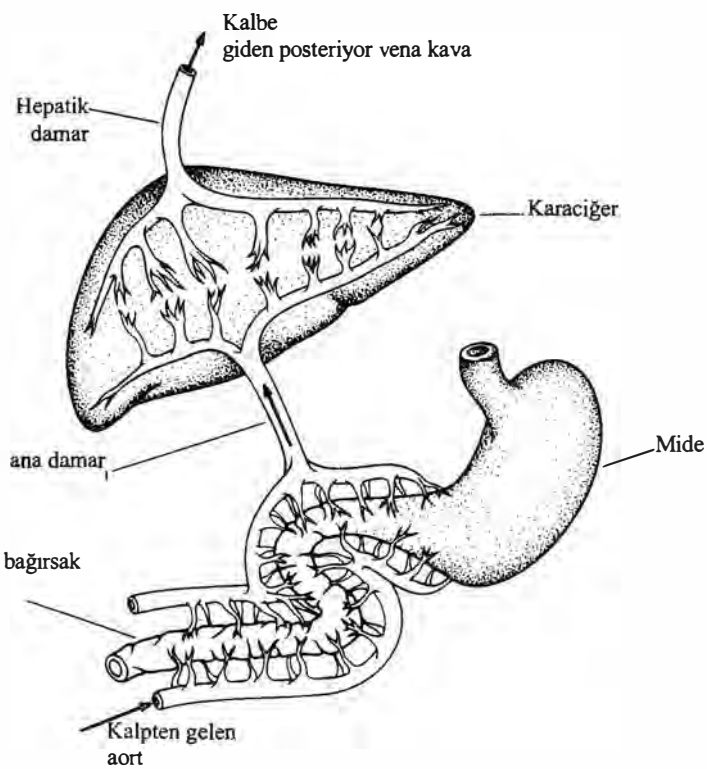


Şekil 15.2 Ters akıntı çoklu sistemi

15.6. İnsülin etkisine karşı hormonların çalışma yöntemleri nelerdir?

İnsülin kan şekerinin kullanımını, depolanmasını ve metabolik dönüşümünü artırmak için çalışır. Bu süreçler glikojenin glikoza parçalanmasının artmasına karşılık olabilir, yani epinefrin veya glukagon salgısı yoluyla oluşur. Bazı glukokortikoidlerin etkisi altında hücrelerin glikoz geçirgenliği düşebilir ve böylece kandan glikozun uzaklaştırılması engellenebilir. Bazı steroidler karbohidrat olmayan maddelerin glikoza dönüşümünü (Glukoneogenez) uyararak kandaki glikoz seviyesini korur ve böylece kan şekerinin okside olmasını engeller. Kortizol gibi bazı hormonlar, çoğu organda protein sentezini baskılayarak fazla miktarda amino asit serbest halde bulunur ve böylece yakıt olarak karbonhidrat bağımlılığı azalır.

15.7. Mide, pankreas ve bağırsağın dahil olduğu sindirim sisteminin kılcal yataklarından ayrılan kan daha büyük toplar damarlar ve kalbin içine gitmez onun yerine vücudun diğer bölgelerine gider. Bunun yerine, bu kan sindirim sistemi kılcal yataklarından karaciğer kılcal yataklarına doğru hepatik ana damarı (karaciğere kan temin eden damarlardan biri) olarak bilinen bir damar aracılığıyla taşınır (bk. Şekil 15.3).



Şekil 15.3 Hepatik ana damar sistemi

(İki kılcal yatağını bağlayan herhangi bir damar ana damar olarak belirlenir.) Hangi homeostatik fonksiyon bu sistemi gerçekleştirir?

Sindirim sistemini terk eden kan genellikle yemekten sonra bir süre için glikoz, amino asitler ve diğer yakıt metabolitleri ile yüklenir. Bu kanın genel dolaşıma hareket etmesi gerekir eğer metabolitlerin büyük bir konsantrasyonu iç ortama gönderilirse, bu durum homeostasis için gerçek bir tehdit oluşturur. Bunun yerine, kan fazla metabolitlerin uzaklaştırılabildiği ve depolanabildiği metabolik dönüşümler için büyük bir bölge olan karaciğerin fonksiyonel kanallarına aktarılır. Aşırı glikoz durumunda, yüksek insülin seviyesi altında glikojen oluşur (gıda alımı sırasında yükselen kan şekeri seviyesi ile indüklenmiş). Karaciğerden ayrılan ve devirdaim için kalbe dönen kan artık aşırı şeker yüklü değildir. Yağlar gibi diğer gıda moleküllerinin depolaması karaciğerde de meydana gelebilir. Bazı durumlarda, fazla olan metabolitler farklı moleküllere dönüştürülebilir. Amino asitlerin karaciğerde farklı bileşik tiplerine dönüştürülmesi muhtemeldir.

Sindirim sistemine yiyecek girmediği dönemlerde, karaciğer kan şekeri seviyesini korumak için glukoz moleküllerini serbest bırakır. Aynı zamanda egzersiz, depolanan karbonhidratı serbest bırakmak için karaciğeri teşvik edebilir. Bu reaksiyonlar glukagon ve adrenal korteksin glikokortikoidlerinin serbest bırakılmasını kilitlemiştir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

15.8. Negatif geri besleme orijinal değişikliğe karşı bir efektör içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

15.9. Homeostasis aslında statikdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

15.10. Claude Bernard glikojeni keşfetmiştir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

15.11. Kurbağa kendi çevresinin sıcaklık değişikliklerinden bağımsızdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

15.12. Bir ev fırını, homeostatik bir geri-besleme devresinin bir reseptörüne eş değerdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

15.13. Suyun buharlaşması ihmal edilebilir bir enerji alışverişi içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

15.14. Homeostatik mekanizmalar davranışsal tepkileri içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

15.15. Memeliler hangi şekilde soğuğa maruz sırasında yalıtım tabakalarının kalınlığını artırabilir?

15.16. Açlık koşulları altında, insülin düzeyi düşük mü yüksek mi olur?

15.17. Açlık koşulları altında, kortizon düzeyi düşük mü yüksek mi olur?

15.18. A sütunundaki açıklamalara en uygun olan hormonu B sütununda seçiniz.

A	B
1. Pankreastan insülin antagonisti	(*a*) İnsülin
2. Glukoneogenezi teşvik eder	(*b*) Kortizon
3. Yükselen kan şekeri ile yükselir	(*c*) Epinefrin
4. Bir polipeptid hormondur	(*d*) Glukagon
5. Etkili miktarda diyabet eksikliği	

15.19. Hangi iki koşul ters akıntı sistemi için gereklidir?

CEVAPLAR

15.8 (*a*)
15.9 (*b*)
15.10 (*a*)
15.11 (*b*)
15.12 (*b*)
15.13 (*b*)
15.14 (*a*)
15.15 piloereksiyon
15.16 düşük
15.17 yüksek
15.18 1–*d*; 2–*b*; 3–*a*; 4–*a*; 5–*a*
15.19 İki akım olmalı
(1) birbirine yakın olmalı ve
(2) ters yönde akmalı.

BÖLÜM 16

Hayvanlarda Beslenme ve Sindirim Sistemi

16.1 Besin Elde Etme

Bütün organizmalar fonksiyonları için gerekli olan enerjiyi sağlamak ve besin maddeleri gibi hazır yüksek enerji kaynağına ihtiyaç duyarlar. Yeşil bitkiler yaygın olarak ototroflar (kendi kendine beslenebilenler) CO_2 ve H_2O'ya benzer basit inorganik maddelerden güneş ışığının yardımıyla besin maddelerini sentezler (Bölüm 6). Mantarlar fotosentetik olmayan bakterilerde olduğu gibi yakın çevreden emilim ile besin maddelerini sağlar. Bununla birlikte bir hücreliler (Protista alemi içinde bir şube) ve hayvanlar (çok hücreli heterotroflar) genellikle organizmanın tamamını (av) veya bölümlerini içeren besin materyalini nispeten büyük parçalar halinde yutarlar. Büyük parçalı besin maddelerinin bu şekilde eldesi toplu yakalama olarak tanımlanır. Genellikle besin maddelerinin mekanik parçalanması için özel bir sistem mevcuttur, çünkü küçük parçalar daha kolay işleme tabii tutulur ve sindirilir. Bununla birlikte benzer sonuçlar kimyasal yöntemlerle başarılabilmektedir.

ÖRNEK 1 Şapkalı mantarlar gibi mantarlar genellikle ölü ve çürümüş materyal üzerinde yaşarlar. Böyle bir beslenme alışkanlığı *saprofitizm* olarak tanımlanmaktadır. Diğer mantarlar konakçı bir canlının dokularında veya üzerinde yaşarlar. Bu yaşam tarzı *parazitizm* olarak adlandırılmaktadır. Her iki durumda da emilim sayesinde çözünür materyaller mantarlar tarafından kolayca alınmaktadır. Mantarlar uzun, ince ve ipliksi bir ağ oluşturma eğilimindedirler. Mantarlar dallanabilir ve besin materyalleri üzerine tamamen yayılabilirler. Daha sonra mantarlar dışa doğru sindirim sıvıları salgılar. Bu sıvılar büyük besin materyallerini parçalar. Mantarlar hücre duvarı içeren hücrelerden meydana gelirler. Mantarlar besin parçalarını yutamazlar ve bu sebepten amiplerin yaptığı gibi iç besin vakuolleri oluştururlar. Parazitik olan mantar grupları aynı yolla canlı materyali parçalar.

Gıdalar kimyasal olarak tanımlanmış çeşitli besinleri içerirler. Bu besinler enerji üretimi kadar hücrenin yaşamını devam ettirmesi ve büyümesinde gerekli olan yapısal maddeler için materyal sağlar. Başlıca besin maddeleri karbohidrat, protein ve lipit içermektedir. Vitamin ve minerallere daha az miktarlarda ihtiyaç vardır. Proteinler başlıca amino asitlerinden dolayı bir yapı materyali olarak önemlidir (bk. Bölüm 3). Karbohidratlar ve lipitler daha çok enerji sağlarlar. Ancak her ikisi de özellikle hücre zarına katılımda yapısal bir rol yerine getirirler.

Herbivorlar (otçullar) olarak sınıflandırılan çoğu hayvan sadece bitkilerle beslenir. Karnivorlar (etçiller) olarak isimlendirilen diğer hayvanlar, hayvansal et ile sınırlandırılmış bir diyete sahiptir. İnsan gibi omnivorlar (hem otçul hem de etçiller) olarak bilinen diğer hayvanlar, hem bitkiler hem de hayvanlar ile beslenmektedir. Ne kadar çeşitli besin olursa muhtemelen o kadar beslenme ihtiyacı karşılanabilecektir. Ancak özellikle besinlerin içerdiği enerji dikkate alınmalıdır.

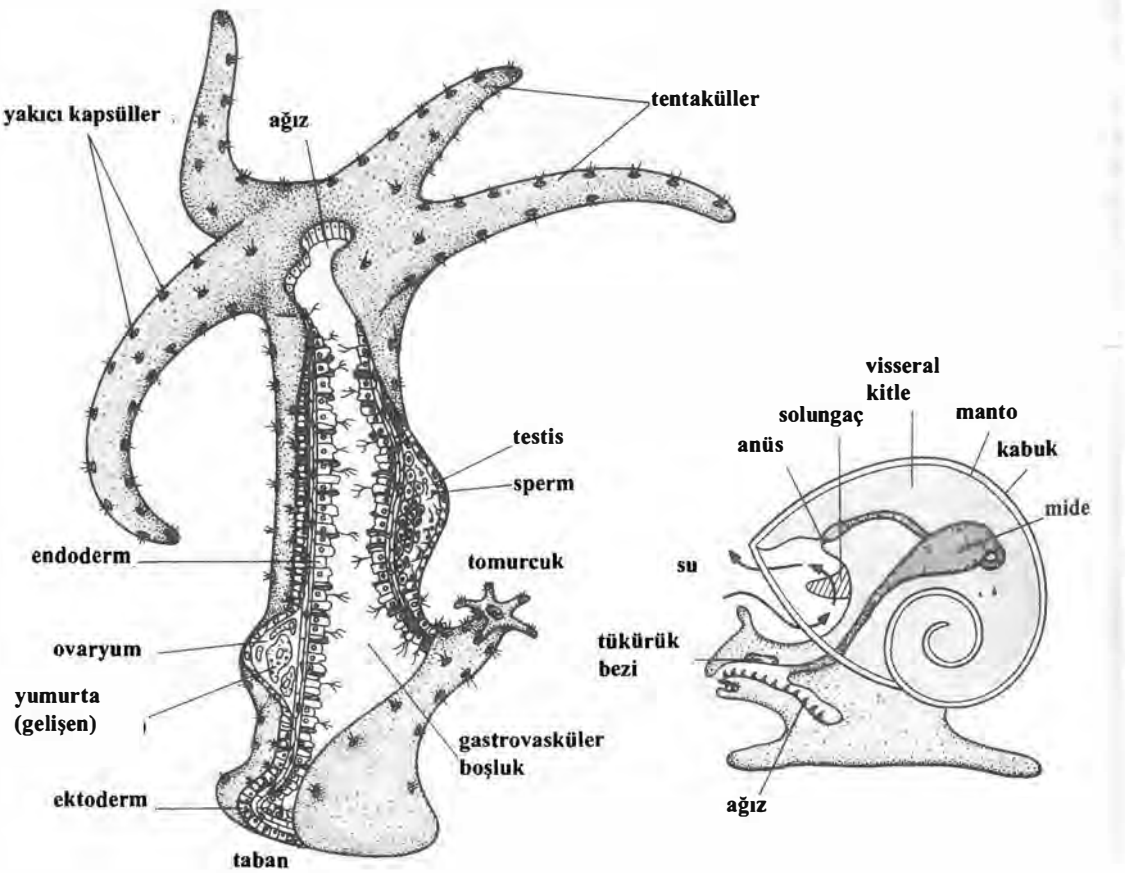
ÖRNEK 2 Büyük bir karnivor (etçil) yeraltında küçük bir yılana tuzak kurar. Önemli miktarda toprağı kazdıktan sonra yılanı yakalar ve onu yüzeye çıkarır. Ancak yılanın kalorik değeri onu yakalayan karnivorun harcadığı enerjiden daha azdır. Böyle bir beslenme modeli açıkça zarar vericidir.

Çoğu hayvan avlarını yakalamak için uygun donanımlara sahiptir. Bunlar son derece hızla koşmayı, avlanma bölgelerinde gizlenme kabiliyeti, kuvvetli çenede dişler ve iri önayakları içermektedir. Diğer organizmalar özellikle parazitik olanlar dokular içerisinde yaşama uyum sağlamışlardır.

16.2 Sindirim ve Emilim

Sindirim, sindirim sistemine besini getirmek için bir açıklık (*ağız*) ve artık besinin dışarı atılması için ayrı bir ikinci açıklığa (*anüs*) sahip hayvanların tek yönlü sindirim sistemiyle sınırlandırılmıştır. Bu sisteme tek-yönlü sindirim sistemi adı verilmektedir. Çünkü besin sadece ağızdan anüse doğru tek yönde hareket etmektedir. Sölenteratlar gibi ilkel gruplarda (örneğin iki tabakalı çok hücreli organizmalardan *Hidra* Şekil 16.1*a*'da gösterilmektedir) ve üç tabakalı yassı kurtlarda (örneğin *Planaria*), dışarıya bir tek açıklığa sahip olan gastrovasküler boşluk bulunur. Gastrovasküler boşluk muhtemelen daha az etkili bir düzeni olduğundan materyaller giriş ve çıkışta birbirlerine geçerler. Bu durum düz bir hat şeklinde özelleşmeyi imkansız hale getirmektedir.

Besin ağız-anüs yönünde sindirim sistemi boyunca özofagustan (yemek borusu) başlayan ve kalın bağırsağın sonuna doğru her bölge boyunca geçen kasılma dalgalarıyla taşınır. Bu kasılma zinciri doğal bir refleks olup, *peristalsis* olarak isimlendirilir. Materyallerin tek-yönlü hareketi sindirim sistemi boyunca bağlantı bölgelerinde *sfinkter* adı verilen özel halkasal kas kapakçıkları tarafından sağlanmaktadır. Bu sfinkterler özofagus-mide, mide-ince bağırsak aralarında ve anüste bulunmaktadır. Bir sfinkter kasıldığı zaman açıklık etkin biçimde kapatılır.



(*a*) Hidra (*b*) İstiridye

Şekil 16.1 Sindirim boşlukları

Sindirim sistemi kendi içinde:

1. Besin depolama
2. Yutulan besin yığınlarının mekanik olarak yıkımı
3. Besin materyalinin kimyasal olarak indirgenmesi için özelleşmiştir.

Yutma

Avın kavranması ve tutulması için adaptasyonların, sindirim sisteminin kuyruk ve anüsten ziyade ağızda bulunması hiç de şaşırtıcı değildir. Bu adaptasyonlar kuvvetli çeneler, keskin ve öğütücü dişler ve anüs yönünde besinleri ileten bir *farinksi* (yutak) içermektedir. Mekanik öğütme ağızda veya özel bir boşluktaki sindirim borusu boyunca ileri geri meydana gelmektedir. Bazı salyangozlarda farinkse bağlı testere benzeri bir yapı (*radula*) (Şekil 16.1*b*) besini daha küçük parçalara ayırmaktadır. Solucanlar, kuşlar ve diğer birkaç grupta, mide veya kursağın gerisinde sert kassı bir bölüm olan *taşlık* (gizzard) besinleri daha küçük parçalara bölmektedir. Bazı hayvanlar öğütme işlemini arttırmak için taş yutarlar. Yutulan taşlar taşlıkta bulunmaktadır. Bazı durumlarda taşlığın duvarları kalındır ve gerekli öğütme taşlığın bu yapısı sayesinde sağlanır.

Vertebratlarda (omurgalılar), dişler tutmak ve çiğnemek için birincil yapılar olarak gelişmiştir. Dişler kuşlar ve kaşık-gagalı memeliler haricindeki bütün vertebratlarda bulunan epidermal ve mezodermal yapılardan farklılaşmıştır. Her bir diş sert yapılıdır. En içte *pulpa* (kan damarları, sinirler ve diğer yumuşak dokular) içeren bir boşluk, önemli miktarda kalsifikasyona uğrayan kollajenden oluşan *dentin* ve en dışta *enamel* tabakasından meydana gelmektedir. Bu enamel dişlerin ısıran ve öğüten yüzeyini oluşturur. Enamel hemen hemen tamamen özellikle apatitçe ($Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$) zengin kalsifiye olmuş bir tabakadır.

İnsanlarda dişler alt ve üst çenede iki yarım ay biçiminde dizilmektedir. Her bir diş proksimal kök içine bağ doku ile kemiksi birer çıkıntı olarak uzanan her bir çenenin sığ çöküntüsü boyunca sıkıca bağlanmıştır. Kalanını tacın şekillendirdiği birçok dişte *kök* bulunmaktadır.

Dışlerin toplu olarak avı kavramak ve parçalamak, besini koparmak ve öğüterek daha yararlı boyuta indirgemek gibi görevleri vardır. Bu görevleri yerine getiren dişler boyut, şekil ve sayı bakımından çeşitlilik göstermektedir. Karnivor omurgalılar genellikle kesmeye ve koparmaya uyum sağlamış son derece sivri ve keskin dişlere sahiptir. Otçul beslenenler (herbivorlar) öğütmeye en iyi şekilde uyum sağlayan dişlere sahip olma eğilimindedir. Bitki hücreleri çok daha fazla selüloza sahip olmalarından dolayı çiğnemenin önemli miktarını hücre duvarlarını parçalamak için uygulamak zorundadırlar.

Ergin insanlarda toplam 32 diş bulunmaktadır. Çocuklarda görülen ilk oluşan dişler sayıca azdır ve büyüme süresince azar azar kaybolmaktadır. Her bir ergin çenesi ısırmak için kullanılan 4 adet kesici diş (*insisor*) içermektedir. Bunlar ok başına benzer şekilli ve yarım ayın ortasında bulunmaktadır. Bu dört diş, her iki taraftan da aslan ve kaplan benzeri karnivor hayvanlarda daha uzun olan keskin, koparmaya yarayan tek köpek dişi (*kanin*) tarafından çevrilmiştir. Çenenin arkasına doğru her bir tarafta bir çift küçük azı dişi (*premolar*) ve sonra daha büyük 3 tane azı dişi (*molar*) yer almaktadır. Bu küçük azı ve azı dişleri besinleri ezmek ve öğütmek için uyum sağlamış geniş yüzeylere sahip düzleşmiş ve çıkıntılı dişlerdir. Alt çenedeki 16 tane diş, üst çenedeki 16 tane diş ile eşleşmektedir. Isırma ve çiğneme süresince, alt ve üst çenedeki dişlerin mükemmele yakın kapanması etkili bir biçimde besinin mideye iletilmesi işleminde hayati önem taşımaktadır. Kapanmama durumu ise acıya sebep olduğu kadar besinlerin sürecini de kötü etkilemektedir.

İnsanlarda dişler sık sık çürümeye maruz kalmaktadır. Bu çürüme ağrı, enfeksiyon, apseye sebep olabilir ve sonunda diş kaybedilebilir. Ağızdaki yüksek şeker seviyesi ve bakteriler, pH'ı değiştirir ve beslenme azalır. Bütün bunlar dental patolojiyi meydana getirmektedir. Diş çürümesi dişin kalsifiye olmuş kristalini eritmektedir. İçme suyuna flor eklenmesi, tahminen dişin kristal yapısını kuvvetlendirerek ve zararlı asitlerin üretimini azaltarak diş çürümesinin oluş derecesini azaltmaktadır.

Büyük yığınlar veya partiküller yakalamayan ve sindirmeyen hayvanların sindirim borusunda önemli değişimler meydana gelmektedir. Böceklerin çoğu kan gibi sıvılarla yaşamlarını sürdürmektedirler. Bunlar genellikle anterior uçlarının bileşenleri olarak özel delme aletlerine sahiptirler.

ÖRNEK 3 Sivrisineklerde ağız elemanları bir tüpün içinde özel bir tüp şeklinde düzenlenmiştir. Konağın derisi delinir ve pıhtılaşmayı önlemek için bir antikoagulan enjekte edilir. Sonra kan besin sağlamak için boş tüpe doğru emilir

Süzerek beslenenler tarakları, küçük porları veya diğer ağ benzeri yapıları boyunca çevreden büyük hacimli sıvıyı süzerek çok küçük besin partiküllerini elde ederler. Süzerek beslenme böcekler ve yumuşakçalar gibi küçük hayvanlarla sınırlandırılmaz, balina gibi büyük hayvanlarda da görülmektedir. Üst çeneden kemiksi şeritlerin (balen) uzanması, büyük miktardaki kabuklu ve küçük teleostların (kemiksi balık) düzenli olarak dışarıya filtre edilmesinde bir süzgeç rolü oynamaktadır.

Besinin çiğnenmesi fiziksel parçalamanın yanında kimyasal parçalama da sağlayabilmektedir. Bu kimyasal parçalanma tükürük bezlerinin salgıları sayesinde gerçekleştirilir. İnsanda *parotid* (kulakaltı), *submaksiller* (üst çenenin aşağı bölgesinde) ve *sublingual* (dilaltı) tükürük bezleri olmak üzere üç tiptir. Bunların her biri ağız boşluğunun içine kısa bir kanal ile boşalan tükürüğü üretmektir. Tükürük iyonlarca ve bazı enzimlerce zengin bir sıvıdır. Tükürüğün en önemli görevi besin parçacıklarını ıslatması ve yağlamasıdır. Bununla birlikte tükürük *amilaz* (daha önceki ismi pityalin) olan bir enzimi içerir. Amilazın mideye geçen nişastanın parçalanmasını başlatmasına rağmen ağızda çiğnenen besin oldukça hızlı bir şekilde mideye ulaşır ve mide asitleri hızlı bir şekilde ağızda başlayan nişastanın parçalanmasına engel olur. Tükürük ağızda antibakteriyal etki sağlar ve birçok zararlı bakteriyi kontrol altında tutar.

Besinin görülmesi, koklanması ve tadılması refleks olarak tükürük bezlerinden tükürük akşının artmasına sebep olmaktadır. Bu cevap ağzı sulanmak ifadesi ile tanımlanır. Limon gibi bazı besinlerin düşünülmesi bile tükürük akışının artmasına neden olacaktır.

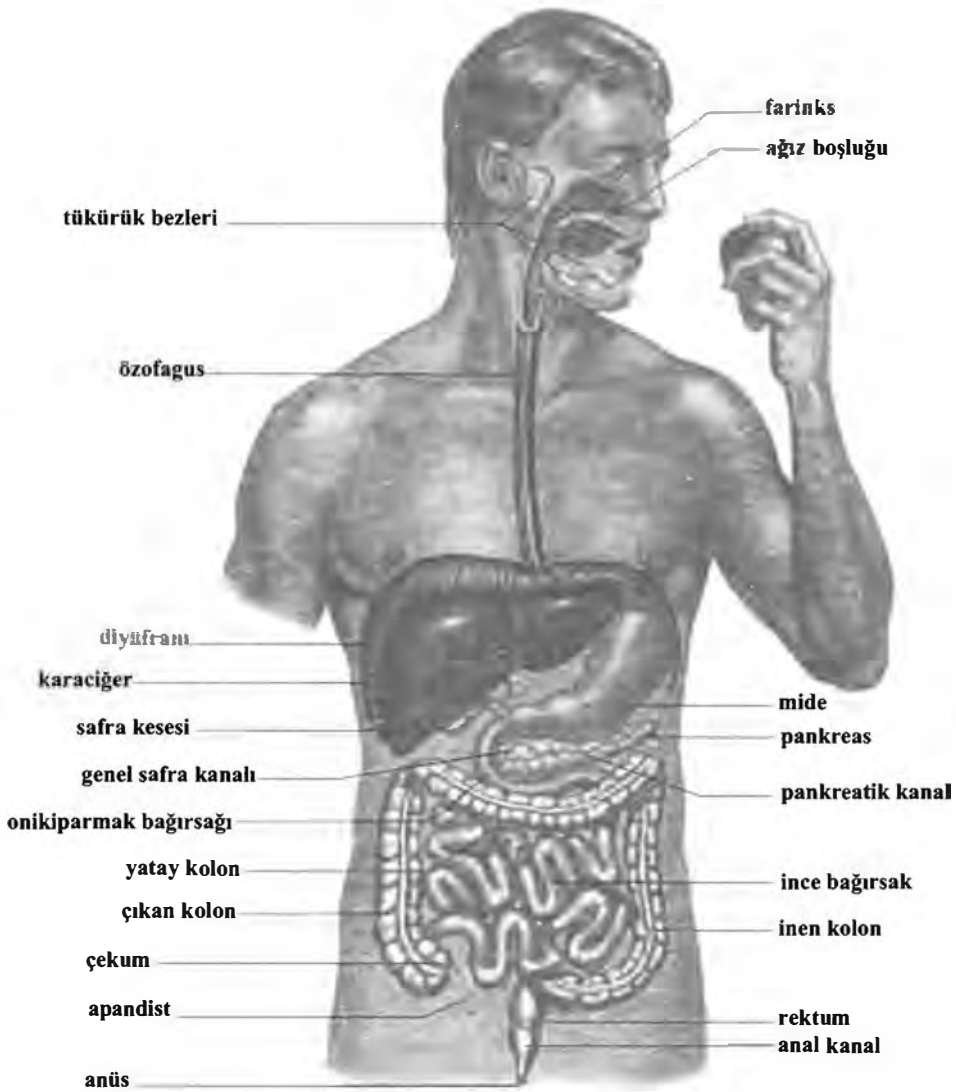
Birçok hayvanda (bk. Şekil 16.2), sindirim borusunun anterioründeki dişler ve ağız aletlerini özofagus denilen tübe besini taşıyan kaslı yapı *farinks* takip eder. Özofagus genellikle depo organı kursak veya mideye uzanır. Böyle depolar sindirim borusu boyunca birden daha fazla meydana gelebilir. At gibi birçok otlayıcılar da ince ve kalın bağırsakla bağlantılı bir kese olan genişlemiş bir çekuma sahiptir. Çekum günümüzde konağa uygun selüloz ürünlerin yıkımıyla oluşan selüloz sindiren yoğun bir bakteri populasyonunun yaşadığı yerdir.

ÖRNEK 4 Çok büyük miktarda yabani otu hızlıca yutan ve sonra çiğneme ve işleme için ağza geri getiren inek ve geyik gibi büyük memelilerin oluşturduğu *geviş getirenler* grubu arasında otlamak için yeni bir adaptasyon bulunmaktadır. Besini geri getirme *geviş getirme* olarak adlandırılmaktadır ve tekrar çiğneme selülozun yıkımına yardım etmektedir.

Büyük miktarda alınan selülozu kullanılacak hale getirmek için geviş getirenler dört odalı bir mideye sahiptirler (Şekil 16.3). İlk iki oda *işkembe* (rumen) ve daha küçük olanı *börkenek* (reticulum) özofagusun parçasından genişlemiştir. Geviş getirilen besin buralardan gelmektedir. Bakteriler ve protozoonların büyük bir popülasyonu işkembe ve börkenekte yaşamaktadır. Bu bölümler selüloz ve büyük maddelerin yavaşça işlendiği fermentasyon haznesi olarak rol oynarlar. Besin sentezinin önemli bir miktarının işkembe ve börkenekteki bakteriler tarafından gerçekleştirildiğine dikkat çekilmelidir. Bakteriler yenilen besine de eklenmektedir. Çünkü bunların büyük bir çoğunluğu mide ve bağırsağın posterior odaları boyunca taşınır. Sıvılar ve çok iyi çiğnenmiş geviş getirilenler *kırkbayır*a ve son olarak geviş getirenlerin gerçek midesi olarak bilinen *şirdene* (abomasum) geçerler.

Eğer yeterli depolama hacmi olmazsa, organizma sabit bir kalori kaynağını devamlı olarak sağlamak zorundadır. *Divertikula* olarak isimlendirilen kör torba birçok böcek türünün bağırsağından depolama kapasitesini arttırmak için balon gibi dışa doğru şişmiştir. Beslenme sırasında organizma saldırılara maruz kalabilir, örneğin uzun süren bir beslenme ölüm ve yaralanma ihtimalini arttıracaktır. Ayrıca öldürülen hayvandan besin depolanmaması, besinin çoğunun yağmalanıp boşa harcanması ve hayvanın yetersiz beslenmesi anlamına gelir.

Sindirim borusunun bir sonraki bölümü uzun, tüpsü bağırsaktır. Tüm memelilerde, bağırsak oldukça uzun ince bağırsak ve kısa kalın bağırsak olarak ayrılmaktadır. Kimyasal sindirimin önemli miktarı ve sindirimi takiben dolaşım sistemine besin emiliminin çoğu ince bağırsakta gerçekleşir. Uyum çeşitliliği emilim yüzeyinin artmasıyla oluşur. Oldukça uzun bağırsak yüksek emilim yüzey alanı sağlar (insan bağırsağı 6 m'den daha uzundur ve hemen hemen 300 m^2'lik yüzey alanına sahiptir). Yüzey alanı ve emilim arasındaki ilişkinin uygunluğu nispeten emilimin oldukça az meydana geldiği (ancak en çok sindirimin olduğu) kısa uzunluktaki *duodenumdur* (ince bağırsağın ilk bölümü-oniki parmak bağırsağı). Oldukça fazla katlanmış yüzey, bağırsağın emilim kapasitesini arttırmaktadır. Üstelik oldukça fazla damarlaşma gösteren mukozanın parmaksı görünümlü villusları, sindirim borusu boyunca taşınan besinler ve yüzey sınırı arasındaki teması arttırmaktadır. Ek olarak, mukozal tabakadaki her bir epitel hücre emilimin daha artması için epitel hücrenin yüzeyi boyunca *mikrovillus* adı verilen ince çıkıntılara da sahiptir.



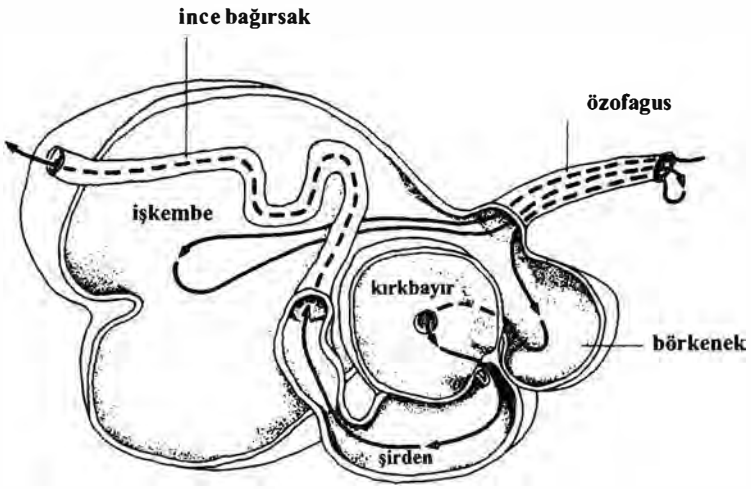
Şekil 16.2 İnsan sindirim sistemi. Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8. Baskı, McGraw-Hill, 2004; McGreaw-Hill şirketinin izniyle çoğaltılmıştır.

Sindirim Enzimleri

Besinlerin öncelikle ağızda ve midede (veya taşlık) meydana gelen mekaniksel yıkımına sindirim enzimleri olarak adlandırılan katalizörler tarafından besinlerin kimyasal yıkımı eşlik veya takip eder. Bu enzimler başlıca hidroliz reaksiyonları içermektedir.

$$\text{Polisakkaritler } [C_6H_{10}O_5]_x + x(H_2O) \rightarrow x(C_6H_{12}O_6)$$
$$\text{Proteinler} + H_2O \rightarrow \text{amino asitler}$$
$$\text{Lipitler} + H_2O \rightarrow \text{yağ asitleri} + \text{gliserol}$$

Polisakkaritler, oligosakkaritler, trisakkaritler vb. üzerinde rol oynayan enzimler için daha çok kullanılan terim *karbohidrazlar* olmasına rağmen, nişasta üzerinde rol oynayan enzimler genellikle *amilazlar* olarak adlandırılmaktadır. Proteinler üzerinde rol oynayan enzimler proteazlardır. Proteinlerin hidrolizi proteolizis



Şekil 16.3 Geviş getiren hayvanların sindirim sistemi

olarak bilinir. Benzer şekilde nötral yağların (sindirim borusunun içine alınan başlıca lipit tipi) hidrolizi *lipolizis* olarak isimlendirilir. Sindirim tek seferde gerçekleşmez. Aksine pek çok adım ve her biri başlıca yıkımları içeren bir seri enzimler bulunur.

Tablo 16.1'de görüldüğü üzere başlıca sindirim enzimleri grubunu pankreas ve ince bağırsak oluşturmaktadır. Mekaniksel sindirim ve besin depolama ağız ve midede gerçekleşmektedir; kimyasal sindirim ise

TABLO 16.1 Sindirim Enzimleri

Kaynak ve Enzim	Substrat (etki ettiği maddeler)	Etki Yeri
Tükürük bezleri		
Pityalin (tükürük amilazı)	Nişastalar	Ağız
Mide		
Pepsin	Proteinler, pepsinojen	Mide
Pankreas		
Pankreatik amilaz	Nişastalar	İnce bağırsak
Lipaz	Yağlar	
Tripsin	Polipeptitler, kimotripsinojen	
Kimotripsin	Polipeptitler, oligopeptitler	
Karboksipeptidaz	Polipeptitler	
Deoksiribonükleaz	DNA	
Ribonükleaz	RNA	
Karaciğer		
Safra	Yağ globülleri	
İnce bağırsak		
Aminopeptidaz	Polipeptitler	
Tripeptidaz	Tripeptitler	
Dipeptidaz	Dipeptitler	
Maltaz	Maltoz (şeker)	
Laktaz	Laktoz	
Sükraz	Sükroz	
Enterokinaz	Tripsinojen	
Fosfotaz	Nükleotitler	

nispeten az da olsa diğer organlarda da meydana gelmektedir. Proteinin sindirimi hemen hemen tamamen pankreasta üretilen ve pankreatik kanal aracılığıyla duodenuma gönderilen proteolitik enzimlere bağlıdır. Hem tripsin hem de kimotripsin inaktif zimojenleri (tripsinojen ve kimotripsinojen) olarak şekillenmektedir. Bunlar kısa uzunluktaki peptitlere ayrılmalarıyla aktifleşirler. Enterokinaz ve tripsin bizzat kendileri bu değişimlerde rol oynarlar. Midede bulunan proteolitik enzim pepsin de midede halihazırda bulunan küçük miktarlardaki pepsinler tarafından aktif pepsine dönüştürülen inaktif *pepsinojen* olarak salınır (örnek *otokatalizis*).

Enzimlerin yüksek karmaşık ilişkisi proteinlerin tamamen yıkımını içermektedir. Pepsin, tripsin ve kimotripsin endopeptidazlardır. Bunlar uzun peptit zincirlerinin iç kısmındaki peptit bağlarını hidrolize eder. Bireysel olarak her bir nihai ürün orta uzunluktaki peptitlerdir; bileşiklerinde oligopeptitleri (kısa zincirli moleküller) üretirler. Bu üç enzim arasındaki farklılığın altında onların özellikleri ve hidrolize ettikleri amino asitlerin (karboksil ve amino) bölgeleri yatmaktadır. Kimotripsin tirozin, fenilalanin veya triptofanın karboksil bölgelerindeki bağlara özelken, tripsin lizin ve arginin amino asitlerinin karboksil bölgelerindeki bağları koparma eğilimindedir. Tripsin ve kimotripsin gibi etkili bir proteolitik ajan olmayan pepsin, tirozin ve fenilalaninin amino asit bölgelerindeki bağlara özeldir. Bu üç farklı endopeptidaz çeşitli uzun zincirli polipeptitlerden daha kısa peptitler üretebilirler.

Ekzopeptidazlar herhangi bir uzunluktaki peptit parçalarının uçlarında rol oynayan enzimlerdir. Bunlar uçlardaki peptit bağlarını yıkarak son amino asitlerine parçalar. Başlıca iki tiptedirler: *Karboksipeptidazlar* serbest karboksille sonlanan peptit zincirdeki uç peptit bağlarda rol oynar ve pankreasta sentezlenirler. *Aminopeptidazlar* ise serbest aminoyla sonlanan peptit zincirdeki uç peptit bağlarda rol oynar ve ince bağırsakta sentezlenirler.

Her iki ekzopeptidazın da ince bağırsağın içine etkileri vardır. Ekzopeptidazlar aracılığıyla oluşturulan amino asitlere ek olarak, tek amino asitler de endopeptidazların etkisiyle bağırsağın içinde şekillenen dipeptitleri hidrolize eden çeşitli dipeptidazların etkileriyle üretilirler. Farklı sayıda dipeptidazlar vardır, bunların her biri özel dipeptitler için etkilidir.

Nişastanın sindirimi tükürükteki pityalinin etkisiyle başlamasına rağmen çoğunluğu ince bağırsakta meydana gelir. Pankreatik amilaz nişastanın disakkarit olan maltoza parçalandığı yer olan duodenuma doğru salınmaktadır. Bu çift şeker daha sonra *maltaz* enziminin etkisiyle tek molekül glukoza hidrolize olmaktadır. Benzer şekilde sükroz *sükraz* enzimi tarafından monosakkaritlerden glukoz ve früktoza, laktoz *laktaz* enzimi tarafından glukoz ve galaktoza dönüşür.

Yağ sindiriminin başlıca ajanı *lipaz* enzimidir. Pankreas tarafından salınan lipaz yağ moleküllerini gliserol ve yağ asitlerine parçalar. Lipaz, yağı daha küçük alt birimlere çözebilen safra ile çalışmasına yardımcı olur ve daha sonra etkileyecek uygun yüzey alanı arttırır. Safra da mideden ince bağırsağa geçen hidroklorik asidi nötralize etmeye yardımcı olur.

Safra, şekillenmelerini takiben yaklaşık 90-120 gün sonra yaşamlarının sonlandığı kırmızı kan hücrelerinin yıkıldığı yer olan karaciğerde oluşturulur. İçeriği karmaşık tuzlar, pigmentler ve bazı steroidler olan bir sıvıdır. Safra karaciğerde üretilmesine rağmen safra kesesinde depolanır. Sindirim sırasında safra kanalı aracılığıyla safra kesesine geçirilir. Hepatik karaciğer kanalı ve sistik safra kesesi kanalından duodenuma düzenleniş göstermektedir.

Enzimler ihtiyaç duyulduğu zaman salınır. Sindirimin etkili bir şekilde olması için bu salınımın düzenlenmesi otonom sinir sistemi ve genellikle sindirim borusu içinde oluşturulan çeşitli hormonların kontrolü altındadır. Sindirim cevaplarını etkileyen başlıca sinir bağlantı noktası parasempatik sinir sisteminin vagus siniridir. Sizler sindirim aktivitesinin sempatik sinir uyaranları tarafından baskılandığını Bölüm 15'teki tartışmadan hatırlayacaksınız. Bir kural olarak, hormonal etkilerin midedeki seviyesinde daha önemli olurken ve özellikle sindirim suyunun bağırsağa gitmesinde rol oynarken sinir uyarısı sindirim borusunun anterior ucunda daha göze çarpmaktadır.

Besinlerin Emilimi

Önceleri boy ölçümünün on iki parmak genişliğinde olmasından dolayı *duodenum* olarak isimlendirilen, ince bağırsağın ilk kısmı, başlıca sindirim bölgesidir. Duodenumu takip eden daha uzun *jejunumda* ve uç bölü-

münde (*ileum*) besinlerin emiliminin çoğu meydana gelmektedir. Sıvılar ve minerallerin emiliminin büyük çoğunluğu kalın bağırsakta gerçekleşmektedir.

Karbohidrat sindiriminin son ürünleri olan monosakkaritler direkt olarak dolaşım sistemi tarafından alınmaktadır. Her bir monosakkarit için etkin bir tartışma sistemi monosakkaritlerin bağırsak mukozasını geçmesine yardım etmektedir. İlginç olarak glukozun enerji metabolizmasındaki önemine rağmen diğer monosakkaritlerden daha hızlı taşınmaz. Kolaylaştırılmış diffüzyon ve nispeten bir dereceye kadar olan basit diffüzyon da basit şekerlerin taşınımında görev almaktadır.

Lipit sindirimi ürünlerinin emilimi oldukça karmaşıktır. Daha küçük olan yağ asitleri kılcal kan damarlarına diffüze olabilir ve daha sonra genel dolaşıma geçebilmektedir. Daha büyük olan yağ asitleri *kilomikron* olarak isimlendirilen karmaşık yapılı lipit damlacıklarını oluşturmak için diğer lipit materyallerine katılabilmektedir. Bu kilomikronlar *laktealler* adı verilen bağırsaktaki lenf damarlarında biriktirilirler. Laktealler daha sonra kana geçebilirler. Çoğu lipit monogliseritler ve digliseritler olarak mukoz hücrelere taşınır ve hücreler arası esterleşme derecelerinde değişikliklere uğrayabilir. Kolesterol muhtemelen kilomikronun bir parçası veya esterleşmiş kolesterol olarak karaciğere ulaşır. Kolesterol başka yere gönderilmek için karaciğerde değişikliğe uğratılır veya depolanır. Ayrıca karaciğer daha küçük yapı taşlarından kolesterol sentezler.

Amino asitler ve oligopeptitler genellikle aktif taşınım ile bağırsağın kılcal kan damarlarına taşınır. Bazı durumlarda pasif diffüzyon da emilim için kullanılabilir. Polipeptitler ve proteinler mukoz membranı geçemezler.

Genel dolaşıma tamamen taşınan sindirimin son ürünleri enerji kaynağı olarak yapısal materyallerin sentezi için hem yakın hem de uzak organlar tarafından kullanırlar. Çoğu besinin hazırdan ziyade diğer besin maddelerine dönüşebildiğini halihazırda biliyoruz. Karbohidrat veya proteine yağ asitlerinin dönüşümü sınırlıyken, diğer bütün dönüşümler serbest olarak meydana gelmektedir.

Karaciğer metabolik değişimler için başlıca bir bölgedir (bk. Bölüm 5). Sinir sistemi ve genel dolaşım girişi arasında bulunan oldukça aktif ve metabolik olarak yetenekli organ olan karaciğer, vücudun genel metabolik ihtiyaçlarına cevap verebilecek ideal yerde yerleşmiştir. Birçok durumda, uzak bölgelerdeki hormonlar homeostazisin sürdürülmesine yardımcı olarak karaciğerin metabolik aktivitesini etkiler.

ÖRNEK 5 Yemeğin mideye inmesinden hemen sonra monosakkaritler olarak sindirilen ve emilen karbohidratlar kan şekerini arttırmaya başlar. Pankreas yeni başlayan hiperglisemiye (yüksek kan şekeri) cevap olarak insülin salgılar. İnsülin karaciğer üzerinde glikojen oluşumundan sorumlu olan enzimatik yolun artışında görev alır. Örneğin sindirim borusundan taşınan kandaki şeker glikojen olarak depo edilecek ve uzaklaştırılacaktır. Ayrıca lipogenezis için enzimler daha fazla kalorik yağ asidine şeker dönüşümü için arttıracaklardır. Çevre dokularda örneğin kas ve yağ dokuda glukoza geçirgenlik artar ve böylece kan şekeri düşer. Sindirim borusunda besin yokluğu bu durumu tersine çevirir (bk. Bölüm 15).

Dışkılama

İnsanlarda ince bağırsak, kalın bağırsak ile uç uca eklenmek yerine kalın bağırsağın uç kısmının birkaç santimetrelik içerisine girer. Kalın bağırsağın kör sonunda oluşmuş olan kese çekum olarak bilinir (bk. Şekil 16.2). Çekumun sonundan uzanan ve abdominal boşluk içinde asılı olan *vermiform apandist* adı verilen dar bir tüptür.

Kalın bağırsağın ilk bölümüne *assending* (çıkan) kolon denilir. Çünkü kalan sindirilmiş sıvı (chyme) yukarıya veya anteriore doğru taşınır. Diğer kıvrım dışkının toplandığı yer olan kısa tüpsü rektumda sonlanan *descending* (inen) kolonu meydana getirir. Sindirim borusunun son açıklığına (anüs) doğru dışkının hareketi *dışkılama* veya *dışkı boşaltma* olarak isimlendirilir. Çünkü suyun ve minerallerin önemli bir kısmı kolon boyunca yolculuğu sırasında emilmektedir, rektuma ulaşan dışkı *diyare* olunmadıkça yarı katıdır. Dışkının ağırlığının %60'tan fazlasını ölü bakteriler oluşmaktadır ki bu da kalın bağırsakta nasıl sayısız bakteri varlığına işaret etmektedir. Kolon bakterileri su ve minerallerin emiliminde rol oynar, belli vitaminleri oluşturur ve normal bağırsak aktivitesi devam eder. Antibiyotiklerin sebep olduğu sindirim bozuklukları genellikle bağırsakta bakterilerin yıkımına sebep olur.

Rektumun dışkı ile dolu olması omurganın daha aşağı bölümlerinin kolona motor impulsları gönderdiği bir refleksi tetikler. Bu da kas aktivitesinin artmasına neden olmaktadır. Anal bölgedeki sfinkterlerin gevşemesiyle birlikte bu kasılıp gevşemeler rektal içerik üzerine baskı uygular ve dışkı atılır. Bu hareketlerin

düzenlenmesi beynin, beyin ve omuriliğin sınırında uzanan sinirsel bölge olan *medulla oblongatas*ındaki (omurilik soğanı) dışkı boşaltma merkezi tarafından kontrol edilmektedir. Dışkılama tamamen istemsiz değildir. Örneğin korku gibi ekstra koşullar hariç. Bazı durumlarda dışkılama ve genellikle idrar yapmaya neden olan vagus sinirinin etkili bir uyarısıdır. Daha uygun koşullar altında bir kişi pelvik kaslar ve anal sfinkterin istemli kasılmaları ile dışkılama impulsunu baskılayabilir. Düzenli dışkılama ritimlerine devamlı karışılması, dışkılamanın gerçekleşmesinde düzenli veya zor olarak dışkılamaya kronik yetersizlik olan kabızlığa sebep olabilir.

16.3 Omurgalılarda Karaciğer

Omurgalıların karaciğeri vücut içindeki organların en büyüğüdür ve muhtemelen en farklı olanıdır. Karaciğer omurgasızların hepatopankreasına denk gelmektedir ancak bu organ metabolik roller bakımından neredeyse farklılık göstermez. *Amfioksus*'ta (omurgalılarla yakın akraba) bir boşluk halindeki çekumu oluşturan bağırsağın dış cebi, karaciğerin ilk gerçek homoloğu (gelişimsel olarak ilgili organ) olarak kabul edilmektedir.

İnsanlarda, karaciğer başlıca iki ana loba ayrılmış, kamaya benzer şekilli büyük bir organdır. Bütün omurgalılarda karaciğer hem ekzokrin (yeri belli bir kanal içinden salgı gönderilir), hem de endokrin (kan akışına direkt olarak madde salınır) bezdir. Bu bezlerin fonksiyonları metabolik değişimlerin oluştuğu önemli döngülere ek olarak gerçekleşmektedir. Karaciğer albümin, kolesterol ve fibrinojen (kanı pıhtılaştırıcı faktör) üretir, yağda çözülebilen vitaminlerden A ve D ile ayrıca demir depo etmektedir. Karaciğer kırmızı kan hücrelerinin yıkıldığı ve hemoglobinin safra tuzları ve pigmentlerine dönüştüğü bir yerdir. Ayrıca omurgalı embriyolarında kırmızı kan hücrelerinin kaynağıdır.

Karaciğer amino asitleri proteinin küçük kaynaklarına ve ayrıca glukoneogenez sırasında glukoza dönüştürür.

Ayrıca karaciğer artık kullanılmayan kanın partiküler materyallerini süzer. Bunlar bozulmuş kan hücreleri, dolaşım sistemindeki yabancı materyaller ve sindirilmeyen materyalleri içermektedir. Kupfer hücreleri olarak bilinen büyük makrofajlar karaciğerin sinuzoidlerinde (kılcal kan damarları) bol bulunurlar ve partiküler materyalleri yutarlar. Makrofajların diğer tipleri de olabilir ve kanın büyük moleküler yığınlarını temizleme işlevini yerine getirirler. Karaciğerin parenkimal hücrelerinde kan hücrelerinin emilmiş parçaları safraya dönüştürülür. Çoğu eritrositin yıkımının dalak ve kemik iliğinde başlamasına rağmen, safra yapımı karaciğerle bağlantılıdır.

Ayrıca karaciğer vücuttaki çoğu toksini zararsız maddelere indirger. Bu olay oksidasyon, metilasyon, hidroksilasyon veya glukuronik asit gibi organik parçalarla konjugasyon ile gerçekleşmektedir. Karaciğer bu nötralize edilmiş toksinlerin çoğunu boşaltır. Bu toksinleri lobülleri içerisinde yoğunlaştırılmış halde tutma eğilimindedir. Bu sebeple insanlara zehir üretebilen veya sindirim sayesinde zehir biriktirebilen herhangi bir organizmanın karaciğerini yemelerinden kaçınmaları önerilir.

Karaciğer potansiyel olarak zararlı maddelerin seviyelerini de dönüştürebilmektedir. Karaciğerde sentezlenen serum kolinesteraz yönetilebilen seviyelerde asetilkolin oluşturulmasında yardımcı olur. Çeşitli hormonlar detoksifikasyonda öncelikle içerilen hepatik sistem tarafından inaktif hale getirirler. Kolesterol de bu sistemler ile esterleştirilmektedir. Çünkü hastalıklı bir karaciğerde bu fonksiyonlar gerçekleştirilememektedir, bozulmuş karaciğer fonksiyonlarına sahip insanlar ilaç zehirlenmesi, kan zehirlenmesi ve hormon birikimine oldukça hassastırlar.

16.4 Beslenme ve Sağlık

Daha önceki (3, 5 ve 15) bölümlerde yaşamımızın yediklerimizle birebir örtüştüğü vurgulanmıştır. Beslenme sadece vücudumuzun maddelerinin sindirdiğimiz besin maddelerinden gelen veya bizim yaşam motorumuzu sürdüren enerji için yenilen şeylere bağlı olan basit birimli yapı taşlarından oluştuğu anlamına gelmez. Dahası yeteneklerimizin daha iyi olması (kişilik, dış görünüm, duygular, sağlıklı olmak) kapasitelerimizin öğrenilmesi ve geliştirilmesi yediklerimizle ilişkilidir. Az gelişmiş ülkelerin tarım

kaynaklarını arttırmak veya endüstri ekonomisini geliştirmek için olanaksızlıkları, besin yetersizliği ile oldukça ilişkili olabilecektir.

Sayısız hastalık özel besin değişimleriyle başarılı olarak tedavi edilebilmiştir. Günümüzde tuzun azaltılması *hipertansiyon* (yüksek kan basıncı) tedavisinde tıbbi uygulamalarda yaygındır. Buğday ürünlerine alerjik cevap vermeye neden olan bir hastalık olan *Sprue*, besinden bu ürünlerin uzaklaştırılmasıyla tedavi edilir.

Hamilelik süresince kalsiyum eksikliği gibi mineral yetersizlikleri gerekli olan içerik ile tedavi edilir. Fakat bazı durumlarda hormonlarda minerallerin etkili olarak kullanılabileceğini sağlamak için verilmelidir.

ÖRNEK 6 Osteoporozis kemik kaybını içermektedir. Özellikle yaşlı Kafkas kadınlarında önemlidir. Sadece kalsiyum tedavisi uygulandığı zaman çoğunlukla cevap vermez. Bununla birlikte progesteron hormonu dozlarıyla birlikte verilen kalsiyum bu koşulda iyileşme sürecini etkiler ve kemik kaybına bağlı olarak kemik kırılma tehlikesini azaltır.

Proteinlerin durumunda (bk. Bölüm 3) nitrojen kaybını dengelemek için yeterli kadar amino asit almalıyız ancak ek olarak vücudun üretemeyeceği gerekli amino asitleri sürekli olarak sindirmek zorundayız. Benzer şekilde belli yağ asitleri de gereklidir ve dışarıdaki besin kaynakları ile desteklenmelidir. Yetersiz beslenme, sağlıklı bir yaşamın devam ettirilebilmesi için minimum alınan besin miktarına ulaşamamak, ne nitel ne de nicel yetersizliklerinden ileri gelmektedir. Daha ileriki zorluklar sindirim, emilim ile ilgili olası hastalıklardır, aksi takdirde besinler sindirilir.

ÖRNEK 7 Birçok Afrika ve Asya ülkelerindeki çoğu insan hemen hemen bütün memelilerin sütünde bulunan laktozdan yararlanamazlar. Bu disakkaridi sindirebilmek için laktaza ihtiyaç duyarlar; çoğu Afrikalı ve Asyalı'da bu enzim sentezlenmemektedir. Sindirilemeyen laktoz osmotik basıncı arttırabilir. Örneğin sıvılar bağırsak lümeninde toplanırlar, kramplara ve diyareye sebep olurlar. Sindirim bozukluğu kalın bağırsaktaki laktozun bakteriyal fermentasyonundan ve büyük miktarda gaz üretiminin sonucundan sindirimde gecikmelere sebep olabilir. Süt çoğu memeli yavrusu için mükemmele yakın bir besindir ancak yetişkinlerde özellikle üçüncü dünya ülkelerindeki kullanımı sınırlandırılmalıdır. Bu insanlar için süt gerçekten zararlı olabilmektedir. Sonuç olarak, birçok batılı ülke acil yardım gıda ürünlerinden toz haline getirilmiş sütü çıkarmışlardır ve az gelişmiş ülkelere göndermektedirler.

Peynir, lor ve yoğurt gibi fermente edilmiş süt ürünleri laktoza sahip değildirler, çünkü fermentasyon yapan bakteriler laktozu parçalar. Bu ürünlerle beslenmek evrim sırasında laktaz evrimi için alelleri kaybolmuş ırksal gruplarda hala kullanılabilmektedir.

16.5 Vitaminlerin Özel Durumu

Vitaminler yaşamın devamı için küçük miktarlarda önemli olan özel organik maddelerdir. Vitaminler genellikle çeşitli metabolik reaksiyonlarda koenzim (bk. Bölüm 5) olarak iş görürler. Vitaminlerin yokluğu genellikle özel bir takım hastalıklara sebep olmaktadır.

ÖRNEK 8 Eski zamanlarda uzun okyanus seyahatlerine çıkan İngiliz denizcilerin yanlarına limon verilirmiş. Böylece İngiliz denizcileri için "limeys" lakabı ortaya çıkmış. Düzenli olarak limon yiyen bu denizciler diğer ülkelerdeki denizcilerin geçirdiği bir hastalık olan *iskorbüt* hastalığına yakalanmazlarmış. İskorbüt hastalığında aşırı kanayan, yara ve çatlakları iyileşmeyen diş etleri ve genel yorgunluk belirgin özelliklerdendir. Bilim adamları, 20. yüzyılda, özellikle narenciyeler ve birçok sebzede bol bulunan suda çözünebilen C vitamini (askorbik asit) eksikliğinin iskorbüt hastalığına neden olduğunu bulmuşlardır.

Yaklaşık 12 vitamin insanın beslenmesinde önemlidir. Bunlar genellikle harfler ile tanımlanırlar ancak vitaminlerin kimyasal isimleri de bulunmaktadır. Bazıları suda çözünürken, bazıları yağda çözünürler (bk. Tablo 16.2). Genel olarak yağda çözünen vitaminler, özellikle A ve D, eğer gerekli dozdan fazla miktarda alınırlarsa zararlı etkileri olmaktadır. Suda çözünen vitaminlerin, örneğin C ve B kompleks grupları, yüksek dozları muhtemelen daha az etkilidir. Çünkü herhangi bir fazlalık uzaklaştırılmaktadır.

Ciddi vitamin yetersizliklerinden kaçınmak için alınan vitaminlerin yararları iyi bir şekilde listelenmiştir. C vitamini eksikliğinin iskorbüt hastalığı etkileri, niasin eksikliğinin sebep olduğu *pelegra*nın ciddi nörolojik

TABLO 16.2a-b Vitaminler

Adı, Formülü ve Çözünürlüğü	Önemli Kaynakları	Görevleri	Yetersizliğin veya Yokluğunun Sonucu (İnsanlarda belirtilenlerden hariç)
Yağda çözünen vitaminler: **A** ($C_{20}H_{30}O$), antizerooftalmik	Yeşil yapraklarda bitkisel formu (karoten $C_{40}H_{56}$), örneğin havuç; karoten karaciğerde hayvansal formuna ($C_{20}H_{30}O$) çevrilir. Bu formu balık (köpek balığı)-karaciğer yağı olarak, her iki formu yumurta sarısı, tereyağı, sütte bulunur.	Özellikle gözün retinasında mor görüşün bir parçası olarak gerekli olan mukoz zarlarda epitel dokuların bütünlüğünün sürdürülmesi	Xerophthalmia (kuru kornea, gözyaşı salgısı yok), Phrynoderma (kurbağa derisi), gece körlüğü, gelişme bozukluğu, kuşlarda beslenmeye bağımlı ses kısıklığı
D ($C_{28}H_{44}O$), antiraşitik	Balık-karaciğer yağları özellikle tuna balığı, morina balığında ve sığır eti yağlarında az bulunur. Ayrıca ultraviole radyasyonuna maruz bırakılan deride azalır.	Fosfor ve kalsiyum metabolizmasını düzenler; bağırsakta kemiğin mineralleşmesinde ve normal gelişmede gerekli olan kalsiyum emilimini yükselir.	Gençlerde raşitizm (deformasyona sebep olan yumuşak kemikler; osteomalacia (özellikle Asya kadınlarında görülür)
E veya tocopherol ($C_{29}H_{50}O_2$), antisterilite	Yeşil yapraklar, buğday tohum yağı ve diğer bitkisel yağlar, et, süt	Antioksidatif; zar bütünlüğünün korunması	Erkek kümes hayvanlarında ve farelerde kısırlık; testislerde sperm oluşumunun bozulması, embriyonik büyüme bozuklukları, anneden süt emememe ve genç hayvanlarda muskular distrofi hastalığı
K ($C_{31}H_{46}O_2$), antihemorajik	Yeşil yapraklar, ayrıca bağırsak florasını oluşturan bazı bakteriler	Karaciğerde üretilen protrombinin esas maddesi; kan pıhtılaşması için gereklidir.	Kan pıhtılaşması olmaz.
Suda çözülebilen vitaminler; B kompleksi, Tiyamin (B_1) ($C_{12}H_{17}ON_4S$), antineuritik	Mayalarda, tahıl tohumlarında (özellikle buğday, fıstık ve diğer legümen tohumlarda), köklerde	Karbohidrat metabolizması için gerekli; thiamine fosfat piruvat metabolizmasının esas bileşenidir (Bitkilerde kök gelişimini uyarır)	Beriberi (sinir iltihaplanması, iştah kaybı, sindirim borusunda hareket düşüklüğü, büyümenin durması, kuşlarda polineuritis (sinir iltihaplanması)
Riboflavin (B_2) ($C_{17}H_{20}O_6N_4$)	Yeşil yapraklar, süt, yumurta, karaciğer, maya	Büyüme-gelişmenin temel bileşeni; elektron taşıma sistemi ve besin metabolizmasıyla ilişkili FAD enzim grubunun prostetik grubunu şekillendirir.	Cheilosis (ağızın köşelerinde iltihaplanma ve çatlaklar), sindirim bozuklukları, köpeklerde sarı karaciğer, piliç, civcivlerde kıvrılmış tırnak bozukluğu, katarakt

Nikotinik asit veya niyasin ($C_6H_5O_2N$), antipelagrik	Yeşil yapraklar, buğday tohumu, yumurta sarısı, et, karaciğer, maya	Dehidrojenasyon metabolizmasında görevli olan nikotinamid adenin dinukleotidin aktif grubunu şekillendirir.	İnsanlarda, domuzlarda ve maymunlarda vitamin eksikliği (pelegra), köpeklerde siyah dil, kuşlarda perosis (bacak bozukluğu)
Folik asit ($C_{19}H_{19}O_6N_7$)	Yeşil yapraklar, karaciğer, soya fasülyesi, maya, yumurta sarısı	Kan hücrelerinin şekillenmesi ve gelişmesi için temel bileşen; metabolizmada tek bir karbonun transferinden sorumlu koenzimdir.	Kansızlık, insanlarda böbreklerde kanama ve bağırsak iltihabı, Sitopenia (maymunlarda kanın hücresel elementlerinde azalma), piliçlerde ve farelerde kansızlık ve yavaş büyüme
Pirodoksin (B_6) ($C_8H_{12}O_2N$)	Maya, taneli tahıllar, et, yumurta, süt, karaciğer	Dokularda, amino asitlerin dekarboksilasyonunda ve transaminasyonunda koenziin olarak görev yapan piridoksal fosfat olarak bulunur	Domuzlarda ve köpeklerde kansızlık, farelerde deri iltihabı, piliçlerde, farelerde ve domuzlarda felç (ölümcül), büyüme yavaşlaması
Pantotenik asit ($C_9H_{17}O_3N$)	Maya, kamış pekmezi, fıstık, yumurta sarısı, süt, karaciğer	Farklı karboksillenmiş grupları transfer eden ve karbohidrat ile yağ metabolizmasında görevli olan koenzim A'yı şekillendirir.	Piliçlerde ve farelerde deri iltihabı, siyah sıçanlarda post ağarması, domuzlarda kaz yürümesi ve sinir bozukluğu
Biyotin (vitamin H) ($C_{10}H_{16}O_3N_2S$)	Maya, taneli tahıllar, kamış pekmezi, yumurta sarısı, karaciğer bitkilerde, taze meyve sularında	Büyüme-gelişme için temel bileşen, CO_2 salınımında, yağ asidi oksidasyonunda ve sentezde görevlidir.	Farelerde ve piliçlerde ince deri ile birlikte deri iltihaplanması, kuşlarda perosis (bacak bozukluğu)
Siyanokobalamin (B_{12}), ($C_{63}H_{90}N_{14}O_{14}PCo$)	Karaciğer, balık, et, süt, yumurta sarısı, istiridye, bakteriler ve *Streptomyces*'lerin fermantasyonlarında	Kan hücrelerinin şekillenmesinde, büyüme-gelişme, metil gruplarının transferinde ve nükleik asit metabolizmasında görevli bir ko-enzimdir.	Ölümcül kansızlık, genç hayvanlarda yavaş büyüme, geviş getiren hayvanlarda aşırı zayıflama hastalığı
C veya askorbik asit ($C_6H_8O_6$)	Narenciye sularında, domates, bitkiler ve ayrıca pirimatlar ve gine domuzları dışında hayvanlar tarafında da üretilir.	Kılcal kan damarları duvarların bütünlüğünün sağlanması, hücre içi dolgu bileşenlerinin oluşumunda görevlidir	İnsanlarda ve gine domuzlarında iskorbit hastalığı (mukoz zarlarda, deri altında ve eklemlerde kanama)

Kaynak: T.I. Storer, R.L. Usinger, R.C. Stebbins, and J.W. Nybakken, *General Zoology*, 6th ed., McGraw-Hill, New York, 1979.

ve gelişimsel bozukluklar ve tiaminin (B_1 vitamini) eksikliğinin neden olduğu beriberinin merkezi sinir sistemi bozuklukları açıktır. Tümü, ilgili vitamini içeren besinler sayesinde önlenebilir. Bununla birlikte sağlıklı birinin ekstra vitamin dozu almasının faydaları üzerine önemli tartışmalar bulunmaktadır. Birçok doktor vitaminlerin sadece az miktarda gerekli olduğunu ve bu gerekli seviyenin iyi dengelenmiş bir beslenme ile karşılanacağını iddia etmektedirler.

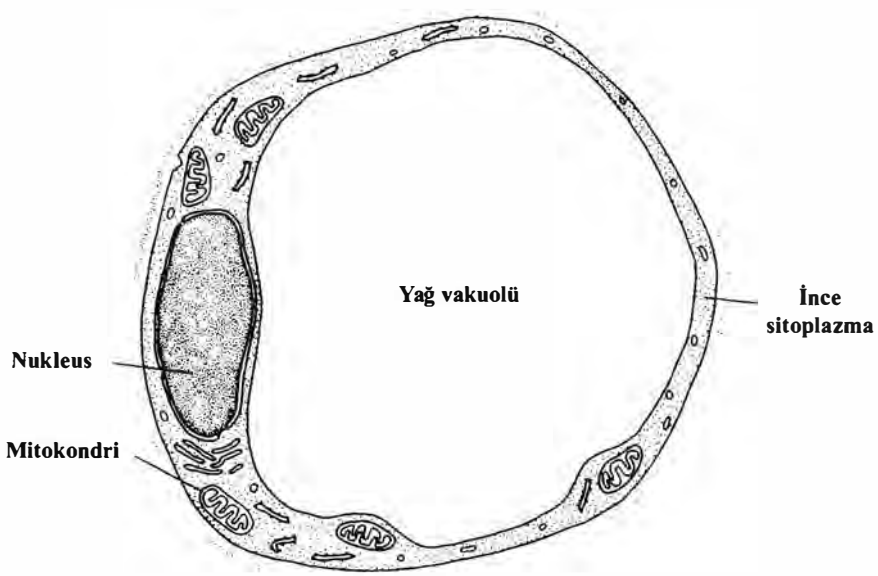
Bir tartışmalı soru E vitaminin rolüyle ilgilidir. Bu vitaminin sıçanlarda özellikle de erkeklerinde kısırlığa karşı fonksiyonu bulunmuştur. Bununla birlikte insanlar için kesin olmadığı açıktır. α-tokoferolün (E vitaminin kimyasal ismi) kalp krizlerini önlediği ve kansere sebep olmadığı iddia edilmektedir. E vitamini kadar A vitaminin öncüllerinin (B-karoten) de mucizevi etkileri için söylentiler çoktur. Her ikisi de hücrelere zarar verebilen ve de arterlerde plaka birikimine neden olabilen antioksidan moleküllerdir (serbest radikalleri temizleyebilen maddeler). Bununla birlikte, çalışmalar bu vitamin destekleriyle kanser ve kalp hastalıklarına karşı koruma arasındaki rastgele bağlantıyı kuramamıştır. Geniş bir meyve ve sebze çeşitliliği yeme tavsiyesi hala devam etmektedir.

Klasik bir tartışma da soğuk algınlığından korunmada C vitaminin çok fazla dozdaki olası rolü etrafında toplanmıştır. Çünkü bu reçete Nobel ödüllü Dr. Linus Pauling tarafından tartışılmıştır, birçok meslek sahibi olmayan kimseler bu görüşlerden etkilenmişlerdir ve özellikle hastalanacaklarını hissettikleri zaman yüksek miktarda C vitamini almaya başlamışlardır. Belirli durumlarda soğuk algınlığı belirtileri yüksek dozdaki C vitamini ile baskılandığına dair bazı belirtiler bulunmasına rağmen 1960'lardaki sözü edilen iddialar kanıtlanamamıştır.

Vitaminler yasak edilecek kadar pahalı olmaması ve nadir durumlarda emilim bozukluğu hastalığının (malabsorption) gerçekten vitamin eksikliğine bağlı olabilmesine rağmen dikkate değer önleme sahip vitamin desteklerine hala başvurmak zorunludur. Böbrek taşları yüksek dozda C vitaminine bağlıdır ve yağda çözünebilen vitaminler (A, D; E ve K) aşırı dozlarda zararlı olabilirler. Bu durum hem yetişkin hem de fetüse zarar veren özellikle A ve D vitaminleri için doğrudur.

16.6 Obezite ve Yeme Bozuklukları

Yabani hayvanlar genellikle enerji harcamalarına göre besin alınımını ayarlar. Böylece vücut ağırlıklarında belirli değişimler özellikle yağ birikimi meydana gelmez. Evcil hayvanlar veya hayvanat bahçesinde tutulanlar arasında vücut ağırlığı dengesi değişir ve obezite görülebilir. Obezite istenilenden %25 daha fazla vücut ağırlığı olarak tanımlanabilir. Bu aşırı ağırlık, aşırı yağlanmaya neden olur [örneğin yağ dokudaki hücrelerin hiperplazi veya hipertrofisine sebep olan yağ hücresi Şekil 16.4'te gösterilmiştir]. Örneğin ağırlık kaldırmayla geliştirilebilen ekstra kas kütlesi obezite olarak kabul edilmez. Hiperplazi doku hücrelerinin



Şekil 16.4 Adiposit

sayıca artmasıyken, hipertrofi tek hücrenin genişlemesi nedeniyle boyutunun artması olduğunu Bölüm 4'ten hatırlayınız.

Metabolik stres olmadan tamamen dinlenme halinde ortalama 70 kg bir insan saatte yaklaşık 68 kalori harcar. Sürekli oturulan bir işte, bir kişi günde yaklaşık 2300 kalori tüketebilmektedir. Şüphesiz ortalama batı diyeti bu kalori sayısını aşmaktadır. Düzenli egzersiz programında enerji harcamayan kişiler hem kozmetik hem de sağlık bakımından zararlı olan kilo artışıyla tehdit altındadırlar. Basit bir obezite patolojiyle ilişkili olarak sadece şişmanlık değildir. Obez görünüm özellikle kardiovasküler durumlar, diabet, artrit (eklem iltihabı) ve kansere hassasiyet gibi hastalıkların habercisidir.

Besin maddelerinin uzun-süreli yakıt yağ deposuna dönüştürme yeteneği kuşlar ve özellikle memelilerde gelişmiş evrimsel bir süreç olarak kabul edilir. Bu sürecin verimliliği daha önce başka yerde üretilen lipitler için sadece depolama kutusu olarak yanlış bilinen yağ dokusunun mükemmel metabolik değişkenliği ile bağlantılıdır. Ancak açlık koşulları altında hayatta kalmak için önemli olan yağ kalorilerinin depolanması ve dönüşüm kapasitesi olarak özendirici besinlerin serbest olarak mevcut olduğu, cezbedici gösterildiği ve sergilendiği bir çevrede sağlıklı olmak için bir tehdit oluşturmaktadır. İnsanlarda karmaşık istek ve cevaplar beslenmenin başlatılıp, devam ettirilerek sonuçlandırılıp sonuçlandırılamayacağı zekice belirlenir. Hem iştah hem de açlık iç içedir. Ünlü beslenme uzmanı Jean Mayer'e göre iştah genellikle lezzetli besinleri yeme beklentisi ve arzusunun farkında olan bir kişinin keyifli duygu karmaşasıdır. Açlık şiddetli mahrumiyeti takiben herhangi bir besin çeşidi için çok istekli olmaya odaklanamama şeklinde çok daha fazla bir duygudur. Hem açlık hem de iştahın tatmini aşırı yeme veya doymuşluk duygusunu uyandırır, böylece daha fazla yemek yeme isteği kesilir. Bu durum tokluk olarak adlandırılmaktadır ve beynin hipotalamus bölgesindeki tokluk merkezi tarafından kontrol edilmektedir. Hipotalamusun diğer bölgeleri açlık ve iştah merkezlerini içermektedir.

Besin alınımının normal düzenlenişi, sindirim borusu (mide ve bağırsak), beyin ve dolaşım sisteminden kaynaklanan fizyolojik olaylara bağlı olduğu ortaya çıkmıştır. Fiziksel aktivitenin beslenmenin uygun kontrolü ile ilişkili olduğu gösterilmiştir. Uzun süren üstün eforlar ağırlık bakımından önemli olan düşük seviyedeki kalori alınımını ayarlamaya sebep olabilir ve böylece vücut ağırlığı azalmaktadır. Çok az egzersiz aşırı besin alınımıyla ilişkili olabilir, böylece aşırı şişmanlık (obezite) oluşabilir. Fiziksel aktivitenin uygun aralıklarda olması tabii ki de sadece beynin iştahla ilgili merkezinin etkili olarak çalışmasıyla olmaktadır. Obeziteyle ilgili araştırmalar, obez bireylerin sadece obur olmadıklarını veya kendi kendini kontrol edemediklerini doğruladığını göstermektedir. Ancak onlar zorla karşı gelinen farklılaşmış homeostatik mekanızmaların kurbanlarıdır.

Sinirsel iştahsızlık beslenme kontrol sisteminin işlevsel bozukluğu bakımından obeziteyle yakından ilişkilidir. Batılı toplumlarda genç kızlar arasında yaygın olarak bulunan bu ciddi rahatsızlıkta obezitenin tehdit ettiği köklü bir inanç normal veya normalin altında kilolu kurbanların açlıktan ölmelerine neden olmaktadır. Bu insanlara zorla yemek yedirmek ve müdahele etmek basit bir konu gibi görünmesine rağmen müdahale çoğu kez açlık sürecini tersine çevirmek için çok geç olmaktadır. İştahsızlığın fiziksel problemlerden kaynaklandığı görülmektedir fakat son derece geleneksel tedavi edici yöntemlere dayanıklılık vardır.

Kusturma zengin ülkelerdeki başlıca genç kadınlarla bağdaşlaşan diğer bir besin alınımı rahatsızlığıdır ancak çok az daha yaşlı erginlerde de rastlanmaktadır. Besinleri yutma periyodunu takiben zorla kusmayı içermektedir. Kilo artışı görülmez, bu anormal davranış sonucu açlık da görülmez. Özellikle şiddetli kusma olayıyla bağlantılı kanamadan mide zarar görebilir. Görülen tuhaf bir davranışın sonucu olarak kusturma hastalığına yakalananlar kendilerini ailelerinden ve arkadaşlarından izole edebilir ve depresyona yakalanabilirler.

16.7 Eksiklik Hastalıkları

Kalori ihtiyacı karbonhidrat ve yağ alınımıyla karşılanmayan genel açlık yaşamı tehdit eder ancak gelişmekte olan ülkelerin haricinde yaygın değildir. *Marasmus* (zayıflayıp erime hastalığı) Afrika'da yavaş açlık olarak karakterize edilen bir hastalıktır. Çoğu durumda yeterli kalori açlığın neden olduğu ölümü engellemek için alınır. Fakat özel besinler yoktur veya son derece azdır. Afrika'da Sahara Bölgesi'nin alt kısımlarında oldukça yaygın olan *Kwashiorkor*, protein yetersizliği olan bir hastalıktır. Ne yazık ki proteince zengin örneğin sığır ve domuz eti gibi besinler karbohidrat ve hatta yağca zengin olanlardan çok daha pahalıdır. Kalori ihtiyacı karşılanabiliyor olsa bile, proteinin uzun-süreli yoksunluğu dokuların bozulması ve hayati yapıların kaybıyla sonuçlanacaktır. Sadece yeterli besin proteini nitrojen dengesinin sağlanmasında değil, aynı zamanda bu protein bütün proteinlerin sentezlenmesi için başlıca gerekli olan amino asitleri içermelidir.

Yetersizlik hastalıklarının çok etkileyici olmaları özel vitamin eksikliğiyle bağlantılı olmalarındandır. C

vitamini eksikliğiyle bağlantılı olan yetersizlik hastalığı olarak iskorbüt hastalığından daha önce bahsetmiştik. Bu avitaminozis (vitamin eksikliğine bağlı bir sendrom) kılcal kan damarlarının iç yüzeyini döşeyen endotelyum gibi hücreleri bir arada tutan hücrelerarası sementi oluşturma yetersizliğini içermektedir. Bağ doku uygun bir şekilde uzanmamıştır ve enfeksiyona cevap bozulmaktadır.

B kompleksinin bir parçası olan niasin, sonuçta NAD ve NADP koenzimleriyle birleştirilir. Niasinin yokluğu hücreye enerji desteği veren metabolik süreçlerin bozulmasıyla sonuçlanır. Sinir sistemi özellikle böyle eksikliklere duyarlıdır ve niasin eksikliği hastalığı olan pelegra zeka geriliği, uyanıklık eksikliği ve bayılma nöbetleri gibi nöral fonksiyon yetersizliğini içermektedir. B_{12} vitamini yetersizliği, hastalığın sebebinin anlaşılmasından önce ölümcül kronik hemoglobin yetersizliği hastalığı olan zararlı anemi (pernicious anemia) ile bağlantılıdır. Folik asit kırmızı kan hücrelerini etkileyen bir başka B vitaminidir. Ancak folik asit başlıca nükleotit oluşumlarıyla ilgilidir.

Yağda çözünebilen vitaminler arasındaki A vitamini eksikliği gece körlüğü ile bağlantılıdır. A vitaminine ihtiyacı olan sönük ışıkta görme için gerekli olan görme pigmenti, yeterli miktarda oluşturulmaz. D vitamin eksikliği kalsiyumun yetersiz emilimi ve özümlenmesinden ileri gelen kemik yapısı bozukluğu olan raşitizmle ilişkilendirilmektedir. K vitamini eksikliği kanın pıhtılaşmasını bozabilir ve iç kanamaya neden olabilir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

16.1. Aşağıdaki diş örneklerinin tanımlanmasından her bir örneğin sahip olduğu muhtemel beslenme alışkanlığını yazınız: (*a*) keskin, ince dişli, ağızın içine doğru kavisli ve hemen hemen bütün dişler aynı şekilli; (*b*) bir boşluğu takip eden alt çenede (üst çenede yok) 6 adet kesici diş (insisor) ve sonra birkaç nispeten düz küçük azı dişileri (premolar) ve üst ve alt çenede azı dişleri (molar); (*c*) kesici dişler (insisor), iyi-gelişmiş köpek dişleri (kaninler), keskin sivri uçlu küçük azı dişleri (premolar) ve sayısı azalmış azı dişleri (molar).

(*a*) Homodont örnek (benzer şekilli dişlere sahip olmak) yılanlara karakteristiktir. Çünkü onlar avlarının tamamını yutarlar. Yılanlar besinlerini parçalamak için ağızlarında değişken bir dizi malzemeye ihtiyaç duymazlar. Bacakların yokluğundan dolayı, çoğunda ağızlarının dışında başka yollarla avlarını etkili olarak kavrayamazlar. Böylece dişleri zor kurtulmak ve besinlerin boğaza inmesine yardımcı olmak için keskin ve kıvrıktır (geriye doğru bükülmüş). (*b*) Gözden geçiren ve otlayan herbivorlar heterodont örneğe sahiptir. Herbivorlar otları ve yaprakları kesmek için alttaki 6 adet kesici dişi (insisor) kullanırlar ve yedikleri bitkilerdeki selülozu parçalamak için öğütücü yüzeyler olarak düz küçük azı dişleri (premolar) ve azı dişlerinden (molar) faydalanırlar. (*c*) İyi-gelişmiş köpek dişleri (kaninler) genellikle eti baştan sonra koparan (örneğin köpek) hayvanlarda bulunur. Keskin küçük azı (premolar) ve azı dişleri (molar) kemikten eti ayırmaya ve kesmeye hizmet eder.

16.2. Acil durumlar süresince ağız çoğu kez "cottony" (son derece kuru) olur. Neden?

Mücadele etme ya da kaçma sırasında Bölüm 15'te görüldüğü gibi sempatik sinir sistemi sindirim gibi istemdışı süreçlerde aktiviteyi düşürür. Böylece sindirim sisteminin bir parçası olan tükürük bezlerinden tükürüğün salınımı sempatik sinir sistemi tarafından engellenir ve ağız kuru hale gelir.

16.3. Hayvanların çoğu selülozu sindiremez. Örneğin her yerde bulunabilen otlar bu hayvanların besin ihtiyaçlarını karşılayamaz. Bazı hayvanlar otu, hatta termit gibi böcekler ahşabı nasıl kullanır?

Böceklerin belli türleri hariç, hiçbir hayvan kendi selülaz enzimini sentezlemez. Halbuki ot veya ahşapla geçinebilen hayvanlar genellikle selülozu sentezleyebilen bakteriler ve protozoonlarla simbiyotik bir ilişkiden hoşlanırlar. Selülaz olmaksızın selüloz indirgenemez. Ahşap yapılara bu kadar zarar veren termitlerin midelerinde kamçılı protozoa bulunmaktadır. Kamçılı protozoa, ahşap selülozunun sindiriminde hayati önem taşıyan protozoan olduğu için ayrıntılı mekanizmalar her termitte bu protozoanın varlığını sağlamak için bulunmaktadır. Genç termitler ailesinin veya diğer termit kolonisinin erginlerinin dışkılarını yerler (coprophagic). Gencin yeniden enfekte olması için bu zorunluluk, termitler arasında evrimsel sürece karşı sosyal bir sistem içinde çok iyi önemli bir faktör olabilmektedir.

16.4. Kalın bağırsağın besin depolama kapasitesinin 3 avantajını listeleyiniz.

1. Besin depolama kapasitesi selülozu parçalayan mikroorganizmalar için ekstra zamana izin verir böylece sindirimin etkisi artar.
2. Depolama kapasitesi hayvanın besin araması için tehlikeye atılma sayısını azaltır ve böylece av-avcı ilişkisinde zarar görme sayısı da azalır.

3. Besin depolama yeteneği olmayan hayvanlar bazı durumlarda avlanma için harcadığı enerjinin bir kısmını ziyan ederek avının bir bölümünü bırakıp gitmek zorunda kalabilir.

16.5. *Kusma* hem kısmen sindirilen besin hem de sindirim sıvısının üst mide-bağırsak borusundan zorla çıkarılmasıdır. Bu olaya sinir sistemi öncelikle de parasempatik gövde aracılık eder ve beynin medulla oblongatasındaki bir merkez tarafından düzenlenir. Kusma olayı, başlangıçta kuvvetli bir bulantı dalgası ve ağzı tamamen dolduran tükürüğün salınımını içermektedir. Sonra bağırsağın duodenal bölgesi, daha aşağı mide (pilor) ve midenin daha üst bölgelerine doğru besin içeriğini kasar ve güç uygular. Derin bir nefes alma meydana gelir, özofagus gevşemektedir ve midenin kasılmaları boyunca aralıklı bir seri abdominal kasılmalar meydana gelmektedir. Bu birleştirilmiş cevaplar özofagus ve ağzın dışına doğru taşınmak için sıvı ve kısmen sindirilmiş besinlere kuvvet uygular. Trakeye (nefes borusu) açılan glottis zarla yapılan bu boşaltım boyunca açıklık kapalı tutulur; bu durum boğulmaya karşı korumadır. Neyin fonksiyonunun kusma refleksini verdiğini beklersiniz?

Kusma olayı zehirlenme dahil olmak üzere özofageal, gastrik (mide) ve bağırsağın irritasyonuna bir cevaptır. Bozuk besin materyalinin elimine edildiğine inanılır. Böylece kusma organizmanın korunması için önemli bir mekanizmadır. Midedeki materyal iyi olsa ve sindirim borusunun kendi kendine zarar vermesi irritasyona sebep olsa bile besinin eliminasyonu sistem için çok daha fazla duyulan dinlenme ihtiyacını sağlamaktadır. Kusma olayının öneminin belirgin bir örneği sıçanlarda gösterilmiştir. Bu dayanıklı canlı, kusma refleksi olsaydı neredeyse yenilmez olurdu. Sıçan yediği rahatsız edici zehirli besinleri kusamadığı için çeşitli zehirleri kusma ile elimine edebilen diğer türlere kolayca av olmaktadırlar.

16.6. İnsanlarda apandist için herhangi bir fonksiyon bulunmamaktadır. Herbivorlarda depolama yeri olarak fonksiyonu olan ve atlarla diğer birkaç türde fermentasyon yeri olarak rol oynayan çekum bile insanlarda çok az kullanılıyor gibi görünür. Apandistin ne gibi tehlikeleri olabilir?

Apandist distal ucu olan çıkmaz dar bir tüp olduğu için enfeksiyona neden olan parçacıkları biriktirebilir. İltihaplanmış apandist genellikle fazla ağrı, dikkati çeken abdominal şişkinlik ve hassasiyet, ateşle birlikte yüksek beyaz kan hücre sayısıyla belli olur. İltihaplı apandisti uzaklaştırmak için ameliyat genellikle acil olarak gerçekleştirilir. İnsan apandistinin tek fonksiyonunun patolojide genç cerrahlar için mizahi açıdan geçim sağlamak olduğu gösterilmiştir.

Eğer iltihaplı apandist patlarsa yaşam ciddi anlamda zarar görebilir. Enfekte olmuş materyal abdominal boşluk içinde peritonitis denilen genel bir enfeksiyona neden olacaktır. Peritoneum geniş fakat abdominal boşluğu saran ve uzanan ince bir zardır. İç organları çevrelediği yerde visseral peritoneum adını almaktadır. Peritoneumun kontrol edilemeyen iltihaplanması genellikle ölümle sonuçlanmaktadır.

16.7. Emilim kapasitesi artan bağırsağın 4 özelliğini listeleyiniz.

(1) Artan uzunluk, (2) geniş katlanmalar, (toprak solucanları tiflosöl adı verilen tek geniş bir katlanmaya sahiptir.) (3) Bağırsak lümenine villus denilen parmağa benzer çıkıntılar, (4) mukozanın epitel hücrelerinin apikal yüzeylerinde mikrovillus adı verilen kıvrımlar.

16.8. İribaş (kurbağa larvası) nispeten uzun son derece sarılmış bağırsağa sahipken metamorfoz geçirmiş ergin kurbağa kısa bir bağırsağa sahiptir. Bu farklılığın neden olduğunu tahmin ediniz?

İribaş herbivordur, çünkü iribaşların besinleri çok miktarda selüloz içermektedir ve onlar uzun süre yediklerini sindirmeye ihtiyaç duyarlar. Ergin kurbağalar ise karnivordur. Ergin kurbağaların çok miktarda selülozdan yoksun besinlerden dolayı onlar uzun bir bağırsağa ihtiyaç duymazlar.

16.9. Eğer uzun zincir polipeptitli bir karışımın parçalanması daha kısa zincirlere dönüşürse onların amino uçlarında çok fazla sayıda tirozin veya fenilalanin bulunur. Muhtemelen kullanılan sindirim enzimi nedir?

Hem pepsin hem de kimotripsin, tirozin ve fenilalanin de polipeptitleri parçalamasına rağmen sadece pepsin amino asitlerin amino bölgelerinde bunu yapar ve böylece hidrolize olmuş parçaların ucunda serbest amino gruplarına sahip tirozin veya fenilalanin ayrılır.

16.10. Karaciğer fonksiyonlarından bazılarını listeleyiniz.

1. Kan-şeker dengesini sürdürmek
2. Besinlerin dönüşümü (ör. karbohidratların yağa, amino asitlerin karbohidratlara ve yağa)
3. Makrofajların aracılığı sayesinde kandan istenmeyen küçük maddelerin uzaklaştırılması
4. Safra üretimi
5. Plazma proteinlerin oluşturulması (örneğin fibrinojen ve albümin)

6. Kolesterolün oluşturulması
7. Omurgalı embriyolarında kırmızı kan hücrelerinin yapımı
8. Amino asitlerin deaminasyonu ve üre, ürik asit gibi amonyağın boşaltımı
9. Toksinlerin parçalanması ve boşaltımı
10. Demirin depolanması
11. Vitaminlerin depolanması

16.11. Karaciğerin iltihaplanmasına yakalanmış bireylere basit şekerlerce zengin besinler verilir. Neden?

Karaciğer başlıca besin maddelerinin dönüşümü için önemli bir bölge olarak tanımlanır. Böylece değişimler sağlıklı durumdayken kolaylıkla üstesinden gelen karaciğere küçük metabolik sorumluluklar yükler. Karaciğerde patolojik bir durum hakim olduğunda sorumluluklardan kaçınılır. Basit şekerlerce zengin bir besin normal seviyelerde kan şeker seviyesinin korunmasını sağlayacaktır. Düşük kan şekeri seviyesinden kaçınılması özellikle önemlidir. Çünkü bu durum karaciğerde gerçekleşen glukoneogenezisi uyaracaktır. Çünkü amino asitler amino gruplarından ayrılacaklardır ve karbohidrat metabolitlere dönüştürüleceklerdir.

Şeker eksikliği koşulları altında yağların yakılması ve yeniden şekillenmesi de engellenir. Lipitlerin bir karbohidrat alevi içinde yakıldığını Bölüm 5'ten hatırlayacaksınız. Karbohidrat eksikliği toksik ürünlerin oluşturulabildiği "sputtering" lipit metabolizmasıyla kolaylıkla sonuçlanabilir. Örneğin keton cisimciklerinin oluşumu pH'ın dengesini ve de karaciğerin dengesini değiştirebilir. En basit yakıt moleküllerinin sağlanması karaciğerin gerçekleştirmesi gereken işi azaltmaktadır.

16.12. Neden A ve D vitaminlerinin aşırı dozlarının C ve B kompleksi vitaminlerinden sağlık için daha fazla tehlikeli olduğunu varsayarsınız?

A ve D vitaminleri kanda taşınmaya eğilimli olduğundan ve vücutta biriktirildiğinden dolayı yağda çözünen vitaminlerdir. Böylece zamanla zararlı seviyelere ulaşma ihtimali çok daha yüksektir. C ve B kompleksi vitaminleri suda çözünürler ve böylece idrarla düzenli olarak dışarı atılırlar. Sonuçta kolayca zararlı seviyelere gelip yapılanamazlar.

16.13. Diğer memelilerden farklı olarak çoğu durumda insandaki obeziteyi nasıl beklersiniz?

Hayvanlarda obezite psikolojik kaynaklı olmasından ziyade fizikseldir. Obeziteye besin alınımının düzenlenmesi veya bazal metabolizmanın kontrolündeki aksaklıklar neden olabilmektedir. Bazı durumlarda ya genetik ya da uyarılma eğilimi olan hayvanlarda yağ dokuda lipit birikimi bir metabolik arıza olabilmektedir.

Hayvanlardaki obeziteyle insanlardaki obeziteyi anlamada bağlantı kurulacağı beklentisiyle uzun süre çalışılmıştır. Genel olarak bu umutlar gerçekleştirilememiştir. Fare ve sıçanlardaki bir obezite tipi olan kan-beyin bariyerine karşı beynin içine altın geçişini gerçekleştiren kompleks bir metallo-organik bileşik olan altın tioglukoz enjeksiyonuna neden olmaktadır. Özellikle altın hipotalamusun tokluk merkezinde birikir ve beslenmenin engellenmesine zarar verir. Böylece patolojik olarak aşırı yemek yeme meydana gelir. Sonuçta obezite modelleriyle açık olarak insanlarda karşılaşılmaz fakat beslenme kontrolü için hipotalamik mekanizmaların kavranması sağlanır.

Obezitelerin genetik formu ilk defa 1949 yılında Bar Harbor, Maine'deki Jackson Laboratuvarlarında fare (C57Bl/6Job) ırkında gözlenmiştir. Bu fareler doğduklarındaki kilolarından %250 artışla 100g'dan fazla ağırlığa getirilmişlerdir. Bunların karaciğerleri lipitle doludur ve metabolik enzimlerin çeşitli değişiklikleri gösterilmiştir ve endokrin bezlerin kilit noktasındaki davranışı değişmiştir. Çelişkili olarak, farelerde hiperglisemi gösterilmiştir. Ancak farelerde yüksek seviyede dolaşan insülin oluşmuştur. Çoğu insan obezitesinden farklı olmasına rağmen bu obeziteler hiperglisemik farelerde obezitede genetik etkinin olasılığı gösterilmiştir. Genetik obezitenin diğer tipleri sıçanlar, köpekler ve Shetland midillilerinde bulunmuştur.

İnsan obezitesiyle uğraşan çoğu uzman harcanandan daha fazla kalori alma durumunu düzeltmenin zor olduğunu kanısına varmışlardır. Psikolojik faktörler birçok durumda muhtemelen çok önemlidir ve son yıllarda Weight Watcher (kilo takipçileri)'a benzer grupların ortaya çıkmaları artmıştır. Eğer sağlık devam ettirilmeliyse iyi-dengelenmiş besinle yetinilmelidir. Artan alıştırmaların eşlik ettiği basit yeme alışkanlıklarının yavaş ve sürekli değişimi sadece mantıklı yolla normal kiloda olmayla mümkündür. Hipofiz ve tiroid bezleri anormalileri bazı nadir durumlarda obezitenin altında yatabilir fakat yetişkinliğe geçişte obezite çoğu durumda değişen beslenme alışkanlığıyla ilgilidir. Rockefeller Üniversitesi'nden Jules Hirsch isimli beslenme uzmanı, beslenme alışkanlıklarının da obezite üzerinde hayati etkilere sahip olduğunu vurgulamıştır. Adipositlerin sayısı ve durumu bu etkilere aracılık etmektedir. Genetik obezitenin gösterilmesi faredeki yeni bir bulgu farelerin adipoz hücrelerinin anormal olarak düşük seviyede adipsin adı verilen bir proteini oluşturmalarıdır. Adipsin bir hormon olarak iş görür ve beyni veya diğer dokuların metabolizmasını etkiler.

16.14. Japonya'da Japonlar kalp krizlerini ve yüksek tansiyonu bile son derece düşük oranlarda göstermişlerdir. Önceki nesillerde daha geniş populasyonlu az akraba evliliği olmasına rağmen yakın zamanda Amerika Birleşik Devletleri'ne taşınan Japon soyundan gelenlerde kalp krizi ve hipertansiyon oranlarında artışa doğru bir eğilim olduğu gösterilmiştir. Bu eğilim iki nesil kadar küçük bir zaman diliminde gelişmiştir. Bu durumlardan sağlık hakkında ne gibi sonuçlar çıkarılabilir?

Yakın zamanda Amerika Birleşik Devletleri'ne göç eden Japonlar arasında akraba evliliği etkili olmadığından bu bireylerin çocukları ve Japonya'da yaşayan diğer Japonlar arasında benzer genetik yapı bulunmaktadır. Buradan yola çıkarak göçmen Japon gruplar arasındaki negatif değişikliklere Amerikan beslenme etkileri, sosyal stres vb etkiler katkıda bulunur. Eğer değişen çevrede yıkıcı değişiklikler meydana geldiğinde negatif değişiklikler oluşuyorsa, değişen beslenme, sağlık, bakım vb koşullar da benzer olarak sağlıklı ve uzun ömürlü popülasyonların oluşmasını sağlayabilir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

16.15. Zehirli yılanın azı dişi değiştirilmiş bir diştir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.16. Yirmilik dişleri kesici dişlerdir (insisor).
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.17. İnsanlar çift yönlü bir sindirim borusuna sahiptir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.18. Midenin başlıca fonksiyonu besin depolamaktır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.19. Villusların başlıca faaliyeti kimuslardaki (yarı sıvı sindirim ürünleri) materyalleri parçalamaktır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.20. Segmentasyon, sindirim borusunda aşağı-yukarı kasılma serileri, besin parçacıklarının parçalanmasına yardım eder.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.21. Sindirim borusundaki sfinkterlerin dalgalara benzer rolleri vardır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.22. Kolesterol çekumda sentezlenir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

16.23. A sütunundaki ifadelerle B sütunundaki bölgeleri eşleştiriniz.

A	B
1. Pityalin burada görev yapar.	(*a*) Mide
2. Besinlerin emilimi	(*b*) Duodenum
3. Sıvı ve elektrolitlerin emilimi	(*c*) İleum
4. Bakteriler tarafından vitaminleri oluşturulması	(*d*) Kolon
5. Pankreatik sıvı burada görev yapar.	(*e*) Ağız
6. Düşük pH	

16.24. Neden bazı insanlarda ileri diyabet düşük kiloya sebep olmaktadır?

CEVAPLAR

16.15. (*a*) **16.17.** (*b*) **16.19.** (*b*) **16.21.** (*a*)
16.16. (*b*) **16.18.** (*a*) **16.20.** (*a*) **16.22.** (*b*)

16.23. 1—(*e*); 2—(*c*); 3—(d); 4—(*d*); 5—(*b*); 6—(*a*)

16.24. Bu insanlar yeteri kadar şeker kullanamaz ve depolayamazlar, böylece bu kaloriler idrar sayesinde vücuttan dışarı atılırlar. Bu kişiler yağ da sentezleyemez ve depolayamazlar, çünkü insülin normal lipojenik aktivite ve esterleşme yolu için gereklidir.

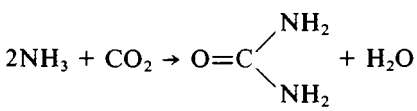
BÖLÜM 17

Boşaltım Sistemi

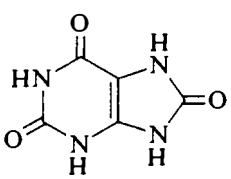
Boşaltım, bir organizmanın metabolik atıklardan arınma sürecidir. İnsanlarda bu atıklar *üre*, *ter* veya *gözyaşı* şeklinde birikebilir. Dışkının dışarı atılması (*defekasyon*) bir boşaltım süreci sayılmaz çünkü fekal madde bağırsakta olup hiçbir zaman tam olarak vücut içerisinde değildir. (İnsanlar ve diğer memeliler tüp içerisinde bir tüp olarak şekillenmiştir, sindirim sistemi boşluğu vücut tarafından kapatılmış olsa da gerçekte *vücut dışıdır*.) Sadece vücutta bulunan hücresel yapı içerisindeki metabolik işlemlerden ortaya çıkan maddeler boşaltım ürünü olarak nitelendirilir.

En temel boşaltım ürünü, organik enerji moleküllerinin parçalanması sonucu ortaya çıkan CO_2'dir. Bir kısım CO_2, sentez tepkimeleri için kullanılır fakat büyük bir kısmı kan yoluyla dış ortama aktarılır. Su da aynı zamanda gıdaların oksidasyonu ile oluşan bir üründür ama geniş çaplı kullanımından dolayı su atık ürün olarak kabul edilmez. Amerika'nın çöl bölgelerinde yaşayan kanguru sıçanının (ve bunun gibi organizmaların) tek sıvı kaynağı tohum ve tahılların oksidasyonu ile ortaya çıkan sudur, bu yüzden atık maddeden çok, ihtiyaç olarak değerlendirilmesi gerekmektedir.

Diğer bir önemli boşaltım ürünü, proteinleri oluşturan amino asitlerden uzaklaştırılan azottur. Proteinler enerji elde etmek için kullanıldığında amino asitler öncelikle deaminasyon ya da transaminasyona uğrar. Sonuç olarak, uzaklaştırılan azot amonyak, üre veya ürik asit olarak dışarı atılır. Normal bir protein çevriminde, her gün bir miktar azot dışarı atılmalıdır. Boşaltılan azot son ürününün hangi formda olacağı suyun bulunma miktarına bağlıdır. Eğer su bol miktarda bulunuyorsa azot atımının en basit şekli NH_3 oluşumudur. Ancak, bu bileşik çok zehirli olduğundan, suyun temizleyemeyeceği durumlarda bu bileşiğin oluşması bazı organizmalar üzerinde evrimsel bir sınırlama getirmiştir. NH_3'ü nötralize etmenin bir yolu CO_2 ile birleştirip *üre* oluşturmaktır:



Bu tepkime genellikle karaciğerde oluşur. İnsanlar *üreotelik* (azot boşaltım son ürünü üre olan) canlılardır; üre karaciğerlerimizde üretilir ve idrar içerisinde boşaltım için böbreklere gönderilir. *Ürikotelik* organizmalar ise *ürik asit* olarak bilinen daha karmaşık bir ürün ortaya çıkarır:



Ürik asit de zehirsizdir fakat suda görece daha az çözündüğünden atımı için daha az sıvı gerekir. Bununla beraber, ürik asit oluşumu için daha yüksek miktarda enerji kullanılır.

Boşaltımla ilgili bilgilendirmemiz birçok nedenden dolayı hayvanlarla sınırlı kalacaktır. Bitkilerin metabolik aktivitesi hayvanlarınkinden çok daha yavaştır, bu yüzden bitkilerde atık maddelerin uzaklaştırılması çok önem taşımaz. (Homeostatik mekanizmaların da daha aktif olan hayvanlar alemi açısından ele alındığı size hatırlatılacaktır.) Aynı zamanda, yeşil bitkilerde şeker oluşumunun temel metaboliti olan CO_2'nin uzak-

laştırılması ışık durumuna göre değişiklik gösterir. Bununla birlikte, bitkiler azot gruplarını uzaklaştırmadan çeşitli şekillerde kullanma eğilimindedir. Azot, amonyak, nitrit ve nitratların bu döngüsü, yeşil bitkilerin azotu atma ihtiyacı duymadan belirli bir ölçüde çevrim yaptıklarını göstermektedir.

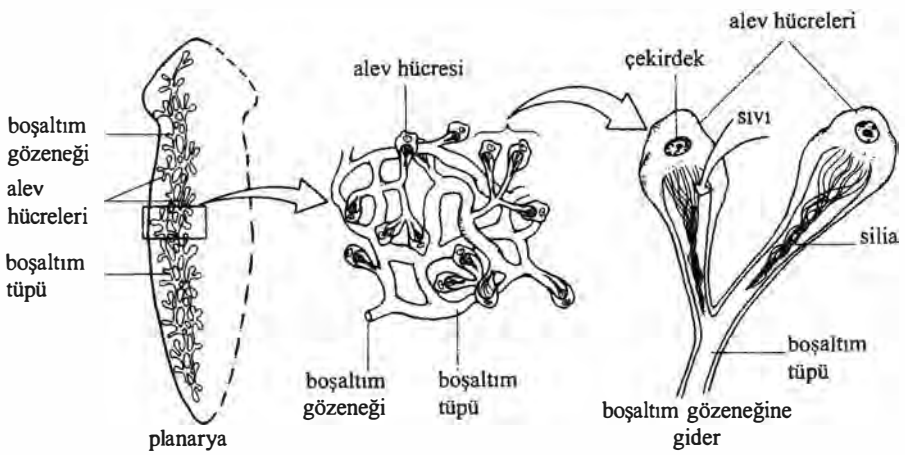
Bu noktada, boşaltımın sıvı ve elektrolit homeostazisine sıkı bir şekilde bağlı olduğu açıktır. Atıkların uzaklaştırılması ile ilgili birçok yapı, su dengesinde de anahtar rol oynamaktadır. Bazı durumlar için bu yapılar, başlangıçta boşaltım organelleri ya da organları olarak tanımlanmış olsa da daha sonradan temel olarak sıvı ve elektrolit homeostazisinde görev aldıkları belirlenmiştir. Vücuttaki birçok maddenin seviyesi üretim ve boşaltım arasındaki dengeye bağlıdır. İleride değineceğimiz gibi, böbrek benzeri boşaltım organları uzaklaştırma amaçlı madde işlemenin yanı sıra kandaki birçok maddenin de seviyesini düzenlemektedir.

17.1 Omurgasızlarda Boşaltım

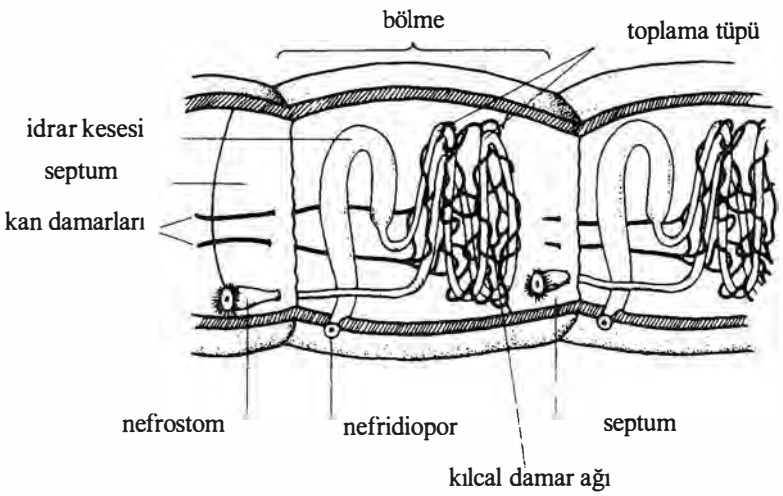
Tek hücreli Protistalarda ve süngerlerde boşaltım, içi sıvı ile dolu *kontraktil vakuol* organeli aracılığıyla olur. Bu organel, düzenli olarak kasılarak içerisindeki sıvıyı, tuzları ve çözünmüş atık maddeleri hücre dışına atar. Bazı durumlarda, vakuolün çevresinde sıvıyı vakuole taşıyan özel veziküller veya (çoğu zaman mitokondri ile ilişkili) keseler bulunur. Bu düzenleme, vakuolün seyreltik sıvı içeriği tutabilme ve bu sıvıyı yüzeydeki bir gözenek aracılığıyla dışarı atabilme özelliği ile bağlantılıdır. Bununla beraber, bazı protistalar bu tür özel organellere sahip değildir, atıklarını doğrudan geçirgen hücre zarı aracılığıyla dışarı atarlar.

Yassı kurtlarda açıkça tanımlanmış bir boşaltım sistemi bulunur (Şekil 17.1). İki veya daha fazla çokça dallanmış uzunlamasına tüplerden oluşur. Tüplerin bazı yan dallarının ucu, içi boş ampül şeklindedir ve içerisinde uzun silia bulunur. Sürekli hareket halinde olan bu silia alev şeklini andırdığı için sisteme *alev hücre sistemi* denir. Bu silia, alev hücre sistemi içerisinde sürekli bir akıntı oluşturur ve bu akıntılar, uzunlamasına yerleşmiş tüplerin diğer yanındaki dallarının ucunda bulunan boşaltım gözeneklerinden sıvı ve atık maddeleri vücut dışına taşır.

Kapalı bir dolaşım sistemi olan toprak solucanında boşaltım, özel bir *nefridyum* takımı ile dolaşım sistemine yakından bağlantılı olarak gerçekleşir (Şekil 17.2). Toprak solucanının vücudundaki her bölme bir çift nefridyum içerir. Vücut sıvısı *nefrostom* zarından nefridyuma geçmektedir. Nefrostom, nefridyuma açılır, ampül şeklindedir ve silia içerir. Nefridyum daha sonra kan damarlarıyla yakından bağlantılı sarmal bir tüp meydana getirir. Boşaltım yapılanması ve kan damarlarının bu bağlantısı maddelerin geri emilimini sağlar ve omurgalılardaki böbreğin fonksiyonel öncüsüdür. Nefridyumun ucunda geniş bir mesane bulunur ve bir *nefridiopor* aracılığıyla dışarıya açılır.



Şekil 17.1 Planaryada alev hücre sistemi (sağ tarafta yapının tamamı dahil edilmemiştir)



Şekil 17.2 Bir nefridyumu gösteren toprak solucanı bölmesi

Böcekler, nefridyum sistemleri olan atalardan evrimleşmiş olabilirler ancak bu nefridyumlar yok olmuştur. Bunun yerine, böcekler *Malpighi tüpleri* adı verilen bir boşaltım yapılanmasına sahiptir. Bunlar, orta bağırsak ile arka bağırsağın birleşme noktasında bağırsağın dışa doğru uzantısı şeklinde gelişmiştir. Bu tüp şeklindeki keseler böceğin kanı ile yıkanır ve kapalı uçlarında sıvı ve atık maddeleri emer. Tüplerde ürik asit oluşur, sıvı ve tuzlar ise tüplerin etrafındaki açık kan sistemi tarafından geri emilir. Tüplerde oluşan idrar, arka bağırsağa ulaşır ve rektum ile vücut dışına atılır. Rektumda suyun büyük bir kısmı geri emilir, bu yüzden anüsten atılan dışkı ve idrar oldukça kurudur. Boşaltım sürecinde suyun korunmasını sağlayan bu özellik, kurak alanlarda yaşayan organizmaların başarılı bir şekilde adaptasyonunu sağlar.

17.2 Omurgalılarda Böbreğin Yapısı

Böbrek, omurgalılara özgü bir organdır. Gelişmiş omurgalılarda ana boşaltım birimi olmasına rağmen balık gibi gelişmemiş omurgalılarda temel görevi osmoregülasyondur. Azotlu atıklar büyük oranda balığın solungaçlarından uzaklaştırılır.

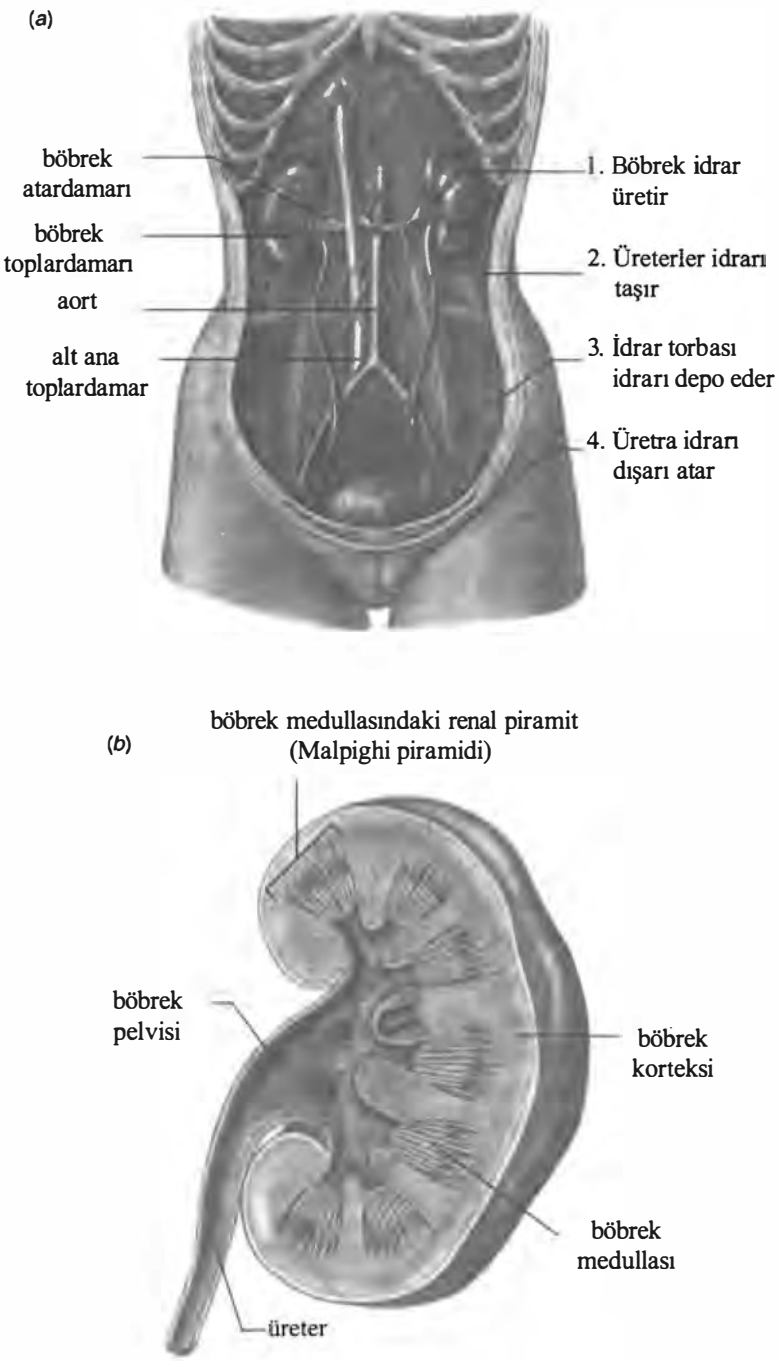
Böbrek kanalları ve üreme sistemi kanalları birbiriyle o kadar yakından ilişkilidir ki bazı uzmanlar bu iki sistemi, kuyruk bölgesinde gözeneklerle dışarıya açılan *ürogenital* (üro=idrar) *sistem* olarak birlikte incelemektedir. *Kloak*, kuyruğa bitişik yaygın olan boşluktur ve idrar, sperm, yumurta ve dışkının dışarıya atılmak üzere depo edildiği yerdir. Memelilerin erişkinlerinde kloak bulunmaz, sindirim atıkları ve ürogenital sistem için ayrı açıklıklar bulunur. Dişi memelilerde sistem daha da bölünmüş olup idrar ve üreme sistemleri farklı açıklıklara sahiptir.

Bütün omurgalılarda böbreğin gelişimi, *pronefroz* denen böbreği oluşturacak (*nefrojenik*) mezodermin ön kısmında başlar. Genellikle vücudun belirli bölmeleriyle bağlantılı olarak bir seri tüp oluşur. Pronefroz, embriyoda daha sonra *mezonefroz* halini alır. Bu işlem öncelikle pronefrik bölgenin arka kısmında bir seri tüp oluşumu şeklinde başlar, daha sonra tüplerin uzaması ve kıvrılmasının ardından bölmeler kaybolur. Görece uzun olan mezonefroz, balıklar ve amfibilerin erginlerinde, sürüngen, kuş ve memelilerin de embriyolarında işlevsel böbrek olarak görev yapar. Mezonefroz bölmesizdir, *üreter* adı verilen bir kanalı oluşturur ve böbrekte üretilen idrarı kloaka ya da idrarın depo edildiği, kese benzeri bir yapı olan *idrar torbasına* iletir. İdrarın, idrar torbasını terk etmesi ve vücut dışına ulaşması *üretra* aracılığıyla olur.

İnsanda iki böbrek karın boşluğunun arkasında yanlamasına yerleşmiştir. Brüt ölçekte, böbrek üç bölgeye ayrılır: dışta *korteks*, ortada *medulla* ve içte *pelvis* boşluğu (Şekil 17.3). Dışta kalan iki katmanda oluşan

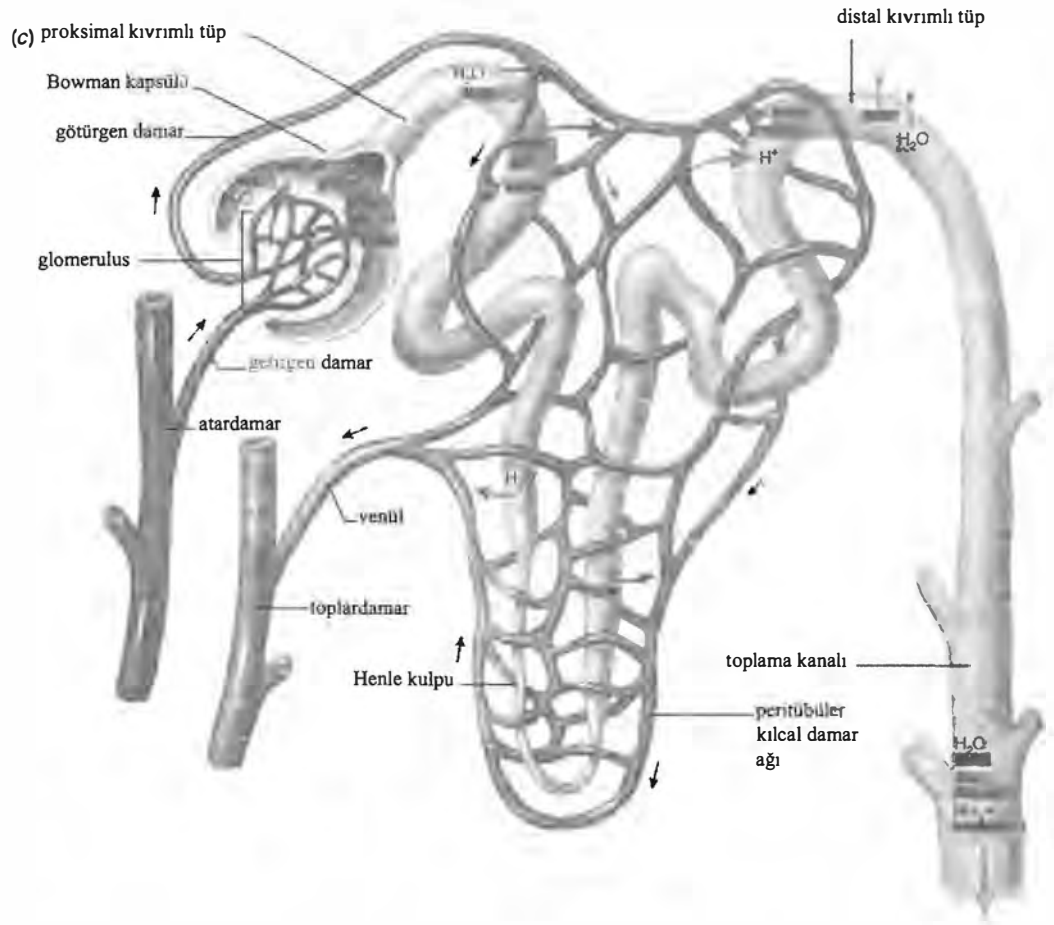
idrar, renal (böbreğe ait) pelviste toplanır ve her böbrekte bir tane bulunan üreter aracılığıyla idrar torbasına iletilir, buradan da üretra yoluyla dışarıya taşınır.

İdrarın asıl üretim yeri böbreğin işlevsel birimleri olan *nefronlardır* (Şekil 17.3). Her nefron üç parçaya sahiptir: (1) *Glomerulus* sıkı bir kan damarı topudur, kanı duvarlarından nefronun ikinci parçasına süzer.



Şekil 17.3 (a) Üriner sistem. (b) İnsan böbreğinin yapısı. (c) Nefron yapısı.

Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8. baskı, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill Şti.'nin izniyle yeniden oluşturulmuştur.



Şekil 17.3 (*devam*)

Glomerulustaki yüksek hidrostatik basınçtan dolayı, proteinler ve oluşan elementlerin dışında kanın nerdeyse tüm içeriği damarlardan dışarıya sızar. (2) Süzüntü, nefronun *kıvrımlı tüp* adı verilen ikinci parçasına geçer. Bu tüpün başlangıcında, glomerulustan gelen süzüntüyü duvarlarından içeriye alan ve glomerulusu çevreleyen kese şeklindeki *Bowman kapsülü* bulunur. Tüpün geri kalan kısmı bir *proksimal* bölge, ortada bir *Henle kulpu* ve bir *distal* bölgeden oluşur. Süzüntüdeki iyonların, moleküllerin ve suyun büyük kısmının kan dolaşımına tekrar emilmesi kıvrımlı tüpten olur. (3) Oluşmakta olan idrar daha sonra *toplama tüpüne* geçer. Burada, tüp idrarı böbrek pelvisine boşaltmadan önce bir miktar daha su geri emilebilir. Glomerulus, Bowman kapsülü ve proksimal ile distal kıvrımlı tüpler kortekste; Henle kulpu ve toplama tüpleri büyük oranda medullada bulunur.

Kan, *böbrek atardamarı* boyunca aorttan doğrudan böbreğe akar. Bu ana atardamar böbrekte birçok arteriole (küçük atardamara) bölünür, bunların her biri Bowman kapsülüne girer ve birçok kez daha bölünerek glomerulustaki kılcal damarları oluşturur. Bu kılcal damarlar distal bölgelerinde birleşerek küçük bir arteriol oluşturur ve kapsülden ayrılır. Bu arteriol tekrar bölünerek birçok *peritübüler kapilleri* (tüp çevresi kılcal damar) oluşturur. Bu kılcal damarlar kıvrımlı tüpü sarar ve süzüntüden geri emilimden sorumludur. Kılcal damarlar daha sonra birleşerek bir toplardamar meydana getirir, diğer nefronlardaki toplardamarlarla birleşerek *böbrek toplardamarını* oluşturur ve posterior vena cava (alt ana toplardamar) içerisine boşalır.

17.3 Omurgalılarda Böbreğin İşlevi

İlkel omurgalılar tatlısuda evrimleşmiştir. Gelişmiş böbreğin ilkel özellikleri muhtemelen korunmuştur ancak gelişmiş omurgalılar evrimleşene kadar işlevsel bir nefron olarak bütünlük kazanmamıştır.

Böbrekteki nefronların işlevi tatlısu balıklarında açıkça görülmektedir. Bu organizmalarda, tuzlar korunurken büyük miktarda sıvı dışarı atılmalıdır. Kan, sarmal kılcal demetine girerken, sıvı ve çözünmüş maddeler glomerulustaki damar zarından dışarıya atılır. Süzüntü daha sonra Bowman kapsülüne girer. Çevresindeki kapsülle birlikte glomerulus *Malpighi piramidi* olarak adlandırılır.

Kapsülün hemen ucundaki dar boyunda yoğun silia bulunur. Bu oluşum, nefron boyunca hareket eden suyun miktarını artırır. Boynun hemen devamında tüpün *proksimal segmenti* bulunur. Orta derecede genişlemiş bu bölgede, monosakkaritler ve küçük proteinler nefrondan doğrudan vücuda geri emilir. Çift değerlikli iyonlar bu proksimal segmentin daha arka kısımlarında bulunan kanallarda geri emilme eğilimindedir. Nefronun bir sonraki parçası olan görece kısa *orta segmentte* bulunan birçok silia, süzüntünün hızlıca ilerlemesini sağlar. Orta segmenti izleyen *distal segmentte* Na^+, K^+ ve Cl^- iyonlarının geri emilimi için kanallar bulunabilir. Bu geri emilim bir aktif taşıma sürecidir ve enerji salınımını katalizleyen ATPazlar iş görür. Birçok nefronun ucu bir araya gelerek, nefron tüplerinde bekleyen idrarı toplayan ve idrar torbasına taşıyan kanalları oluştururlar.

Bu temel özellikler, değiştirilmiş şekilde olsa da, daha karmaşık renal organlarda bulunabilir. Tatlısu balıklarında suyun geri emilimi için özel yapılar bulunmaz. Bu organizmalarda azotlu son ürün amonyaktır ve idrar içerisinde olduğu gibi solungaçlardan da dışarı atılır. Tatlısu balığı çok miktarda idrar ürettiği için amonyak seviyesi zehirli yoğunluğa erişmez.

Deniz balıklarında, tatlısuyun süzüntüden geri emilimine daha fazla imkan sağlamak için süzüntü nefrondan daha yavaş akar. Deniz balıkları, hipertonik ortamlarına su kaybının üstesinden gelmek için tuzlu su içerler. Vücutlarındaki çift değerlikli iyonlar, proksimal segmentin arka bölümünde nefron içine pompalanır. Neticede, deniz suyu alımı net bir tatlısu kazancı ile sonuçlanır. Bazı deniz balıklarında glomerulus bulunmayan böbrek vardır, bu durumda idrara geçen sıvı miktarını oldukça düşüktür.

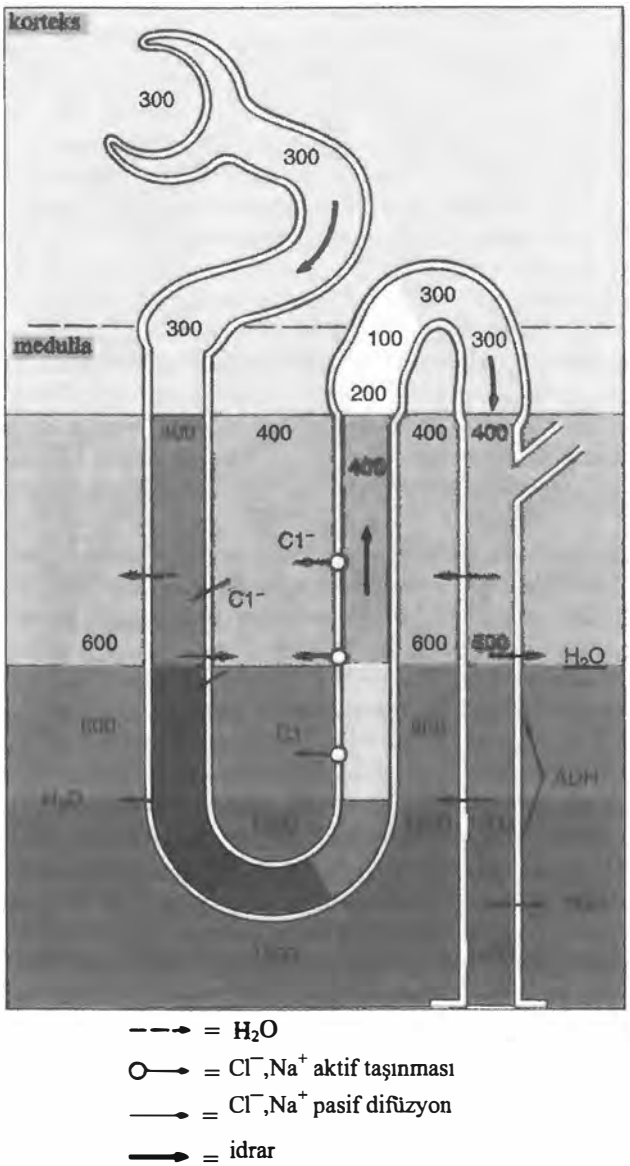
Çoğu amfibinin yaşam ortamı oldukça nemlidir ve böbrekleri tatlısu balıklarınınkine çok benzer. Bununla beraber, sürüngenler çoğunlukla *kserotik* (kuru) ortamlarda bulunur ve böbrekleri bu tür ortamın stresini yansıtır. Bazı deniz sürüngenlerinde, fazla miktardaki tuzu dışarı atmak için ek renal oluşumlar bulunur. Tuzu dışarı atan bu salgı bezleri, deniz kuşlarında buruna yakın bulunan bezlere benzer. Kara sürüngenleri temel azotlu son ürün olarak ürik asit oluşturarak vücutlarındaki suyu korurlar. Özellikle deniz ortamında bulunan diğer sürüngenler üre atarlar. Timsahlar amonyak atarlar.

Memeliler ve kuşlar özellikle suyun korunmasında önemli derecede etkili böbreklere sahiptir. Yüksek yoğunlukta idrar üretiminin temel mekanizması, nefronların etrafında oldukça hipertonik bir ortam oluşturmaktır. Böylece, ozmoz ile su tüpleri terk eder. Nefron tüplerinin değişik bölgelerindeki seçici geçirgenlik farkı da bu mekanizmada rol oynar.

17.4 İnsanda Böbreğin İşlevi

İnsanda böbreğin yüksek yoğunlukta idrar üretme yeteneğinin renal medullada bulunan yoğunluk gradiyentine bağlı olduğu düşünülmektedir. Burada, hipoozmotik idrar Henle kulpunun aşağı inen kolundan ve toplama tüpünden geçmek zorundadır. Proksimal kıvrımlı tüpte ham süzüntüden büyük miktarda geri emilim olduğu düşünülmektedir. Su, amino asitler, glukoz ve iyonların tümü tüpü terk eder ve tüp çevresindeki kılcalların içerisine emilir.

Ters akım teorisine göre (Şekil 17.4) Henle kulpu kendi üzerine kıvrıldığı için bir ters akım sistemi meydana getirir. Süzüntü kulptan aşağı inerken büyük miktarda su, osmozla önce tüp etrafındaki gittikçe yoğunlaşan doku sıvısına, daha sonra da tüp çevresindeki kılcal damarlara geçer. Aynı zamanda, bir miktar sodyum ve klor iyonu tüp içerisine nüfuz eder. Kulpun geçirgen olmayan yükselen kolu aktif olarak Na^+ iyonlarını (ve devamında pasif olarak Cl^- iyonlarını) dışarı atar. Bu iyonlar medulla sıvısına geçerek yoğunluk gradiyentini korur ve geri dönüşüme katılmak için kulpun aşağı inen koluna serbest olarak tekrar girebilir.



Şekil 17.4 Ters akım modeli (Storer vd.'den değiştirilmiştir)

Böylece, Na^+ ve Cl^- kulpun yükselen kolundan alçalan koluna ve tekrar yükselen koluna geçerek bir devrede dolaşır. Süzüntü kulptan inerken artan bir şekilde yoğunlaşır fakat distal kıvrımlı tüpe ulaşınca o kadar çok iyon aktif olarak tüp dışına taşınmıştır ki osmolalite, proksimal tüpe girdiği zamankinden daha düşük bir seviyeye ulaşmış olur. (Hatırlayınız, yükselen kol su geçirmez, bu yüzden su iyonları takip edemez ve osmolalite yüksek kalır.) Süzüntü (bundan sonra idrar olarak tanımlanabilir) toplama tüpüne iner ve medulladaki yoğunluk gradiyentine doğru diğer bir yolculuk oluşur. Toplama tüpünün geçirgenliğine bağlı olarak nefronun dışına ve tüp çevresindeki kılcal damarların içine daha fazla su osmozu olabilir, böylece geride yüksek yoğunlukta bir idrar kalır.

1970'lerin ortalarında, Henle kulpunun yükselen kolunun, tüpün o bölgesinden Na^+ ve Cl^- iyonlarını aktif olarak dışarı atmak için gerekli iyon kanallarını içermediği yönünde kanıtlar birikmişti. Alçalan kulpun duvarlarının Na^+ ve Cl^- iyonlarına geçirgen olduğu konusunda da önemli miktarda şüphe vardı. Bu yüzden, ters akım hipotezi değişikliğe uğradı.

İki çözünen modeli diğer bir hipotezdir. Bu model, idrar üretiminde NaCl ve üre miktarına bağlı olarak yoğun bir idrar üretimi yönünden böbrek etkinliğini ortaya koyar. Aynı zamanda, özellikle Henle kulpu olmak üzere, nefronun *maddeye özgü* tuz ve su geçirgenliğini de kapsar ancak ürenin tüp duvarı boyunca geçişi ve tüpün yakın çevresinde oluşumu önemlidir. Orijinal modelle karşılaştırıldığında iki çözünen modeli, Henle kulpunun yükselen ve alçalan kolları arasındaki ters akım hareketini daha basit şekilde açıklamaktadır.

İki çözünen modeline göre Henle kulpundan geçen süzüntünün kan plazması ile izotonik olması önemlidir. Alçalan kolda aşağı doğru hareket ederken hipertonik dış ortama doğru su kaybı olur. Dış ortamın hipertonik olması, yüksek üre seviyesinden kaynaklanmaktadır. Alçalan tüpün duvarları suya yüksek oranda geçirgendir fakat tuz ve üreyi neredeyse geçirmez. Bu, tüpün içinde görece yoğunlaşmış bir süzüntü meydana getirir.

Kulpun alt kısmında tüp su geçirgenliğini kaybeder fakat süzüntünün yoğunlaşmasına neden olan NaCl'ye yüksek oranda geçirgendir. Süzüntü yükselen kolda hareket ederken tuz kolaylıkla hipotonik dokulara doğru geçer. Bununla beraber, yükselen kolun üst noktasına doğru tuz aktif taşımayla süzüntüden dışarı atılmalıdır. Önemli miktarda tuzun atılması tüpteki osmotik basıncı azaltır, böylece nefron boyunca daha fazla su kaybı olmasına yol açar. Bununla beraber, başlangıçta kapsül sıvısında biriken üre, bahsedilen su kaybından dolayı artık tüpte çok daha yoğun haldedir. Su, süzüntüyü distal tüpte terk eder ve birçok nefrondan gelen yoğunlaşmış süzüntü son olarak toplama kanallarına taşınır. Toplama kanalları, en azından daha aşağıdaki bölgelerinde, üreye oldukça geçirgendir. Süzündeki üre seviyesi çevredeki dokudan daha yüksek olduğu için, üre kanallardan osmotik basıncı yüksek olan çevredeki dokuya geçer. Yüksek osmotik basınç Henle kulpunun alçalan kolunda su kaybına ve toplama tüpü boyunca ilerleyen idrardan devamlı su taşınmasına neden olur. Üre ve tuzun kapsülden üretere hareket eden süzüntüden su alınımına katkıda bulunduğu açıktır.

İki çözünen teorisi, ters akım hipotezinin bütün iddialarını yok saymaz. Kulpun alt kısmı en yüksek tuz seviyesine sahiptir. Bu tuz yoğunluğundan dolayı çevredeki dokularda hipertonik ortam oluşur ve özellikle toplama kanallarında, süzüntüden suyun alımı ile sonuçlanır. Süzüntüden su kaybı, tüpte yüksek üre yoğunluğu oluşturur ve neticede alçalan kol çevresindeki dokuda osmotik basınç artar.

17.5 Böbreğin Homeostatik İşlevi

Boşaltım işlevinin yanı sıra böbreğin homeostatik işlevi de vardır. Böbrek, tuz ve suyun homeostatik olarak düzenlendiği yerdir. Böbreğin işlevselliğinin temelinde tuz ve su dengesini belirli bir seviyede tutması yatar. Plasmadaki çözünen maddelerin çoğu, idrar oluşumunun başlangıç süzülme sürecinde nefron kapsülüne geçtiği için kan, her içerik için belirli bir homeostatik seviyeyi koruyacak kadar maddeyi tüpün geri kalan kısmından geri emmelidir. İlaveten, böbrek, geri emilen maddelerin miktarını düzenleyerek kandaki dengeyi etkilemektedir. Glukoz, genellikle proksimal tüpün başlangıç bölümünde tamamen geri emilir. Ancak, kandaki glukoz seviyesi çok yüksek olabilen diyabetik bir bireyde, başlangıç süzüntüdeki glukoz miktarının önemli bir kısmı idrarda kalabilir ve vücut dışına atılır. Bu patolojik durum *glukozüri* olarak bilinir ve diyabetin ilk belirtisidir. İdardaki şeker osmotik basıncı artırır ve nefron içerisine daha fazla su geçerek çok miktarda idrar oluşumuna neden olur.

Antidiüretik hormon (*ADH*) su dengesini koruyan temel etmendir. Beynin çok yönlü bir parçası olan ve hipofiz bezinin hemen üst kısmındaki *hipotalamusun* oldukça küçük bir bölgesinden salgılanır. ADH, toplama kanallarının duvarının suya geçirgenliğini artırır. Toplama kanalları hipertonik bir ortamla çevrili olduklarından su kanallardan dışarı çıkar ve kanalların altındaki kan damarlarında tutulur. ADH'ın etkisiyle suyun uzaklaştırılması yoğunlaştırılmış idrar oluşumunu sağlar. Diğer yandan, ADH'taki bir azalma böbrekteki kan damarlarının suyu geri emmesinin önüne geçer, böylece daha seyreltik ve bol miktarda idrar oluşur.

ADH'ın su geçirgenliği üzerine etki ettiği gibi adrenal korteksin bir steroidi olan *aldosteron* da sodyum iyonlarının aktif taşınımını düzenler. Aldosteronun etki ettiği yer Henle kulpunun yükselen kulpudur. Yüksek

hormon seviyesinin varlığında, Na^+ tüpün içindeki süzüntüden çevredeki damarlara geri emilir, bu bir tuz koruma sürecidir. Aldosteronun çok düşük seviyelerinde idrardan çok fazla miktarda sodyum iyonu kaybedilir ve osmotik basıncın artmasından dolayı idrar hacminde artış meydana gelir.

Sağlıklı bireylerde aldosteron miktarı genellikle beslenmeyle alınan tuz alımından etkilenir, bu yüzden sodyum alımı ile sodyum atılması arasında bir denge bulunmaktadır.

17.6 Boşaltımda Yardımcı Yapılar

Ter bezleri (*sudorifer bezler*) olarak bilinen özelleşmiş epitel yapılar deride bulunur. İnsanlarda, bu ter bezleri her yerde bulunur fakat özellikle avuç içinde ve ayak tabanında yoğunlaşmıştır. Ter bezleri otonom sinir sisteminin (acil durumlarda "savaş ya da kaç" cevabını başlatan aynı sistem) sempatik dalı tarafından etkinleştirildiği için, aşırı derecede korku ya da benzer sinirsel tepkiler özellikle avuç içinde çok miktarda ter üretilmesiyle sonuçlanır.

Ter, çok fazla su kaybının kaynağı olmasının yanında tuz hatta idrar bile içerebilir. Tuzlar temelde NaCl, eser miktarda da K^+ ve Mg^{+2} iyonlarında oluşur. Hastalık durumlarında ter, safra pigmentleri, protein, hatta şeker içerebilir. Ara sıra, ter içerisinde kan bulunduğu da olmuştur.

Göz çukurunun üst dış köşesinde bulunan *lakrimal bezler* tarafından üretilen göz yaşı da küçük bir boşaltım ürününü oluşturur. Göz çukurunun iç köşesinde bulunan lakrimal kanallara, buradan da burnun içindeki bir keseye akar. Ağlama nöbetlerinde burundan bol miktardaki sıvı boşalması aşırı derecede göz yaşı üretildiğini göstermektedir. Sıradan durumlarda ortalama bir hacimde olan göz yaşı, ara sıra farklı maddeler içerse de genellikle seyreltik bir NaCl çözeltisidir. Göz yaşında çok düşük seviyede AIDS virüsü bulunmuştur. Tabii ki göz yaşının temel işlevi göz yüzeyinin kayganlaştırılması ve nemlendirilmesidir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

17.1. Azotlu atıkları amonyak şeklinde uzaklaştırmanın avantaj ve dezavantajları nelerdir?

Proteinler enerji molekülü olarak kullanıldığında ya da başka bir deyişle parçalandıklarında, amino asitleri *deamine* olur (amino gruplarından arınırlar). Bu, amonyağın yanı sıra glikolitik yolağa girecek veya sentez reaksiyonlarında kullanılacak bir organik madde oluşumuna neden olur. Organizma için ana azotlu boşaltım ürününün amonyak olması işleri basitleştirir çünkü başlangıç yan ürünüdür ve çok az ek enerji kullanımını gerektirir.

Bununla birlikte, amonyağın bir dezavantajı, yüksek oranda zehirli olmasıdır. Amonyağı seyreltecek yeterli miktarda suyun bulunmadığı durumlarda ciddi sorunlar doğurabilir. Bu nedenle, diğer azotlu son ürünler ortaya çıkmıştır. Bu alternatif ürünlerin oluşumu enerji ve organik materyal kullanımını gerektirir.

17.2. Azot boşaltımının son ürünü olarak üre ve ürik asitin avantajları nedir?

Evrim, fırsatçı bir süreç olduğu için metabolik işlemlerin son ürünü mantıksal çerçevedeki düzene uymayabilir. Memelilerde, doğada büyük oranda endergonik olan karmaşık bir tepkime dizisi bulunur; iki molekül NH_3 bir molekül CO_2 ile birleşerek suda çözünür bir madde olan üreyi $[(NH_3)_2CO]$ meydana getirir. Ortalama düzeydeki üre zehirli değildir. Bu açıdan, tatlısu ortamında yaşamayan hayvanlarda NH_3 üzerine önemli bir gelişmedir. Üre oluşumunun, ana boşaltım ürünleri olan amonyak ve karbondioksiti içerdiği unutulmamalıdır. Üre suda çözünebildiği için, organizmadan atılması için bir miktar bu kıymetli çözücüye ihtiyaç vardır.

Karasal ortamın en başarılı fatihleri olarak belirtilebilecek böceklerde azot boşaltımının neredeyse tamamı ürik asit şeklinde olur. Ürik asit suda çözünemez ve atımı için neredeyse hiç sıvıya ihtiyaç duyulmaz, bu yüzden suyun olmadığı durumlar için ideal son üründür. Böceklerin çoğu ürik asiti kuru kristaller şeklinde atar.

Bütün kara sürüngenleri ve kuşlarda da son azotlu boşaltım ürünü ürik asittir. Yumurtlayan bu omurgalılarda ürik asit özellikle etkin bir boşaltım ürünüdür çünkü embriyodan atılabilir ve allantois kesesinde katı, zehirsiz bir ürün olarak birikebilir. Böylelikle, embriyo gelişimine engel olmaz.

17.3. Köpekbalığı gibi deniz kıkırdaklı balıklarının kanlarında alışık olmadık şekilde yüksek miktarda üre bulunur. Sizce bunun nedeni nedir?

Deniz kıkırdaklı balıkları arasında, yaşadıkları hipertonik deniz suyundan dolayı organizmadan sürekli bir su kaybı olur. Bu yüzden, suyla çevrili olmalarına rağmen osmotik stresten dolayı dehidrasyon tehlikesi altındadırlar.

Bu osmotik sorunun üstesinden gelmek için, kıkırdaklı balıklar kanlarında %2'ye kadar üre bulunmak zorundadır. Azotlu boşaltım ürünleri özel olarak osmotik dengeyi korumada kullanırlar. Vücut sıvılarındaki osmotik basıncı çevreleriyle aynı düzeye getirerek su kaybının önüne geçerler. Bu durum, özellikle boşaltım işlevinin su dengesi ile bağlantısını gösteren çok güzel bir örnektir.

17.4. Tatlısu balıkları su içmezken birçok deniz balığı neden deniz suyu içer?

Hipertonik ortamda yaşayan deniz balıkları suya erişebilirlik yönünde bir kısıtlamaya maruz kalmaktadır. Deniz suyunu içip, metabolik ihtiyaçları için tuz çözeltisinden suyu ayırarak kullanırlar. Ancak, geride çok miktarda tuz kalır ve bunu atmak zorundadırlar. Bunu, solungaçlarında NaCl boşaltımı yapan bezler aracılığıyla gerçekleştirirler. Yüksek derecede endergonik olan bu reaksiyon için çeşitli ATPazlar iş görür. Bazı deniz balıklarında, özelleşmiş rektal bezler fazla tuzu sindirim sisteminin sonuna boşaltır, buradan da bu tuzlar dış ortama atılır.

Tatlısu balıkları hipotonik bir ortamla çevrili olduklarından, onların sorunu daha farklıdır. Bu balıklar, sürekli vücutlarına giren tatlısudan kurtulmak zorundadır. Su içmek zararlarına olduğu için hiçbir zaman içmezler. Bunun yerine, solungaçları aracılığıyla çevrelerinde çok az miktarda bulunan tuzu alırlar. Bu işlem de enerji gerektirdiği için solungaçlarındaki bezlerde bulunan ATPaz enzimleri kullanılır.

17.5. *Osmokonformer* canlıların iç osmotik özellikleri çevre ile aynıdır. Ortamlarındaki osmotik basınçta bir değişiklik olursa, bu canlılar çevredeki değişikliğe göre kendi iç dengelerini çok kısa zamanda ayarlarlar. Bu şekildeki bir pasif osmotik karakter özellikle deniz omurgasızlarında yaygındır. *Osmoregülatör* canlılar ise dış ortama bağlı olmadan sabit bir iç osmotik dengeye sahiptir. Tabii ki bu bağımsızlık enerji tüketimiyle olur. Osmoregülatörlerin iç ortamlarını kontrol ettikleri bazı mekanizmalardan bahsediniz.

Osmoregülasyonda rol alan temel sistemler aynı zamanda boşaltımda yer alırlar. Tatlısu tek hücrelilerinde su dengesini sağlamada kontraktil vakuoller neredeyse tek başına iş görür. Halkalı solucanlardaki nefridial sistemler ise hem atıklarla hem de su ile başa çıkarlar. Böceklerdeki Malpighi tüpleri için de durum aynıdır. Sindirim sisteminin bu uzantısı hem atıkları hem de suyu biriktirir, daha sonra dolaşım sistemine suyun geri emildiği arka bağırsağa taşınırlar.

Omurgalılarda osmotik düzenleme ile boşaltım böbrek tüpünde yakından bağlantılıdır. Kuşlarda ve sürüngenlerde, yüksek derecede hipertonik bir idrar üretme yeteneği kurak bir ortamda suyu tutabilmeleri için önemli bir mekanizmadır. Birçok balıkta solungaçlar, vücuttaki tuzu uygun bir düzeyde tutabilmede rol oynarlar, bu da böbreğe hidrostatik işlevi için yardımcı olur. Temel boşaltım ürünü olan ürenin, sürekli su kaybı sorunuyla yüz yüze olan deniz kıkırdaklılarında osmotik dengeyi sağlamadaki rolünden daha önce bahsedildi. Üre aynı zamanda nefronun kıvrımlı tüpünde ve toplama tüpünde hipertonik bir idrar oluşturmada da kullanılmaktadır.

17.6. Glomerulusu bulunmayan bir böbreğin avantajı nedir?

Bazı deniz balıklarında, glomerulus körelmiştir ya da hiç yoktur. Böbreğin temel işlevsel kolu, içerisinde geri emiliminin ve bir kısım salgılamanın olduğu tüp olmuştur. Glomerulus, kandan su kaybının olduğu ana kısım olduğu için, dehidrasyon sorunuyla yüz yüze olan deniz omurgalılarında glomerular işlevin azalması uyumsal bir avantaj sağlamaktadır. Glomerulus bulunmayan böbrek, nefron tüplerindeki diğer değişikliklerle beraber birkaç deniz balığı türünde görülür, ancak, hayatta kalma başarısına etki edebilmesi açısından yapının değiştirilebilirliğini göstermektedir.

17.7. Kanın, böbrekle bağlantılı birçok kan damarı aracılığıyla aorttan alt ana toplardamara hareketini gösteren bir akış şeması oluşturunuz.

Aort →böbrek arteri → arteriol → glomerulus kılcal damarları → Bowman kapsülü arteriolü → peritübüler kılcal damarlar → venül → böbrek toplardamarı → alt ana toplardamar

17.8. Ters akım teorisinin ve iki çözünen teorisinin ana fikirlerini özetleyiniz.

Her iki teori de şunları kabul eder:

1. Bir ters akım tuzu yoğunlaştırır ve böbrek medullasındaki doku sıvısının osmalalitesini yükseltir.
2. Henle kulpunun alt kısmı en yüksek tuz seviyesini içerir.
3. Çevredeki hipertonik doku, Henle kulpu ve toplama kanallarından hareket etmekte olan süzüntüden H_2O çeker.

	TERS AKIM MODELİ	İKİ ÇÖZÜNEN MODELİ
Alçalan kulp	1. Na^+, Cl^- ve H_2O'ya geçirgendir 2. Başlangıçta süzüntü hipoosmotiktir 3. H_2O süzüntüden osmoz ile çıkar 4. Na^+ ve Cl^- içeri geçer 5. Süzüntü artan bir şekilde yoğunlaşır	1. H_2O'ya geçirgen olup, görece Na^+, Cl^- ve üreye geçirgen değildir 2. Başlangıçta süzüntü izotoniktir 3. H_2O süzüntüden osmoz ile çıkar 4. Süzüntü artan bir şekilde yoğunlaşır
Kulpun alt kısmı	Süzüntüdeki en yüksek tuz yoğunluğuna erişilir	1. Na^+ ve Cl^- geçirgendir; H_2O'ya geçirgen değildir 2. Na^+ ve Cl^- kulp içerisine akar 3. Süzüntüdeki en yüksek tuz yoğunluğuna erişilir
Yükselen kulp	1. H_2O'ya geçirgen değildir 2. Cl^- aktif taşımayla, Na^+ pasif difüzyonla dışarıya geçer 3. Tüp içerisinde kademeli bir osmolalite düşüşü olur 4. Üre yoğunlaşmıştır	1. H_2O'ya geçirgen değildir 2. Aktif taşımanın olduğu kulpun üst noktası haricinde Na^+ ve Cl^- difüzyonla dışarıya geçer 3. Tüp içerisinde kademeli bir osmolalite (osmotik basınç) düşüşü olur 4. Üre yoğunlaşmıştır
Toplama kanalı	Boşaltımdan önce üre daha fazla yoğunlaşır	1. Boşaltımdan önce üre daha fazla yoğunlaşır 2. Üreye geçirgendir 3. Ürenin bir kısmı difüzyonla dışarıya geçer 4. Dokunun üreyle uyarılmış hipertonikliği H_2O'yu Henle kulpundan dışarıya çeker

17.9. ADH üretimi birçok fiziksel ve kimyasal faktörden etkilenmektedir. Sizce bu hormonun üretimi üzerine alkolün etkisi nasıl olur? ADH'ın homeostatik işlevini düşünerek, yüksek kan basıncının ADH üretimini nasıl etkileyeceğini düşünürsünüz?

ADH üretiminin artması, nefronun toplama tüplerinin geçirgenliğini artırır. Böylece, vücut içine daha fazla su geçer ve korunur. Bira içtikten sonra yüksek miktarda idrar çıkışı olur; bu da gösteriyor ki alkol ADH üretimini baskılar, bu nedenle toplama tüpü duvarından daha az su geri emilerek vücudu idrar olarak terk eder. (Alkol gibi, tüplerden suyun geri emilimini baskılayan maddelere *diüretikler* denir.) Yüksek kan basıncı da benzer etki yapar. Yüksek basınç genellikle vücutta sıvı artışıyla bağlantılı olduğu için, sıvı boşaltımıyla bu basınç düşürülebilir. Bu nedenle, kan basıncı artınca ADH seviyesi azalır. Toplama tüpü duvarlarının geçirgenliğinin azalmasıyla daha fazla su atılır ve vücuttaki sıvı seviyesi düşer.

17.10. *Feokromositoma* olarak bilinen bir adrenal karsinoma çeşidinde, tümör hücreleri aldosteron seviyesinin aşırı miktarlara ulaşmasına neden olur. Bu, vücuda çok zararlıdır. Sizce bu etki neden meydana gelir? Açıklayınız.

Aldosteron, Henle kulpunun yükselen kolunu sodyum iyonlarına geçirgen yaptığı için miktarının fazla olması, kulpun etrafındaki dokuya sodyum iyonlarının taşınmasını artırır ve toplama tüpüne geçen idrar çok seyreltik kalır. Bu durumdaki idrarın osmotik basıncı düşük olduğundan, tüpten çok miktarda su kaybedilir. Bu nedenle, yüksek aldosteron seviyesi ile vücutta tutulan su artar ve kan basıncında ani bir artış olur.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

17.11. Çoğu hayvanda boşaltım aşağıdakilerden hangisiyle yakından bağlantılıdır? (*a*) su düzenlemesi (*b*) tuz dengesi (*c*) nöral entegrasyon biçimleri (*d*) (*a*) ve (*b*) (*e*) (*a*) ve (*c*)

17.12. Kontraktil vakuolleri olmayan tek hücrelilerde azotlu atıklar nasıl atılır? (*a*) plasma zarından doğrudan difüzyon (*b*) Malpighi tüpleri (*c*) çekirdekte parçalama (*d*) fagositoz (*e*) hepsi

17.13. Şu organlardan hangisinin/hangilerinin işlevi boşaltım olarak düşünülebilir? (*a*) böbrek (*b*) deri (*c*) akciğerler (*d*) gözyaşı bezleri (*e*) hepsi

17.14. Hemoglobinin parçalanma ürünlerinin boşaltımı, karaciğerin bir boşaltım işlevini oluşturur. Bu ürünler nelerdir? (*a*) RNA parçaları (*b*) safra pigmentleri (*c*) ozon parçaları (*d*) hepsi (*e*) hiçbiri

17.15. Glomerulusta gerçekleşen süzme işlemi, kılcal damar ağındaki yüksek kan basıncına bağlıdır.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.16. Bowman kapsülünde üretilen süzüntü dolaşımdaki kan plasması ile neredeyse izosmotiktir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.17. Deniz ve kara ortamlarının her ikisi de su koruma mekanizmaları gerektirir. Her iki durum da, oldukça yüksek olan bir iç osmotik basınç oluşturmak için üre kullanımını içerir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.18. Süzme ve seçici geri emilim nefron boyunca meydana gelen tek süreçtir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.19. Proteinler genellikle glomerulus ağından nefrona geçmez.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.20. Şeker hastalığı olan insanlarda başlangıç süzüntüsündeki glukoz tamamen geri emilmez. Bu, idrarda şeker bulunmasına neden olur.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.21. Tatlısu balıklarında azotlu boşaltım ürünü muhtemelen ürik asittir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.22. Henle kulpu, genellikle yüksek yoğunlukta idrar üretebilen canlılarda uzundur.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

17.23. Henle kulpu memeliler dışında hangi canlılarda orta bölüm olarak bulunur? (*a*) tatlısu balıkları (*b*) deniz balıkları (*c*) kuşlar (*d*) amfibiler (*e*) hiçbiri

CEVAPLAR

17.11 (*d*)
17.12 (*a*)
17.13 (*e*)
17.14 (*b*)
17.15 (*a*)
17.16 (*a*)
17.17 (*b*)
17.18 (*b*) (Bunlar temel olaylardır fakat nefron boyunca kan damarlarından bir miktar salgı da olabilir.)
17.19 (*a*)
17.20 (*a*)
17.21 (*b*)
17.22 (*a*)
17.23 (*c*)

BÖLÜM 18

Dolaşım Sistemi

1628'de bir İngiliz doğa bilimci ve filozof olan William Harvey, kanın belirli bir yolda, ileri geri çalkantılı tarzında değil düzenli bir şekilde vücudun her tarafını dolaştığını ilk belirten kişidir. Bu yeni ufuklar açan düşünce, deneysel bilim olarak fizyolojinin gelişmesine yol açmıştır. Fakat İtalyan anatomist olan Marcello Malpighi tarafından kılcalların keşfedilmesine kadar tamamen anlaşılamamıştır. Tüm vücuda maddelerin dağıtımını yapan kan olduğu için, açıkça görüleceği üzere dolaşım, vücudun içindeki fonksiyonların her yönüyle temelindedir.

Tüm omurgalılarda ve bazı omurgasız hayvanlarda (örneğin, toprak solucanı), dolaşım sistemi tamamen tüplerin içerisinde kapalı bir sistemdir. Diğer organizmalar ise açık sisteme sahiptir ve açık sistemde tüpler, açık bölgelerle veya sinüslerle devam eder. Bu açık sistem, düşük taşınım etkinliğine ve yavaş bir dolaşıma sahiptir.

ÖRNEK 1 Böcekler açık dolaşım sistemine sahiptir. Sonuç olarak onların kan yoluyla taşınan maddeler O_2'de dahil olmak üzere omurgalılara nispeten yavaştır. Fakat böcekler, karasal inhabitantların (sakinlerinin) en başarılı grubudur ve bir kara habitatının zorunluluklarıyla başa çıkabilmeleri, onların çok yüksek metabolik aktiviteye sahip olabilmelerine bağlıdır. Bu aktivite mümkündür çünkü onların metabolizması için gerekli olan O_2 dolaşım sistemi dışında *trakeol* ve *trake* denilen açık tüp serileri ile sağlanmaktadır. Bu sistem, böceklerin vücudunun çevresini trakeollerin ağ gibi sarmasından ve yüzeydeki açıklıklardan (*spiracles, stigmalar*) oluşur.

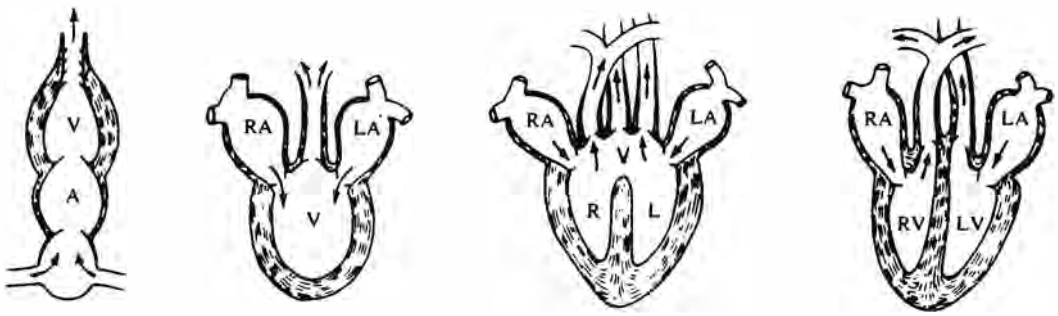
18.1 Omurgalıların Kardiyovasküler Sisteminin Karşılaştırılması

Bütün omurgalılarda kardiyovasküler sistem bir kastan oluşan pompa (*kalp*) ve bir tüp sisteminden oluşur. Bu damar sistemi kanı kalpten alıp tekrar kalbe taşınmasında görevlidir. Kanı kalpten taşıyan damarlar *arter* (atardamar), kanı kalbe getiren damarlar ise *ven* (toplardamar) olarak isimlendirilirler. Daha küçük arterlere *arteriyol*, daha küçük venlere ise *venül* adı verilmektedir. Bütün önemli bağlantılar aretriol ve venüller arasında bulunan *kapiller* (kılcal) *yatak*ta gerçekleşir. Kan ile doku arasındaki değişim burada gerçekleşir.

Bazı ilkel hayvanlarda, kalp, kan damarının genişletilmiş bölümünden biraz daha büyüktür. Bu tür pompalar (kalp) bir veya birden fazla olabilir ve bu düzenleme, kanın sürekli hareketliliğini sağlar. Balıklarda kalp ince duvarlı bir kısım (*atriyum*, auricle denir), sonrasında da kalın duvarlı daha güçlü bir pompa olan oda (*ventikül*) gelir (Şekil 18.1). Sadece kalbinden tek bir dönüş tam bir dolaşım döngüsünü oluşturur. Kan oksijenlenmesi için solungaçlara pompalanır ama balıklar solungaçlardan sonra bir pompaya sahip değildir, bundan dolayı kan, vücudun geri kalanında yavaş ve önemli ölçüde gücü azalarak hareket eder (sistemik dolaşım).

Kurbağalar ise yaşamının ilk kısmını suda ve sonrasında metamorfoz geçirerek yaşamının diğer ergin kısmını da karada geçirir. Burada biz iki alıcı oda ile karşılaşmaktayız, bunlar sol ve sağ atriyum (auricle)dur fakat tek bir ventrikül bulunmaktadır. Kurbağalarda iki döngü olan *pulmoner* ve *sistemik döngü* belirgindir. Birçok kurbağada akciğerlerin göreceli olarak etkinliği düşüktür, bundan dolayı deri de yardımcı olarak iş görür, akciğere doğru hareket eden kanın bir kısmı gerçekte deriye doğru yol değiştirmektedir.

ÖRNEK 2 Sürüngenlerin dolaşım sisteminde, sistemik dolaşımda oksijenini bırakmış venüsteki kirli kan sağ atriyumdan (auricle) girer ve sonrasında ventriküle geçer. Pulmoner dolaşımdaki yüksek oksijenlenmiş venüsteki kan



Balık Amfibi Sürüngen Kuş ya da Memeli

Şekil 18.1 Omurgalıların Kalp Yapısı

sol atriyumdan girer ve sonrasında ventriküle geçer. İki atriyumdan gelen (bundan dolayı iki dolaşımdan gelen) kan biraz karışmasına rağmen, ventrikül kasıldığı zaman; sağ atriyumdan gelen kanın (sistemik kan) çoğunluğu pulmoner arterlere geçer ve akciğere devam eder; sol atiyumdan gelen kanın (pulmoner kan) büyük bir çoğunluğu ise aorta gider ve oradan da dokulara geçer.

Kuşlar ve memelilerde, iki dolaşım tamamen ayrılmıştır ve dört odalı kalpleri aslında iki kalp gibi gözden geçirilebilir. Kalbin sağ tarafı, sistemik dolaşımdan gelen oksijenini bırakmış kirli kanı alır ve bu kan pulmoner artere ve oradan da akciğerlere pompalanır. Oksijenlenmiş kan iki pulmoner venden kalbe geri döner ve aortun içine sol ventrikülden pompalanır, bu kan aorttan sonuçta vücudun bütün kısımlarına dağılır.

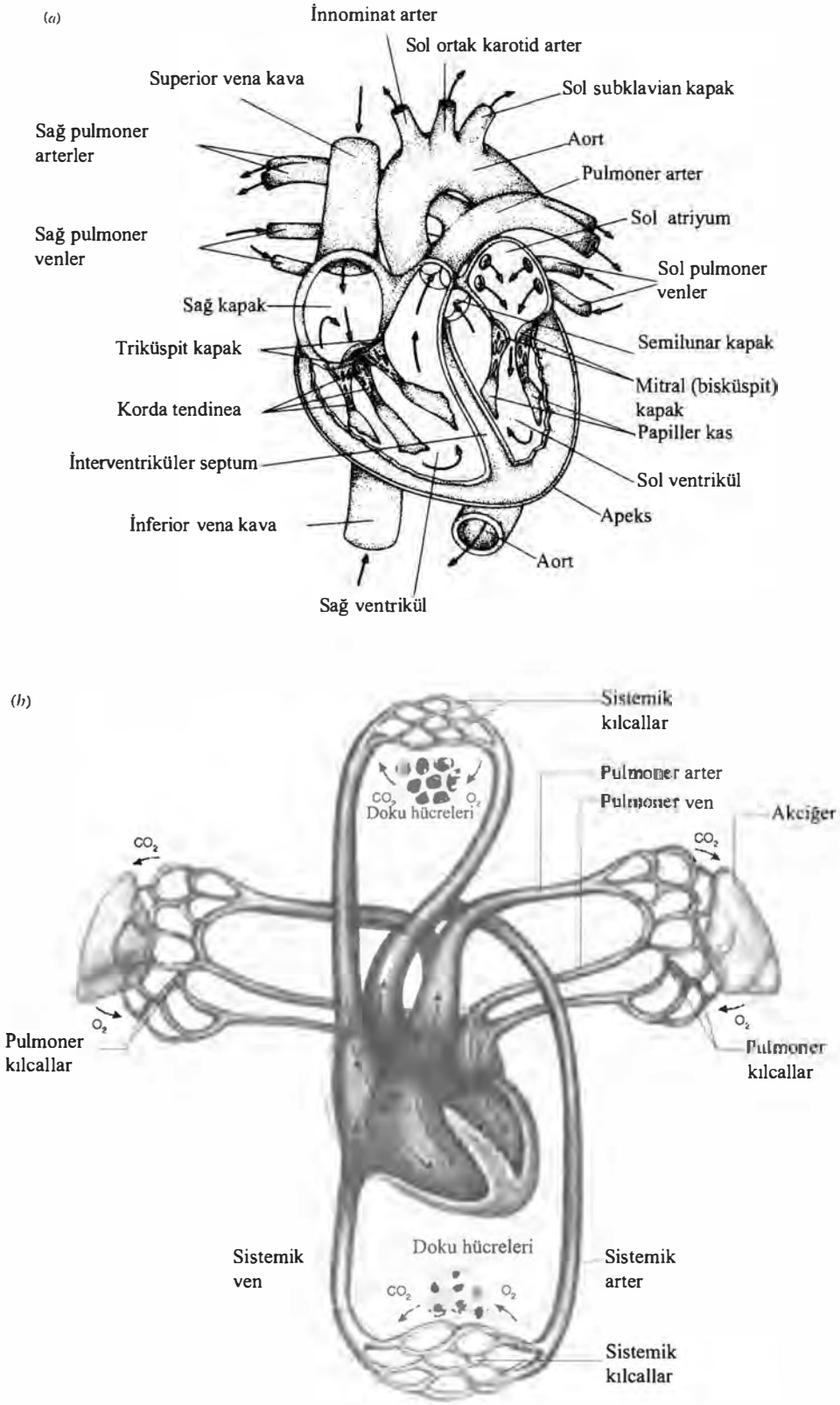
18.2 İnsan Kalbi

İnsanlarda kalp dört odalı yapıya sahiptir ve göğüs boşluğunda bulunur (Şekil 18.2). Kalın kaslı kısım iki ventrikülü oluşturur, iki atriyum ise kapakları ventriküllerin üstüne yatmış bir şekilde görünür.

İki atriyum da aynı anda dolar. Dolduğu zaman atriyumlar gevşeme fazındadır. Sağ atriyumda dokuda bulunan *sinoatriyal düğüm* (SA düğüm, Sinoaurical node, SA node)'den başlayan bir kasılma dalgası atriyumların üzerine yayılır ve kan gevşeme durumunda olan ventriküllere gönderilir. Kalp kasının kasılmasına sistol, gevşemesine diyastol denir. Ventriküller sistole gitmeden önce, atriyumların sistolü de bitmiştir. *Atriyoventriküler* (AV) *kalp kapakları*, atriyum ve ventriküller arasında yer alır ve bu kapakların hareketi olmasaydı; ventriküllerdeki bu kasılma, kanı atriyumlara geriye gönderme eğiliminde olacaktı. Bu kapaklar, bağ dokunun uzantılarıyla oluşur ve iki oda arasındaki kapıya benzer, tek bir yöndeki harekete izin verir ve basınç yön değiştirdiği zaman kapanırlar.

Sağ tarafta bulunan AV kapak bağ dokunun 3 uzantısından oluşur ve *triküspid kapak* olarak bilinir. Sol tarafta bulunan AV kapak ise bağ dokunun 2 uzantısında oluşur ve *biküsbid* veya *mitral kapak* denir. Bu uzantılar kas liflerine (tendonlara) bağlanır ve *chordae tendineae* olarak adlandırılırlar. Bu chordae tendineae, kalın *papiller kasların* (papillary muscles) içine yerleşmiştir ve bu kaslar kapakların kapanmasından sonra kısmi kasılmaları önler. Kapaklar, atrial sistol sırasında ventriküler odalarda serbest hareket eder ve bundan dolayı kan atriyumlardan ventriküllerin içine hareket eder. Ama kapakların tersine hareketini, (atriyumların içine) gergin chordae tarafından engellenerek kapaklar kapanır böylece ventrikül sistolü sırasında kan, kapakların kapanmasına sebep olur ve atriyumlara geri dönemez.

Kan sağ ventrikülden pulmoner arterlere pompalanır ve akciğerlere gider. Kan sol ventrikülden *aort gövdesine* (aortic trunk) çıkar ve bu kalın damar, vücudun tüm kısımlarına götürecek alt arterlere ayrılarak kanı yönlendirir. Aorttaki ve pulmoner arterdeki *semilunar kapaklar* ventrikülün içine kanın geri akışına engel olur. Semilunar kapaklar yarım ay şeklinde ceplerdir. Kan, ventriküllerden arterlere geri dönmek istediği zaman, bu cepler kanla dolar, gerilim oluşur ve kan arter lümenine geri döner ve böylece kanın geri girmesi engellenmiş olur.



Şekil 18.2 (*a*) İnsan kalbi (*b*) Vücut boyunca kan akışı döngüsü.

Kalp kası, sağ ve sol *koroner arter*den gelen kan tarafından kendini besler. Bu damarlar, sol ventrikülden aortun başlama noktasından çıkar. Koroner arterler kalp boyunca kan sağlamak için dallanırlar. Eğer koroner arterin dallarından biri tıkanırsa (kan pıhtısı ile tıkanma veya kasılmayla olabilir), o dalın beslediği kalp kası zarar görür. Zarar görmüş kas bir *enfarktüs* olarak tanımlanır. Eğer o hasar geniş ise kalp durabilir ve ölümle sonuçlanabilir. Bu tip sonuçlara *kalp krizi* denir. Batı ülkelerinde orta yaş erkeklerde çok fazla yaygındır ama kadınlarda da son yıllarda kalp krizinde bir artış görülmeye başlamıştır.

Kanın kalpteki gerçek verimine *kardiyak verim* denir ve *atım hacmi*nin ve *kalp hızı*nın ürününe (çarpımına) eşittir. Atım hacmi, ventriküllerin kasılmasıyla pompalanan kan miktarıdır. Dinlenme durumunda, insanlarda kardiyak verim yaklaşık dakikada 5 litredir. Kalbe dönen kan miktarı atım hacmini etkileyen faktörler arasındadır. Bu miktar, vücut değişimlerinin içsel ve dışsal ortamlarına göre sürekli değişir. Vücuttan kalbe gelen kanın yükü ne olursa olsun kalp, kanı karşılama ve pompalama (fiziksel limitler içinde) kapasitesine sahiptir. Bu *Starling yasası*nda belirtilen bir durumdur. Kalp, gelen kan akımının hızının oranına göre sürekli adapte olur, böylece kana bir set çekmesi veya geri yollaması gibi bir durum yoktur. Kalp kası ne kadar gerilirse; o kadar kasılma gerginliğini de arttırabilir böylece kalbe gelen kan akışı arttığı zaman, ventriküller gerilir, artan yükü pompalamak için kalbin gücü de artar.

Kalp bir bütün olarak veya tek bir kalp kas lifi kendi-kendine kalp atımı (elektriksel uyarı) oluşturabilme yeteneğine sahiptir. Bu özelliğe *otomatisite* denir. Kalp kası, kayda değer bir elektrik uyarısı yapabilme yeteneğine sahip olduğundan dolayı benzersizdir. Kalbin içinde ortaya çıkan içsel sinyaller, kas lifinden kas lifine hızlıca yayılır. Memelilerde, kalp atımı (elektriksel uyarı) ilk sağ atriyumda bulunan sinoatriyel (SA) düğümden başlar (Şekil 18.3). Kalp kasındaki bu düğüm muhtemelen iç uyaranlara karşı aşırı hassas bir bölgedir ve bu bölge ilk olarak elektriksel deşarja sebep olur. Kalp atım hızının birincil olarak SA düğüm ile ilişkili elektriksel değişiklikler tarafından kontrol edildiğinden dolayı, SA düğümüne kalbin *pacemaker*ı denilmiştir.

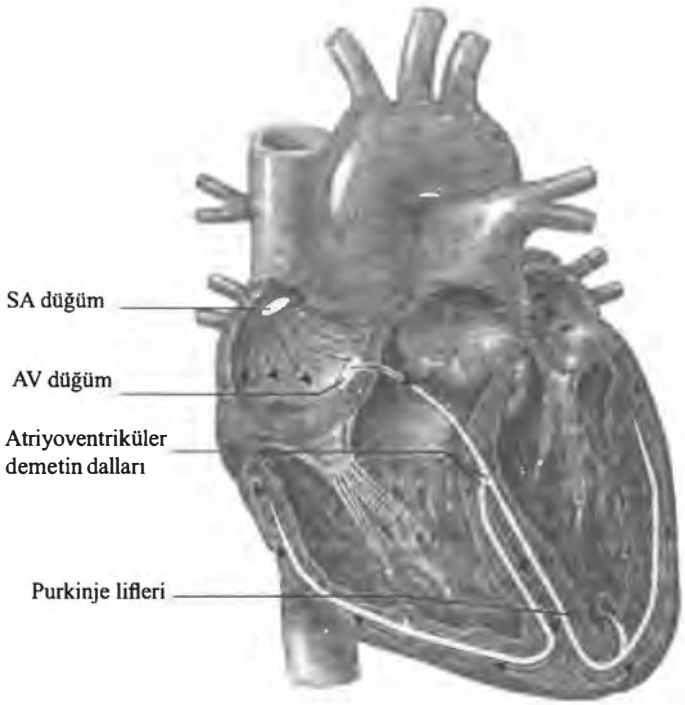
İki atriyumun tüm parçalarına uyarım dalgasının (aksiyon potansiyeli) yayılması olduğunda atriyumlar sistole gider. Uyarılar, diğer özelleşmiş bir düğüm olan, atrioventriküler (*AV*) düğümün içine yavaşlatılmış bir şekilde iletilir. Uyarının AV düğüm liflerine yayılması 0,1 s'nin üzerinde bir geciktirme getirir bu durumda venriküllerin kasılmaya başlamadan önce atriyumların sistollerini bitirmelerini sağlar. AV düğümündeki uyarı, *His* veya *AV demeti* denen bir lif demetine doğru yayılır. Bu liflere *purkinje lifleri* denir ve AV düğümünden ayrılır, ventriküllere doğru hızlıca uyarıyı taşırlar.

Kalbin tamamı genellikle koordineli bir şekilde atar ve kan bu pompalama ile düzenli bir şekilde hareket eder. Fakat kalp oksijen yokluğu veya mekanik bir yaralanmadan dolayı hasar görürse, lifler kendi başlarına düzensiz olarak atarlar, koordinasyon bozulur. Bu duruma *fibrilasyon* denir. Eğer bu durum hızlı bir şekilde düzeltilmezse (elektrik şoku verilebilir), felç veya kalp yetmezliğine sebep olabilir ve ölüm riskini arttırabilir.

ÖRNEK 3 Elektrokardiyogram (EKG); Kalbin elektriksel aktivitesinin özel kağıtlara yazdırılma işlemine elektrokardiyografi (EKG) denilmektedir. Böyle bir kayıt elde etmek için kullanılan alet *elektrokardiyograf*tır. Kalbin elektrik potansiyeli değişiklikleri zamana bağlı olarak dalgalar şeklinde kaydedilir. Bu dalgaların genliği hem de süreleri belirli hastalıkları gösterebilir. Bu elektriksel değişikler vücudun değişik bölgelerine sadece elektrotlar koymak suretiyle ölçülebilinir.

Kalbin her atımı EKG'de 5 ayrı dalga bölgesi tarafından ayırt edilir (Şekil 18.4). Bunlar P, Q, R, S ve T olarak isimlendirilmiştir. P dalgası, döngüde orta bir vuruş ile atriyumların kasılmadan önceki depolarizasyonu (gevşeme potansiyelinin kaybı) ile ilişkilidir. QRS bölgesindeki keskin değişiklik ventriküllerin kasılmadan önceki depolarizasyonu ile ilişkilidir. Ventriküllerin repolarizasyonu T bölgesi tarafından işaretlenir.

Kalp kendi iç uyarım sistemi ile çalışsa da, kalp atışı otonom sinir sistemi etkisiyle de değiştirilebilir. Sempatik sinir sisteminde, *kardiyo-akseletör sinir,* kalp atımının başladığı ve kalp hızının arttığı bölge olan sağ atriyuma nöroepinefrin salar. *Vagus siniri*, pacemakerın yanında bittiği noktadan asetilkolin salarak kalp atışını yavaşlatır. Sert bir vagal uyarı kalbi kısa süreliğine tamamen durdurabilir. Büyük bir korku sonucu hipervagal cevap sürekli olarak kalbi durdurabilir.



Şekil 18.3 Kalbin iletim (uyarı) sistemi. Sağ atriyumdaki SA düğüm, kalbin pacemakerı olarak görevlidir. Sylvia S. Madder, Biology, 8. Baskı, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill grubunun izniyle çoğaltılmıştır.

18.3 Arterler, Venler ve Kılcallar (Kapiller)

Arterler kalın duvarlı damarlardır ve kanı kalpten vücuda taşırlar. Pulmoner arter hariç bütün arterlerdeki kan oksijenlenmiştir. Arterin en iç tabakasına *endotel tabakası* veya *tunika intima* denir. Bu tabaka elastik membrandan oluşur ve bu membrana tek katlı yassı epitel hücreleri tutunmuştur (bk. Bölüm 4). Endotel tabakası son derece düzgündür ve kan akışında minimum direnç sağlar. Bu pürüzsüzlük pıhtılaşma olmaması için de çok önemlidir.

Arterin orta tabakası (*tunika mediya*) en kalın tabakadır. *Düz kas* lifleri içerir ve çoğunluğu dairesel şekildedir. Ayrıca sarı elastik liflerde belirgindir. Arterlerde fonksiyonel kasılma bu tabaka tarafından gerçekleştirilir.

Çok sağlam ve elastik olmayan üçüncü tabaka *tunika eksterna* arterin dış kısmını oluşturur. Burada başlıca beyaz fibröz bağ doku yer alır.

Venler üç tabakalı yapılarıyla arterlere benzerlerdir ama venlerin duvarları çok incedir ve içleri boşken daralırlar. Venlerde arterlerdeki gibi bir esneklik olmamasına rağmen, kanın hareketi sırasında hızlıca genişlerler.

Venlerde, kanın akışının devamlı tutulması için kalbin pompalama basıncı yoktur. Bunun yerine yakınında bulunan iskelet kasının rutin aktivitesi sırasında oluşan basınç ile birlikte uyumlu çalışan bir seri halinde bulunan tek yönlü kapakçıklar görev yapar. Çevresindeki kaslardan gelen basınç kanın hareketine sebep olur ve kapakçıklar da kanın sadece tek bir yöne doğru (kalbe doğru) akmasını sağlar.

ÖRNEK 4 Kanın yer çekiminin tersine hareketi bacakların büyük venlerinde özel bir problemdir. Bu venlerden kan çekilmesi bacaklardaki kasların kasılmasıyla gerçeklesitirilir. Eğer biri uzun süre ayakta kalmak zorundaysa, sık sık bacak egzersizi yaparak rahatlama sağlayabilir; bu durumda venler sıkıştırılmış ve kan kalbe geri gitmeye zorlanmış olur.

Ayrıca, sağ atriyuma giden büyük venlerde negatif basınç gelişme eğilimindedir. Bu vakum sağ atriyuma kan getirmede bir rol oynayabilir.

Hücreler ve dolaşım sistemi arasında madde alışverişi *kapiller yatakta* olur, kapiller yatak; gelen (*afferent*) arteriyol ve çıkan (*efferent*) venüller arasında kalan küçük tübüllerin ağıdır. Kapillerin (kılcalların) çoğu tek katmanlı hücrelerden oluşur ve arter ve venlerdeki endotel tabakasına benzerdir. Kapiller yataktaki bütün kılcalların birleştirilmiş kesit alanı giren arteriyol ve çıkan venüllerden daha fazladır. Fakat her kapiller oldukça incedir, genelde 0,01 mm'den daha incedir.

ÖRNEK 5 Devamlı akan nehirlerde herhangi bir noktadaki hız o noktadaki kesit alanı tarafından belirlenir. Nehir yatağının alanı genişse, orada akış hızı azalır. Eğer nehir yatağının alanı darsa, hız da artar. Genelde nehirlerde veya akarsularda dar kısımlar hızlı ve tehlikeli akımlar olarak tanımlanır. Akış hızı akan kolonun kesit alanı ile ters orantılıdır. Aynı ilişki damarların içinde akan kanın kolonu için de geçerlidir.

Kılcalların toplam potansiyel kesit alanı büyük olmasına rağmen, herhangi bir anda, kılcalların çoğu ayrıdır. Kanın toplam hacminin sadece % 5'i kılcal yatakta bulunur. % 20'den daha az bir kısmı atar damarlarda, yüzde 70'inden fazlası ise büyük toplardamarlarda bulunur.

18.4 Kan Basıncının Kontrolü

Kan basıncı; damarların içindeki kanın damarlara uyguladığı basınç olarak tanımlanır. Bu durum damarın birim alanı başına düşen kuvvet olarak ifade edilir. Bu basınç cıva kolonu kullanılan bir alet tarafından ölçülür ve kan basıncına bağlı olarak değişen cıva kolonu yüksekliği cinsinden ifade edilir.

Kan basıncı (genelde arteriyel basınç olarak ölçülür) iki temel olay tarafından üretilir. İlki ventrikülden ayrılan kanın etkilediği kan atımının gücüdür, ikincisi o güce arterler tarafından gösterilen periferal dirençtir (geri basınç), periferal direnç arteriollerde daha da önemlidir. Kolayca görüleceği üzere, eğer pompalama olmazsa, kuvvet de olmayacak ve bundan dolayı kan basıncı sıfır olacaktır. Belki daha az belirgin olan ise eğer periferal direnç olmazsa, orada basınç da olmayacaktır. Periferal direnç temel olarak dolaşım siseminin dış bölümünde arteriyollerin daralmasıyla üretilir.

ÖRNEK 6 Su, bahçe hortumunun içinde hareket ederken; hortumun içindeki basınç kaynağın baştaki basıncı, hortumun sonunda ve hortum boyunca gösterilen direnci olarak tanımlanır. Hortumun başlığı daraltılırsa, hidrostatik basınç artacaktır. Benzer olarak hortum keskin bir şekilde bükülürse, akışa karşı direnç artacak ve basınç yükselecektir.

Kan basıncı ve kan akışı sabit değildir çünkü sistemik pompalamanın kaynağı olan kalbin sol ventrikülü sırayla kasılır (sistol) ve gevşer (diyastol). Arteriyel kan basıncı, ventriküler sistol sırasında en yüksek seviyededir; diyastol sırasında ise en düşük seviyededir. Klinik olarak, bu basınçlar iki basınç olarak ifade edilir, örnek olarak 120 mmHg/80 mmHg verilebilir. Yüksek değer, genç biri için ortalama sistolik kan basıncı ve düşük değer diyastolik kan basıncı ile ilişkilidir.

Eğer arterler sert olsaydı, kan basıncı diyastol sırasında sıfıra düşecekti ve takip eden sistolde (kasılmada) çok yüksek değerlere hızlıca çıkacaktı. Bu kan basıncındaki keskin dalgalanmalar muhtemelen arteriyel duvarın bütünlüğüne zarar verecekti ve dolaşım sisteminde başka bir yerde mekanik zorlamaya sebep olacaktı. Neyse ki elastik arterler sistol sırasında esneyebilirler, bu da basınç artışını hafifletir. Daha da önemlisi, ventriküler sistol sırasında genişleyen arterler, ventriküler diyastol sırasında tekrar eski hallerini alırlar. Bu durum damarların içindeki düzgün akışı ve basıncı korur. Arteriyolar direncin minimum derecesi, arteriyel esneme ve geriye dönmesinden kaynaklanan bu basınç aralığını koruması için gereklidir.

Ventrikülden aorta kanın geçişi sırasında ve tüm arteriyel sistem boyunca, genişleme dalgası doğrusal bir düzlem boyunca yayılır, sonrasında hızlı bir şekilde kasılma dalgası takip eder. Eğer parmağınızı deri

yüzeyine yakın bir arterin üzerine koyduğunuzda, sıralı kasılma ve gevşemeyi yani *nabız* hissedilebilirsiniz. Bu nabız aslında kalp atışının ölçümüdür.

Arteriyollerdeki kasılma kan basıncının düzenlenmesi için önemli bir faktördür. Hatırlamak gerekirse, atım hacminin veya hızının artışından dolayı kalp veriminin (kalp debisi, cardiac output) artışı, aynı zamanda basıncı artırmaktadır. Birkaç istisna haricinde artan sempatik uyarı, kapiller yatağın girişindeki arteriyolleri daraltır ve bu yataklar boyunca kanın akışını azaltır. Bu durum akışa karşı direncin artmasını sağlar ve kan basıncının artmasıyla sonuçlanır. Nörohumoral (sinir ucundan yayılan) maddeler, nöroepinefrin (nöroadrenalin) veya epinefrin (adrenalin), benzer sonuçlar oluşturur. *Zorunlu hipertansiyon da*, (çoğunlukla yüksek kan basıncı böbrek rahatsızlığı veya özel bir patolojiden dolayı değildir) arteriyollerin sürekli kasılmasından kaynaklıdır ve arteriyollerin sürekli kasılması, fiziksel faktörler veya ruhi stresten kaynaklı nörohumoral dengesizlikten dolayı oluşuyor olabilir. Çoğu zaman antihipertansiyon ilaçları ve diüretiklerle tedavi (su kaybını artıran faktörlerdir), düşük kan basıncını sağlamada ve beyindeki (felç, *serebro vasküler olay* olarak da tanımlanmaktadır) kan damarlarının zarar görmesinde belirgin bir şekilde artan riskin ve kalp krizinin azalmasında başarılı olduğu kanıtlanmıştır.

Hipertansiyon, sistolik kan basıncı 150 mmHg'nin veya diyastolik kan basıncı 95 mmHg'nin üzerinde olmasıyla ilişkilendirilir. Artan diyastolik kan basıncı, özellikle 100 mmHg'yi aştıysa, genellikle sağlık için çok tehlikeli olarak kabul edilir. Bu durum, kan döngüsü sırasında diyastolün uzun sürmesinden kaynaklı olabilir. *Nabız basıncı* sistolik ve diyastolik kan basıncı arasındaki fark olarak tanımlanır. Yüksek nabız basıncı felç için çok yüksek bir faktördür özellikle bu durumda arterler *skleroz* geçirmiş olabilir. Arterosklerozis, yağ, kolesterol veya farklı maddelerin birikmesinden dolayı arter duvarlarının kalınlaşması ve sertleşmesidir.

Belirli arteriollerin kasılması veya gevşemesi, belirli bir bölgeden veya o bölgeye kanı yönlendirmek için işlev görebilir. Arteriyollerdeki parasempatik uyarı peniste arteriyollerin genişlemesine sebep olur ve penis kan ile dolar ve dik hale gelmesine sebep olur. Kasların kasılması sırasında lokal olarak sürekli oluşan CO_2 bölgede vazodilatasyona (damar genişlemesine) neden olur böylece yeterli miktarda besin girişini sağlar.

Kan basıncının sürdürebilmesi için rol oynayan; vücudun farklı kısımlarında bulunan damarların bazı bölümleri, omurilik soğanında bulunan *vazomotor merkez* tarafından kontrol edilir. Hatırlayacağınız üzere Claude Bernard vazomotor sinirleri keşfetti, bu sinirler vazokonstriksiyonu (damar daralması) ve vazodilatasyonu (damar genişlemesi) sağlamak için arterlerin ve arteriyollerin kaslarını sararlar. *Kardiyo-akseletör merkez* (kalbi hızlandıran merkez) ve *kardiyo-inhibitör merkez* (kalbi yavaşlatan merkez)'de omurilik içinde bulunur ve kalp üzerindeki etkileriyle kan basıncını etkiler.

18.5 Kan ve Lenf Bileşenleri

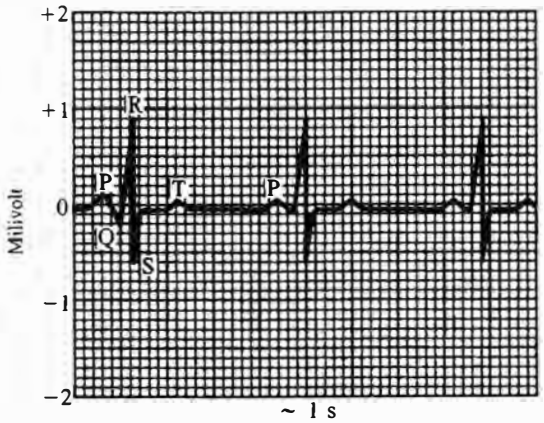
Kan akışkan bir sıvıdır, %55'i sıvı plazmadan (birincil bileşeni sudur) ve % 45'i yüzen hücrelerden oluşur. Plazma çözünmüş proteinler, yağlar ve karbonhidratlarla donatılmıştır. Lenf plazmaya çok benzerdir ama biraz daha az yoğundur. Kan, lenf ve dokularda bulunan sıvılar toplam vücut ağırlığının beşte birini oluşturur. Kan tek başına vücut ağırlığının on ikide birini oluşturur ve genellikle hacim olarak beş litrenin biraz altındadır.

Kanın hücresel bileşenleri (formed elements) üç tipten oluşur (Şekil 18.5'te görebilirsiniz):

1. *Kırmızı kan hücreleri ya da eritrositler*
2. *Beyaz kan hücreleri ya da* lökositler
3. *Platelletler (trombositler)*

Kanın *viskozite*si (akış direnci) saf sudan 4,5 kat daha fazladır. Bu yüksek viskozite büyük ölçüde proteinler, kan hücreleri ve çeşitli makromoleküllerden kaynaklıdır ve kanın kapiller yataktan yavaş akmasını sağlarlar.

Kanın pH'ı sağlıklı bir bireyde 7,3 ile 7,5 aralığındadır. 7,3'ün altına düşmesi *asidosiz* varlığını gösterir ve ciddi hayatı risk oluşur. Bu duruma sıklıkla açlık ve ileri düzeyde diyabet sebep olur. pH'ın 7,5'in çok yukarısına çıkması *alkoliz*i geliştirir. Aşırı kusma sebebiyle mide asidinin aşırı kaybı bu durumu oluşturabilir, bu durumda da hayati tehlike oluşabilir. Sabit pH'ın devamlılığını plazmadaki tampon sistemlerinin etkinliğine ve kırmızı kan hücrelerinde -karbonik asit/bikarbonat [H_2CO_3/HCO^-_3] tampon sistemi, fosfat



Şekil 18.4 Elektrokardiyogram (EKG)

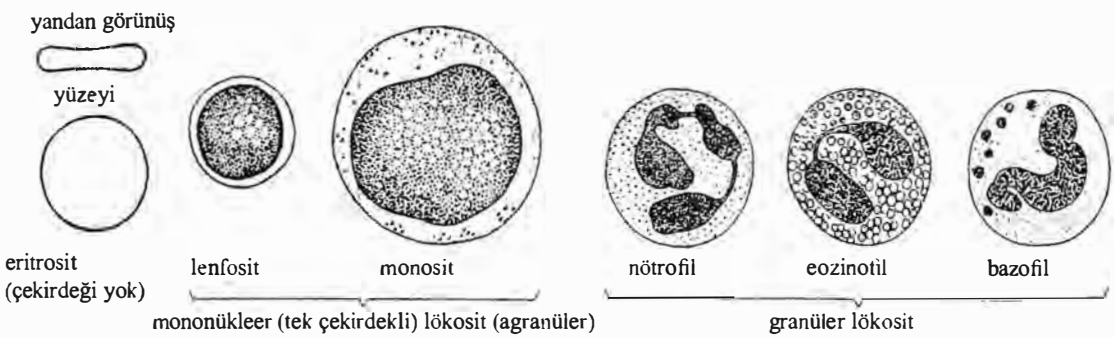
$[H_2PO^-_4/HPO^{2-}_4]$ tampon sistemi ve çeşitli proteinler zwitter iyon olarak görev yapmasına bağlıdır (bk. Bölüm 3).

Kırmızı kan hücreleri (RBC) oksijen taşır. Memelilerde RBC'ler oldukça küçüktür, olgunlaştıklarında çekirdeğini ve mitokondri gibi diğer organellerini kaybederler. Ortalama olarak RBC'ler mm^3'te kadınlarda 5 milyondan biraz daha az, erkeklerde de yaklaşık 5,5 milyon kadar vardır. RBC'lerin büyük bir bölümünü *hemoglobin* gibi konjuge protein kaplar. Hemoglobin kompleks bir moleküldür ve yapısında *globin* proteinini ve *porfirin* (hem) içerir (bk. Şekil 18.6).

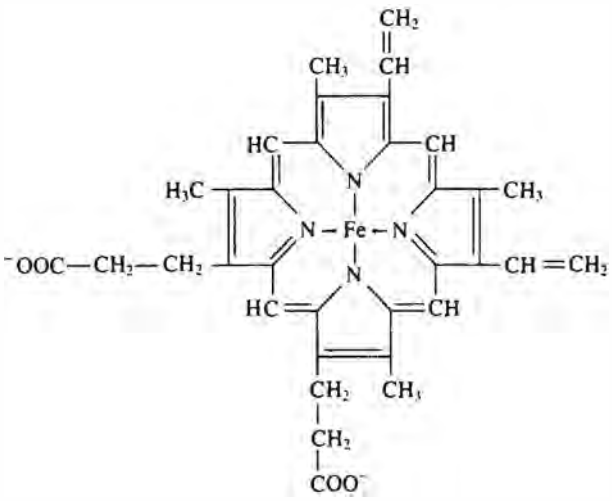
ÖRNEK 7 Hemoglobin, başlıca transport proteindir, RBC'nin içerisinde oksijen taşınımını içerir. Hemoglobin, konjuge bir proteindir, prostetik grubu (hem), çeşitli gruplara oldukça benzerdir. Bu globular apoenzim (bk. Bölüm 3), 2 alfa zincir ve 2 beta zincir içerir. Zincirlerin her biri bir hem grubu içerir ve bu hem grupları bir oksijen molekülü tutma kapasitesine sahiptir. Memelilerde çeşitli hemoglobin tipleri görülmektedir. Bazı durumlarda özel zincirler yetişkinden farklı olarak fetüste vardır. Hemoglobinin beta zinciri için alfa zincirine göre çok daha fazla mutasyon saptanmıştır.

Bir böbrek hormonu olan *eritropoietin*'in RBC'lerin üretimini düzenlediği görülmüştür. Yetişkinlerde uzun kemiklerin kemik iliği (yumuşak internal doku) başlıca yeni eritrosit yapımı kaynağıdır; fetüste ise karaciğer bu üretimi yapar.

Beyaz kan hücreleri birincil olarak sıklıkla hastalıklarla ilişkili olan yabancı organizmalara karşı koruma konusunda faaliyet gösterir. İki büyük grup olarak isimlendirme (nomenklature) sisteminde ayrılır (bk. Şekil 18.5). *granülosit*, granüllü sitoplazmaya sahiptir ve diğer grup; *agronülositler* pürüzsüz bir sitoplazmaya sahiptir. Granülositler:



Şekil 18.5 Kandaki Hücreler



Şekil 18.6 Hem

- *Nötrofiller*; sitoplazmaları nötr boyalarla boyanır ve çekirdekleri genellikle lopludur.
- *Eozinofiller* (asidofiller); lökosit hücreleri olup asit boyalarla boyanır ve sıklıkla alerjik cevaplarla bağlantılıdır.
- *Bazofiller*; lökositler düzensiz sitoplazmik granülleriyle alkali boyalarla maviye boyanır.

Agranülositler, *monosit* ve *lenfositler* olarak bulunurlar. Monositler lenfositlere göre önemli ölçüde büyüktür ama lökosit populasyonun %10'dan daha az bir kısmını oluştururlar. Dolaşımdaki lökositlerin neredeyse dörtte üçünü nötrofiller oluşturur. Yaklaşık beşte birini ise lenfositler oluşturur. Lökositler sayısal olarak eritrositlere göre çok küçüktür, genel olarak kanda her mm^3'te 5.000 ile 10.000 arasında değişirler. Çok yüksek lökosit sayısına enfeksiyonel hastalıklarda ve inflamasyon sırasında karşılaşılır ve onların tanılarında ipucu olarak kullanılır.

Platelletler kırmızı kemik iliğinde üretilen büyük hücrelerin parçalarından oluşan yuvarlak cisimciklerdir. *Trombosit* olarak da isimlendirilirler. Onların başlıca görevi kan pıhtılaşmasında, başlama faktörleri olarak işlev görür ama immunolojik reaksiyonlarda da rol oynadığı bilinmektedir. Bunların yanı sıra sınırlı fagositik özelliğe de sahiptirler.

Kanın pıhtılaşması ve *koagülasyonu*, plazmanın içerisinde bulunan çözünebilir faktörlerden *fibril*lerin sıkı bir ağ oluşumunu içerir. Pıhtılaşma, kanın durdurulmasını da içeren birkaç mekanizmanın belki de en önemlisidir. Kanamanın durdurulmasında, damarların daraltılması ve nörohumoral ajanların salınımı da yer alır.

Pıhtı oluşumu veya koagulasyon en az 30 farklı maddenin yer aldığı karmaşık bir işlemdir. Bütün basamakları net bir şekilde tamamen bilinmemektedir fakat ana işlemleri anlamak zor değildir.

Kan pıhtısı; fibrin ağ ve kan hücrelerinden oluşur. Fibrin, fibrinojen monomerlerinin polimerizasyonundan oluşur. Fibrinojen dönüşümü, sırayla, bir küçük protein olan *trombin* ile sağlanır. Trombin normal kan dolaşımında yoktur ancak kan pıhtısının oluşumu sırasında bulunur. *Protrombin* denilen öncül bir proteinden üretilir. Protrombinin trombine dönüşümü pıhtılaşma mekanizmasında daha karmaşık ve son derece kritik bir evredir. Bu süreç çeşitli iyon ve kofaktörlerin yanı sıra yaralanmış dokudan ve platelletlerden *tromboplastin* sunumunu gercktirir. Pıhtılaşma işlemi kan damarlarının duvarlarındaki travma (yaralanma) (burada aktiflenmiş tromboplastin üretilir) tarafından başlatılır.

Belli pıhtılaşma faktörleri, pıhtılaşmanın kolayca oluşmadığı bir hastalık olan hemofilinin belirli türleri ile ilişkilendirilmiştir. Faktör IX' un yokluğu hemofili B'ye sebep olur. Faktör IX ayrıca PTC (Plazma Tromboplastin Bileşeni) veya *Christmas faktör* olarak da bilinir. Çok daha yaygın olan Hemofili A, *antihemofilik globülin* (AHG)'nin yokluğu ile ilişkilendirilmiştir.

Pıhtılaşma ile ilgili hemostatik sistemin bir parçası olarak; kan, pıhtının erimesi için gerekli olan enzimleri de içerir, bunlar *plazmin* veya *fibrinolizin* olarak isimlendirilirler. Adet kanı aslında pıhtılaşmış kandır ama sonrasında aktiflenmiş plazmin tarafından pıhtılaşmamış kan olur. Bu açıklama neden adet kanı akışının, pıhtı oluşumu olmaksızın birkaç gün devam ettiğini açıklar.

Lenf, plazmaya göre önemli ölçüde daha az ozmotik potensiyeline sahiptir ancak başka özellikleriyle plazmaya oldukça benzer sarımsı bir sıvıdır. Lenf vücudun dokularına lenf kılcal damarları ile taşınır ve oradan da ven sistemine benzer lenf damarlarında taşınır. Lenf genel kan dolaşımına büyük ana kanaldan (large thoracic duct) subklavin venin içerisine içeriğini boşaltarak geri döner. Lenf sıvısı büyük ölçüde kasların kasılması (masaj etkisi göstererek) ile hareket eder. Lenfatik damarlardaki kapaklar tek yöne akışı sağlar. Salgı bezlerinde bulunan düğümler, *lenf* düğümleri olarak bilinir, lenfatik sisteme sunulur. Bunlar vücudun savunma sistemi ile ilişkilidir.

18.6 Ozmoregülasyon

Dolaşım sistemi içerisindeki yüksek ozmotik basıncın devamı fizyolojik denge için ön koşuldur. Şok durumu hayati tehlike oluşturur çünkü belirgin kan basıncı düşer, plazma kan damarlarından ayrılır, sonrasında kanın artan yoğunluğu ve azalan hacminden dolayı bütün dokulara kanın yavaş verilir. Belki de, plazma proteinlerinin kaybı da bir etkendir.

Kan, 100 mmHg'den daha fazla hidrostatik basınç altında arteriyollerden kapiller (kılcal) yatağa geçer. Bu güç, sıvı ve çözünmüş materyalleri kapiller yataktan çevredeki dokulara gönderme eğilimindedir. Fakat kan kapiller yatağın sonundaki venüllere vardığında basınç önemli ölçüde düşer ve kanın ozmotik basıncı damar içindeki hidrostatik basınçtan daha büyük olacaktır. Sonuç olarak, sıvı ve çeşitli moleküler bileşenler damarların içerisine geri verilir ve kanın hacminde ve yoğunluğunda (konsantrasyonunda) kayda değer net bir değişiklik olmaz. Bu denge herhangi bir etken tarafından kanın ozmotik basıncını veya kan basıncını etkileyerek değiştirilebilir. Kanın içerisindeki proteinlerin azlığı, genelde *albümin*, kapiller yatağın sonundaki venüllerden sıvının tekrar emilmesini önleyebilir. Sıvının emilmesindeki bu ciddi kayıp *ödem* oluşumu olarak bilinen şişmeleri yaygınlaştıracaktır. Kalp yetmezliği ve böbrek hastalıklarının her ikisinde de, ödem genel bir semptomdur. Unutulmamalıdır ki dokuların içerisinde havuz oluşturma eğiliminde olan sıvı lenfatik sistemin damarları tarafından kan dolaşımı içerisine geri getiriliyor olabilir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

18.1. Bütün omurgalılar kapalı dolaşım sistemine sahip olmasına rağmen, ilkel omurgalılarda kanın dolaşımı insanlardaki kadar etkili değildir. Açıklayınız.

Tanımlanmış en eski omurgalılar balıklardır ve buna bağlı olarak ilkel dolaşım sistemine sahiptirler. Daha kompleks omurgalılara benzer olarak balıklar da oksijeni kaybetmiş kanı oksijen kaynağına (balıklarda solungaçlar) taşımak için pompalama sistemine sahiptir ama daha kompleks omurgalılardan farklı olarak balıklarda vücudun geri kalanına taze oksijenlenmiş kanı pompalamak için bir mekanizmaları yoktur, yani solungaçlar için distal bir kalp yoktur. Amfibilerde (kurbağalar), akciğerlerde pompalanmış kan vücuda gitmek için kalbe geri döner. Fakat kurbağalar sadece bir ventriküle sahiptir bundan dolayı oksijenlenmiş ve oksijenini kaybetmiş kan bir ölçüde ventrikülde karışır. Bu problem, kanın iki tipi içinde ayrılmış ventrikül sunumu ile insanlarda ve diğer memelilerde çözülmüştür.

18.2. Ortalama yetişkin bir kalpte dinlenme sırasında dakikada 72 atım olursa, ortalama atım hacmi ne kadardır?

Konuda kardiyak verimin (cardiac output) yaklaşık 5 litre/dakika olduğunu öğrendik.

Kardiyak verim = atım hacmi x kalp hızı

Atım hacmi = 5 L/dk ÷ 72 atım dakikada

= 5000ml/dk ÷ 72 atım dakikada

= 69 ml her atım için bulunur.

18.3. İnsan fetal kalbi, normalde yetişkin kalpte bulunmayan iki yapı içerir. Biri *duktus arteriozus* kısa bir tüptür ve aort ile pulmoner arteri bağlar. Diğeri, *foramen ovale* sağ ve sol arter arasında bir açıklıktır. Doğum olduğu zaman iki yapıda kaybolur, sizce bunların amacı nedir?

Fetusta oksijen anneden sağlanır, akciğerler net olarak işlevsel değildir. Duktus arteriozus ve foramen ovale sistemik sistem için kanın yolunu değiştirir ve pulmoner dolaşım sisteminden uzaklaştırır, fonksiyonel akciğerlerin yokluğunda fetusun pulmoner dolaşıma ihtiyacı yoktur.

18.4. Önceki problemde foramen ovale, sağ artriyumdan sol artriyuma kanın manevra yapması için gereken bir mekanizma olarak gösterildi ve böylece pulmoner dolaşım sistemi bypass yapıldı. Sizce bunun yerine kanın, soldan sağ atriyuma akmamasının nedeni nedir?

İki faktör kanın soldan sağ atriyuma akışını önler. İlki, foramen arasındaki dokudaki ince bir parça, sağ atriyumun içine sıvının akmaması için ince bir kapak olarak hizmet eder. İkincisi, sağ atriyumdaki basınç sol atriyumdan büyüktür böylece kan sol atriyuma doğru akar. Basınçtaki bu farklılığın bulunmasının nedeni sol ventrikül işlevsel olan sistemin içine kanı pompalar ama sağ ventrikül şişmemiş (uninflated) akciğerlere ve alveollere (işlevsel akciğerlerde küçük keseler hava ile doludur) pompalar bundan dolayı muazzam bir geri basınç oluşur ve sağ venriküle sonrada sağ atriyuma transfer edilir.

18.5. SA düğümde uyarı başlatıldığı zaman, hızlıca atriyal duvarın kas liflerine yayılır, atriyumlar boyunca kasılma dalgası da yayılır. AV düğümündeki bir gecikmeden sonra uyarı, his demetlerine girer. Buradan Purkinje lifleri boyunca ventriküllerin üzerine hızlı bir şekilde yayılır. Purkinje lifleri boyunca uyarının hareketi, normal kalp kasından kabaca altı kat daha hızlıdır. Uyarının hareketindeki bu üç farklılığı (atriyumlardaki, AV düğümdeki ve ventriküllerdeki) kalbin işlevi açısından siz nasıl açıklayabilirsiniz?

Atriyal duvarın kas lifleri boyunca SA düğümünden uyarının göreceli olarak yavaş ilerlemesinin nedeni atriyumların tek seferde kasılması değil atriyoventriküler septum ve kapaklara doğru yayılan bir dalga halinde kasılmasıdır. Eğer atriyumlarda kasılma tek seferde olsaydı, bu kasılma atriyumların herhangi birinde çok güçlü olmayacaktı. Fakat maksimum kasılma gücü de atriyumlara gerekli değildir çünkü atriyumlar sadece kanı ventriküllerin içine yollarlar, genellikle yer çekimi de destekler. AV düğümündeki gecikme atriyumların tamamen kasılması için gereken süreyi sağlamak için gereklidir ve böylece ventriküller kasılmadan önce kendilerinde bulunan kanı boşaltır. Purkinje liflerindeki iletim hızının sebebi, kasılma uyarısı aynı zamanda ventriküllerin neredeyse tüm parçalarına varması içindir, bundan dolayı ventriküller bir birim olarak kasılırlar. Bu durum atriyumlardaki dalga benzeri kasılmadan çok daha fazla itme sağlar. Çünkü ventriküller kanı akciğerlere veya vücuda pompalarken çok daha fazla güç gereklidir.

18.6. Kalp kapaklarının zarar görmesi genellikle olağan dışı kalp sesleri oluşmasına sebep olur ve bu sesler *murmur* olarak isimlendirilir. Genellikle iki tip hasar oluşur: (1) birçok uç kısım kısmen birbirine yapışabilir. Bu durum açılma özelliklerini kısıtlar ve onların daralmış açıklıklarından kanın yüksek basınçlı püskürtmelerle dışarı atılmasına sebep olur, bu daralma işlemine *stenosis* denir. (2) Bu uç kısımların kenarları yaralanabilir. Bu durum onların sıkı bir şekilde kapanmasını engeller bundan dolayı kan bunların üzerinden sızdırma yapabilir, bu sızıntıya *regürjitasyon* denir. Sol ventrikülde oluşan yüksek basınç, aortik ve mitral kapakların çoğunlukla zarar görmesine sebep olur ve bu da murmur oluşturur. Bu iki kapakların her biri için ventriküler diyastol ve sistol sırasında hangi murmuru (stenosis veya regürjitasyon nedeniyle), işitmeyi beklersiniz?

Ventriküler diyastol sırasında, ventriküller kanla dolar ve negatif basınç oluşur. Mitral kapak, atriyumdan ventriküle kanın akması için açılır ve aortik kapak kanın aorttan geri akışını önler. Sonuç olarak, mitral stenosis (atriyumdan akışı önler) veya aortik regürjitasyon (kanın geriye akışı) murmura sebep olabilir. Sistol sırasında, mitral kapak atriyumun içine kanın akışını engeller ve aortik kapak açılır ve akışa izin verir. Sonuç olarak sistol sırasında mitral regürjitasyon veya aortik stenosis murmura neden olabilir.

18.7. Eğer siz elinizin üstünde belirgin venlerden birine parmağınızla bastırırsanız ve sonrasında parmaklara yakın yeni bir basınç noktasına parmağınızı kaydırırsanız, venin bu kısmında kan ile tekrar dolması hareketini nasıl beklersiniz? Parmağınızı kolun üst kısmına yani omuz hizasına doğru hareket ettirdiğinizi varsaydığımızda ne beklersiniz?

İlk durumda, sizin boşalttığınız bu kısma kanın geri dolması beklenir ama kapakçıklar kanın geri akışını önlerler ve ven boş kalır veya sadece yavaşça tekrar dolar. İkinci durumda venin boşalmış kısmı kalbe doğru tekrar gitmek için hızlıca geri dolar.

18.8. Bernoulli prensibi bir kap içindeki sıvının veya bir hava akışı tarafından uygulanan basıncın, akış hızı ile ters orantılı olduğunu ifade eder. Bu prensip bir uçağın nasıl uçabildiğini açıklar. Çünkü kanatların üstü kavislidir,

kanatlar atmosferi geçerken üst tarafından akan hava, alttan akan havadan çok daha büyük bir mesafeden hareket eder, bundan dolayı üstündeki hava daha hızlı hareket eder. Kanadın altına göre üstünde sonuç olarak oluşan düşük basınç (Bernoulli prensibi), kaldırıcı kuvvet oluşturur. Bernoulli prensibi ayrıca bazı ven patolojilerinde de uygulanabilir, buna örnek olarak varisli venler verilebilir. Venlerin yapısından ve kanın akışından bildiklerinize göre bu ilişkiyi açıklayınız.

Varisli venler genelde insanların uzun süreli ayakta durmak zorunda kaldığı durumlarda bacaklarda oluşur. Venlerdeki kan pasif hareket aracılığıyla taşınmak zorundadır örneğin çevredeki kaslar tarafından sağlanır. Uzun süre ayakta kalındığı zaman kanın hareketi yerçekimine zıt olmak zorunda olduğundan dolayı hareket çok yavaştır ve Bernoulli prensibinden tahminle venlerin duvarlarına yapılan basınç sonuç olarak yüksektir. Damar duvarlarındaki şişmenin sebebi venöz kapakların yeterli seviyede uzun süre boyunca kapalı kalamaz böylece kanda geriye doğru sızıntı meydana gelir, sonra kanın akışı yavaşlar ve duvarlar gerilir. Bu basınç ve gerilme ileride venin duvarlarına ve kapaklarına zarar verir ve sorun daha fazla artar. Elastik destekli çorap venöz gerilimine karşı yardım edebilir. Daha ciddi durumlarda ise damarın cerrahi olarak çıkarılması gerekebilir.

18.9. *Sifingomanometre* kan basıncını ölçmek için kullanılır. Bu alet, şişme manşet (şişme manşet bir şişirme basıncı başlığı tarafından kaplanmış bir tüpe sahiptir) ve bir cıva *manometre*sine (basıncı ölçen aparattır) bağlı bir ikinci tüpten oluşur. Manşet üst kolun etrafına sarılır ve sonra sistolik basınç için normal olan üst sınırın üzerinde bir basınçla şişirilir. Stetoskop, manşet seviyesinin altına, antekübital arterin üzerine yerleştirilir. Basınç yavaşça bırakılır. İlk başta ses duyulmaz ve sonrasında kısmi basınçta bir vuruş kalp atışı ile eşzamanlı olarak duyulur. Basıncın düşük seviyesinde, vurma kaybolur. Duyulan ilk sesteki basınç sistolik basınç, sesin kaybolmasındaki basınç diyastolik basınçtır. İki noktada sistolik ve diyastolik basıncın ölçüleceğinin kabul edilmesi sizce nedendir?

En üst seviyede manşetteki basınç antekübital arterin tamamen kapatılması için gereklidir. Manşet basıncı arterde kalp tarafından uygulanan basıncın (sistolik basınç) altına indiğinde, kalp manşetin daraltmasını aşmış olacak ve arter boyunca bulunan kanın küçük bir püskürtmeyle geçmesi mümkün olacak. Bu ilk hamle steteskopta işitilen vuruş olduğu inanılmaktadır. Manşetteki basınç arterdeki hafif daralmaya sebep olduğu için, kan bu noktadan geçerken oluşan türbülans sonucu vuruş sesi oluşur. Manşetteki basınç serbest kaldığında, arterdeki basınç bir noktada durağan kalacak (ventriküler diyastol), bu durum arterdeki daralmayı önlemek için yeterli olduğunda arterde türbülans oluşmayacak ve vuruş sesi kaybolacak. Bu basınç (arterin doğal açıklığını sürdürebilmesi için yeterlidir) diyastolik basınç olduğu düşünülmektedir.

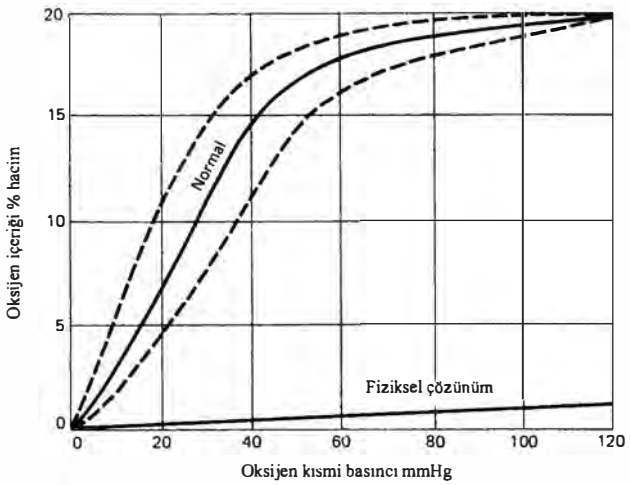
18.10. Kanın başlıca işlevlerinden biri de dokulara oksijen taşımaktır. Fakat su veya plazma nispeten az oksijen alır. Yaşayan organizmalarda bu problem nasıl çözülmüştür?

Oksijenle hızlıca kombine olabilen ve sonrasında uygun dokulara geldiklerinde bırakabilen özel pigmentler vardır. *Hemoglobin* (Hb) bu pigmentlerin en iyi bilinenidir. İnsanlarda oksijen taşınması; tüm kanda, plazmada taşınmasına göre yaklaşık 70 kat daha etkindir, bu durum O_2 için hemoglobinin birleşme gücünün çok yüksek olduğunu destekler. Memelilerde ve diğer omurgalılarda hemoglobin eritrositlerin içerisinde bulunur. Birçok halkalı solucan ve yumuşakça arasında, bu plazmanın bir bileşenidir.

Farklı pigmentler de hayvanlar aleminde bulunmaktadır. *Klorokruorin*, bazı halkalı solucanlarda plazmada yeşil pigment olarak bulunur ve prostetik grup olarak demiri içerir. *Hemoeritrin* de demir içerir ama toprak solucanın kanında karpüsküllerle ilişkilendirilmiştir. *Hemosiyanin* mavi renkli, birçok yumuşakçaların plazmasında yaygın olarak dağılmış bakır içeren pigmenttir.

Hemoglobin oksijenle birleştiği zaman *oksihemoglobin* olarak bilinir. Hemen hemen morumsu olan hemoglobine göre oksihemoglobin parlak kırmızıdır. Solunum pigmentlerinin oksijen bağlaması omurgasızlarda omurgalılara göre daha sıkıdır. Bu omurgasızlardaki pigmentlerin ana işlevinin yüksek anaerobik ortamlardan korunmak için uzun süre oksijen depolaması için olduğu spekülasyonlarına yol açmıştır.

18.11. Emboli ve tromboz dolaşım sistemi içerisinde olağan dışı oluşan pıhtılardır. Bir *tromboz* belirli bir alana gelir ve orada kalır. Bu bir arteri ve o arterden dallanan kapiller yatağı tıkayarak zarar verir. Eğer tromboz koroner artere varır ve onun ana dallarından birini tıkarsa, kalp krizinin bir tipi olan *koroner trombozis* ile sonuçlanır.



Şekil 18.7 Oksihemoglobin Disosiasyon Eğrisi

Embolizm bir bölgede oluşan pıhtıdır ve sonrasında uzak bir bölgeyi tıkamak için kan dolaşımı boyunca gezer. Sık sık, ameliyat sonrası hareketsiz kalınması ve ciddi bir hastalıkta özellikle de bacaklardaki toplardamarda pıhtı oluşumuna sebep olur. Bu pıhtılar kopabilir ve embolizme sebep olabilir. Neden bazı pıhtılar beyinde birikip zarar vermiyor ve *serebral embolizme* sebep olmuyor? Embolizmin hangi türleri bu pıhtılar tarafından ortaya çıkar?

Bütün venöz kan sistemik sisteme girmeden önce ilk olarak kalbe dönmek zorundadır. Bacaktaki oluşan herhangi bir pıhtı kalbin sağ tarafına taşınır. Bütün bu kanlar kalbe girdikten sonra akciğerlere taşınmak zorundadır, venöz kanla gelmiş olan herhangi bir pıhtı (bacaklardan veya bu konu için vücudun herhangi bir yerinden), pulmoner arterlerde ve kılcallar tarafından filtre edilmiş olurlar, beyinde yerleşmek için devam edemezler. Bacaklardan gelen pıhtı beyine gidememesine rağmen akciğerlere kolayca yerleşebilir, *pulmoner embolizme* sebep olur, çoğunlukla ölümcüldür.

18.12. Tüm kanda oksijenin basıncında kısmi artış olduğunda, oksijenle birleşir ve oksihemoglobin oluşur. Hemoglobin ile oksijenin birleşimi hacim (satürasyon) yüzdesi olarak [hacim (satürasyon) % ; kanın her 100 mililitresinde bulunan oksijenin mililitresi × 100%] veya oksijenin hemoglobin ile doygunluğu olarak ifade edilebilir. Şekil 18.7'de oksijen ve hemoglobinin durumu üç farklı fizyolojik durum için gösterilmektedir (Problem 18.3'te görebilirsiniz). Oksijenin kısmi basıncı arttığında, kandaki oksijen miktarı (hacim yüzdesinde ifade edildiği gibi) da dar bir aralıkta keskin bir şekilde arttığı görülebilir. Bütün durumlar sigmoid (S-şekilli) eğridir. Bu artış oksihemoglobin oluşumu nedeniyledir. Grafiğin üstüne yakın olan düz çizgi, hemoglobinin bulunmadığında oksijenin çözeltiden çok daha sınırlı alınımını göstermektedir. Eğrilerde gösterilen oksijen alımının neredeyse tamamen oksihemoglobin oluşumuna bağlı olduğu göz önüne alındığında, hemoglobinin özellikle %100 doygunluğunda yüzde hacmi nedir?

Şekil 18.7'de Oksihemogobinin hızlı oluşumu tahminen 60mm Hg'de oksijenin kısmi basıncında yavaşlamaya (eğri düzleşmeye başlar) başladığı gösterilmiştir. Bu eğriler bu noktanın biraz daha ötesinde hafif artmıştır, ama açıkça eğriler yaklaşık hacim (satürasyon) % 20'nin çok yakınında düz olmuşlardır. Bundan dolayı hemen hemen bu noktada hemoglobin oksijenle %100 doymuştur. İnceleyecek olunursa hemoglobinin yaklaşık %50 doygunluğu hacim %10'da olduğu gözlenmiştir.

18.13. Şekil 18.7'de düz çizgili eğrinin her iki tarafında kesik çizgili eğriler, karbondioksidin iki farklı seviyesindeki oksihemoglobin oluşumunu gösterir–biri yüksek karbondioksit durumlarında (venlerde olarak bulundu) ve diğer eğri düşük karbondioksit durumlarında (arterlerde bulundu) oksijen alınımını gösteriyor. İki eğrinin farklarını bulunuz. [İpucu: Hemoglobinin oksijenle birleşebilmesi önemli olduğu kadar bırakabilmesi (örneğin oksijen açlığı durumlarında kaslarda karbondioksit doygunluğunda) de önemlidir.]

Akciğerlerde ve arterlerdeyken oksijen için yüksek afiniteye sahip olması hemoglobin için çok açık bir avantajdır çünkü bu durumlarda hemoglobin oksijeni kapmak ve taşımak zorundadır. Fakat doymuş hemoglobin,

vücudun oksijence yoksun kısımlarında (karbondioksitin yüksek seviyede olduğu alanlar), hemoglobin oksijen için düşük ilgiye (afinite) sahip olma avantajı vardır. Böylece oksijence yoksun dokularda oksijen çok daha hızlı bir şekilde salınır. Farklı bir yolla söylemek gerekirse, hemoglobin, oksijen için düşük afiniteye sahip olduğu belirli bir kısmi basınçta daha düşük doygunluktadır. Şekil 18.7'ye bakılırsa örneğin 20 mm Hg'de sağdaki eğri sadece hacim (satürasyon) %4'te gösterirken, sol eğride ise hacim %10 ile gösterildiğini görebilirsiniz. Bundan dolayı sağdaki eğri, hemoglobinin oksijen için düşük afiniteye sahip olduğu zamanı göstermektedir (kaslarda ve venlerde (toplardamarlarda) görüleceği gibi). Bu eğri bundan dolayı kaslarda ve venlerde yüksek karbondioksit durumlarında görülür. Soldaki eğri oksijen için yüksek afiniteyi gösterir ve bu durumda akciğer ve arterlerdeki hemoglobini temsil eder. Yüksek karbondioksit durumlarında (ve düşük pH'ta) eğrinin sağa kaymasına *Bohr etkisi* olarak isimlendirilir.

18.14. Sıvılarda gazların alınımına ilişkin iki yasa, bize kanda gazların taşınımını anlamayı sağlar. Henry kanunu çözeltideki ve çözeltinin üzerindeki atmosferde bulunan gazlar arasındaki denge ile ilgilenir. Özellikle, sıvıdaki çözünmüş gazın basınç veya gerilimi, (sıvıdan çıkmak içinki eğilimi), sıvı üstündeki gazın kısmi basıncına eşittir, bu gazın çıkma eğilimine karşıdır. Yukarıdaki basınç azalırsa, gaz yeniden denge kurulanana kadar gaz sıvıdan ayrılacaktır. Yukarıdaki basınç artarsa, gaz yeniden denge kurmak için sıvıda çözünecektir. Dalton'un kısmi basınç kanunu, bir gaz karışımında, her gaz karışımdaki kendi miktarı ile direk orantılı olarak bir basınç uyguladığını savunur. Gazların her biri tarafından uygulanan basınca o gazın *kısmi basıncı* (P) denir; karışımdaki toplam basınç, içinde bulunan gazların kısmi basınçlarının toplamıdır.

Sıvılardaki gazın çözünürlüğünü etkileyen faktörler, sıcaklık ve gazın kendine özgü çözünürlük katsayısını (gazın çözünmesi için o gaza özgü eğiliminin bir ölçüsüdür) içerir. Genelde artan sıcaklık gazın çözünürlüğünü azaltır.

Bir karışımda (çözeltide) üç gaz (A, B ve C), toplam basınç olarak 1000 mm Hg uyguluyor ve A, karışımın yüzde 62'sini, B yüzde 15, C yüzde 23'ünü oluşturuyorsa; üç gazın her birinin kısmi basınçları nedir?

$$P_A = 1000 \text{ mm Hg} \times 0.62 = 620 \text{ mm Hg}$$
$$P_B = 1000 \text{ mm Hg} \times 0.15 = 150 \text{ mm Hg}$$
$$P_C = 1000 \text{ mm Hg} \times 0.23 = 230 \text{ mm Hg}$$

18.15. Kanın çeşitli hücresel bileşenlerini gösteren bir Tablo oluşturunuz.

Eritrositler	Lökositler		Trombositler
	Granülositler	Agronülositler	
	Nötrofiller	Monositler	
	Eozinofiller	Lenfositler	
	Bazofiller		

18.16. Kan pıhtısı oluşumuna katılan ana kimyasal reaksiyonları özetleyiniz.

$$\text{Protrombin} \xrightarrow[\text{İyonlar, Kofaktörler}]{\text{Tromboplastin}} \text{Trombin}$$

$$\text{Fibrinojen} \xrightarrow{\text{Trombin}} \text{Fibrin}$$

18.17. Dolaşım sistemindeki düzenleyici işlemleri tanımlayınız.

Normal fizyolojik koşullar altında, dolaşım fonksiyonu, kalp ve kan damarlarının içsel geri besleme (feedback) mekanizması ile düzenlenmektedir. Fakat olağan dışı durumlarda veya uyarı (örneğin sıcaklık, duygusal davranışlar veya ilaçlar) olduğu zaman, insan vücudu kalp atımını arttırarak veya azaltarak tepki verir,

buna bağlı olarak kanın akışı da azalır veya artar. Dolaşım ayarları sistemik veya lokal mekanizmalar tarafından etkilenerek arteriyollerin ve diğer rezistans damarların çapı değişir, bundan dolayı da kılcallardaki hidrostatik basınç değişir. Bu içsel mekanizma, *otoregülasyon* olarak bilinir, yakın dokulara ve organlara gerekli hacimde oksijenlenmiş kanı sağlar ve perfüzyon hızını ayarlar.

Otoregülasyon, dokuların kendi kanlarını düzenleme kapasitesini ifade eden bir terimdir. Birçok vasküler yatak, vasküler dirençteki değişikliklerin oluşturduğu perfüzyon basıncındaki değişiklikleri düzenlemek için içsel kapasiteye sahiptir böylece kanın akışı nispeten sabit kalır. Fakat otoregülasyon için iç eşik vardır, ötesinde etkisiz kalır.

18.18. Dolaşımda yerçekiminin etkisi nedir?

Yer çekimi kan basıncını etkileyen bir faktördür. Kalp seviyesinin aşağısında herhangi bir damardaki basınç yer çekiminin etkisiyle artar ve kalp seviyesinin üstündeki herhangi bir damardaki basınç yer çekiminin etkisiyle azalır. Yer çekiminin etkisiyle, basınç sağ atriyumun altında her santimetre için 0.77 mm Hg kadar artar ve sağ atriyumun üstü içinde benzer miktarda azalır.

18.19. İnsan beynindeki dolaşımı tanımlayınız.

Beynin iki yarımküresi dört arterden beslenir, bunlar iki internal (içsel) karotid arter ve iki vertebral arterdir. İnternal ve vertebral sistemler, beynin tabanında Willis poligonu (çemberi) [aslında poligonal (çokgen) şeklindedir] oluşumuyla anastomoz yaparlar veya birbirleriyle birleşirler. Sonrasında, iki vertebral arter, tek bir baziler arter oluşturmak için birleşirler. Normalde, Willis poligonunun aralarında bağlantı olan arterlerde, zıt akışlardaki kanda ufak bir karışma meydana gelir çünkü iki akımın da basıncı eşittir. Vertabral veya karotid sistemden biri kapatılmalıdır ki, kanın tekrar dağılımı [klinik olarak çapraz-dolum (cross-filling) terimi kullanılır] Willis poligonu boyunca meydana gelebilsin.

Serebral Korteksin arteriyal kaynağı Willis poligonundan dallanan üç serebral arter (anterior, middle, posterior) tarafından sağlanır. Anterior ve middle serebral arter internal karotid sistemden ortaya çıkarlar, posterior serebral arter de baziler arterin son dalıdır. Bu üç arterin dalları kendi bölgelerinin dışında ve beynin yüzeyinde uzun aralıklarla anastomoz yaparlar. Middle serebral arter internal karotid areterin en büyük ve en doğrudan dalıdır. Serebral korteksin lateral (yan) yüzeylerinin çoğunluğunu besler ve internal kapsülü (internal kapsül, vücudun karşı tarafının çoğunluğunu düzenleyen motor ve duyusal sinir liflerini içerir.) beslemek için merkezi dallar verir. Beyinden venöz drenaj (venöz dolum), dip venleri ve beyin sinüsleri yoluyla meydana gelir, çoğunlukla da internal jugular venlerin içine boşalırlar.

Normal yetişkin bir insanın 100 g beyni için tipik olarak 50-55 ml/dk kan akımı sağlanır, sonuç olarak da volümetrik kan akımı hızı 800-1000 ml/dk'dır ve akut ve kronik fizyolojik değişikliklerle ayarlanabilir, örneğin nispeten sabit olan kan akımını sürdürmek için kan basıncı azalır veya artar.

18.20. Pulmoner dolaşım normalde neden düşük basınç altındadır?

Düşük basınç, hemodinamik güçlerden kaynaklı hasarlardan akciğerin alveolar membranlarını korur.

18.21. Venler, yaklaşık 10 mm Hg gibi küçük basınç altında, nasıl kalbe gelen büyük hacimli kanın gelişini sürdürebilir?

Venler arterlere göre daha geniş boyuttadır ve bundan dolayı düşük dirence sahiptir. Düşük direnç venlerde kritiktir böylece düşük basınç altında da kalbe geniş hacimde kanın akışına uyum sağlayabilir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

18.22. Plazmanın ana bileşenidir (*a*) protein. (*b*) NaCl. (*c*) su. (*d*) kolestrol. (*e*) hiçbiri.

18.23. Kalpte en ince kas sistemi bölgesidir (*a*) sağ atriyum. (*b*) sol ventrikül. (*c*) aort. (*d*) sağ ventrikül. (*e*) hiçbiri.

18.24. Amfibilerde (kurbağalarda) kanın oksijenasyonu için (akciğerlere ek olarak) ikinci bölgedir (*a*) deri. (*b*) beyin. (*c*) karaciğer. (*d*) böbrekler. (*e*) dalak.

18.25. İnsanda baş bölgesinden gelen venöz kan hangi ana damarı kullanarak kalbe geri döner? (*a*)aort. (*b*)superior vena kava. (*c*) hepatik portal ven. (*d*) karotid arter. (*e*) subklavyen ven.

18.26. Ventriküller, diyastolde sistolden daha fazla zaman geçirirler.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.27. Kalpteki vagal uyarı, hızı yavaşlatma eğilimindedir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.28. Kılcallardan farklı olarak arterlerde ve venlerde endotelyum eksiktir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.29. *Arteriosklerozis*te, lipitlerin depolanması (örneğin kolesterollerin), sonrasında Ca^{2+} presipitasyonu (çökelmesi) takip eder ve damarların sertleşmesini hızlandırır.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.30. Kardiyovasküler sistemde kapaklar sadece kalpte bulunur.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.31. Kardiyak verimi, kalp atışındaki artış ya da atım hacmindeki yükselişle arttırılabilir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.32. Lenfatik sistem, venlere yardımcı sistem olarak en iyi şekilde tanımlanabilir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.33. Kardiyovasküler sistemin en önemli parçası kılcal yataklardır.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.34. Obezite sıklıkla hipertansiyonla ilişkilendirilir. Kilo kaybı hipertansiyonu iyileştirebilir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

18.35. Küçük hayvanlar genellikle büyük hayvanlara göre düşük nabza sahiptirler.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

18.22 (*c*)
18.23 (*b*)
18.24 (*a*)
18.25 (*b*)
18.26 (*a*)
18.27 (*a*)
18.28 (*b*)
18.29 (*a*)
18.30 (*b*)
18.31 (*a*)
18.32 (*a*)
18.33 (*a*)
18.34 (*a*)
18.35 (*b*)

BÖLÜM 19

Bağışıklık Bilimi

Genel anlamda immünoloji (bağışıklık bilimi), vücudun yabancı istilası ile mücadele edebilmesi için harekete geçirebildiği savunma mekanizmalarının tümünü ifade eder. Deri ve yapısal bileşenleri bakteri ve virüslerin büyümeleri ve içeriye girmelerine karşı önemli bir engel oluşturur. Ter ve diğer salgılar epidermal yüzeyde düşük bir pH oluşturduğundan birçok *patojenin* (hastalığa sebep olan organizmalar) büyümelerini olumsuz yönde etkiler. *Doğal flora* deri yüzeyinde ve vücudun çeşitli aralık ve boşluklarında bulunan ve birbirlerinin popülasyonlarını kontrol eden çeşitli bakterilerden oluşur. Bu bakteriler birbirlerini kontrol etmenin yanı sıra aynı zamanda yabancı mikroorganizmaların büyümeleri için bariyer olarak da iş görürler.

Açıklıklar olan yerlerde, bu açıklıklar ile bağlantılı olan iç yapılar koruyucu bir mukus tabaka ile kaplıdır. Bu yapı içeriye gelen istilacıları kaygan hale getirir ve aynı zamanda yakalar ve dışarıya salgılar. Gözyaşı kanalında olduğu gibi böylesi tüplerden salınan salgılar içeriye alınan bakterileri tahrip ederler.

Eğer deri bariyeri aşılırsa, vücut savunma sistemleri repertuarının bir parçası olarak çeşitli vücut içi cevaplar oluşabilir. Özellikle, virüsler durumunda, hücre bir virüs tarafından saldırıya maruz kaldığında küçük proteinler olan *interferonlar*'ın sentezi gerçekleşir. İnterferonlar, virüs istilası sırasında virüs proteinlerinin sentezini engelleyerek komşu hücreleri korurlar.

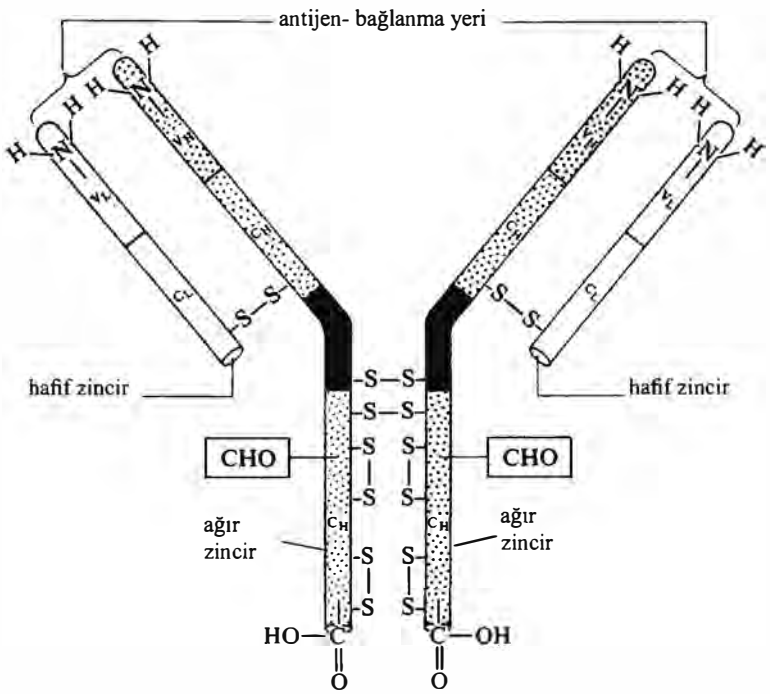
İnterferonlar aynı zamanda muhtemel anti kanser maddeler olarak düşünülürler. Fakat araştırma sonuçları şimdiye kadar kanser büyümesini engellediğine dair önemli deliller ortaya koyamamıştır.

19.1 İnsan Bağışıklık Sistemleri

Bağışıklık sistemi, görevlerinde aşırı derecede seçici olan savunmaları içerir. Bu savunma sisteminin anatomiksel alanı lenf kılcalları ve süngerimsi lenf düğümleri, beyaz kan hücreleri, kemik iliği ve timüs bezini içerir. Bağışıklık cevabının neredeyse tamamı *B lenfosit* ve *T lenfosit* adında iki çeşit lenfosit tarafından gerçekleşir. Her iki tip hücre de kemik iliğindeki *lenfositik hücrelerden* gelişirler. Daha sonra bu hücreler (T lenfositleri timusta ve B lenfositleri kemik iliğinde) işlenir ve neticede vücudun lenfoid dokularına yerleşirler. Yabancı ajanlara karşı bağışıklık cevabı sırasında, B lenfositleri *antikorlar* olarak adlandırılan küresel (globular) proteinlerin oluşumunda rol oynarlar; bu işlem *hümoral cevabı* oluşturur. *Hücre-esaslı cevap* olan ikinci tip bağışıklık cevabında, T lenfositler çeşitli hücre tipleriyle yabancı yapılar üzerine saldırmaya başlarlar. İki tür cevapta da istilacılar antijenleriyle tanınırlar. Her toksin veya organizma başka varlıklarda bulunmayan antijenler adında özel kimyasal bileşenlere sahiptir. Bu bileşenler genellikle proteinler, büyük polisakkarit veya büyük lipoproteinlerden oluşur ve sıklıkla tek hücreli organizmaların yüzeyinde bulunurlar. Hemen hemen her antijen için vücutta *özel bir antikor* bulunur.

Hümoral Cevap

Antikorlar özel genler tarafından kodlanan küresel proteinlerdir. Bunlar küresel özelliklerinden ve bağışıklık cevabı ile ilişkilerinden dolayı aynı zamanda *bağışıklık globulinleri* olarak isimlendirilirler. Antikorlar dört polipeptit zincirinden oluşurlar (bk. Şekil 19.1). Bu zincirlerin ikisi genellikle birbirinin aynısı olup nispeten uzundur ve *ağır zincirler* olarak bilinirler. *Hafif zincirler* olarak bilinen geri kalan iki zincir ise kısa ve



Şekil 19.1 Bir antikorun yapısı

yapısal olarak birbirlerine benzer yapıdadırlar. S-S bağlarıyla birbirine bağlanan dört zincirin her biri antikor sınıfının özelliğini taşıyan bir değişmez bölgeye ve kişinin ömrü boyunca karşılaşacağı bir milyondan fazla çeşitli antijene karşılık gelen bir değişken bölgeye sahiptir.

Her antikor ağır ve hafif zincirlerin birleşmesiyle meydana gelen iki çukurdan oluşan iki antijen bağlanma yerine sahiptir. Çukurların her birinin açıklığı NH_2 (baş) uçta olup değişken diziler içerirler. Bu diziler antikorlarda özel şekiller oluşturduğundan her antikor özel bir antijene karşılık gelen çukura sahiptir. Günümüzde artık bir antijenin tümünün bağlanma işleminde rol oynamadığı, bunun aksine antijenin sadece küçük bir kısmı olan *antijenik determinant*'ın antikorun çukuruna karşılık geldiği bilinmektedir. Çukur sadece değişken yerdeki amino asitlerin primer dizisinden kaynaklanmaz, aynı zamanda hafif ve ağır zincirlerin karmaşık katlanma özelliğine de bağlıdır.

Bir antijen, özellikle eğer kompleks ise, birden fazla antikor ile birleşme kapasitesinde olabilir ancak bu durum her zaman gerçekleşmez. Aynı zamanda, başlangıçta lenfositlerin çoğalması için antikorlar ile birleşen antijenlerin büyük moleküller olması gerekir. Ancak, daha sonra bağışıklık cevap yalnız başına antijenik determinant tarafından devam ettirilir.

İnsanlarda, beş farklı antikor tipi bulunmuştur. En yaygın bağışıklık globülin grıubu *gamma globülinler* (IgG)'dir. *IgM* enfeksiyon başladığı zaman bulunan ilk gruptur fakat bu grup yüksek bir sentez/yıkım hızına sahip olduğundan yüksek seviyelerde bulunmaz. Gözyaşı, tükürük ve hatta süt üçüncü bir grup olan *IgA* içerirler. IgA'nın görevi bu salgıların gerçekleştiği yapılarda bakteriyel büyümenin düşük bir seviyede kalmasını sağlamaktır. *IgD* B lenfositlerinin yüzeyi ile birleşme eğilimindedir fakat görevi halen daha bilinmemektedir. *IgE*, antijene bağlandığı zaman mast hücreleri tarafından histaminin salınmasını harekete geçirme eğilimindedir. Aynı zamanda alerjik reaksiyonlar aracılığıyla vücudun parazitlere karşı mücadelesiyle de ilişkilidir.

Antikorlar hümoral cevabın ana silahlarıdır. Ya antijenik bir organizma veya moleküle direkt olarak hücum ederler ya da istilacılara saldıracak ilgili sistemleri harekete geçirirler.

Direkt hücumun bir şekli *aglütinasyon* olup antijenin antijen-antikor kompleksi şeklinde kümelenmesini sağlar. Her bir antikor iki bağlanma bölgesine sahip olduğundan, iki antijenik organizmayı (örneğin bakteriler) bir arada tutabilir. Çoğu antijenik ajanlar, çok sayıda antijenik bölgeye sahip olduğundan dolayı ajanlarda birden fazla antikora bağlanırlar. Sonuç olarak antijen ve antikorların birbirleriyle bağlandığı bir ağ oluşur. Bu kompleksler istilacı ajanların hareketini azaltır ve istilacıyı lökositlerin kuşatıp içine aldığı bir işlem olan

fagositoz'a çok daha duyarlı yapar. Kümeleşmeler aynı zamanda çözülemez olduğundan çökelerek tekrar hareketlilik engellenmiş olur. Bazı antikorlar saldırdıkları hücreleri parçalarken bazıları da antijenlerin toksik yerlerine bağlanarak onları iyi bir şekilde etkisizleştirir.

Antikorlar özel antijenlerine bağlandıklarında, aynı zamanda, plazma ve diğer vücut sıvılarında bulunan yaklaşık 12 enzim öncüsünün oluşturduğu bir grup olan *komplement sistemi*'ni aktifleştirirler. Bu sistemin aktifleşen enzimleri, istilacı organizmaların hücre membranı içerisine girer ve sonuçta onların parçalanmalarına sebep olurlar. Komplement aynı zamanda hücre yüzeylerini fagositoza çok daha duyarlı hale getirir ve *kemotaksik* etki göstererek nötrofil ve makrofajları istilacı organizmaya yönlendirir. Virüsler komplement tarafından moleküler yapıları üzerine saldırılarak nonvirülent yapılabilirler ve komplement aglütinasyonlarına yol açarak organizmaların hareketini azaltırlar. Sonuç olarak, komplement bir lokal *yangısal* (*inflamatori*) cevap sergiler.

ÖRNEK 1 Yangısal cevap hücrelerin hasarına ve istila edici organizmalar tarafından vücudun mekanik savunmalarının aşılması ihtimaline karşı seçici olmayan bir cevaptır. Bu olay büyük oranda, hem hasar görmüş epitel hücrelerinden hem de bağ dokudaki mast hücrelerinden histamin salınmasıyla gerçekleştirilir. Yangısal cevap çoğunlukla histamin etkisiyle küçük arteriollerin genişlemesi ve hasarlı yere kan akışının artmasından kaynaklanır. Kılcal duvarlar şişer ve hasar bölgesinde bir araya gelen granulositler (özellikle nötrofiller; bk. Şekil. 18.5) buradan kolaylıkla içeri girer. Lokal şişme ve ateş yükselmesi bütün vücudu saran ateşle ve granulositlerdeki belirgin bir artışla sonuçlanabilir. Ateş genellikle bakteriler tarafından *pirojenler* olarak bilinen proteinlerin salınması ile ilişkilidir.

Bazı antikorlar, özellikle IgE tipi, kandaki bazofilleri de içeren hücrelerin membranlarına tutunurlar. Bir antijen böyle bir antikorla birleştiği zaman, bağlı bulunan hücre şişip parçalanarak histaminler, lizozomal enzimler, kemotaksik maddeler ve düz kas kasılmasını sürdüren bir madde salgılar.

Hücre-Esaslı Cevap

Hücre-esaslı cevapta, kimyasallardan (bağışıklık globulinleri) ziyade hücrelerin kendileri (uyarılan T lenfositleri) ökaryotik hücrelere saldırırlar. Bu hücreler solucanlar gibi istilacıların hücreleri veya lenfositlerin "self" olarak algıladıklarından bir şekilde farklı olan kanser hücreleri, virüsler tarafından istila edilmiş ve böylece üzerinde viral antijenler taşıyan hücreler gibi konağın vücut hücreleri ve nakledilmiş doku ve organların hücreleri olabilir. T hücreleri ve vücuda giren organizmalar arasındaki reaksiyon, hedef hücre T hücresinin algılayabildiği iki antijene sahip olduğu zaman en güçlü olur. Virüs ile enfekte olan hücreler hem "self" antijen hem de T hücresini uyaran viral antijenlere sahip olduğundan T lenfositlerin işlevi için özellikle hassastır.

ÖRNEK 2 *Glikokaliks* (hücre zarının karbonhidrat kısmı) ile yakından ilişkili bir antijen serisi, hücrelerin "self" olarak tanınmasında ve hücre esaslı bağışıklık cevapta enfekte vücut hücrelerinin T lenfositleriyle birleşmesinde önemli rol oynar. Bu antijenlerin ikinci bir grubu sadece bağışık savunmayı oluşturan hücrelerin yüzeyinde bulunur. Bu grup, bağışıklık sistemini karakterize eden iş birliği ve yakın birlikteliği harekete geçirir. Bu antijenler glikoproteinler olup *majör histokompetibilite kompleksini* (MHC) oluştururlar. Bunlar yaklaşık iki düzine gen tarafından kodlanır. Bu genlerin her biri çok sayıda alelik formda bulunduğu için, benzersiz özel antijenik kompleksleri üreten farklı genetik kombinasyonlarının sayısı nerdeyse sınırsızdır. MHC organ nakillerinin başarı ihtimalini tahmin etmede çok faydalıdır. Aynı zamanda adli (yasal) tıpta suç ve hamilelik durumlarında nispeten küçük miktarda bir dokudan bireylerin güvenli bir şekilde belirlenmesinde de önemli rol oynar.

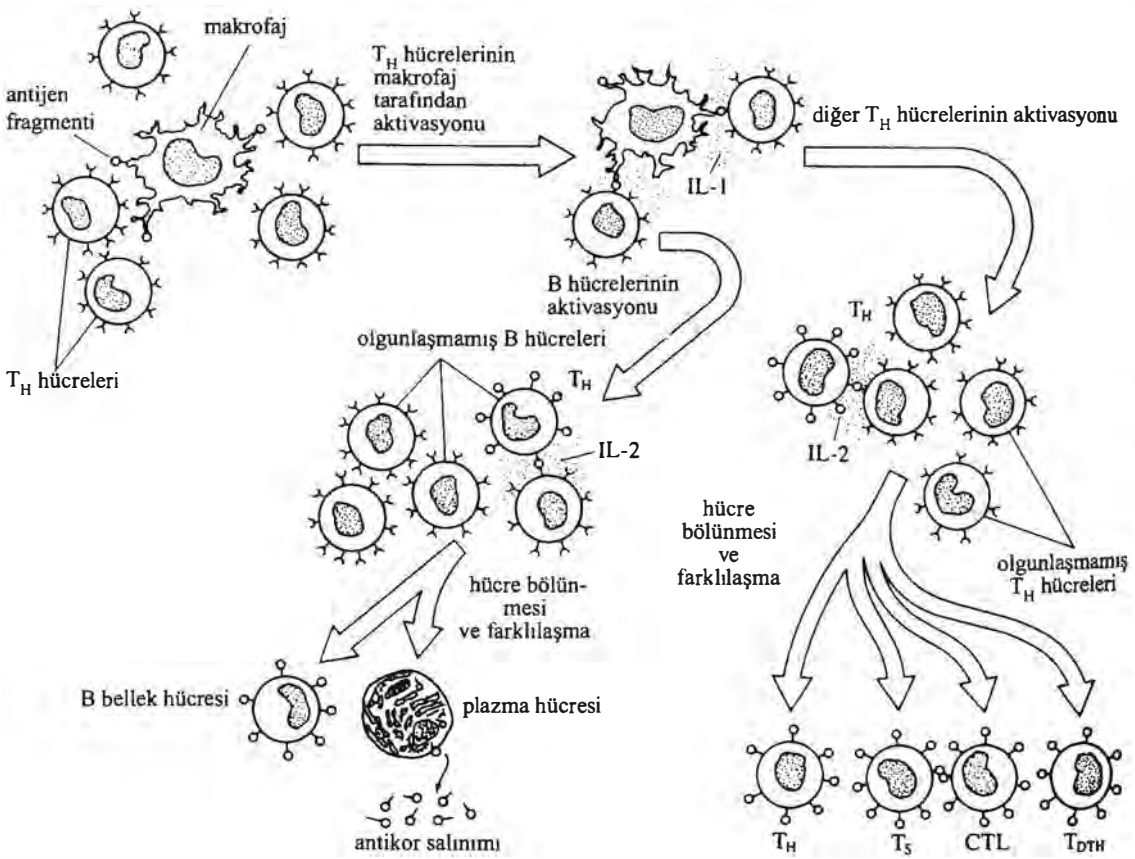
İstilacı organizmanın imhası hücre-esaslı cevap sırasında çok çeşitli şekillerde olur. *Sitotoksik T hücreleri* olarak isimlendirilen özelleşmiş T hücreleri istila edicilere direkt olarak saldırırlar. Tıpkı antikorlar gibi, T hücreleri de saldıracakları özel antijene özgü bir şekilde uyarılırlar. Antijeni bulduğu zaman, ilgili hücreyi parçalayan sitotoksik ve parçalayıcı enzimler salarlar. Bu T hücreleri aynı zamanda makrofajları cezbedici faktörler salarak onların aktivitelerini artırır ve enfekte alana toplayarak istilacıları içlerine almalarını sağlarlar.

19.2 Bağışık Cevap

Bir zamanlar, vücut içerisinde dolaşan antijenler tarafından akıl almaz sayıda (bir milyondan fazla) çeşitli antikorların oluşturulmasını açıklayan iki teori vardı. *Eğitsel teori* böylesi çeşitliliği, antikor oluşumu sırasında antijen kısımlarının beyaz hücrelerden antikorları şekillendirdiğini hipotez ederek açıkladı. Bu görüş, antijeni bağışık sistemin aktivitesini yönlendiren bir çeşit kalıp varsaymaktaydı. Bununla birlikte, günümüz teorisi, çeşitliliğin normal olmayan DNA yeniden düzenlemelerinin bir sonucu olduğunu kabul etmektedir. DNA normal şartlarda nispeten kararlı, lineer üçlü kodonlar şeklinde bulunmasına rağmen, bağışıklık globulinlerin değişken parçalarını kodlayan DNA kendi kendini yeniden düzenleyerek bir milyon farklı bağışıklık sisteminin dizisi, yüzey proteinleri ve böylece bir milyon farklı lenfosit oluşturabilir. Böylece, lenfositlerde çok sayıda çeşitlilik oluşturan, antikorları şekillendiren antijenin kendisi değil, bütün antijenleri kapsayan çok çeşitli muhtemel kombinasyonlar üreten lenfositin genomundaki genetik yeniden düzenlemelerdir.

Bir antijen vücudu istila ettiği zaman, özel bir antikor bu antijeni etkisiz hale getirmek için harekete geçer. Antikorun bu hızlı üretimi *klonal seleksiyon teorisiyle* (bk. Şekil 19.2) açıklanır. Bu teori ilk defa Avustralyalı immünolog olan Macfarlane-Burnett tarafından önerilmiştir. Bu teoriye göre, büyük bir makrofaj haline gelmiş olan bir monosit istilacı organizmayı içerisine alır ve sindirir fakat antijenlerini kendi plazma membranına dahil eder. Makrofaj daha sonra kendi üzerinde taşıdığı antijen ile özel olarak eşleşecek molekülleri yüzeyinde bulunduran *yardımcı T hücreleri* (lenfositler)'ni arayıp bulur ve *interlökin 1* (IL-1) salgılayarak onları aktive eder.

Bu aktifleşmiş yardımcı T hücreleri iki göreve sahiptirler. Birinci görevlerinde, kendilerinki ile aynı olan (cevabın oluşmasına sebep olan antijen için özel) yüzey antikorları içeren olgunlaşmamış B lenfositlerini



Şekil 19.2 Klonal seleksiyon

ararlar ve *interlökin 2* (*IL-2*) salgılarlar. Bu durum, olgunlaşmamış lenfositlerin bölünmeye başlamasını ve hem *plazma hücreleri* hem de *bellek hücreleri*ni oluşturmasını uyarır. Bu her iki hücre tipi defalarca bölünerek vücudu yavru hücrelerle doldurur. Kısa-ömürlü plazma hücreleri büyük miktarda antikor salgılarlar. Bellek hücreleri de antikor üretirler fakat antijene ilk müdahalede durgundurlar; antijen vücuttan temizlendikten sonra da dolaşımda varlıklarını sürdürürler ve böylece antijen tekrar göründüğünde antikor salgılamaya başlamak için hazır olurlar.

İkinci görevde, aktifleşmiş yardımcı T hücresi yüzey algılama moleküllerini taşıyan olgunlaşmamış T hücrelerini arar ve interlökin 2 ile onları aktifleştirir. Bu T hücreleri daha sonra bellek hücrelerine, sitotoksik T hücrelerine, ilave yardımcı T hücrelerine ve *baskılayıcı T hücrelerine* farklılaşırlar. İlk üç sınıfın görevlerinden şu ana kadar bahsetmiştik. Baskılayıcı T hücreleri istilacı etkisiz hale gelince bağışık reaksiyonu durdurur ve antijen yeniden göründüğünde tekrar aktifleşecek olan bellek hücrelerini bırakır.

19.3 Hibridomalar

1984'te Avrupalı iki immünolog (Köhler ve Milstein) *monoklonal antikor tekniğini* geliştirdiklerinden dolayı Fizyoloji ve Tıpta Nobel Ödülü aldılar. Temelde bu, bir çeşit antikor üreten lenfosit suşlarını seçme ve bu lenfositleri kanser hücreleriyle kaynaştırmayı kapsar. Sonuç bir *hibridoma*'dır. Normal hücreler kültürde birkaç bölünmeden sonra ölürler ancak kanser hücreleri nerdeyse ölümsüzdürler. Hibridomalar bu uzun ölümsüzlük özelliğini lenfositlerin tek bir antikor üretebilme potansiyelleriyle birleştirirler. Saf antikor suşlarının üretimi, araştırmacı bilim insanları için özellikle antikorların takip edilmelerine imkan veren bir boya veya diğer materyallerle işaretlenebilmeleri nedeniyle paha biçilmez bir değer oluşturur. Antijenler bir doku veya hatta hücre içerisinde bulunsa bile işaretli antikora bağlanması mümkündür. Aynı zamanda, herhangi bir hedef antijene karşı büyük miktarlarda saf antikor üretmek mümkün olabilir. Ayrıca, sitotoksik ilaçlar, tutulu antikorlarla öldürülecek özel hücrelere taşınabilirler.

19.4 AIDS

AIDS (kazanılmış bağışıklık yetmezliği sendromu), HTLV-III retrovirüs'ün sebep olduğu bir hastalıktır. Bu RNA virüs'ü HIV (insan bağışıklık yetmezlik virüsü) olarak bilinir. Virülansı hücre-esaslı bağışıklık için zorunlu olan T4 grubu olarak bilinen T lenfosit grubuna saldırma özelliğiyle gerçekleşir. Bu hücrelerin tahribi, vücudu yaygın olmayan bir çeşit kansere ve bağışıklık sistemi zayıfladığından çeşitli enfeksiyonlara karşı savunmasız kılar. HIV'in kan-beyin engelini aşabildiği ve beyin hücrelerine yerleşebildiği yönünde deliller gün geçtikçe artmaktadır. Bu, bazen enfeksiyonla birlikte gelişen acayip davranışsal değişiklikleri açıklayabilir.

Hastalığın 1950'lerin sonlarında Afrika'dan kaynaklandığı bilinmekle birlikte belirgin varlıklar olarak tespit edilmeleri ancak 1970'lerin sonlarında mümkün olmuştur. Virüs kolaylıkla insandan insana taşınmadığından dolayı, yakın temas gereklidir. Virüs kanda, gözyaşında, tükürükte ve menide bulunur. Taşınma anal ve vajinal cinsel ilişkiyle, muhtemelen oral ilişkiyle ve kesinlikle kan naklinde kanın karışmasıyla veya ilaç kullanıcıların aynı şırıngayı paylaşmalarıyla gerçekleşir. Böcek ısırmasının virüs taşımadığı düşünülür.

Ilımlı virüs muhtemelen T4 hücrelerine yerleşir ve burada durgun bir şekilde uzun süre kalabilir. Bir başka enfeksiyonun uyarılması durumunda veya benzer uyarıcı olayda, hücrenin virüs RNA'sından DNA yapmasını zorlar ve daha sonra çok sayıda virüs üreterek hücreleri tahrip eder veya onu etkisiz kılar. Bu tüm bağışıklık sisteminin iş görmesine engel olur. İmmün sistemin iyileştirilmesi için birkaç ilaç tedavisi kullanılmakla birlikte enfektif işlemin üstesinden gelen bir başarı henüz sağlanamamıştır. En yaygın kullanılan AIDS ilacı AZT'dir. Bu ilaç virüs RNA'sını DNA'ya çeviren virüs enzimi olan reverse transkriptazı engeller.

19.5 İnsan Kan Grupları

Kırmızı kan hücresi üzerinde kan tipini belirleyen çeşitli antijenler bulunur. 1900'lerde, Karl Landsteiner ABO kan tiplerini oluşturan bu ana polisakkarid antijenlerinin ilk sınıfını keşfetti. Bunlar aslında A ve B

TABLO 19.1 ABO kan tipleri

GENOTİP	FENOTİP (KAN TİPİ)	ANTİJEN	ANTİKOR
I^AI^A veya I^Ai	A	A	B
I^BI^B veya I^Bi	B	B	A
I^AI^B	AB	A ve B	yok
ii	O	yok	A ve B

antijeni olmak üzere iki çeşittirler (bk. Tablo 19.1). Kırmızı kan hücrelerinde A antijeni bulunan insanlar plazmalarında B antikoru bulundururlar. Bunlar *tip A*'dırlar. B antijenliler plazmalarında A antikoru içerirler. Bunlar *tip B* olarak sınıflandırılırlar. Kırmızı kan hücrelerinde hem A hem de B antijeni bulunan kişiler *tip AB* olup plazmalarında ABO antikorları içermezler. Tip O insanlar kırmızı kan hücrelerinde antijen içermezken her iki antikoru da serumlarında taşırlar. Aynı tipin antijen ve antikoru bir araya geldiğinde problem oluşur. İnsanların evrimleri sırasında böylesi birliktelikler çapraz seçilmiştir. Böylece A antijeni A antikoruyla ve B antijeni de B antikoruyla asla birlikte olmazlar.

Kan nakilleri sırasında A antijeni taşıyan kırmızı kan hücreleri, kan plazmasında A antikoru olan (tip B veya tip O) insanlara aktarıldığında veya B antijeni taşıyan kırmızı kan hücreleri plazmasında B antikoru taşıyan (tip A veya tip O) insanlara aktarıldığında problemler oluşur. Böylesi bir durumda, kırmızı kan hücreleri antijen-antikor kompleksi oluşturur ve çökelerek dolaşımları engellenir. Vericinin plazmasında bulunan antikorlar küçük ve alıcının plazmasıyla seyreltilmiş olduğundan, vericinin antikorları alıcının kırmızı kan hücreleri için önemli bir tehdit oluşturmaz. Tablo 19.1 'in gösterdiği gibi, kırmızı kan hücreleri antijene sahip olmadıklarından dolayı tip O genel vericidir, öte yandan tip AB plazmasında aktarılan kırmızı kan hücreleriyle reaksiyon oluşturacak antikora sahip olmadığından genel alıcıdır.

Kan naklinde, beklenmedik çökelmenin olmaması için muhtemel vericinin ve alıcının kanından alınan küçük bir kan örneği ile daima çapraz-eşleşme testleri yapılır.

Kırmızı kan hücreleri üzerinde bulunan başka antijenler de aynı zamanda kanın aglütinasyonunda (kümelenmesinde) rol oynayabilirler. Hücrelerin üzerinde Rh adında bir antijenik faktör bulunabilir (Rh^+) bulunmayabilir (Rh^-). Var olduğu zaman, antikorları Rh^- alıcılardaki Rh'ye sunar. Rh, baba Rh^+ ve anne Rh^- olduğu zaman hamilelikte bir problem olarak kendini hissettirir. Bu çiftin çocuğu genellikle Rh^+ olacaktır, çünkü Rh kalıtsal olarak baskın bir aleldir. Kendi ayrı dolaşım sistemlerinde plasenta boyunca bir çatlak olduğunda, anne ve bebeğin kanları karıştığı zaman anne anti-Rh antikorları üretir. İkinci hamilelikte, üretilen antikorlar, plasenta engelini karşıya geçerek kırmızı kan hücrelerine tutunur ve Rh^+ çocukta ciddi hasarlara sebep olur. Böylesi bir durum *eritroblastozis fetalis* olarak isimlendirilir.

Bir başka antijenik faktör ise MN sisteminden oluşur. Böyle çeşitli antijenik sistemler özellikle yasal durumlarda bireylerin identifikasyonu için bir temel oluşturur. Bununla birlikte MHC bu amaç için kan tiplendirmesinin yerine geçme eğilimindedir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

19.1. Granülositlerin fagositik doğasını göz önünde bulundurduğumuzda, granüllerin neler olduğunu düşünürsünüz?

Granüller lizozomlardır (bk. Bölüm 4). Granülosit bir bakteri veya başka yabancı parçacıkları içine aldığı zaman, bir vakuol oluşur. İçlerinde çeşitli hidrolitik enzimler bulunduran lizozomlar bu vakuoller ile kaynaşır ve "savunmasız" yapıyı sindirmeye yardımcı olur. Bu enzimler parçacıkları tahrip etmede en etkili olan proteolitik enzimlerdir.

19.2. Olgunlaşmamış B- ve T-hücre lenfositleri görünüşte birbirlerine benzerler. Ancak, yardımcı T hücreleri tarafından aktifleştirildikten sonra B hücreleri büyük miktarda pürüzlü endoplazmik retikulum (GER) geliştirirken, aktifleşmiş T hücreleri çok az geliştirir. Bu durumun nedeni nedir?

Büyük miktarda GER yoğun protein sentezinin bir işareti olup B hücrelerinde gerçekleşen aşırı miktarda bağışıklık globulin üretimini gösterir. Aktifleşmiş T hücreleri büyük miktarda protein üretmediklerinden ilave GER'e ihtiyaç duymazlar.

19.3. B lenfositlerini T lenfositleriyle karşılaştırınız.

B lenfositleri ve T lenfositleri bütün kan hücrelerinin öncüsü olan kan-yapıcı kök hücrelerinden kökenlenirler ve yetişkinlerin kemik iliğinde bulunurlar. *Kök hücreleri* özelleşmiş hücre tiplerine gelişebilen nispeten farklılaşmamış hücreleri ifade eder.

B lenfositleri kemik iliğinden gelişir ve orada olgunlaşırlar. Uygun bir antijenle uyarıldıkları zaman, genişlemeye ve hızlı bölünmeye başlayarak artık doğalından farklı iki çeşit hücre üretirler. Bu tiplerin biri, çok sayıda üretilen plazma hücreleri olup damarlara çok sayıda özelleşmiş antikor salgılarlar. Bu *hümoral bağışık cevap* olarak bilinir. İkinci tip uzun ömürlü bellek hücreleri olup uzun-ömürlü bağışıklık sağlarlar. Sonraki dönemlerde bellek hücrelerinin antikorlarına karşılık gelen özel antijenin görünmesi durumunda, hem plazma hem de bellek hücrelerinin büyük sayıda üretimi olur.

T hücreleri Timus bezi tarafından salgılanan bir hormon kompleksinin etkisiyle timusta olgunlaşırlar. B lenfosit antikorlarının görevine benzer fonksiyon gören iki çeşit reseptör T lenfositlerinin yüzeyinde bulunur. Bu reseptörlere karşılık gelen antijenler bunlara bağlanırlar. T lenfositleri aktifleştikleri zaman, B lenfositlerinde olduğu gibi, bellek hücreleri ve aktif T lenfositleri oluşturmak üzere bölünürler. Aktif T lenfositleri en azından üç çeşit olup, çeşitli T lenfositleri ve tüm hücreler arasında gerçekleşen reaksiyonları kapsayan hücre-esaslı bağışıklık cevapta rol oynarlar.

19.4. Bir türde bulunan antikorların hayret verici çeşitliliği için günümüzde kabul gören açıklama, kromozom üzerinde bu antikorları kodlayan DNA parçalarının sınırsız yeniden düzenlemeler oluşturma kapasitesinde olmalarıdır. Bu yüzden, her lenfositte, bir antikoru kodlayan kromozomal bölge o lenfosit için özgündür. Antikorların çeşitliliğini açıklayan diğer iki muhtemel genetik açıklamalar nelerdir (eğitici teoriyi saymazsak)?

(1) Her lenfosit, tür tarafından üretilen tüm antikorlar için genler içerebilirler fakat biri hariç diğerleri baskılanır. (2) Bir türdeki antikorları kodlayan kromozomal bölge yüksek derecede baz-değiştirme mutasyonuna maruz kalabilir.

19.5. Bağışıklık, normal durumunda oluşturduğu hastalığı bir şekilde artık oluşturmayan bir antijenle bir kişinin enjekte edilmesi sonucu yapay olarak geliştirilebilir. Hala antijenik özellik taşıyan bu zayıflatılmış veya ölü organizma immün cevabı harekete geçirir ve böylece kişiyi gelecek saldırılara karşı hazırlar. Söz konusu antijen, aktif olarak antikorlar ürettiğinden ve antijene karşı koyacak lenfositleri uyardığından bu bağışıklık *aktif bağışıklık* olarak isimlendirilir. (Alternatifinde ise, antikorlar veya uyarılmış lenfositler sisteme doğrudan enjekte edilerek kişiye pasif bağışıklık kazandırılır).

Antijen aşılamaları genellikle haftalara veya aylara yayılarak çoklu dozlar şeklinde yapılır. Dozların böylesine uzun aralıklara yayılmasının sebebi nedir?

Primer bağışık cevabın uyarılması sırasında, sunulan özel antijene cevap verebilen çok az B ve T lenfosit klonları bulunur. Bu klonlar daha sonra bölünmeye başlar ve çok sayıda uyarılmış lenfosit ve bellek hücreleri oluşur. Antijenin ilk girişinden sonra teyakkuzda olan bellek hücreleri antijenin tekrar sisteme girmesi durumunda *sekonder bağışık cevaptan* sorumludurlar. Bu sekonder cevap esnasında, primer cevapta olanın aksine uyarılmaya hazır çok sayıda klon bulunur. Sonuç olarak daha büyük miktarlarda antikorların üretildiği ve fazla miktarda lenfositlerin uyarıldığı daha güçlü ve daha uzun süreli bir cevap oluşur. Aşılama bir kaç aya yayıldığı zaman, bu sekonder cevabın avantajlarından faydalanılır. Böylece aynı miktarda verilen antijen tek dozda verilen antijenden çok daha fazla antikor ve uyarılmış lenfosit üretir.

19.6. Antikorlar bakteriler ve virüslerle nasıl mücadele ederler?

Antikorlar bu hücreleri tam olarak kaplar. Bu işlem antikorlarla kaplanmış hücreleri içine alan makrofajlar için bir cezbedici olarak iş görür. Hücre yüzeyindeki antikor ve lökositik fagositler arasındaki etkileşimin gerçek doğası bilinmemektedir.

Bir virüs veya bir bakteriye tutunan antikorlar ya gerekli tutunma noktalarını mekaniksel olarak engelleyerek ya da istilacı parçacık üzerindeki bölgelerle kimyasal etkileşmeye girerek istilacının normal özelliklerini

etkileyebilirler. Böylece, virüs konak hücreye tutunamaz ve nükleik asidini hücreye enjekte edemez. İstila programı ve konağın genetik sistemini istila etme böylece sekteye uğrar. Bakteri veya virüste antijen-antikor kompleksleri şeklinde aglutine olabilir.

Antikor, plazmada düzinelerce veya çok çeşitli sayıda bulunan komplement ile birlikte olduğunda, hücrenin doğrudan lizisinde (parçalanma) rol oynayabilir. Komplement antikor-antijen kompleksi kombinasyonunda bir amilaz (nişasta parçalayan enzim) gibi iş görebilir. Bakteriyel hücrede bir kanalın oluşturulması ozmotik tansiyonun oluşturulması için yeterli olup neticede bakterinin tümünün patlamasına sebep olur.

Son olarak, antikorlar yangısal reaksiyonlara da katılabilirler.

19.7. İnfekte yaralar *irin* adı verilen akışkan olmayan, sarımtırak bir sıvı üretir. Sizce irinin ana bileşenleri nelerdir?

Deri hasar gördüğü zaman, fagositler yaraya gelen bakterilere ulaşarak içlerine alırlar. Bu fagositler bakteriyel toksinleri emdikçe, büyük topluluklar halinde ölerek irin oluştururlar.

19.8. Hem doğal B lenfositlerinin hem de doğal T lenfositlerinin reseptörleri arasındaki çapraz-eşleşmenin önemi nedir?

Lenfosit reseptörleri, cevapları nispeten birbirine benzeyen iki çeşittir. Doğal veya deneyimsiz B lenfosit reseptörleri antikor özelliğinde olup muhtemelen doğal hücrelerden gelişmiş olan plazma hücrelerinden salınan büyük miktardaki serbest antikorlara benzerler. Doğal T lenfositinin reseptörleri antikor olmayıp benzer özellikli proteinlerdir. Hem B hem de T lenfositleri üzerindeki her iki tip reseptörler antijenle birleşmek zorundadırlar. B reseptörleri durumunda iki antijen benzer olurken, iki farklı tipte olan T reseptörleri durumunda iki antijen birbirinden farklıdır.

Yeterli miktarda olan bu antijen molekülleri reseptöre bağlandığı zaman, her antijen bir reseptör çukuruna karşılık gelen birden fazla antijenik determinanta sahip olduğundan reseptörler çapraz eşleşir. Herhangi bir reseptör çiftinin birlikteliği, böylece, bu reseptörlerin her birine bir antijenin aynı zamanda bağlanmasına bağlıdır. Çaprazlaşmanın hem B hem de T lenfositlerinin gelişmesi için teşvik edici olduğu görünmektedir. Çaprazlaşma sadece bir antijenin aşırı miktarda olması durumunda gerçekleştiğinden, rastgele çalışmayacak olan hücre çoğalması için bir sinyaldir.

Heptan'lar olarak isimlendirilen izole antijenik determinantlar, sadece bir antikor çukuruna bağlanabildiğinden ve çaprazlaşmayı gerçekleştiremediğinden, böylesi gelişmeyi kendi kendine başlatamaz. Bununla birlikte, bu heptanlar bir bütün antijen tarafından başlatılan bir bağışık reaksiyonun devam etmesini uyarabilirler. Plazma hücrelerinde, gizemli çaprazlaşma olayı, hücrenin konumuna göre genel dolaşım sistemini veya lenf sistemine salınan serbest antikorların üretimini harekete geçirir.

19.9. Kurbağa larvalarıyla yapılan deneyler, bir organın gelişmenin özel bir döneminde çıkartılıp başka bir hayvana aktarılmasının ardından, tekrar orijinal hayvana nakledilmesi durumunda rededildiğini göstermiştir. Eğer bir organın sadece yarısı aktarılır ve daha sonra geri nakledilirse, organ rededilmeyecektir. Bu sonuçlar size neyi önermektedir?

Aslında organın reddedilmesi, gelişmekte olan vericinin organ gelişimi esnasında, hücrelerin kendinden olanları "arkadaş" olarak tanımlaması, nakli gerçekleşen organın bu tanımlama esnasında orada bulunmaması nedeniyle "yabancı" olarak tanımlamasından kaynaklanmaktadır.Bir başka açıklama olan "organ alıcı hayvana aktarıldığında bir şekilde yabancı yapılmaktadır" düşüncesi, organın bir parçası vericide muhafaza edildiği zaman, tekrar aktarılan parça yabancı olarak görünmediğinden göz ardı edilmiş olur.

Lenfositlerin kendi organizmasını tanımayı öğrenme mekanizması bilinmemesine rağmen, bazı deliller baskılayıcı T hücrelerinin bu mekanizmada rol aldığını önermektedir.

Nadiren, vücut kendinden olanı algılama duyusunu kaybeder ve bağışık sistem kendi antikorlarını kendi hücrelerine karşı saldırmaya yönlendirir. Bu *otoimmün hastalık* olarak bilinir. *Romatoid artrit*'te bir bakteriyel enfeksiyon eklemlerdeki lenfoid dokuya karşı daimi olarak antikorların oluşumunu tetikler. *Lupus erithematosus* bir genel bağ dokusu otoimmün hastalığıdır.

19.10. İki farklı MHC (majör histokompetibilite kompleksi) vardır. Özel şekilli sınıf I molekülleri bütün hücrelerin yüzeyinde bulunurlar. Bunlar özel bir çeşit identifikasyon olup esnek bir genetik kontrol sistemi tarafından kodlanan çeşitli antijenleri temsil eder. Herhangi bir organizmanın bütün hücreleri bu yüzey proteinlerinin aynı setini içerirler. Bunlar kendisi için temel kodlardır. Sadece kanserleşen hücreler kendilerini sıra dışı yapan farklı bir set antijen geliştirirler. Bunlar daha sonra bağışık sistemin elemanları

olan T-lenfositlerinin saldırısına maruz kalırlar. MHC'nin sınıf II antijenleri sadece bağışık sistemin hücreleri üzerinde bulunurlar. Bu ikili yapı niçin vardır?

Sınıf II antijenler anlaşıldığı kadarıyla B lenfositler, üç çeşit T lenfositler, mast hücreleri ve çeşitli makrofajlar arasında yakın ilişkiye izin veren karışık bir iletişim ağının bileşenleri olarak iş görürler. Hem uyarının (yardımcı T hücreleri tarafından B lenfostilerinin aktivasyonunda olduğu gibi) hem de baskılamanın (baskılayıcı T hücreleri tarafından bağışık cevabın baskılanmasında olduğu gibi) içerisinde bulunduğu bir immün sistemde, bağışık sistem içerisinde uygun ölçülü bir cevap oluşturmak için özel, hızlı ve ayrı bir sistem gereklidir.

19.11. HIV retrovirüsün AIDS'i uyarabildiği bir mekanizma, yardımcı T hücreleri üzerindeki kendinden olanı algılama yerlerinin tahribidir. Bu neden bu kadar etkileyicidir?

Açıkça, yardımcı T hücreleri diğer B ve T lenfositlerini tanıyamaz olduklarında bunları aktifleştiremezler. Hümoral ve hücre esaslı bağışık cevaplar böylece azaltılmış ve vücut enfeksiyona duyarlı hale gelmiş olur.

19.12. O kan tipli bir bayanın kan tipi AB olan bir erkekle babalık için davalık olduğunu varsayalım. Eğer çocuk O tip ise, adam çocuğun babası olabilir mi?

Cevap hayır. Kan tipi antijenini kontrol eden üç alel kırmızı kan hücrelerinin (eritrosit) yüzeyinde ifade edilirler. Plazmadaki antikorlar eritrosit antijenleriyle uyum içinde düzenlenirler. I^A ve I^B kırmızı kan hücreleri üzerinde sırasıyla A antijenleri ve B antijenlerini üreten alellerdir. i aleli resesif olup antijen üretmez. Tablo 19.1'de görüldüğü gibi, tip A I^AI^A veya I^Ai genotiplerinden sonuçlanabilir. Tip B, I^BI^B veya I^Bi tarafından üretilir. I^AI^B AB tipini üretirken *ii* tip O'la sonuçlanır. Tip O aglutine olacak herhangi bir antijen oluşturmadığından dolayı bir genel verici olurken, tip AB gelen antijenle reaksiyona girecek herhangi bir antikora sahip olmadığından genel alıcıdır.

Zanlı baba tip AB'dir ve böylece sadece I^A veya I^B alelli gametler üretebilir. Bu aleller annenin i alelleriyle birleştiğinde sadece A veya B çocuklar oluşur; çocukta O fenotipi oluşturmak için her iki gamet i olmak zorundadır.

19.13. Joan Baryy'in B tipli bebeğinin babasının Charlie Chaplin olduğu iddia edildi. Baryy A tipli ve Chaplin O tipliydi. Bu iddia doğru muydu? Barry'nin genotipi neydi? Bebeğinki neydi?

Barry A tipi olduğundan, B tip bir bebek doğuracak gerekli gamet olan I^B sağlayamaz. Bu yüzden, baba bu gameti temin etmiş olmak zorundadır ancak O tipli oluğundan Chaplin için bu mümkün değildir, Chaplin sadece i gametler üretebilirdi. Bu yüzden, Chaplin çocuğun babası olamaz.

Tip A olan Barry I^AI^A veya I^Ai genotipli olabilir, bununla birlikte, eğer ilk genotipte olsaydı, B tip bebeğe sadece I^A gamet verebilirdi ve baba I^B gamet sağlamış olduğundan bebek AB tip olacaktı. Bu yüzden, Barry i alel sağlamış olmak zorundadır; annenin genotipi I^Ai ve çocuğunki I^Bi olmuş olmak zorundadır.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

19.14. Neden I^A ve I^B kodominantlığın göstergesidir?

Çünkü bir arada bulundukları zaman her ikisi de fenotipik olarak ifade edilirler.

19.15. Antijen ile antikorun reaksiyonu enzim ve ..... birleşmesine çok benzer.

(*a*) vitamin (*b*) ribozom (*c*) substrat (*d*) metal (*e*) hormon

19.16. Bir antikorun dört zinciri S-S bağlarıyla bir arada tutulurlar.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

19.17. Ekzonların yeniden düzenlenmeleri ağır ve hafif zincir çeşitliliğini önemli ölçüde açıklar.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

19.18. Hücre esaslı bağışıklık sadece B lenfositlerini içerir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

19.19. Bağışık sistemlerin aşırı cevabını içeren alerjik reaksiyonlar, özellikle mast hücrelerinden histaminin salgılanmasını içerir.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

19.20. Aktif bağışıklık vücudun büyük miktarda antikor üretmesini uyarmayı kapsar.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

19.21. Pasif bağışıklık baskılayıcı T hücrelerinin enjeksiyonunu kapsar.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

19.22. Hibridomalar büyük bollukta saf antikorlar üretirler.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

19.14 Çünkü bir arada bulundukları zaman her ikisi de fenotipik olarak ifade edilirler.

19.15 (*c*) **19.16** (*a*) **19.17** (*a*)

19.18 (*b*) **19.19** (*a*) **19.20** (*a*)

19.21 (*b*) **19.22** (*a*)

BÖLÜM 20

Solunum Sistemi

Oksijenin varlığında metabolitlerin bağlarında bulunan enerjiyi almak için organizmalar tarafından metabolitlerin oksitlendiği solunum işlemini daha önce çalışmıştık. Solunum sonucunda sadece enerji elde edilmez aynı zamanda yan ürünler olan karbondioksit ve su da elde edilir. (Glikoliz ve fermantasyon işlemlerinde enerji üretimi için metabolitlerin yıkımı esnasında yan ürünlerin oluşumu gibi.) Açıkçası, hücrelere oksijen sağlamak ve karbondioksiti uzaklaştırmak için gaz değişimine ihtiyaç vardır. İlginçtir ki bu işlem de aynı zamanda solunum olarak adlandırılmaktadır. Bu iki solunum çeşidini birbirinden ayırmak için, oksidatif işleme "İç ya da hücresel solunum" ve gaz değişiminin olduğu işleme ise dış ya da organizmasal solunum denilmektedir. Bu bölümde ikincil tip solunum üzerinde yoğunlaşacağız.

20.1 Dış Solunumun Mekanizması

Tek hücreli ve küçük hücreli organizmalarda, gaz değişimi hücre zarları üzerinde oldukça kolayca gerçekleştirilir. Gazlar sıvılar içerisinde çözündüklerinden dolayı, organizmaların ve hücrelerin içine ya da dışına doğru gazların hareketi için nemli bir hücre zarına gereksinim vardır. Kurutma (Kuruma) birçok zararlı etkilerinin yanı sıra gazların hareketini de engellemektedir.

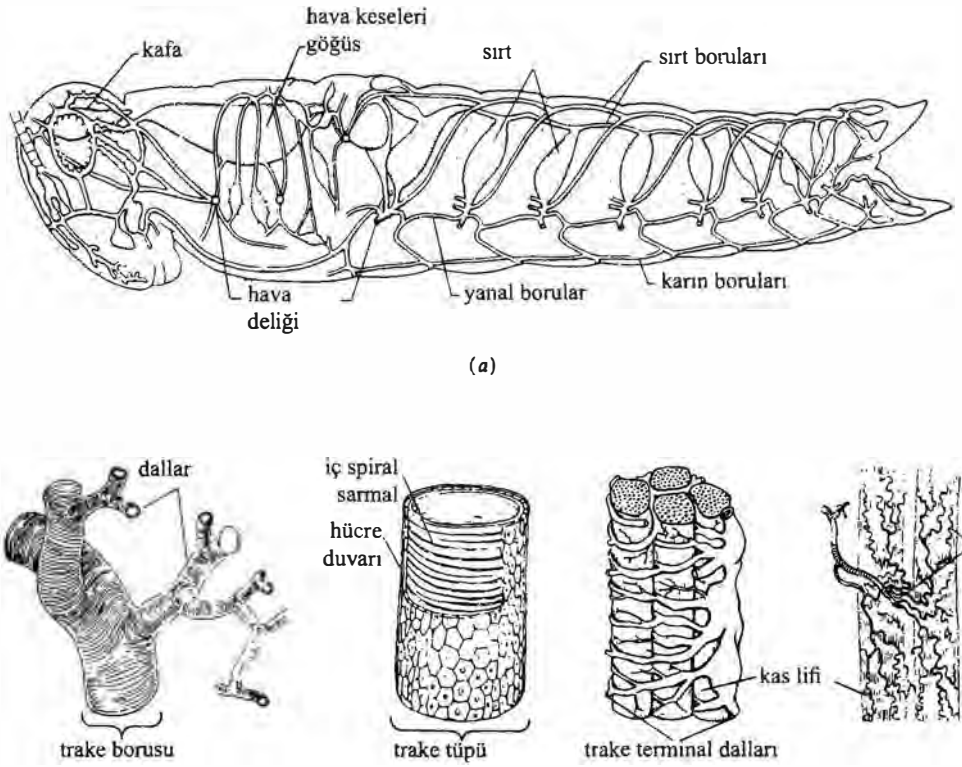
Tek hücreli organizmalar iç solunum dahil gazların hareket ve değişimi için tamamen difüzyona bağımlıdırlar. Oksijen difüzyon bölgesine girmek için hücre zarına geçer. İç solunum sonucu oluşan gazlar sitoplazma aracılığıyla yayılırlar ve plazma zarından çıkış yaparlar. CO_2 ve O_2'nin membrandan ters hareketi dış ortamdaki gazların kısmi basıncından etkilenmektedir. Bu nedenle, bir organizmayı saran atmosferdeki veya sıvılardaki O_2'in düşük kısmi basıncı hücredeki hücre zarınından O_2 geçiş oranını azaltmaktadır.

Tek hücreli ya da düz şekilli çok hücreli organizmalarda, organizmanın difüzyon gaz alımı ve çıkışı ihtiyaçlarını karşılamak için yeterli bir yöntemdir. Dış ortam arasındaki mesafe gaz değişiminde verimliliğin belirlenmesinde sınırlayıcı faktör olduğu için, yüzey alanından ziyade hücre kalınlığı ve dolayısıyla hacmi organizmalar için büyük bir önem arz etmektedir.

Tek hücreli organizmaların gaz değişimi yeteneği hücre büyüklüğü arttıkça giderek daha da zor bir hale gelmektedir. Çünkü hücre hacmi (ve dolayısıyla hücrenin toplam metabolik aktivitesi) yarıçapının küpü şeklinde artarken, hücre yüzeyi (gaz değişiminin olduğu) sadece hücrenin yarıçapının karesi şeklinde artar. Yüzeye ve yüzeyden olan difüzyon süresi hücre hacmi ile birlikte artar. Bundan dolayı gaz değişiminde basit difüzyonun olacağı yerlerde fiziksel sınırlamalar tarafından hücre büyüklüğü üst sınır olarak belirlenmiştir.

Benzer şekilde, çok hücreli organizmalar oldukça karmaşık olduklarından, içe gömülü hücreler, çevre ile gaz değişiminin olduğu hücre tabakalarından oldukça uzaktadırlar ve basit difüzyon yolu ile gaz alımı ve verimi yeteneklerinde önemli bir kısıtlama olmuştur. Belli bir karmaşıklığın ötesinde difüzyonu tamamlamak için stratejiler geliştirilmelidir.

Hemen hemen tüm omurgasızlar, kuşlar veya memeliler gibi sıcakkanlı omurgalılara göre metabolik olarak çok daha az aktiftirler. Bu son derece hızlı gaz değişimi ihtiyacını azaltır ancak doğru bir basit difüzyon mekanizmasına olan ihtiyacı da ortadan kaldırmaz. Bu ihtiyacı karşılamak için farklı tiplerde dolaşım sistemleri gelişmiştir. Difüzyon hala organizma içine oksijenin ilk geçişi için yol sağlar ancak bu hayati gaz yüzeyden bir kez geçtiği zaman kan aracılığıyla kitlesel akış yoluyla organizmanın bütün kısımlarına taşınır. Çoğu durumda hemoglobin ya da hemosiyanin (Bölüm 18) gibi özel solunum pigmentleri oksijenin taşın

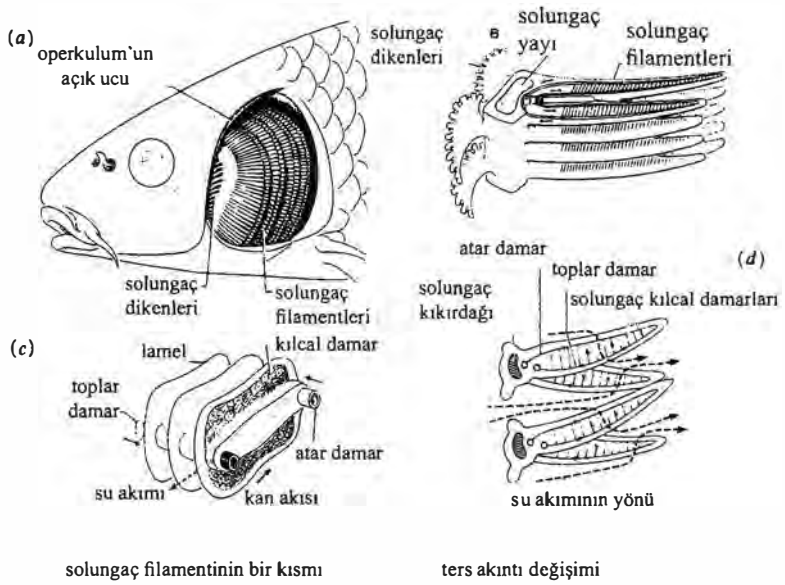


Şekil 20.1 Böceklerin (a) Solunum sistemi ve (*b*) trakeleri. [Storer vd.; (a) Albreckt'den sonra (*b*) Snodgrass'dan sonra.]

masında kana yardımcı olur. Kan ayrıca solunum yapan hücrelerden CO_2 ve H_2O'yu dış çevreye difüzyon olacakları yüzeye taşır. Böyle bir gaz yayılımı dolaşım sistemi solucanlarda dahi (örneğin halkalı solucan ve toprak solucanı) birçok hayvanda bulunmaktadır.

Havayı iç kısımlara daha hızlı getirmek için ikinci bir adaptasyon da birçok böcek ve eklembacaklının (örümcekler) karakteristik bir özelliği olan trake sistemidir (bk. Şekil, 20.1). Bu organizmanın vücudu boyunca dallanarak yayılan ve her bir hücreye kadar hava taşıyan bir tüp sistemidir. Yeşil bitkilerin yapraklarındaki stoma ve hava boşluklarının benzeridir. Daha geniş tüpler trake olarak bilinir ve hava deliği olarak adlandırılan ve yüzey boyunca yayılan deliklerden oluşur. Hava delikleri yapraklardaki stomalar gibi kapakların hareketine göre açılıp kapanabilir. Geniş olan trake mantarların hücre duvarlarında da bulunan yoğun azot içeren polisakkarit yapısındaki kitin halkaları sayesinde açık tüp olarak kalır. Gerçekte bu trake sistemi farklı solunum organları arasında kan yoluyla gaz dağılımını gerçekleştirmektedir.

Çoğu sucul hayvanda solunum organı bir dizi çıkıntılı kanatlardan oluşan solungaçlardır. Zengin kan damarlarına sahip hayati gaz değişimini sağlayan bu solungaçlar deniz kurtları *Nereis*'deki gibi epitel yüzeye uzanan basit uzantılar olabileceği gibi kemikli balıklardaki (teleostlar) gibi karmaşık koruyucu yapılarla çevrili ayrıntılı tekrar birimleri de olabilir. Çoğu kemikli balıkta su ağız boşluğundan girer ve kafanın her iki yanında genellikle gözün hemen arkasında bulunan kıkırdaktan yapılmış beş set solungaç yayından dışarı atılmaya zorlanır. Solungaçlar (bk. Şekil 20.2) her biri solungaç yayında uzanan çubuklar tarafından desteklenen hafif filamentlerden oluşur. Filamentler ise solungaç filamentlerinden oluşan yanal çıkıntılar olan pullar sayesinde yüzey alanlarını genişletirler. Birçok omurgasızda, solungaçlar başın kenarlarından uzanan çıplak kanatlar şeklinde ya da kabuklu hayvanlarda olduğu gibi dış iskelet tarafından örtülmüş şekilde bulunur. Bazı solungaç formlarında ise gırtlak (boğaz) içerisinde bulunmaktadır. Tüm kemikli balıklarda solungaçlar *operkulum* olarak adlandırılan koruyucu bir tabaka ile çevrilidir.



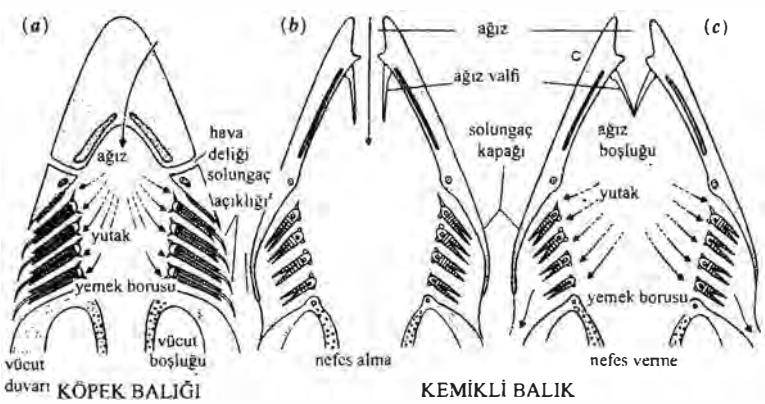
Şekil 20.2 Bir teleost içindeki solungaç. (d), Noktalı çizgiler su akımının yönünü ve düz çizgiler kan akışının yönünü göstermektedir. [Storer vd. ayrıca kısmen Goldschrnidt'den sonra].

Omurgalı hayvanlara yakın bir organizma olan amfibilerde solungaçlar sepet şeklinde yerleşmiştir. Solungaç sepeti sadece solunum organı olarak görev yapmamakta, aynı zamanda belki de daha da önemlisi deniz suyundan gelen küçük besin maddelerinin filtrelenmesini sağlamaktadır. Solungaç basketlerinin bu beslenme özellikleri Chordata filumunun üyelerinden olan omurgasız hayvanlar grubuna ait tulumlular (deniz fiskiyesi)'da görülmektedir. Birçok biyolog temelde solungaçların besinlerin filtrelendiği bir araç olduklarını ve ikincil fonksiyon olarak solunumda rol aldıklarını düşünmektedir.

İlkel balıklar hızlı bir şeklide ileriye doğru yüzerek solungaçlarının temas ettiği su tabakasını taze tutarlar. Oksijen suda çok az çözündüğü için solungaçların temas ettiği suyun değişimi çok önemlidir. Bazı balıklar bir yerde kaldıkları zaman su içinde havasız kalırlar.

Solungaç aparatlarından aktif halde su geçişinin olduğu birçok kemikli balık karmaşık bir solunum hareketine sahiptirler. Bu hareketler valf sistemlerinin açılması, ağız boşluğunun büyüklüğünün değişimi, operkulumun açılıp kapanmasını içermektedir (bk. Şekil 20.3).

Solungaçlar ve akciğerler temelde solunum yüzeyini arttıran cepler veya uzantılardır. Çoğu balık havayı yutarak (zorla) ve ağız boşluğundaki hayli vasküle dokulardan geçirerek oksijeni gaz formunda emerler.



Şekil 20.3 Balıklarda solunum hareketleri.

Bugünün balığımsı atasına sahip olan amfibiler, sürüngenler, balıklar ve memelilerde büyük olasılıkla bu havayı tutabilen yutak (boğaz) bölgesinde gelişmiş bir kese bulunmaktadır. Böyle bir yapı zaman içinde gelişmiş omurgalıların dallanmış akciğer aparatı hale gelmiş olabilir.

Akciğerli balıklar büyük ölçüde solunum değişimi için solungaçlarına bağımlı olan ancak akciğerlerin de evrimleştiği balıklardır. Akciğerli balıklar sıcak iklimlerde durgun sularda ya da kısa süreliğine kuruma eğiliminde olan akıntılarda yaşarlar. Bağırsaklarının ön tarafında çıkıntı olarak meydana gelen akciğer zor dönemlerde oksijen elde etmek için ek bir mekanizma olarak görev yapmaktadır. Ek olarak, akciğerli balıklar, kış uykusuna benzeyen ve oldukça kuru koşullara karşılık olarak meydana gelen yaz uykusu yapabilme yeteneğine sahiptir. Akciğerli balık kendi etrafında çamur ile bir koza oluşturur ve kurak dönem boyunca derin bir uykuda kalır.

Birçok kemikli balıkta solungaçları ile birlikte akciğer bulunmakta olup bu akciğer solunum fonksiyonuna sahip değildir. Bunun yerine, su içinde değişik seviyelerde balığı korumak için bir hidrostatik bir mekanizma sağlar. Bu rol de bir yüzme kesesi gibi tasarlanmıştır. Su içerisinde yukarı hareket etmek için balık (kan yoluyla) yüzme kesesine hava doldurur ve inmek için ise yüzme kesesinden havayı dışarı verir.

Omurgalıların akciğerleri karada yaşam için en önemli evrimsel adaptasyonlardan birini temsil etmektedir. Gaz değişiminde görevli nemli solunum yüzeylerini çevresel havadan ayırmak için vücudun içerisine almışlardır. Akciğer solunumu yapanlar derilerini başka amaçlar için modifiye edebilirler.

Solungaç solunumundan akciğer solunumuna geçiş en iyi amfibilerde görülmektedir. Amfibiler omurgalı sınıfına ait olup (amfi anlamı "hem" ve bios anlamı "yaşam") ikili yaşam göstermektedirler. Birçok amfibi balığımsı larvalar şeklinde yaşama solungaç solunumu ile başlar. Bunlar daha sonra akciğer solunumu yapan bir yetişkinin meydana geldiği genel olarak metamorfoz denilen radikal bir değişim sürecine girerler. Larval kurbağa yavrusundan erişkin kurbağaya kadar olan bu değişim tek bir örnekte bireysel gelişim için filogenetik (evrimsel süreçle ilgili) bir bakış açısı sunmaktadır.

20.2 Memeli Solunumu

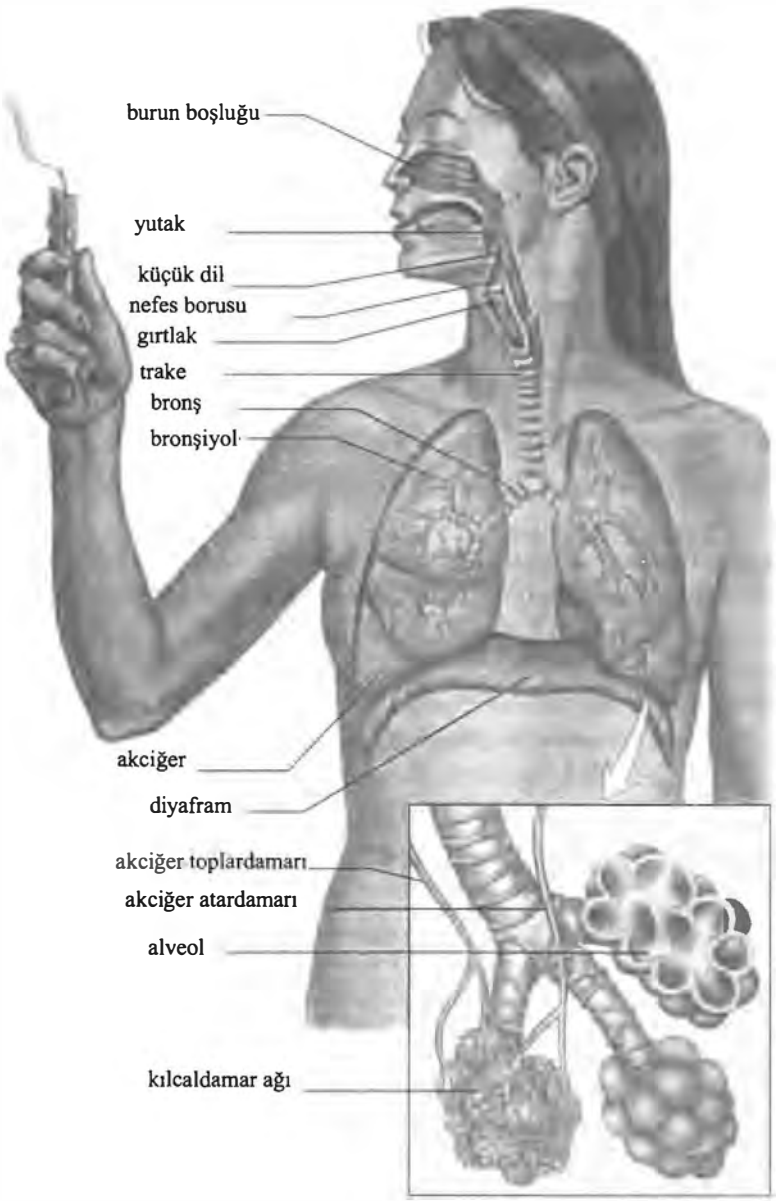
Memelilerde solunum organı, insan solunum yolu ile örneklenir (bk. Şekil 20.4). Memeliler karasal ortama çok iyi bir şekilde uyum sağlamış olup solunum sistemleri bu başarıyı yansıtmaktadır (Fakat kuşların nefes alma aparatları çok daha etkilidir; bk. Problem 20.10). Alınan havanın ısınması ve filtrelenmesi en iyi şekilde geniz yolu ile olsa da hava gerek burun gerekse ağız yoluyla solunum ağacına girer. Geniz yolu burun farenksine açılır ve damak denilen bir parça ile ağızdan ayrılır. Ön kısımda yer alan ve *sert damak* denilen bu yapı, dişlerin hemen arkasında yer alan ve giderek daha sert bir yapıya dönüşen *yumuşak damağın* hemen arkasında yer alır.

Gerek ağız gerekse burun yoluyla solunan hava farenksi geçerek özofagusun ön kısmında yer alan sert tüp şeklindeki *trake*lere girer. Trake açıklığı (nefes borusu ağzı) kanat benzeri küçük dil tarafından korunur. *Larink* ya da gırtlak trake merkezinden uzanır. Trakea bir sol ve bir sağ bronş olmak üzere iki kola ayrılır. Bu bronşların her biri solunum ağacının küçük dallarını oluşturan birçok bronşiyolleri oluşturarak alt bölümlerine ayrılır. Bronşit bu dallanmış tüplerin iltihaplanmasıdır.

Her bir bronşiol yüksek miktarda kılcal damar içeren alveol adı verilen uçları kapalı küçük hava keseciklerinde sona erer. Dış solunumun meydana geldiği temel olaylar alveollerin membranlarında oluşur.

Alveolleri çevreleyen kılcal damarlar oksijen-tükenmiş, karbondioksit bağlanmış kanı pulmoner damarlardan alveollere verirler. Diğer yandan alveoller, solunum sonucu yüksek oksijen kısmi basıncına (PO) ve düşük karbondioksit kısmi basıncına (pCO_2) sahiptir. Ortaya çıkan basınç farklılığı hızlı bir difüzyon oluşmasına neden olur, kılcal damarlar ve alveol duvarları arasında bu iki gaz yer değiştirir, oksijen kılcal damarlara girer ve dokulara taşınır; karbondioksit akciğerlere girer ve soluk verme yoluyla dışarı atılır.

ÖRNEK 1 Solunan hava %20,96 oksijen içermekte olup beklenen basınç yaklaşık 160 mmHg'dir. Verilen hava %15,8 oksijen içermekte olup nispeten ölçülen basınç 120 mmHg'dir. Açık bir şekilde akciğerler kabaca oksijenin %25 (alınan havanın oksijen oranının) uzaklaştırmaktadırlar. Alınan havanın yaklaşık %0,03-0,05'i karbondioksittir,



Şekil 20.4 İnsanlarda solunum sistemi. Kaynak: Sylvia S. Mader, Biyoloji, 8. Basım, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill Şirketlerinin izniyle.

fakat verilen havada bu oran %4'lere kadar çıkmaktadır. Verilen havadaki CO_2 basıncı bu nedenle alınan havadaki basınca oranla 100 kat daha fazladır.

Memelilerin alveoler sistemi tarafından tanınan solunum yüzeyi esasen pürüzsüz yapılardan kaynaklanan amfibi akciğerinden çok daha büyüktür. Sürüngenlerde ise deri artık önemli bir solunum yüzeyi olarak kullanılmazken, memelilerdekilere benzer gözenekli ve süngerimsi bir akciğer oluşmuştur.

Memeli akciğeri *nefes alıp verme* hareketlerinde pasif bir role sahiptir. Akciğer boşluğu diyafram ve interkostal kasların yardımıyla sırası ile genişler ve büzülür. Akciğer boşluğunun hacmindeki artış

havayı akciğerin içine çeker. Kasların gevşemesi sonucunda akciğer boşluğu daralır ve hava akciğerden dışarı itilir. *Diyafram*, göğüs boşluğunun tabanının oluşturur ve sadece memelilerde görülür. Kaburgalar arasında bulunan kaslara *interkostal* adı verilir ve bu kasların kasılması kaburgaları dışa ve yukarıya doğru hareket ettirir.

Nefes alma diyafram sinirinin uyarılarak diyaframı hareket ettirmesiyle başlarken bu uyarı çoğunlukla kandaki CO_2 seviyesinin yükselmesidir. İnterkostal kaslar da diyaframla eş zamanlı uyarılarak akciğer boşluğunun hacminin genişlemesini sağlarken boşluktaki basıncı da düşürürler. Boşluktaki düşük basınç nedeniyle hava akımı dışarıdan pasif akciğerin içine doğru gerçekleşir. Akciğer boşluğundaki basınç düştüğünde, nefes borusu dışında göğüs kafesine başka bir giriş olmadığı için hava akciğere girer.

Soluk almanın ardından kandaki karbondioksit seviyesi düşer ve diyaframlardaki uyarı ile interkostal boşluklar azalır. Diyafram gevşer ve bunun sonucunda artan çapı diyaframın göğüs boşluğuna kubbe yapmasına neden olur. Uyarıcı sinir gövdelerinin azaltılmış uyarısı ve yerçekimi sayesinde interkostal boşluklar gevşer. Bunun sonucunda, akciğer boşluğunun total hacmi oldukça azalır ve intratorasik basınç hızla yükselir. Bu durum havayı akciğerlerden dışarı doğru baskılar ve soluk vermeye neden olur. Sarı elastik bağ dokusu akciğerin destek dokusunun önemli kısmıdır. Soluk alma sırasında akciğer gerilirken, sarı elastik doku da gerilir. Dokunun geri dönmeye eğilimi ve eski normal duruma dönmesi tekrar soluk vermeye yardımcı olur.

İstem dışı kendiliğinden gerçekleşen normal nefes alma sırasında yaklaşık olarak her nefeste 500 mL hava içeriye alınır ve akciğerlerden dışarı verilir. Buna *gelgit havası* denir. Gelgit havanın ötesinde istemsel olarak alınan diğer havaya da *solunumsal rezerv* denir. Bu yaklaşık olarak 3 L'dir. Normal nefes vermeyi takiben yaklaşık olarak 1 litre hava zorla dışarı verilebilir ki buna da *soluk verme rezervi* denir. Maksimum soluk verme ve soluk alma sonucu ölçülen 4,5-5 litrelik bu iki kapasite hayati kapasite olarak adlandırılır. Hatta maksimum nefes verdikten sonra 1 litreden fazla hava kalıntısı hala akciğerlerde kalır. Bu hava, nefes alıp verme arasında kan ve alveolar hava arasında gaz değişiminin sağlanmasında kilit rol oynamaktadır.

20.3 Soluk Alıp-Vermenin Kontrolü

İsteğe bağlı nefes kontrolü, serebral korteksten gelen sinyallerle yapılabiliyor olsa da, nefes nihayetinde nöral ve kimyasal uyarıya karşı istemsiz bir yanıttır.

Medulla oblongata ve pons bölgelerinde yer alan bilateral *inspiratuar merkezleri* ve *ekspiratuar merkezleri*, frenik ve vagus sinirler de dahil olmak üzere, farklı kranial sinirler aracılığıyla solunum kasları ve sensörlerle iletişim halindedir. Dinlenme esnasında birincil olarak nefes kontrolü inspiratuar merkezlerce yapılır. Ekspirasyon ise büyük ölçüde pasif bir yanıttır. Bu merkezler, frenik sinirler aracılığıyla diyafram ve göğüs kaslarına uyarıcı sinyaller gönderir ve kasılmalarını sağlayarak inhalasyona yol açar. İki saniye sonra merkez uyarıcı sinyaller göndermeyi keser; kaslar gevşer ve eskalasyon oluşur.

Nefes daha hızlı ve derinken artan aktivite esnasında ekspiratuar merkezler aktif hale gelir: (1) inspiratuar merkezlere periyodik olarak baskılayıcı uyarılar göndererek ve sonrasında inhalasyonu durdurarak ve (2) diyafram ve diğer inspiratuar kasların gevşemesiyle oluşana kıyasla daha büyük ekselasyona neden olan, göğüs ve karında bulunan kasların kasılmasına sebep olan uyarılar göndererek. Ekspiratuar merkezler, başlıca bronş ve bronşiyallerde bulunan gerilme reseptörleriyle tetiklenir. Akciğerler belirli bir hacme kadar genişlediğinde, bu reseptörler vagus sinirinden ekspiratuar merkezlere doğru uyarılar gönderir ve inspiratuar merkezler baskılanır. Bu *Hering-Breuer refleksi* olarak adlandırılır. Pons bölgesindeki pnömotaksik merkez de inspiratuar merkezlerin inhibisyonunu etkileyebilmektedir.

Nöral uyarılar nefes almayı etkilese de, kan ve serebrospinal sıvıdaki kimyasal denge de nöral uyarının derecesini belirler. Karotid arter ve aort yayındaki sensörler, CO_2 ile O_2 düzeylerindeki ve pH'daki değişiklikleri saptar. CO_2 düzeyindeki artış ve pH ile O_2 düzeylerindeki düşüşler, bu sensörlerin orantılı olarak daha sık tetiklenmesine neden olur ve nefes hacmini ve sıklığını artırmak için solunum merkezlerini stimüle eder. Böylelikle dışarı daha çok CO_2 verilir; pH artar ve daha çok O_2 alınır. Bu değişiklikler sensörlerin tetiklenmesini yavaşlatırken nefes almayı da yavaşlatmış olur. CO_2 düzeyi nefes alma oranını O_2 düzeyine kıyasla

daha çok etkiler. Nefes almadaki değişiklikleri tetikleyen CO_2 düzeyindeki artıştan kaynaklanan H^+ iyonu konsantrasyonundaki artış (pH'daki düşüş) olabilir.

20.4 Kanda O_2 ve CO_2 Alış Verişi

Metabolik olarak aktif dokulardan dolaşım sistemine giren CO_2'nin farklı akıbetleri vardır. Yaklaşık %10'u plazmada çözünür (CO_2, O_2'e kıyasla yaklaşık 30 kat daha çok suda çözünürdür). Geriye kalan kırmızı kan hücrelerine girer. Bunun bir kısmı hemoglobindeki amino asitlerin amino grubuna bağlanarak *karbaminohemoglobini* (HbNHCOOH) oluşturur. Geriye kalan CO_2 kırmızı kan hücrelerinde suya bağlanır ve karbonik asidi oluşturur:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons \underset{\text{karbonik asit}}{H_2CO_3}$$

Karbonık asit hızlıca bikarbonat iyonuna ayrışır:

$$H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

Bu reaksiyonlar plazmada gerçekleşiyor olsa da, kırmızı kan hücrelerinde karbonik asit oluşumu karbonik anhidraz enzimiyle büyük oranda hızlanmaktadır. Karbonik anhidraz enzimiyle meydana gelen bu reaksiyon, CO_2 düzeyine bağlı olarak çift yönlü hareket eder. HCO_3^- plazmaya difüz olur. İyonik dengeyi sürdürmek için eşit sayıda Cl^- iyonu da kırmızı kan hücrelerine hareket eder (klorür göçü).

Kan akciğerlere ulaştığında, alveollerde düşük düzeyde CO_2 vardır. Sonuç olarak karbamino-hemoglobin CO_2 ve hemoglobine ayrışarak, CO_2'in akciğerlere difüz olup, nefesle dışarı atılmasına neden olur. Kandaki CO_2 düzeyi azalırken H_2CO_3, tekrar CO_2 ve H_2O'ya dönüşme eğilimindedir. Bu CO_2 de akciğerlere difüz olup, nefesle dışarı atılır. H_2CO_3'ün azalması, HCO_3^- ve H^+ bir araya gelip daha çok H_2CO_3 oluşmasına neden olur. Bu zincirin sonunda kırmızı kan hücrelerinde azalan HCO_3^- düzeyi plazmadaki bikarbonatın kırmızı kan hücrelerine difüz olmasına yol açar ve yukarıda gösterilen reaksiyon ters yönde ilerler (soldan sağa). Bu geri dönüşümlerin net sonucu, akciğerlerde plazmaya difüz eden, karbaminohemoglobine veya bikarbonata bağlı CO_2'in büyük bir kısmı tekrar serbest CO_2'e dönüşür ve nefesle dışarı verildiği akciğerlere difüz eder.

Bölüm 18'de Bohr etkisini işlemiştik. CO_2 düzeyi yüksek olduğunda (veya pH düşükse), hemoglobinin O_2'e karşı afinitesi azalmaktadır. Bu etki, metabolik olarak aktif olan ve bu nedenle düşük O_2-yüksek CO_2 düzeyi olan dokulara O_2'nin salınımını kolaylaştırmaktadır.

O_2 salınımına kıyasla O_2 alımının gerekli olduğu oksijen bakımından zengin akciğerlerde hemoglobin, faydalı başka bir özelliğe daha sahiptir: kooperativite. Bir O_2 molekülü, dört hem grubundan birine non-kovalent bağ ile bağlandığında, hemin yapısı değişir ve diğer hem gruplarının O_2 afinitesi artar. Bunun sebebi konformasyonel değişiklikler olabilir. Her O_2 molekülü bir hem grubuna bağlandığında, serbest hem gruplarının O_2 afinitesi daha da artar. Bu kooperativite akciğerlerde O_2'in hızlı alınımına olanak sağlar.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

20.1. İç (hücresel) solunum ve dış (organizmal) solunum arasındaki farklılıklar nelerdir?

İç solunum, moleküllerin parçalandığı ve açığa çıkan enerjinin tutulduğu primer olarak kimyasal bir işlemdir. Dış solunum, iç solunuma ait ana maddelerin ve yan ürünlerin işlendiği primer olarak fiziksel gaz değişim işlemidir.

20.2. Sadece glikoliz ve fermentasyonu kapsayan solunumun aksine oksijenin kullanıldığı solunum şeklinin avantajı nedir?

Bölüm 4'te anlatıldığı halde, bu konuyu burada değerlendirmek de uygun olur. Son elektron alıcısı olarak oksijenin kullanılması, hücre tarafından parçalanan organik yakıtla birlikte depolanan maksimal enerjiyi yansıtır. Glikoliz ve fermantasyonda, moleküllerdeki enerjinin sadece bir kısmı ATP üretimi için serbest bırakılır. Krebs

siklusu ve terminal elektron transport zinciriyle ilişkili olan oksidatif işlemle elde edilen enerji, glikolizle elde edilen enerjinin 19 katından daha fazladır.

Sadece fotosentez ve moleküler oksijen bakımından zengin atmosferin oluşumuyla aerobik metabolizma olası hale gelmektedir. Bu şekildeki bir metabolizma, yüksek düzeyde aktif olan karasal formlar için gereklidir ve hemen hemen tüm ökaryotlar için de temel özellik halini almıştır.

20.3. Eski dönemlerde hemşireler hastaların odasından geceleri tüm bitkileri çıkartırlardı. Bu uygulamanın gerekçesi ne olabilir?

Tüm bitki ve hayvanlar, hatta çoğu tek hücreli organizmalar metabolitlerin oksidasyonu için oksijen alır ve CO_2 harcar. CO_2 kullanan ve moleküler oksijen üreten fotosentez işlemi, bu temel aerobik solunum şekli üzerine kurulmuştur. Meydana geldiğinde fotosentez işleminin yoğunluğu genellikle solunum işleminin yoğunluğunu aşar; dolayısıyla net bir O_2 kazanımı ve CO_2 kaybı oluşur. Ancak karanlık hastane odasında olduğu gibi ortamda ışık olmadığında fotosentez ya çok az gerçekleşir ya da hiç olmaz. Bu nedenle, sadece solunum yapan bitkiler hasta ile ortamdaki O_2 için yarışırlar.

Hasta birkaç bitkiyle aerobik kaynakları paylaştığında, ortamda hastaya zarar verecek düzeyde az O_2 olma olasılığı düşüktür. Yine de bazı hastanelerde bu uygulama geceleri devam etmektedir.

20.4. Neden dolaşım sistemi dış solunum için solucanlarda sineklere kıyasla daha çok önemlidir?

Solucanlar derileriyle nefes alıp verirler. Böylelikle mukus salgısıyla sürekli nemli kalırlar. Yavaş bir şekilde gerçekleşen difüzyon işlemiyle oksijen deriden içeri girdiğinde solucanın tüm iç bölümlerine iletilmelidir. Aynı şekilde CO_2 ve H_2O dokulardan hızlıca kan yoluyla taşınmalı ve deriyle dışarı verilmelidir. Solucanların çoğu kendi yüzeylerine yakın olsa da; yüzeyleri oldukça geniş ek bir dağıtım sisteminin olmaması, metabolik ihtiyaçlarını karşılamaları için yeterli oranda gaz değişimi yapmalarına olanak sağlamaz. Dolayısıyla solucanlar gerekli olan gaz değişimleri için dolaşım sistemine ihtiyaç duyarlar.

Sineklerde ise trakeal sistem vardır. Bu zayıf ve oldukça sert, iç dokulara yakın ince keselerle sonlanan tüplerden oluşan dallanmış bir sistemdir. Bu yapı sayesinde atmosfer, sinek vücudunun her köşesine ulaşır ve içteki taşıma ihtiyacı çözülmüş olur. Havanın her küçük tüpün sonuna kadar difüz olması gerektiğinden, bu sistem sinek çok büyük boyuta ulaştığında etkinliğini kaybeder. Ancak trakeal sistem sineklerin, kırkayak ve örümcek gibi eklem bacaklıların karasal çevreyi fethetmelerine ve o çevrede başarılı bir şekilde yayılmalarına olanak sağlar.

20.5. Balıkların solungaçları aracılığıyla gerçekleştirdiği aktif su iletiminin gösterildiği Şekil 20.2'deki sistemi anlatınız.

İlk basamakta ağız boşluğu genişler ve su içeri girer. Bu durum memelilerdeki pulmoner boşluğun genişlemesi ve havanın içeri girmesiyle benzerdir. Operkulum eş zamanlı bir şekilde kapanır; böylelikle suyun solungaçlardan geri çekilmesi engellenir. Sonraki adımda ağız boşluğu kasılır ve oral kapakçıklar kapanır. Dolayısıyla su ağızdan dışarı çıkmaz. Bunun yerine operkulum açılır ve su solungaçlardan dışarı çıkmaya zorlanır.

20.6. Gaz iletiminde Henry yasasının önemi nedir?

Bölüm 18'de belirtildiği gibi Henry yasasına göre; sabit sıcaklıkta gazın sıvı içindeki çözünürlüğü, bu gazın sıvı üzerindeki kısmi basıncıyla orantılıdır. Bu kısmi basınç artarken, daha fazla gaz çözünür; kısmi basınç azalırken de çözeltiden daha fazla gaz açığa çıkar. Çözülen gazın gerçek miktarı, o gazın çözünürlük katsayısına bağlıdır. Çözünürlük katsayısı, aynı kısmi basınçta bazı standartlara kıyasla ne kadar gazın çözündüğüne yönelik ölçümdür. Herhangi bir noktada gazın sıvının içinden kaçış eğilimi, gazı çözeltinin içinde tutmaya zorlayan atmosfer basıncıyla dengelenir. Genellikle sıcaklıktaki artış, çözeltinin taşıyabildiği gaz miktarını azaltır. Bu, bir bardak soğuk su ısıtıldığında oluşan kabarcıkları da açıklar. Su aynı miktarda gazı daha fazla tutamaz ve farklı gazlar solüsyondan kaçarken kabarcık oluşturur. Solüsyon içindeki gazların atmosferdeki gazlarla dengeye ulaşma eğilimi akciğerlerde görülen gaz değişimi için önemlidir. Vücuttan gelen karbondioksit yüklü kan, karbondioksite ait kısmi basıncın çok düşük olduğu hava boşluğuna (akciğerler) geçer ve akciğerlerdeki düşük karbondioksit basıncı nedeniyle karbondioksit kandan akciğerlere geçer. Aynı şekilde akciğerlerde kana kıyasla daha yüksek kısmi basınç gösteren oksijen de kana geçer.

Dalton'un kısmi basınç yasası Henry yasasını tamamlar. Farklı gazlardan oluşan bir karışımda her bir gaz, o

karışımdaki yüzdesiyle doğru orantılı olarak basınç uygular. Her gaza ait basınç kısmi basınç olarak bilinir; karışımın toplam basıncı ise bütün kısmi basınçların toplamına eşittir. Örneğin, normal koşullarda hava basıncı 760 mmHg ise ve %21 oranında O_2 içeriyorsa, O_2'nin karışımdaki kısmi basıncı 760 mmHg×0.21~160 mmHg'dır. Moleküler azotun (N_2) kısmi basıncı 593 mmHg'dır. Dolayısıyla hava içindeki azot oranı (593 mmHg/760 mmHg) ~%78'dir.

20.7. Balıkların solungaçlarında dokulardan gelen oksijenden arındırılmış kan kapiller yataktan suyun tam tersi yönde akar (Şekil 20.2). Bu zıt yönlü düzenin önemi nedir; kan ve su aynı yönde hareket etseydi sonuç ne olurdu?

Daha önce Bölüm 15'te de anlatıldığı gibi bu zıt düzen değişimdeki maksimum etkinliği garanti altına alır. Solungaçlarda önemli olan nokta oksijen transferidir. Solungaca ilk ulaşan kandaki O_2 oranı çok düşüktür ve kan solungaçlarda O_2 oranı yüksek su ile karşılaşır. Sudaki O_2 oranı, kandaki oksijen oranından fazla olduğundan, O_2 sudan kana doğru hareket eder. Kan kapiller yatakta hareket ettikçe O_2 oranı yavaş yavaş artar. Ancak sudaki O_2 çoktan aza doğru hareket ettiğinden, kan artan O_2 oranı olan suyla karşılaşır. Bu nedenle oksijen sudan kana hareket etmeye devam eder. Çıkış noktasında kandaki O_2 oranı maksimum düzeydedir. Bu oran solungaçlara giren sudaki O_2 oranıyla benzerdir. Dolayısıyla oksijen bu zıt düzenin her noktasında sudan kana doğru hareket eder. Eğer su ve kan bu düzende aynı yönde hareket etseydi başlangıçta maksimum oksijen girişi gözlenirdi ve kararlılık düzeyi zıt düzende görülenin yarısında elde edilirdi.

20.8. Yaşayan balıkların büyük bir çoğunluğunda nastril (burun boşluğu), koklamada rol alan oldukça yüzeysel cul-de-sac yapısındadır. Yüzgeçli balıklarda, burun boşluğu ilk olarak iç burun deliklerini oluşturarak ağza doğru uzanır. Hava böylelikle burundan ağza ve boğaza gelir. Yüzgeçli balıklar yanal yüzgeçleriyle olasılıkla omurgalıların sonraki uyumlu yansımasında görülen amfibiyan ve diğerlerinin atası olabilir. İç burun deliklerinin ne gibi uyumlu faydaları olabilir?

Bu yeni geçiş yüzgeçli balıklarda fonksiyonel bir avantaj ile ilişkili değildir ancak sonradan gelen formlar için burundan nefes alıp verme olasılığını başlatmıştır. Bu durum ağzı tamamlayıcı fonksiyonlar için serbest bırakır ve sürekli açık kalan ağızdan kaynaklı hassasiyeti düşürür. Hemen hemen tüm memelilere, kuşlara ve bazı sürüngenlere yemek yerken nefes alma şansı verir. Buna ek olarak nazal geçiş, soluk borusuna dolambaçlı bir yoldan gelen havanın ısıtılması, filtrelenmesi ve nemlendirilmesi için de etkilidir.

20.9. Soluk borusu ve özofagusun rölatif pozisyonu sonucu hangi fiziksel adaptasyon gelişmiştir?

Özofagus soluk borusunun arkasında yer aldığından, yutulan yiyecekler gırtlaktan geçmek zorundadır. Epiglotis (küçük dil), gırtlağı çevreliyor olmasaydı yenilen her yemeğin soluk borusuna kaçma ve dolayısıyla da boğulma tehlikesi olurdu.

20.10. Uçuşun beraberinde getirdiği metabolik ihtiyaçtan dolayı kuşlarda çok etkili bir solunum sistemi gelişmiştir. Kuşlarda solunum sistemi sadece nefes borusu, bronş ve akciğerleri değil, buna ek olarak hava keseciklerini de içermektedir. Bu destek amaçlı kesecikler önde ve arkada hatta kemik içinde bölümlere ayrılmış boşluklarda bulunur. Kuşların nefes borusunun tıkalı olması durumunda hava solunum sistemine kemiklerdeki bu bölünmüş boşluklardan girebilir. Boşluklu yapıya sahip olan kemikler kuşların daha hafif bir iskelete sahip olmasına neden olur. Böylelikle kuşlar daha rahat uçarlar.

Diyaframları olmaması nedeniyle kuşlar, karın ve kaburga kaslarının (ör. göğüs) kasılmasıyla nefes alırlar. Uçarken çırpılan kanatlar ve göğüs uçuş kasları körük etkisi gösterir. Hava akciğerlere uğramadan doğrudan bronşlardan hava keseciklerine hareket eder. Aynı zamanda akciğerlerdeki hava öndeki hava keseciklerine hareket eder. Nefes verirken arkadaki hava keseciklerinde bulunan hava akciğerlere geçer ve öndeki hava keseciklerindeki hava dışarı verilir. Bronşların sonunda bulunan alveoller kapalı kesecik değildirler; aslında maksimum hava değişiminin olduğu dar kanalcıklardır (parabronş). Bu sistem memelilerde bulunan sisteme kıyasla neden daha etkilidir?

Memeli akciğerinde hava kör keseye girer. Akciğer tam olarak içeri göçmediğinden, soluk verildiğinde akciğerlerde her zaman biraz hava kalır. Kuşların akciğerinde farklı hava giriş çıkışı vardır ve hava akciğerlerde tek yönlü ve sürekli hareket eder. Bu durum her nefesle birlikte akciğerlerdeki havanın tam değişimine olanak sağlar. Bu iki sistem arasındaki farklılık, hidralardaki çift yönlü sindirim sistemi ile omurgalıların tek yönlü sindirim

sistemi arasındaki fark gibidir. Diğer bir avantaj ise parabronşlardaki kan akışı havanın akış yönüyle zıttır, bu durum çok etkili olan zıt yönlü bir sistem oluşturur.

20.11. Serbest dalış yapanlar genellikle sığ su bayılması olarak bilinen durumdan dolayı boğulurlar. Yüzeyin altına tekrarlanan dalışlardan sonra hızlı ve derin nefes alıp-vererek bilinçlerini kaybederler. Bu durum için fizyolojik açıklama ne olabilir?

Hızlı ve derin nefes alıp-verme esnasında akciğerlerdeki karbondioksitin çoğu dışarı verilir. Sonuç olarak uzun süreli hızlı ve derin nefes alıp-verme kandaki karbondioksit düzeyini büyük oranda azaltır. Dalış yapanlar yeterli düzeyde oksijen alamasalar da bunun farkında olmayabilirler, bunun nedeni karbondioksitin nefes alıp vermede birincil uyaran olmasıdır. Dolayısıyla solunumsal zorluk hissetmemelerine rağmen beyne giden oksijen düzeyinin az olmasından kaynaklı bayılırlar.

20.12. Belirli bir habitatı paylaşan belirli bir grup memelinin önemli bir özelliği büyük hacimli kana sahip olmalarıdır. Bazı zamanlar bu habitatta yaşamayan memelilerin sahip olduğu düzeyin iki katı düzeyde kana sahiptirler. Buna bağlı olarak bu memeliler aynı zamanda daha büyük kan damarlarına sahiptirler ve kırmızı kan hücrelerinin sayısı alışılmadık şekilde yüksektir. Dahası hemoglobine benzer şekilde oksijene yüksek afinite gösteren kaslardaki miyoglobin konsantrasyonları daha fazladır. Belirli durumlarda bu hayvanların kalp atım hızı yavaşlayabilir; kan, kalp ve beyin dışındaki diğer organlara uğramayabilir. Sonuç olarak bu habitatlarda yaşayan memeliler anaerobik metabolik yolaklara yönelik artan ihtiyaç gösterir. Hangi tür hayvanların bu özelliğe sahip olması beklenir ve neden?

Tüm bu adaptasyonlar azalan oksijen düzeyine bir yanıttır ve çoğu deniz memelisinde görülür. Bu hayvanların çoğu uzun süre yüzeyin altında kaldıklarından, bu gibi yeteneklere ihtiyaç duyarlar. Artan kan hacmi ve kırmızı kan hücrelerinin sayısı dalış esnasında daha fazla oksijenin depolanmasına olanak sağlar ve artan miyoglobin düzeyleri her dalıştan önce daha fazla oksijenin depolandığından emin olmaya yardımcı olur. Kanın kalp ve beyin (oksijenin olmamasını tolere edemeyen) dışındaki organlara uğramaması, oksijen kullanımını azaltır ve kasların yeterli depoya sahip olduğunu göstererek daha uzun süre aşağıda kalınabileceğini garanti eder. Anaerobik metabolik yolaklara yönelik artan ihtiyaç ise düşük oksijen basıncına karşı diğer bir yanıttır.

Bu adaptasyonların çok etkili olduğu kanıtlanmıştır. Çoğu dalan memeliler, dalmadan önce nefes verirler. Böylelikle suyun yüzeyinde daha az kalırlar ve daha az vurgun yerler.

20.13. Alveoldeki, pulmoner arterdeki ve pulmoner damardaki oksijen basıncı birbirinden farklıdır. Akciğerlerdeki gaz alış verişinin dinamikleriyle ilişkili olarak anlatılanlara göre aşağıdaki kısmi basınçları bu üç bölümle eşleştiriniz: 40 mmHg; 160 mmHg; 100 mmHg.

Pulmoner arter oksijenden arındırılmış kanı akciğerlere taşır. Dolayısıyla pulmoner arterin en düşük kısmi basınca sahip olması beklenir. Pulmoner arterden alveol çevresindeki kılcal damarlara giren kanın kısmi basıncı 40 mmHg civarındadır. Vücut tarafından kullanılan O_2 kaynağı olması nedeniyle, nefesle alınan alveollerdeki havanın en yüksek kısmi basınca sahip olması gerekir, 160 mmHg. Alvcollerin çevresindeki kılcal damarlardan pulmoner venlere geçen kanın kısmi basıncı 40 mmHg'dan 100 mmHg'ya çıkar. Bu alveollerdeki havanın ortalama kısmi oksijen basıncıdır.

20.14. Bölüm 18'de Bohr etkisi anlatılırken oksijenin kısmi basıncına kıyasla hemoglobinin oksijen satürasyonu grafiği sigmoid bir eğri vermişti. Hemoglobin ile oksijen alımının hangi özelliği çizilen eğrinin sigmoid yapıda olmasına neden olmaktadır?

Sigmoid eğri hemoglobin ile oksijenin bağlanmasını göstermektedir. Bu bağlanma olmasaydı, hemoglobin molekülündeki ikinci hem grubu, ilk hem grubundan sonra oksijene bağlanmaz ve oksijen alımı oksijenin kısmi basıncıyla doğru orantılı olurdu. Bu bağlanma ise düz bir çizgi verirdi. Ancak aradaki bağlanma sonucu oksijenin ilk hem grubuna bağlanmasıyla ikinci hem grubunun ve diğerlerinin oksijene afinitesini artırmaktadır. Dolayısıyla ilk molekülün bağlandığını ifade eden eşik düzeyine gelindiğinde eğri hızla yükselmektedir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

20.15. Oksijenli sonuma geçiş canlı organizmaların evrimi esnasında gerçekleşen hangi işlemle ilişkilidir? (*a*) Fotosentez (*b*) glikoliz (*c*) Krebs döngüsü (*d*) gukoneogenez (*e*) hidroliz

20.16. Trakeal sistemde gaz alış verişi solungaç deliğinden gerçekleşir
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.17. Oksihemoglobin ayrışma eğrisinin sağa kayması, verilen kısmi oksijen basıncında daha az oksijenin Hb'ye bağlanmasıyla ilişkili olduğunu gösterir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.18. Lamel, solungaç iplikleri boyunca uzanan ve total gaz alış-veriş yüzeyini artıran ince enine zardır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.19. Çoğu kabuklularda solungaçlar korunmaktadır ve dış iskelet ile çevrelenmiştir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.20. O_2, CO_2'e kıyasla suda (veya plazmada) daha iyi çözünürdür.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.21. Ses telleri gırtlakta bulunur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.22. Sigara içilmesi net olarak akciğer kanseriyle ilişkilendirilmiştir ve aynı zamanda kardiyopatolojiden de sorumlu olabilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.23. Akciğerler, havanın içeri alınmasında aktif rol alırlar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.24. Vagus siniri diyaframın kasılmasını sağlayarak soluk almayı stimule eder.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

20.25. İnsan fetusunda oksihemoglobin ayrışma eğrisi sola kayar. Bu durum, fetal hemoglobinin oksijen için daha yüksek afinitesi olduğunu ve anne kanından rahatlıkla gazı alabildiğini gösterir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

20.15 (*a*)	**20.18** (*a*)	**20.21** (*a*)	**20.24** (*b*)
20.16 (*b*)	**20.19** (*a*)	**20.22** (*a*)	**20.25** (*a*)
20.17 (*a*)	**20.20** (*b*)	**20.23** (*b*)	

BÖLÜM 21

Hormonlar ve Endokrin Sistem

Hayvansal organizmalarda iki çeşit entegrasyon gözlenmektedir. Birincisi vücut içerisinde hızlı ve spesifik bağlantılar meydana getiren iletişim ağını oluşturan sinir sistemidir. Sinirsel iletim, mesajların bir bölgeden diğerine aktarılması anlamına gelir. Sinir sisteminin organizasyon ve yönlendirme etkinliği merkezi sinir sisteminden beyin ve omuriliğe bağlı bulunmaktadır.

Sinir sitemine ait entegrasyon tipleri, iletilerin taşındığı tanımlanmış bölgelerdeki "sıkı bağlantılarıyla" ikinci tip entegrasyon, endokrin sistemiyle, kesin bir karşıtlık içerisindedir. Endokrin bezleri hormon adı verilen kimyasalları üreten ve genel döngüye direk olarak salınımını sağlayan salgı yapılarında lokalize olmuştur. Bu hormonlar vücudun bütün bölümlerine yayılır ve çeşitli yapılarda çok yüksek etkilerde bulunur. Hormonlar, spesifik bir bölgeye gönderilmek üzere kanallara yönlendirilmediği için endokrin bezleri kanalsız bezler (atıcı kanalı olmayan bezler) olarak adlandırılır.

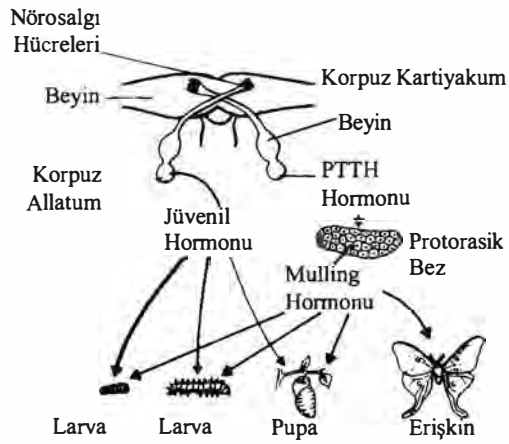
Hormonlar "harekete geçirmek", belli işlemleri baskılarken diğerlerini aktifleştirmek, manasına gelen yunanca bir kökenden türemiştir. Hormonlar ilgili yapılarda etkilerini; (1) gen fonksiyonlarını değiştirerek, (2) metabolik yolakları doğrudan etkileyerek, (3) spesifik organların salgı ürünlerini ya da gelişimlerini kontrol ederek gösterirler. Hormon aktivasyonunun daha detaylı anlatımı özel endokrin bezlerinin tartışma kısmında verilecektir. Bir hormonla etkileşip yanıt veren organa o hormonun hedef organı adı verilir.

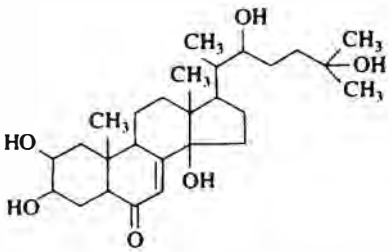
Bazı durumlarda; özellikle birbirine çok yakın bölgelerde, entegrasyonu sağlamak için nöral (sinirsel) ve hormonal mekanizmadan oluşan bir kompleks fonksiyon gösterir. Bu mekanizmalar; sinir bölgelerinin, *nörohümorlar* olarak bilinen özel hormonların salgılanmasını sağlamak için etki gösterdikleri, *nörohümoral* bir sistem oluşturur. Nörohümoral mekanizmalar özellikle beyin ve hipofiz bezini birleştiren fonksiyonel uçlarda göze çarpar.

21.1 Erken Endokrin Sistemi

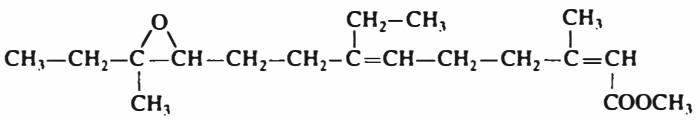
Endokrin sistem ve entegre edici hormonlar omurgasızlarda gözlenmektedir ancak omurgalı hormonları gibi büyük ölçüde keşfedilmemişlerdir. Bazı omurgasız hormonların tanımlanmalarına rağmen, bu hormonların çalışma prensiplerinin tamamen anlaşılması sağlanamamıştır. Hayvansal organizmalardaki hormonal faaliyetlerin evriminin iç yüzünü anlamak için omurgasız organizmalardaki endokrin fonksiyonları ele alacağız. En iyi bilinenleri, böceklerde büyüme ve metamorfoz ile ilişkilendirilen endokrin sistemidir.

ÖRNEK 1 Olgunlaşmamış metamorfik yapıları yetişkinlerinden ciddi ölçüde farklılık göstermeyen böceklerde bile; tam olgunlaşmaya giden gelişme evrelerinde hormonlar rol oynar. En erken (sıklıkla solucan benzeri) formları larva olarak bilinir. Omurgasızlar, böcekler gibi, kalın kitinden oluşan, çok sert bir dış iskelete sahip olduklarından dolayı; her büyüme evresine bu iskeletin dökülmesi eşlik eder. Bu dökülme işlemi *deri değiştirme* olarak adlandırılır. Yetişkinliğe giden ontojenik (bireyin gelişmesiyle ilişkili) yolda, gelişen her olgunlaşmamış evre *nemfal evre* olarak bilinir. Deri değişimini son larval evre izler ve *pupa* oluşur; pupa evresinde, bir sonraki deri değişiminde tamamen gelişmiş bir yetişkin meydana getirecek çok büyük morfogenetik düzenlemeler olur.





İpek böceğinin molting hormonu



İpek böceğinin jüvenil hormonu

Şekil 21.1 Böcek metamorfozunda hormonal etki.

Birbirini izleyen her deri değişimi *ekdizon* adı verilen, ilk vücut bölgesinde başın hemen arkasında (bk. Şekil 21.1) yer alan *protorasik bezlerden* salgılanan bir hormon tarafından indüklenir. Ekdizon üretimi ise ön beyine ait nörosalgı hücrelerinde üretilen bir peptid olan *beyin hormonu* sayesinde uyarılır.

Ekdizonun her deri değişimini indüklemesinin yanında; arka beyinde bir çift bez (*corpora allata*) tarafından üretilen *jüvenil hormonun* kandaki düzeyi, bir sonraki deri değişimi evresinin ne zaman olacağını belirler. Jüvenil hormon düzeyinde artış gözlendiğinde diğer larval evre başlar. Jüvenil hormonun kandaki düzeyi düştüğünde ise pupal evre başlar. Jüvenil hormon tamamen ortadan kaybolduğunda ise, sonraki deri değişimi bir yetişkin meydana getirir.

ÖRNEK 2 Memelilerde, kuşlarda ve deniz yıldızı gibi bazı omurgasızlarda, karbonhidrat metabolizmasını düzenleyen bir hormon olan insülinin keşfi; insülinin primitif bir *beslenme hormonu* olduğunun anlaşılmasına neden oldu. Omurgasızlarda, bu hormon besin depolanmasını sağlar. Yüksek omurgalılarda hala beslenme hormonu olarak çalışmaktadır ancak daha kompleks bir yol izlemektedir. Karbonhidratların kullanımı ve depolanmasını düzenleyerek; yemek sırasında ve sonrasında kandaki şeker düzeyinin aşırı yükselmesini önler.

Omurgasız çeşitlerinde, hormonlar üreme döngüsünü kontrol eder ve sıklıkla da doğrudan yumurtadan çıkışta görev alır. Bütün eklembacaklılar osmotik denge ve türe özgü rengin korunması için pigment değişimi ve büyümede görevli, gelişmiş endokrin sistemlere sahiptir.

Hormonlar; genellikle organizmanın endokrin yapıları için özelleşmiş bölümleri tarafından üretilen ve vücudun uzak bölgelerindeki hedef yapılarda yoğun metabolik etkilere sahip, kimyasal salgılar olarak kabul görmektedirler. Hormonlar düşük konsantrasyonlarda etkili olmasının yanı sıra; farklı konsantrasyonları, farklı hedef dokularda büyük ölçüde farklı etkiler gösterirler. Bu nedenle büyük bir merak konusu ise aynı hormonların farklı organizmalarda da var olması ve her birinde farklı bir fonksiyona sahip olmasıdır. Protozoalar hatta bakteriler bile; çok hücreli organizmalardaki hormonlar ile özdeş görülen maddeler üretir. *E.coli* tarafından üretilen insülinin standart glukoz oksidasyon ölçümleri incelendiğinde at ve insan insüliniyle tamamen aynı olduğu tespit edilmiştir. Hipofiz bezi hormonları protozoalardan izole edilmiştir. Bu tek hücreli organizmalarda tipik endokrin fonksiyonları gerçekleşemeyeceği için bu kimyasalların erken dönem yaşam evriminde ortaya çıktığı ve daha sonra gelişmiş omurgalıların tipik endokrin komplekslerinin bir parçası olan hormonların; önceleri sınırlı çeşitte hücreler arası iletişimde faydalı olabileceği üzerinde durulmalıdır.

21.2 Omurgalı Endokrin Sistemi

Omurgalılarda özellikle memelilerde endokrin bezleri yoğun olarak çalışılmaktadır. Homeostazinin sürekliliği üzerindeki rolleri oldukça detaylı bir biçimde açıklanmıştır. Endokrin bezlerinin bazıları sadece endokrin fonksiyonlarına sahiptir. Bunlar bir veya daha fazla hormon üretirler. Diğer endokrin bezler, pankreas gibi, belirli endokrin ve nonendokrin fonksiyonlar göstermektedir. Böbrek ve karaciğer gibi sadece nonendokrin fonksiyonları bilinen diğer organların da düşük düzeyde hormon üretimi gösterdiği ortaya çıkmıştır.

Omurgalılara ait önemli endokrin bezleri Tablo 21.1'de listelenmiştir. Tabloda yaklaşık 15 tanesi bulunan hormonların, salınımları 4 temel çeşittir: (1) proteinler, (2) daha az kompleks peptidler, (3) katekolaminler, (4) steroidler. Şekil 21.2 önemli endokrin bezlerinin vücut içerisindeki konumunu göstermektedir. Bağırsaklarda ilk keşfedilen hormon, oniki parmak bağırsağının mukozasından salınan sekretin hormonudur. Asidik salgının mideden bağırsağın ilk kısmına gelmesiyle bağırsak mukozası uyarılır. Dolaşım sistemindeki sekretin salınımının; pankreası sindirim enzimlerinin salgılanması için uyardığı ilk kez London University College' dan W. M. Bayliss ve

TABLO 21.1 Endokrin Sistemler ve Oluşturduğu Hormonlar

Endokrin Yapılar	Oluşturdukları Hormonlar ve Fonksiyonları
Ön Hipofiz	➤ Folikül uyarıcı hormon (FSH): Kadınlarda FSH yumurtalıklarda östrojen salgılanmasını uyarır ve mayozla yumurta üretimine yön verir; erkeklerde FSH sperm üretiminde görevlidir. ➤ Luteinleştirici hormon (LH): Kadınlarda, LH ovulasyona neden olur. Erkeklerde, testislerden testesteron salgılanmasını sağlar. ➤ Tiroid uyarıcı hormon (TSH): Tiroid bezlerini uyarır. ➤ Büyüme hormonu (GH): Kas, kemik ve kıkırdak büyümesini uyarır. ➤ Prolaktin (PRL): Süt üretimin uyarır. ➤ Adrenokortikotropik hormon (ACTH): Adrenal bezlerin korteksini uyarır. ➤ Endorfinler: Ağrı oranının azaltılmasında sinir sistemi üzerinde etki eder.
Arka Hipofiz (Bu hormonlar hipotalamus tarafından yapılır ancak arka hipofize salınır.)	➤ Antidiüretik hormon (ADH): böbrekler tarafından suyun geri emilimini sağlar ve idrar hacmini düşürür. Vazopresin olarak da bilinir. ➤ Oksitosin (OT): Doğum esnasında rahmin kasılmasını sağlar; ayrıca süt çıkışını uyarır.
Epifiz Bezi	➤ Melatonin: Uyku, üreme ve yaşlanma gibi model davranışları etkiler.
Tiroid Bezi	➤ Tiroid hormonu (TH): Vücuttaki tüm mekanizmaları düzenler. Ayrıca normal çalışma biçimini uyarmak için üreme, sinir, kas ve iskelet sistemi üzerine etki eder, T_3 ve T_4 fonksiyonları için iyota ihtiyaç duyar. ➤ Kalsitonin (CT): Kandaki yüksek kalsiyum değerlerine cevap olarak kemikleri inşa eden osteoblastları etkiler, kandaki kalsiyum seviyesini düşürür.
Paratiroid Bezi	➤ Paratiroid hormon (PTH): Kandaki düşük kalsiyum değerlerine cevap olarak kemikleri parçalayan osteoklastları etkiler. PTH, CT ile antagonist çalışır.
Adrenal Medulla (Böbreküstü bezlerin iç kısmı)	➤ Epinefrin: Strese cevaben salınır; savaş ya da kaç yanıtına neden olur. Adrenalin olarak da bilinir. ➤ Norepinefrin: Strese cevap olarak salınır; savaş ya da kaç yanıtına neden olur. Noradrenalin olarak da bilinir.
Adrenal Korteks (Böbreküstü bezlerin dış kısmı)	➤ Glukokortikoidler: Yağ ve proteinleri ATP üretimi için hücresel solunumda kullanılacak moleküllere çevirmede hücreye yardım eder; yüksek seviyeleri immün sistemin enflamatuar yanıtını baskılar. Örneğin; kortizol ve kortizon. ➤ Mineralokortikoidler: Böbreklerde sodyum emilimini ve potasyum salınımını artırır. Örnek; Aldosteron. ➤ Gonadokortikoidler: Düşük oranlarda salınırlar. Örneğin androjen ve östrojenler.

Timüs	➤ Timopoietin; Bağışıklık sisteminde belirli beyaz kan hücrelerinin (T hücreleri) olgunlaşmasını uyarır; timüs bezi atrofilleri gibi yaşla birlikte azalır.
Yumurtalıklar	➤ Östrojen*: Folikül gelişimi ve hamilelik gibi ikincil dişi cinsel özelliklerinin gelişmesini sağlar. ➤ Progesteron: Rahim oluşumu ve hamilelikte görevlidir.
Testis	➤ Testesteron*: Sperm gelişiminde olduğu gibi ikincil erkek özelliklerinin gelişmesi ve sürdürülmesinde görevli bir çeşit androjendir.
Pankreas	➤ İnsülin: Hücresel solunumda kullanılacak şekerin hücrelere girişine izin vererek yemekten sonra kan şekerini düşürür. İnsülin yokluğunda ya da hücre reseptörleri tarafından yanıt yokluğunda diyabete sebep olur. Beta adacık hücreleri tarafıdan yapılır. ➤ Glukagon: Yemekler arasında glikojen yıkımını sağlayarak kandaki şeker düzeyini arttırır. İnsülin ile antagonisttir. Alfa adacık hücreleri tarafından üretilir.
Kalp	➤ Atrial natriüretik peptit (ANP): Kan basıncını düşürmek için kalp tarafından üretilir.
Böbrek	➤ Renin/anjiotensin: Böbrekler tarafından tutulan su miktarını değiştirerek kan basıncının düzenlenmesinde kullanılır. ➤ Eritropoietin (EPO): Kırmızı kemik iliğindeki kök hücrelerden kırmızı kan hücrelerinin üretimini uyarır.
Mide	➤ Gastrin: Besinler mideye girdiğinde salınır ve proteinlerin sindirimi için gerek duyulan gastrik özsuyun salınımına neden olur.
İnce bağırsak	➤ Kolesistokinin (CCK): Pankreatik sindirim enzimlerinin ince bağırsağa salınımını uyarır. Ayrıca safra kesesinden ince bağırsağa safra salınımını uyarır. ➤ Sekretin: Mide asidini nötralize eden bikarbonatça zengin pankreas ve safra sıvılarının salınımını uyarır.
Plasenta (hamilelik sırasında geçici bir organ)	➤ İnsan koriyonik gonadotropin (HCG): Hamilelik esnasında rahim (endometriyum) duvarına tutunmayı sağlar. ➤ Relaksin: Doğum esnasında daha fazla boşluk oluşması için kasık kemiklerine ligamentler oluşturulmasında kullanılır. ➤ Östrojen: Hamileliğin sürdürülmesi için gereklidir. ➤ Progesteron: Hamileliğin sürdürülmesi için gereklidir.

* Steroid hormonlar

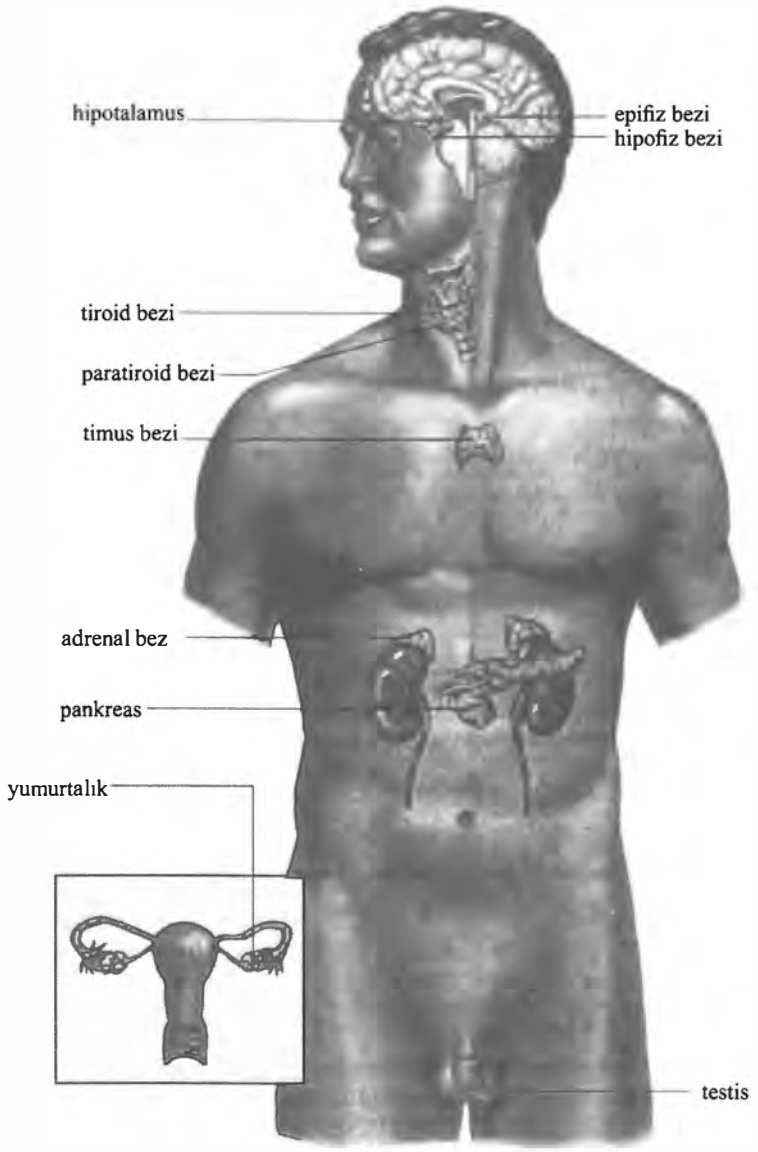
E. H. Starling tarafından (1901'de) ortaya atılmıştır. Birkaç yıl sonra ikinci sindirim hormonu kolestokinin bulunmuştur. Kolestokinin de oniki parmak bağırsağından salgılanır ve safra kesesinden safra akışını uyarır.

Mide

1905'te midenin kendisinin bir endokrin organ olduğu bulunmuştur. Kısmen sindirilmiş besinler, özellikle et, *gastrin* adı verilen hormonun salınımı için midenin küçük bölümündeki mukozayı uyarır. Gastrin tekrar gastrik özsuyun salındığı gastrik bezleri uyarmak için mideye ulaşana kadar kanda dolaşır.

Pankreas

Pankreas ekzokrin özellikler ve endokrin fonksiyonlar gösteren çift yönlü bir bezdir. Ekzokrin ürünlerini pankreatik kanal vasıtasıyla bağırsağa ulaşan büyük bir sindirim özsuyu oluşturur. 19. yy. sonlarına kadar pankreasın sindirim fonksiyonları dışında, endokrin bir organ olarak rolü açığa çıkmamıştır. Karbonhidrat metabolizması üzerinde çok güçlü etkiler gösteren bir hormonun izolasyonu; pankreatik tripsinin, henüz



Şekil 21.2 İnsandaki en önemli endokrin bezler. Kaynak: Mader S.S, Biology, 8. Basım, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill Companies' in izniyle kopyalanmıştır.

keşfedilen insülin üzerindeki yıkıcı etkilerinden dolayı sağlanmamıştır. Toronto Üniversitesi'nin tıp fakültesinde 1922'ye kadar köpek pankreasından hormon izolasyonu sağlanamamıştır. Dahi araştırmacılar Fred Banting ve Charles Best öncelikle birçok köpeğin pankreatik kanallarını bağlamış ve ekzokrin dokuların dejenere olması için beklemiştir. Daha sonra kalan pankreası çıkarmış ve sıcaklığı donma noktasının altında tutarak insülini doku ekstraktından ayırmıştır.

Bütün pankreas içerisine dağılmış doku adacıkları (Langerhans adacıkları) hormon salgı hücrelerini içerir. Alfa hücreleri kanda şeker düzeyinin yükselmesini sağlayan glukagon salgılar (Bölüm 15). Beta hücreleri kandaki şeker düzeyini düşürmekten sorumlu tek hormon olan insülini üretir. Düşük bir miktar somatostatin de doku adacıklarındaki delta hücrelerinde üretilir. Bu hormon büyümenin hızlanmasıyla ile ilişkilendirilir ve sinir uyarılarının iletimine aracılık eder. Son çalışmalarda bu hormonun aynı zamanda insülin ve gluka-

gon üretiminin regülasyonunda da etkili olduğu tespit edilmiştir. İnsülün ve glukagonun küçük proteinler olmasının yanı sıra, somatostatin de basit bir peptittir.

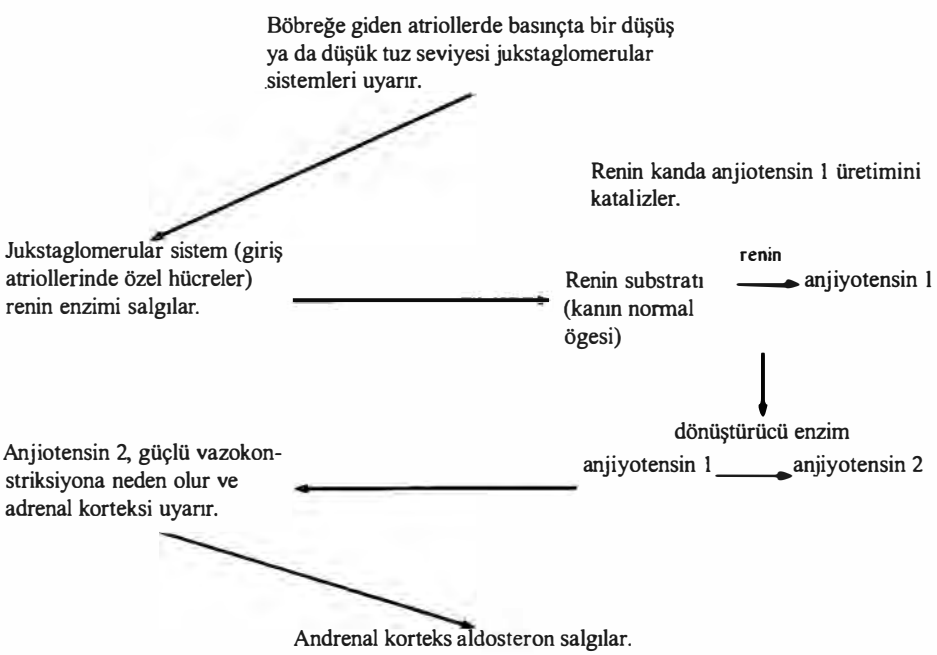
Adrenaller

Adrenal bezler, böbreklerin üzerinde ya da bazı omurgalılarda her iki böbreğin yanında yer alan ve farklı embriyonik tabakalardan oluşan iki bölmeli küçük yapılardır. Tüm bez, koruyucu bir kapsülle kaplıdır.

Adrenal korteksin dış tabakası, mezodermden köken alır ve bunun yanı sıra üç farklı yapıdan oluşur. Kapsülün hemen altında; insandaki temel sodyum-kontrol steroidi olan aldosteron gibi mineralokortikoidlerin salgılandığı en önemli bölge olan *zona glomerüloza* yer alır (bk. Bölüm 17.5). Aldesteronun birincil görevi distal renal tüplerdeki süzüntüden sodyumun kana geri alınmasını sağlamaktır. Kandaki potasyum seviyesi düştüğünde aldesteron üretimi artar, daha da önemlisi; böbreğin glomerüllerinde yer alan arteriollerde kan basıncı düşmeye başladığında yani bir tıkanma meydana geldiğinde üretimi artar.

ÖRNEK 3 Her böbrek kanla birlikte renal arterdeki tıkanmalara cevap olarak kan basıncını yükselten bir endokrin sistem oluşturur. Tıkanma meydana geldiğinde böbrek korteksi, bir çeşit vazokonstriktör olan *anjiotensin* oluşturması için; kan proteinleri ile reaksiyona giren *renin* adında bir kimyasal salgılar (bk. Şekil 21.3). Akışın kısıtlanması ve karşılayıcıların kombinasyonu kalp kan basıncını arttırarak çıkışı genişletir, böylelikle renal arterin tıkanıklığının açılması sağlanır. Anjiotensin ayrıca adrenal korteksin ek aldosteron salgılamasına neden olur, böylelikle kan basıncı daha fazla yükseltilir.

Kortizol(hidrokortizon) ve *kortikosteron* gibi *glukokortikoid*'ler orta kortikal tabaka, *zona fasikülata*'dan salgılanır. Bu steroidler; proteinleri amino asitlere yıkarak ve karaciğerde glikoza dönüşmelerini sağlayarak kandaki glikoz seviyesini yükseltir. Lenfatik dokuların belirgin yıkımı da yüksek glukokortikoid seviyeleri ve bunu takiben immün cevaptaki düşüşle ilişkilendirilir. Stres, glukokortikoidlerin salınımı için temel uyarıcıdır. Stres uyarıcılarının neden olduğu sinir impulsları; beyinde *kortikotropin salınım faktörü* (CRF)



Şekil 21.3 Renin-anjiotensin sistemi.

salgılayan bir endokrin bez olan hipotalamusu uyarır. CRF, hipotalamusla yüksek ilişki gösteren bir endokrin bez olan, kortikotropin ve adrenokortikotropin olarak da bilinen adrenokortikotropik hormonun (ACTH) da salgılandığı ön hipofize gider. ACTH, glukokortikoidlerin salınımını uyarmasının yanı sıra, hipotalamus ve ön hipofizdeki CRF ve ACTH salınımı üzerinde de negatif geri bildirim özelliğine sahiptir.

Adrenal korteksin en büyük tabakası, *zona retikülaris*, bazı glukokortikoidlerin ve önemli miktarlarda erkekleştirici androjenlerin salınımdan sorumludur. Düşük miktarda dişi cinsiyet hormonu da üretilmektedir. Bazen korteks tümörlerinin aşırı androjen üretmesi, dişilerde belirgin erkeksi özelliklerin oluşmasına sebep olur.

Adrenal bezlerin medullası ektodermden köken alır ve otonom sinir siteminin bir parçası olarak kabul edilir. Otonom sinir sistemi tarafından doğrudan uyarım, acil yanıtlara ("savaş ya da kaç") aracılıkta büyük öneme sahip katekolamin hormonları; epinefrin (adrenalin) ve norepinefrinin (noradrenalin) salınımına yol açar. Aslında organlar üzerindeki etkileri de doğrudan sempatik uyarımın etkileri ile aynıdır.

Hipofiz ve adrenal bezler sıklıkla çeşitli fizyolojik streslere karşı yanıtta birlikte çalıştığından, hipofiz-adrenal eksen kavramı gelişmiştir. Kanadalı bir filozof olan Hans Selye stres yanıtında; bütün memelilerdeki hipofiz, adrenal korteks ve adrenal medulladaki genel yanıtın büyük ölçüde köken aldığı, *genel adaptasyon sendromu* teorisiyle saygınlık kazanmıştır.

Tiroid

Tiroid bezleri embriyonik solungaç yarıklarından köken almaktadır. Hormonları *tiroksin* (T_4) ve *triiyodotiroksin* (T_3)'dir. T_3 ve T_4 her ikisi de tiroide ait foliküller içerisinde, globüler proteinlerle kompleks oluşturur ve bu kompleks viskoz, kolloid görünümlü; depo hormonu tiroglobülin olarak adlandırılır.Tirotropinin (ayrıca tiroid uyarıcı hormon (TSH) olarak da bilinir) ön hipofizdeki varlığında tiroglobülin yıkılır ve T_3 ve T_4; folikülden plazma proteinleri tarafından hedef organlara taşındıkları kana verilir. TSH ayrıca tiroid folikül hücrelerinin büyümesi ve sayıca çoğalmasını sağlayarak, tiroid hormonlarının üretiminde artışa neden olur. Hipofiz tarafından TSH salınımı; hipotalamus tarafından salgılanan *tirotropsin salınım hormonu* (TRH) vasıtasıyla indüklenir. TSH'a yanıtta, kandaki tiroid hormonunda artış olduğunda bir negatif feedback mekanizması hem ön hipofizde TSH hem de hipotalamusda TRH üretimini baskılamak için devreye girer ve daha sonra kandaki tiroid hormonunun seviyesi düşer.

Tiroid hormonunun bir etkisi de karbonhidratların vücuttaki oksidasyon hızını etkilemesi ve daha sonra vücut ısısında yükselmeye sebep olmasıdır (Oksidasyonun dinlenme evresi bazal metabolik hıza (BMR) bağlıdır). Glikoliz ve Krebs döngüsü enzimlerinin sentezinin artması ve oksidatif fosforilasonun (ATP sentezi ile) eşlenmesinin bozulması oksijen alınmasını arttırır. Eşlenmenin bozuluşu tiroid hormonu tarafından indüklenen mitokondrinin şişmesiyle gerçekleşir; şişme elektron transferini ATP oluşumuna bağlayan hassas hücre altı yapılarını tahrip eder (Bölüm 5'te kemiosmozis bölümünü inceleyiniz). ATP oluşturulmadığı için oksidatif fosforilasyonda ya çok az ya da hiç inhibisyon gözlenmez ve bu durum elektron transfer zincirinde akışın artışıyla sonuçlanır.

Tiroid hormonları ayrıca bütün omurgalılarda büyüme ve cinsel olgunlaşma üzerinde etkilidir. Özellikle beyin ve diğer merkezi sinir sistemi organlarının olgunlaşması için önemlidir. Tiroid amfibiler gibi omurgalılarda sadece büyüme ve cinsel olgunlaşmayı değil metamorfozu da kontrol eder.

1876'ya kadar eski bir süreçte; araştırmacılar tiroid bezlerinde epitel tabakayı oluşturan foliküler hücrelere ek olarak ikinci bir hücre tipi olduğunu bulmuştur. 1962'ye kadar hakkında pek az şey bilinen bu hücrelerin; kandaki kalsiyum seviyesini düşüren küçük bir polipeptit olan kalsitoninin kaynağı olduğu tespit edildi. Hormon ürettiklerinden dolayı bu hücreler *C hücreleri* olarak tanımlanmışlardır.

Paratiroidler

İsminden da anlaşılacağı gibi paratiroid bezler, tiroid bezinin her iki tarafında bezin içine gömülü olarak bulunur. Paratiroid *şef hücre*leri; kanda kalsiyum-fosfat seviyesinin temel düzenleyicisi olan, bir çeşit polipeptit hormon, *parathormon (PTH)* salgılar. Parathormon iki şekilde çalışmaktadır.

1. Böbrek kanalı, kemik ve bağırsak gibi farklı dokuları kana kalsiyum salınımı için uyarır. Kemikte kırık olması durumunda mineral materyali olarak kalsiyum ve fosfat salınır.
2. Böbrek kanalından çıkan atriolden kalsiyumun tekrar emilmesini uyarmasına rağmen fosfatın idrarla atılmasını kolaylaştırır.

Böylelikle parathormon kalsiyumun plazma düzeyini artırma ve fosfat düzeyini düşürme eğilimindedir.

Kalsiyum her yerde nöromusküler fonksiyonu, hücre ve hücreler arası membran geçirgenliğini, hormon ve enzim reaksiyonlarının kontrolünü ve kanın pıhtılaşmasını düzenleyici rol oynar.

Timus

Timusun endokrin fonksiyonu uzun süre tanımlanamamıştır. Şimdilerde ise timus tarafından salınan timosin hormonunun; gelişmekte olan lenfositlerin fonksiyonel olarak olgunlaşmasını indüklemekten sorumlu olduğu bilinmektedir.

Gonadlar

Gonadların endokrin fonksiyonu cinsel rolleri ile yüksek ilişkilidir. Testislerin androjenik (erkeklik) steroidleri, erkeklerin ikincil cinsel özelliklerinden sorumludur. En önemli androjen testesterondur.

Yumurtalık tarafından üretilen dişi cinsel steroidleri ise östrojen (diğer bir adıyla östradiol) ve progesterondur. Östrojen ikincil eşey özelliklerin başlaması ve sürdürülmesinden sorumludur, ayrıca menstrual ve östroz dönemlerin başlamasını sağlar. İsminden de anlaşılacağı gibi progesteron üreme sistemini hamileliğe hazırlar. Yumurtalık üreme steroidlerinin seviyesindeki dalgalanmalar; menstral ve östroz dönem süresince dişi üreme sistemindeki periyodik değişimlerden sorumludur. Bölüm 12'de de bahsettiğimiz gibi yumurtalık hormon seviyesindeki bu değişimlere sırasıyla; hipotalamus ve ön hipofiz hormonları aracılık eder.

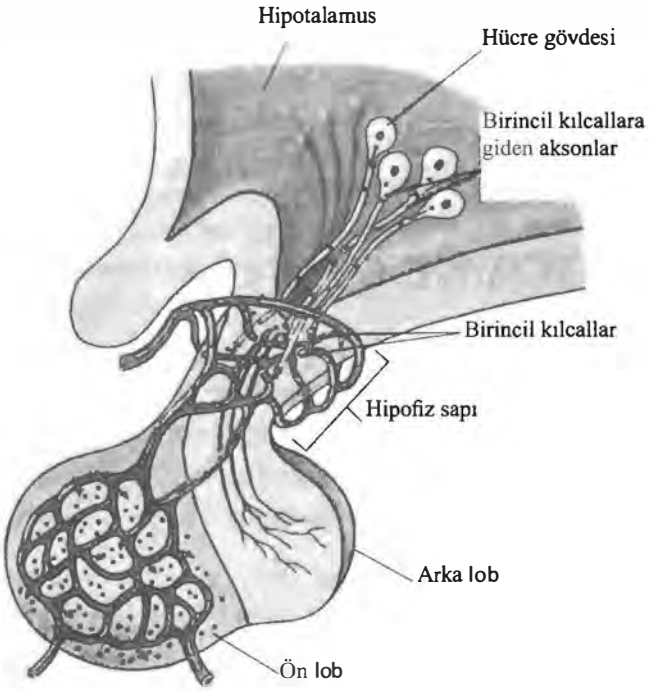
Hipofiz

Hipofiz bezleri ön ve arka loblardan oluşur. Arka lob beyinde hipotalamusun az gelişmiş hali gibidir ve öncelikle nöral yapıdadır. Kendi kendine hormon üretmez ancak hormonları alır, depolar ve sonunda hipotalamusta sentezlenen iki peptit hormonun salınımını yapar. Bu hormonlardan *oksitosin* doğum esnasında rahimde kasılmalara ve emziren memelilerde güçlü süt salınımına neden olur, *antidiüretikhormon (ADH)* ise idrardan suyun geri emilimini sağlar.

Ön lob, gırtlak epitelininden köken alan ve bu kesenin bir çıkıntısı olan Rathke kesesinden oluşur. Ön hipofiz hormon üretici yapıları, *adenohipofizi* içerir. Bu yapı birincil ve tropik (diğer endokrin bezleri hormon salınımı için uyaran hormonlar) hormonların her ikisini de üretir.

Adenohipofizin birincil hormonları; *büyüme hormonu (GH), prolaktin, melanosit uyarıcı hormon (MSH)* ve pek çok çeşidi olan *endorfinler* ve *enkefalin*lerdir. Büyüme hormonu büyümeyi düzenler. Ancak aşırı GH üretimi yaşamın ilk evrelerinde *dev adam hastalığına (gigantizm)* sebep olur. Ergenlik yıllarında anormal kemik oluşumlarına neden olduğundan boyuna kemik büyümesi sınırlanır. Bu kusurlu aşırı büyüme *akromegali* olarak bilinen durumu ortaya çıkarır. Prolaktin, omurgalı çeşitlerinde çok yaygın etkilere sahiptir, en önemlisi ise sıvı-elektrolit dengesini sağlamaktır. Memelilerde özellikle süt üretiminde görevlidir. MSH bazı omurgalılarda pigment hücrelerinin regülasyonunda görev alır ancak memelilerdeki rolü tam olarak açıklanamamıştır. Endorfin ve enkefalinlerin her ikisi de; hipofizdeki büyük öncü protein moleküllerinden köken alır, ağrı inhibitörleri olarak görev aldıkları bilinmektedir.

Ön hipofiz her zaman en önemli bez gibi görülür, çünkü gördüğümüz gibi birincil hormonlara ek olarak, pek çok endokrin bezin salgısını kontrol eden tropik hormonlar burada üretilir. Bu tropik hormonlar TSH, ACTH, folikül uyarıcı hormon (FSH) ve luteinleştirici hormondur (LH).



Şekil 21.4 Hipotalamus ve ön hipofiz bezi. Hipotalamus hipofiz bezine giden düzenleyici hormonlar üretir. Kaynak: Johnson G. B., The Living World, 3. Edition, McGraw-Hill, 2003; McGraw-Hill Companies' in izniyle kopyalanmıştır.

Hipotalamus

Hipotalamus, hipofizin hemen altında yer alır ve beynin bir parçasıdır. Pek çok sinirsel uyarıyı hormonal cevaba dönüştüren sensörler burada bulunur. Hipotalamus hipofizle çift yönlü ilişkisini iki yolla gerçekleştirir.

Hipotalamus arka loba hipofiz sapı vasıtasıyla bağlanır ki sinir hücreleri Şekil 21.4'teki gibi çalışır. Oksitosin ve ADH'ın hipotalamusta üretildiği ve sinir hücreleri üzerinden hareket ederek depolanmak için arka loba geldiğine inanılmaktadır. Hipotalamustan gelen sinirsel uyartılarla depolandıkları yerden salınırlar.

Hipotalamus yapısal olarak ön lobun bir parçası olmamasına rağmen, farklı kılcal sistemleriyle bağlanmıştır. Kılcallar, hipotalamustan çeşitli damarlar oluşturarak çıkar; buna rağmen birçok damar giderek daha büyüyen venöz sistemlere dökülmez. Bunun yerine ön hipofize geçiş ve ikinci kılcal yatağa dalış yerine öncelikle normal venöz sistemini oluşturur ve buradan dökülürler. Hipotalamus tarafından üretilen çeşitli serbest hormonlar incelenmiştir (bk. Tablo 21.2). Hipotalamustan köken alan ya da hipotalamusa giden sinirsel uyartılar; bezlerin kılcallarına giren ve özel tropik hormonların salınımını uyardıkları, ön hipofizin kapiller yatağına giden bu serbest hormonların salınımına neden olur.

Epifiz Bezi

Kafatası içerisine uzanan epifiz bezi halk diliyle gizemli "üçüncü göz"le ilişkilidir. 1950'lerin başında, epifiz fonksiyonları ile gündüz-gece oranları arasında kesin bir ilişki tespit edildi. Bazı düşük omurgalılarda pigment hücrelerindeki pigment dağılımı melatonin adı verilen bir epifiz hormonu tarafından kontrol edilir. Bu

TABLO 21.2 Hipotalamik Salınım Faktörleri*

HORMONUN ADI	KISALTMASI
Kortikotropin salınım hormonu	**CRH**
Tirotropin salınım hormonu	**TRH**
Luteinleştirici hormon salınım hormonu	**LH-RH**
Folikül-uyarıcı hormon salınım hormonu	**FSH-RH**
Büyüme hormonu salınım hormonu	**GH-RH**
Büyüme hormonu salınım-inhibisyon hormonu	**GH-RIH**
Prolaktin salınım-inhibisyon hormonu	**PRIH**
Prolaktin salınım hormonu	**PRH**
Melanosit-uyarıcı hormon salınım-inhibisyon hormonu	**MRIH**
Melanosit-uyarıcı hormon salınım hormonu	**MRH**

*Faktör olarak da isimlendirilir, böylece diğer kitaplarda kısaltmaların sonunda H yerine F de olabilir.

hormon ışıklı ortamlarda derinin aydınlatılmasından ve karanlık ya da kısıtlı ışıklarda derinin koyulaşmasından sorumludur. Memeliler de dahil pek çok omurgalıda, melatonin; fonksiyonlarda 24 saatlik periyotlarda düzenli olarak meydana gelen siklik değişimler olan sirkadyan ritmin sürdürülebilmesinde rol oynar.

Hasarlanmış Doku

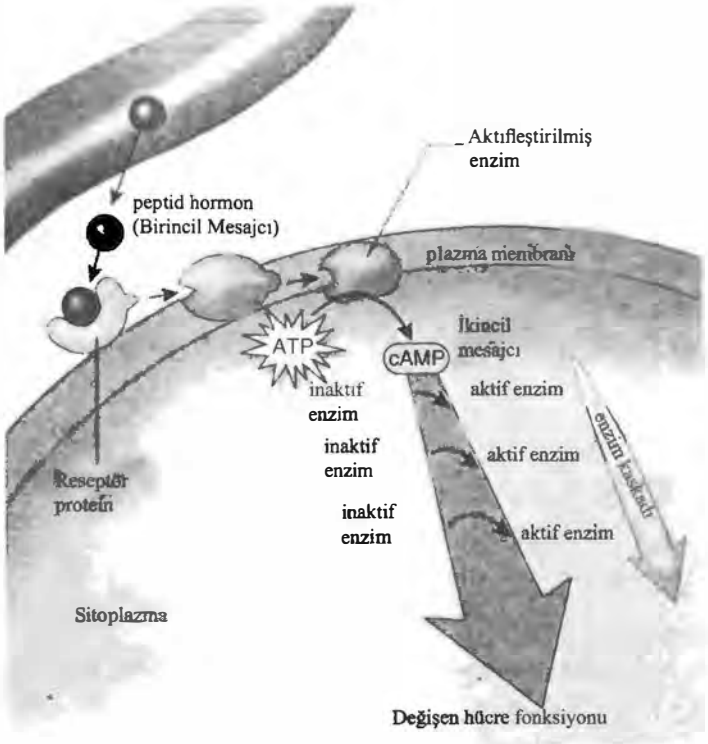
Tüm hasar görmüş dokular, histaminleri salgıladıkları zaman endokrin bez gibi çalışır. Bu hormonlar kan damarlarının kaslarını rahatlatır; bu damarların geçirgenliğini arttırır ve immün sistem elementlerinin yaralı bölgeye ulaşmasını sağlar.

Prostaglandinler

Bir diğer kimyasal grubu prostaglandinler, vücuttaki pek çok hücre tarafından üretilir ve hormon özellikleri gösterir. Yağ asitlerinden modifiye edilerek, sadece lokal etkiye sahip olmaları ve hızla yıkılmalarına rağmen; pek çok düzenleyici fonksiyona da sahiptirler ve etkilerini çok uzak alanlarda da gösterebilirler. Bu özellikleriyle hormonlara benzerler. Dişi üreme sisteminden ilk izole edildiklerinden bu yana yedi farklı sınıfa ayrılırlar: PGA, PGD, PGE, PGF, PCG, PGH ve PGI. Bazı prostaglandinler çeşitli fizyolojik işlemlerde aktif rol oynarken bazıları diğerlerinin oluşturulmasında öncül olarak çalışır. PGA türevlerinin kan basıncını düşürdüğü bilinmektedir ve kalp düz kasında doğrudan etkilidirler. PGD bileşikleri, PGI bileşikleri gibi vazodilatasyonda görevlidir, cAMP'nin oluşumunu uyarır ve trambositlerin agregasyonunu baskılar. PGE bileşikleri midedeki asit salınımını etkiler ve ateş reaksiyonlarının oluşmasını sağlar. Aspirin ve indosin (indometasin) gibi bileşenlerin anti-enflamatuar etkileri, PGE fonksiyonlarını baskılamalarından ileri gelir. PGF'nin çeşitli bileşenleri üreme sisteminin yanıtlarında görevlidir ve doğum sancısının klinik olarak uyarılmasında kullanılmaktadır.

21.3 Hormonların Çalışma Biçimleri

Hormonlar hedef dokular üzerindeki etkilerini; spesifik hücrelerin metabolik aktivitesinde değişikliğe sebep olarak ya da genomla etkileşerek genlerin aktivitelerini yönetmek için genleri kapatıp açarak, doğrudan ya da dolaylı olarak gösterirler. Bu fizyolojik görevleri yerine getirmek için; hormon bütün hücrelerin içerisine girmeli ya da zar üzerinde bulunan bazı yapıları harekete geçirmelidir. Bazı hormonlar doğrudan sınırları aşıp hücre membranının içine geçerken, diğerleri önceden var olan kanallarla ya da hücrelere bağlanmış yeni kanallar oluşturarak iletilir.

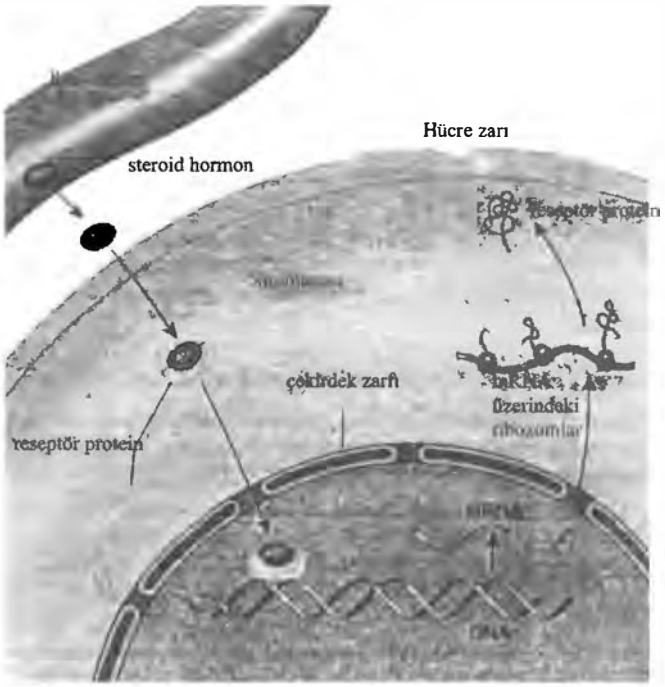


Şekil 21.5 Steroid olmayan hormonların etki mekanizmasını açıklayan ikincil mesajcı modeli.
Kaynak: Mader S.S, Biology, 8. Editon, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill Companies' in izniyle kopyalanmıştır.

Bir çok hormon hedef hücrelerin membranındaki spesifik reseptörlere bağlanarak sitoplazmadaki bir ortak gibi *ikinci mesajcılar* oluşturur. Kalsiyum iyonlarının ikinci mesajcılar olarak çalıştıkları bilinmektedir. Siklik AMP (cAMP) bir diğer moleküldür (bk. Şekil 21.5).

Hormon (birinci mesajcı) reseptöre bağlandığında adanil siklaz enzimi ATP'nin cAMP'ye dönüşmesine sebep olur. Sonrasında cAMP belli hücreler için spesifik enzim sistemlerini aktive ya da deaktive eder, böylece bağlanmış hormonların fonksiyonlarını yerine getirir. Ardından *fosfodiesterazlar* cAMP'yi AMP'ye yıkar, böylece hormonal aktivasyon sona erer. Sonrasında AMP tekrar ATP'ye dönüşür. İkinci mesajcı genellikle; son basamağı hormonların asıl bitiş eylemini gerçekleştiren sistemlerin bir parçası olan enzimleri aktive eder. Genellikle hormonal eylemler için olan bu mekanizma, genomun modülasyonunu içeren mekanizmalara göre daha hızlıdır. Gen faaliyetlerinin modülasyonu transkripsiyon ve translasyonun arttırılmasını sağlayabilir. Glukokortikoidler gibi steroidler, genellikle sitoplazmadaki bir reseptör proteiniyle ilişki kurar ve bu kompleks, genetik makine üstünde etkili olacağı çekirdeğe girer (bk. Şekil 21.6). Bu hormonların farklı hücre tiplerinin kromatinlerine farklı biçimde bağlanmaları hormon faaliyetlerinin özgünlüğünü açıklamaktadır. Tiroksin gibi bazı hormonlar söz konusu olduğunda, bağlanma; sitoplazmik bir reseptörden ziyade çekirdekteki bir reseptör proteini üzerinde gerçekleşebilir.

ÖRNEK 4 Tiroid hormonunun doğrudan nükleer reseptörlerle etkileştiği çekirdeğe gittiğine inanılmaktadır, böylelikle hassas dokulardaki spesifik genlerin aktivasyonunda değişiklikler meydana getirmektedirler. Nükleer tiroid reseptörlerinin sinir dokularını da içeren bir çeşitliliğe sahip olduğuna dair bazı bulgular vardır. Sinir sistemi tiroid hormonunun metabolik etkilerine (oksijen tüketiminde artış) karşı dayanıklı olduğundan, bu reseptölerin beyinde ya da omurilikte gözlenmesi beklenmemektedir. Bazı tiroid reseptörleri onkogenlerin ürünleriyle ilişkili görünmektedir ve steroidler ile tiroid hormon reseptörleri arasında yapısal bir benzerlik olduğuna dair bulgular tespit edilmiştir.



Şekil 21.6 Hormonlarla gen aktivasyonu. Hormon plasma membranını geçer ve sitoplazmadaki reseptör proteinlerle kompleks oluşturur. Bu kompleks çekirdeğe taşınır ve kromozomal proteine bağlanır, orada mRNA'ya transkribe olan spesifik genleri uyarır. mRNA çekirdekten çıkar ve sitoplazmada tRNA'lar vasıtasıyla proteinlerin translasyonunda kullanılır. Kaynak: Mader S.S, Biology, 8. Editon, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill Companies' in izniyle kopyalanmıştır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

21.1. Hormonların enzimlerden farklılıkları nelerdir?

Hormonlar ve enzimler her ikisi de küçük oranlarda ekti gösterirler ve metabolik süreçlerde tüketilmezler, bu süreçleri etkiler ya da başlatırlar. Ancak benzerlikleri bu noktada biter. Enzimlerin tamamı protein yapısında olmalarına rağmen (buna rağmen RNA çeşitlerinin enzimatik özellik gösterdiğine dair bulgular rapor edilmiştir.); hormonlar protein, daha küçük bir peptit, basit bir amino asit veya türevi ya da steroid olabilir. Enzimler etkili olmak için bir hücre içerisinde sentezlenebilir ya da aktif taşımayla dışarı salınabilir ve spesifik bir bölge için kanala bile verilebilir. Hormonlar ise doğrudan kana salınır ve oradan, etkilerini gösterdikleri pek çok farklı hedef dokuyu içeren vücuda dağıtılır.

Enzimler genellikle yüksek özgünlüktedir, sadece bir reaksiyonu ya da bir tip reaksiyonu katalizlerler. Hormonlar ise bir etki aralığına sahiptir, bu etkilerin bazıları çok derin olabilir. Hormonlar aynı organizmanın farklı dokuları üzerinde farklı ama belirli faaliyetler gösterebilir ya da farklı organizmalarda çok farklı etkiler de gösterebilir. Bu enzimler için olası bir durum değildir.

Hormonlar, tropik hormonların da yer aldığı negatif geri bildirim mekanizmalarıyla kendi miktarlarını ayarlayabilecek özelliklere sahiptir. Bu özellik enzimlerle paralellik göstermez.

21.2. Bir böceğin birinci ve ikinci olgunlaşmamış evresinde korpus allatum'u çıkarılırsa olacaklar hakkında ne ön görülür? (Dört tane olgunlaşmamış evre olduğunu varsayalım.)

Bu operasyon gerçekleştiğinde, sonraki molt pupa oluşturur ancak bunu takip eden molt everesinde çok küçük erişkinler oluşur.

21.3. Pankreatik adacıklardaki beta hücrelerinde insülin üretiminin durmasının yanı sıra diyabete sebep olan diğer nedenler nelerdir?

Diyabette yeterli insülin üretilememesi çok önemli ancak özel olmayan bir nedendir. Bazı durumlarda insülin düşük kalitede üretilir ancak vücut insüline direnç gösterir. Hedef dokuların membranındaki insülin reseptörlerinin yeterli sayısının korunamaması ya da canlılıklarındaki bir sorun diyabetten sorumlu bir faktör olabilir. Obezitede sıklıkla insülin direnciyle karşılaşılmaktadır.

Bazı durumlarda vücut insülini hızla parçalayan anormal insülinaz üretilebilir. Olası insülin-parçalanma yolağı klinik diyebetle karıştırılmamalıdır. İnsüline karşı antikorların üretilmesi hormonlarla ilişkilendirilebilir; bu gibi diyabetler otoimmün bir hastalıktan kaynaklanabilir.

Deneysel diyabet, hayvanlarda ***alloksan ve streptozotosin*** gibi ilaçlar enjekte edilerek oluşturulur. Bu kimyasallar adacık dokularını tahrip etmektedir. Özellikle hastalığın (juvenil diyabet) çeşitli formları olgunluk-temelli diyabetlerle (insülin-bağımsız diyabet) karşılaştırıldığında; adacık hücrelerinde viral tahribin juvenil diyabetten (insülin-bazlı diyabet) sorumlu olabileceğine dair spekülasyonlar vardır. Virüsler otoimmun yanıtlar oluşturarak harabiyete neden olabilir.

21.4. Bir diyabet hastası ağız yoluyla insülin alımından fayda görmez, bunun nedeni nedir?

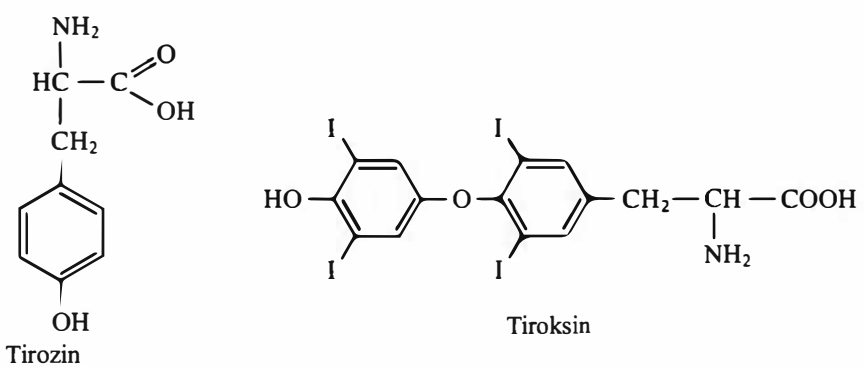
İnsülin yaklaşık 5000 daltonluk küçük bir proteindir. S-S bağları oluşturacak bir çift polipeptit zinciri meydana getirmek için enzimatik olarak kesilen daha büyük bir öncülden (zimojen) türer. Insülin ağız yoluyla verildiğinde proteolitik kesim enzimleri insülini parçalar. Bu nedenle insülin enjekte edilir. Diyabet hastalarına günlük periyotlarla otomatik insülin enjekte eden bir teknik geliştirilmiştir. Var olan insülin preperatları 24 saatte bir enjekte edilebilir, bu süre zarfında yavaş bir absorpsiyon gözlenir. Bu klinik girişimler diyabet hastalarının yükünü biraz daha hafifletmektedir.

21.5. Beyindeki nörohümoral sinir ağlarının sinir sisteminin bir parçası olarak fonksiyon gösterdiği görülmektedir ve hormonlar gibi davranmalarına rağmen kısa mesafelerde hareket ederek etkilerini gösteren humoral bileşenler dikkatle incelendiğinde etkileri anlaşılmıştır. Adrenal medulla'nın nöral sistemin bir parçası olduğuna dair bir kaynak var mıdır?

Adrenal medulla düşünüldüğünde, endokrin ve nöral fonksiyonları ayırt etmenin zorlukları ile ciddi bir biçimde yüzleştirilmiştik. İlk olarak adrenal medulla ektodermden köken alır. Bütün sinir sistemi bu jerm tabakadan köken alır. İkinci olarak, adrenal medulla stres dönemlerinde ya da organizmalarla savaşta; sempatik sinir sistemi ile birlikte hareket etmektedir. Sempatik sistemle ilişkili sinir hücreleri; uç kısımlarından norepinefrin üreterek hedef organların yakın çevrelerinde etkilerini gösterir. Adrenal medulla genel kaç ya da savaş yanıtının oluşturulduğu ve sürdürüldüğü dolaşım sistemine katekolamin, nörepinefrin ve epinefrin salgılayan büyük sempatik sinir uçlarına benzetilebilir.

21.6. Şekil 21.7 tirozin amino asidi ve tiroksin hormonunu göstermektedir. Tirozin, tiroksinin bir öncülüdür. Öncül molekül ile ürün arasında gerçekleşen basamaklar nelerdir?

Öncelikle tirozin iki kez iyonlanarak diiyodotirozin oluşturur. (İyot iyonları tiroid dokuları vasıtasıyla kandan alınır ve daha sonra tirozine tutunacak olan elementel iyota dönüştürülür.) İki diiyodotirozin molekülünün iyonlaşması ve modifikasyonu ile tiroksin (T_4) oluşturulur. Triiyodotreonin (T_3) büyük ihtimalle tiroksin yapısındaki tek bir iyotun uzaklaştırılması ile elde edilir. Tirozin ayrıca katekolaminlerin, norepinefrin ve epinefrinin sentezi için bir başlangıç noktasıdır.



Şekil 21.7 Tirozin ve tiroksin.

21.7. Miksödem, yetişkinlik yıllarında tiroid bezlerinin düşük aktivitesi (hipotiroidizm) sonucu ortaya çıkan bir durumdur. Düşük BMR, duygu bozuklukları, uyuşukluk, kilo artışı ve yüzeysel doku tabakalarındaki karakteristik şişmeler ile ilişkilendirilmektedir. İsmi ödem sıvılarında mukoza (myxo "mukus" anlamındadır) birikmesinden ileri gelmektedir. Hayatın ilk yıllarında tiroid hormonunun az salınımı daha tehlikelidir. Büyümede belirgin bir yavaşlama, düşük cinsel gelişim ve ciddi ölçüde zeka geriliği belirtilerine sahip kretinizm meydana getirir. Verilen semptomlar hipotiroidizmle açıklanmaktadır. Bu semptomların hipotiroidizm olup olmadığına dair ne söyleyebilirsiniz?

Şaşırtıcı olmaksızın hiperaktif tiroide sahip bireyler (Graves hastalığı) hipotirodizmle ters semptomlar gösterir. BMR'leri yüksektir ve sıcağa karşı düşük tolerans gösterirler. Aşırı derecede heyecanlı ve hiperaktiftirler ve genellikle kilo kaybı gözlenir. Ek olarak, göz kürelerinin yuvalarından dışarı çıkması olarak bilinen "ekzoftalmi" ortaya çıkar.

21.8. Diyetlerinde iyot alımı düşük olan ülkelerde guatr ya da tiroid bezlerinde aşırı büyüme yaygındır. Guatr oluşumuna giden olaylar zinciriyle ilgili neler söyleyebilirsiniz?

İyot eksikliğinde hem tiroksin hem de triiyodotreonin üretilemez. Bu tiroid hormonlarının kandaki düşük seviyeleri ön hipofizi büyük miktarlarda TSH üretimi için uyarır ve T_3 ve T_4'ün negatif geri bildirim etkileri olmadan, hipofiz TSH üretimine aralıksız devam eder. TSH'ın iki etkisi tiroid folikül hücrelerinin büyüklüğünde ve sayısında artış olduğundan, daha fazla tiroid hormonu üretimine neden olur. Çok yüksek miktarlarda TSH, hücrelerin hipertropi ve hiperplezyasına sebep olur ve tiroid bezinin büyümesine yol açar.

Birtakım bileşikler (goitrojenler) tiroid hormonunun üretimini baskılar ve guatr oluşumuna yol açar. *Tiyoüre*; deney hayvanlarında guatr oluşturmak için sıklıkla kullanılan bir goitrojendir.

21.9. Tiroid hormonu bütün omurgalılarda belirgin bir düzenleyici olarak görev alır ancak yaşam için zorunlu değildir. Öyleyse neden birçok memeli tiroid bezleri alındığında ölür? (İpucu: tiroid bezleriyle birlikte alınan her şeyi düşünün.)

Tiroid bezleri alındığında, paratiroidler de kaybedilir. Kalsiyumun vücuttaki çok önemli rollerinden dolayı; kalsiyum dengesinin sağlanmasında temel olan paratiroidlerin uzaklaştırılması, hızla ölüme neden olur.

21.10. Ön ve arka hipofizden salınan hormonları listeleyiniz.

Arka hipofiz; oksitosin ve antidiüretik hormon. Ön Hipofiz; büyüme hormonu, prolaktin, melanosit uyarıcı hormon, endorfinler, enkefalinler, tiroid uyarıcı hormon, adrenokortikotropik hormon, folikül uyarıcı hormon ve lüteinleştirici hormon.

21.11. Morfin ve kodein gibi sentezlenmiş opiatlar, beyindeki özel reseptörlere bağlanarak analjezik etkilerini gösterirler. Bilim insanları; opiatlar memeli evriminin bir parçası değilken, sentetik opiatların reseptörlerinin varlığını, uzun bir süredir merak etmekteydi. Endorfin ve enkefalinlerin keşfi bu gizemi açıklamada nasıl yardımcı olmuştur?

Endorfin ve enkefalinler doğal ağrı kesicilerdir. Bu opiatlar için beyinde özel reseptörler geliştirilmiştir. Sentezlenmiş opiatlar bu doğal ağrı kesicileri taklit etmektedir, böylece beyindeki özel reseptörlere bağlanabilmektedir.

21.12. Memelilerde görülen menstrual ve östroz dönemin regülasyonu hormonal olayların katılımına bir örnektir. Bu süreci kapsayan etkileşimleri ayrıntılarıyla anlatınız (bk. Bölüm 12).

FSH salınım hormonu, hipotalamustan salgılanan ve ön hipofizde FSH salınımına neden olan bir hormondur. FSH, yumurtalık foliküllerinin gelişimine ve daha sonra östrojen üretimine neden olur. Östrojenin artan seviyeleri hipotalamusta FSH salınım hormonu üretiminin yavaşlamasına neden olur ve LH salınım hormonu seviyesini yükseltir. Böylece ön hipofizde LH salınımı uyarılır, ardından ovulasyon desteklenir ve korpus luteum gelişir. Korpus luteum progesteron salınımına başlar. Progesteron FSH salınım hormonunun üretimini baskılar, böylece yeni foliküller hazırlanmaz; buna rağmen döllenme olmadığında, progesteron LH salınım hormonunu engeller. Bu durum korpus luteumu parçalar ve progesteron seviyesini düşürür. Progesteronun düşüşüyle hipotalamusta FSH salınım hormonunun üretimi daha fazla engellenemez. Böylece ön hipofizden FSH salınır ve yeni foliküllerin gelişimi başlatılır.

21.13. Hipotalamus transdüktör olarak işlev görür, temel olarak elektrik sinyallerini hormonal yanıtlara çevirir. Sinir hücrelerinin uyartısıyla hormonal cevap oluşturan diğer iki endokrin bezin adlarını yazınız.

Adrenal medulla (böbreküstü bezin öz bölgesi) ve arka hipofiz.

21.14. Hipotalamus ile hipofizin ön lobu arasındaki dolaşım sistemi sıra dışıdır. Neden böyledir? Böyle organizasyonların faydasını belirtiniz ve görüldüğü başka iki bölgeyi anlatınız.

Hipotalamus ile ön lob (medyan eminens) arasındaki kan damarlarının organizasyonu hipotalamustaki arteriol kılcalları oluşturdukları için sıra dışıdır, distal kısımdaki damarlar daha büyük damarlara dökülmez ancak buna karşın ön lobda ikinci bir kılcal yatak oluşturur. İkili bir kılcal sistem gibi spesifik bölgelerde (hipotalamus) kandan gerekli materyallerin (salınım hormonları, endokrin sistem ihtiyaçları) alınmasını ve ikinci spesifik bölgeye (ön hipofiz) dökülmesini sağlar. Hepatik portal sistemi böyle bir fonksiyon gösterir, böbrek de bu görevi glomerulus ve peritübüler kılcallar oluşturarak ters bir sırayla (materyal kan sisteminden önce ayrılır sonra tekrar içeri girer) yerine getirir.

21.15. En az 13 hormon; fonksiyonlarını yerine getirirken siklik AMP'yi (cAMP) ikinci mesajcı olarak kullanır. Bu hormonların farklı görevleri olduğu düşünülürse, aynı aracı kullanılarak farklı sonlara ulaşmak nasıl mümkün olur?

Özgünlüğün ilk seviyesi aslında özgün hormonların özgün reseptörlere bağlanmasıyla gerçekleştirilir. Böylelikle ilgili reseptörleri taşıyan bütün hücreler, bağlanma ve fonksiyon göstermeleri için sonraki hormonları kabul etmez. Seçilmiş hücrelerin spesifik bölgeleri bile reseptörlerin pozisyonları ile tespit edilir. Özgünlüğün ikinci düzeyi ise; cAMP birtakım enzimleri tetikliyor olmasına rağmen, farklı hücre tiplerinde sadece spesifik enzimlere rastlanmasıyla açıklanmıştır.

21.16. Hormonların bir ahenk içerisinde hareketi; homeostazinin büyük uzun-dönem bütünleştirici kuvvetidir. Hormonların kendi seviyelerini kontrol etmek için kullandığı üç temel yöntemden bahsetmiştik. Bu üç yöntemi anlatınız ve hormon düzeyini kontrol edebilecek diğer yöntemleri de belirtiniz.

Öncelikle; pek çok hormon diğerleri üzerinde antagonist etki gösterebilirler, böylelikle vücut bir hormon düzeyini kendi antagonistine karşı arttırarak; bir yönde hareketten diğerine geçer. Yüksek miktarda insülin üretildiğinde ve kandaki şeker düzeyi düşürüldüğünde; epinefrin, glukagon ya da diğer hiperglisemik hormonların salınımı kandeki şeker düzeyini tekrar denge noktasına yükseltir. Antagonistik hormonlar kendi kendilerine homeostatik dengeyi sürdüremez ancak negatif geri bildirime doğru yönelim için bir araç teşkil eder.

Endokrin sistemin ikinci kontrol mekanizması, pek çok bezi aktive eden ve ön hipofiz tarafından üretilen tropik hormonları içerir. Sekiz tropik hormon gibi; primer hormon seviyesi düştüğünde ya da spesifik endokrin bezler artan aktiviteyi çağırdığında; tropik hormon seviyesinde düşme eğilimi gösteren diğer hormonlarla "pas de deux"(eşli dans) çerçevesinde hareket eden pek çok hormon vardır. Primer hormonların yüksek seviyeleri tropik hormonların aşırı salınımını baskılama eğilimindedir. Böyle bir negatif geri bildirimle hormon düzeylerinde homeostazi sağlanır.

Hormon üretiminin kontrolü için üçüncü mekanizma ise hipotalamustan gelir. İzole edilmiş on kadar faktör tropik hormonların üretilmesi için hipofizi uyarır. Bu faktörlerin her biri salınım hormonu (örneğin, folikül uyarıcı hormon salınım hormonu, FSH-RH) olarak bilinir. Bu hormonlar hipotalamus tarafından hipotalamusun bir kısmı olan *medyan eminense* salınır. Bu bölgedeki kılcallar salınım faktörlerini toplar ve kısa mesafede, kendi tropik hormonlarının salınımını uyardıkları ön hipofize taşırlar. Dolaşıma katılan primer hormonlar hipofizden doğrudan salınan tropik hormonlarda olduğu gibi salınım hormonları üzerinde de negatif geri bildirim gösterebilir. Hipotalamustan salınan hormonlar genellikle oligopeptidlerdir, on amino asitten düşük uzunluktadır.

Diğer faktörler hedef dokulara ne kadar aktif hormon ulaştığını belirleyebilir. Bazı durumlarda hormonlar etkilerini göstermek için modifiye edilmelidir. Örneğin insülin başlangıçta; modifiye edilmesi ve birbirine bağlanacak iki zincire ayrılması gereken, tek ve uzun bir zincir olarak üretilir. Bu sürecin modifikasyonuna yönelik girişimler, insülinin fonksiyonunu azaltır ya da engeller. Hormonun hücre dışına transferi, genellikle kaplanmış granüllerle olduğundan, hormon seviyelerini yükseltici ya da bloke edici bir faktör oluşturabilir. Kanda hormonları taşıyan plazma proteinleri, hormon aktivitesinin düzenlenmesi

için bir hedef olabilir. Hedef hücre membranının durumu hücre yüzeyindeki reseptörlere tutunan hormonlar için önemli olabilir. Sitoplazma ve çekirdekteki protein reseptörleri de hormon aktivasyonunu etkileyebilir. Besin durumu, içeriği, özellikle de azot dengesi sentezi etkileyebilir. Hormonların özellikle de karaciğer tarafından yıkımı, fonksiyonel olarak kullanılabilir son hormon miktarını da etkileyebilir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

21.17. Adrenal medulla hormonları .....dan modifiye edilmiştir.
(*a*) yağ asitleri (*b*) amino asitler (*c*) monosakkaritler (*d*) nükleotitler (*e*) steroidler

21.18. **A** kolonunda verilen terimleri **B** kolonunda listelenen endokrin bezlerle eşleştirin

A	**B**
1. Hiposekresyon (hiposalınım) kretinizme yol açar.	(*a*) Tiroid
2. Oksidatif fosforilasyonu ayırır.	(*b*) Hipofiz
3. Hormonlarında iyot kullanır.	(*c*) Adrenal korteks
4. ACTH tarafından uyarılır.	(*d*) Pankreatik adacık dokuları
5. Kan şekerini düşüren bir protein içerir.	
6. Glukagon üretir.	
7. Hipotalamik hormonları depolar.	
8. Hipersekresyonu (hipersalınımı) yetişkinlerde gigantizme sebep olur.	

21.19. Medyan eminens, hipotalamus ve hipofizin humoral bağlantısını sağlayan portal sistemin bir parçasıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.20. İnsülin bir yağ hücresinde etkisini göstermeden önce bir reseptöre bağlanmalıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.21. İnsülin kesim enzimlerine dirençli doğal bir hormondur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.22. Graves hastalığında hasta obezite eğilimlidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.23. Paratiroid hormonu yaşamın sürdürülebilirliği için gereklidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.24. Epinefrin ve glukokortikoidlerin her ikisi de kandaki şeker düzeyini düşürme eğilimindedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.25. Adrenal medulla epinefrinin yaklaşık %80'ini ve nörepinefrinin %20'sini salgılar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.26. Östradiol, yumurtalıkların Graafian foliküllerinden salgılanır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.27. Plasenta bir endokrin yapısı olarak düşünülebilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.28. Sofra tuzlarına iyotun eklenmesinin basit guatr insidansında düşüşe neden olması beklenir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

21.29. Tiroid ve adrenal medullada hormon üretimi için tirozin önemlidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

21.17 (*b*)
21.18 1—(*a*); 2—(*a*); 3—(*a*); 4—(*c*); 5—(*d*); 6—(*d*); 7—(*b*); 8—(*b*)
21.19 (*a*)
21.20 (*a*)
21.21 (*b*)
21.22 (*b*)
21.23 (*a*)
21.24 (*a*) Koriyonik gonadotropinler salgılanır.
21.25 (*a*)
21.26 (*a*)
21.27 (*a*) Chorionic gonadotropins are secreted.
21.28 (*a*)
21.29 (*a*)

BÖLÜM 22

Sinir Sistemi

22.1 Genel Bakış

Sinir sistemi, bütün omurgalı ve çoğu omurgasız canlıda bulunan, hücrelerin ve organizmaların *uyaran* adı verilen çevre değişikliklerine cevap verebilme kapasitesi olarak da tanımlanabilen, yaşamın evrensel bir özelliği olan *uyarılabilirlik* ile özdeşleşmiştir. Bu uyaranlar iç değişikliklerden kaynaklanabileceği gibi dış değişikliklerden de kaynaklanabilir. Uyaran tarafından oluşturulmuş reaksiyon *tepki* olarak isimlendirilir. Genellikle tepki mevcudun sağlık durumunu belirten bir göstergedir. Uyarı-tepki reaksiyonları genellikle hızlıdır ve çevresel değişikliklere maruz kalınan bir ortamda iç tutarlılığı sağlamak için sürekli çaba sarf eden bir mekanizmadır.

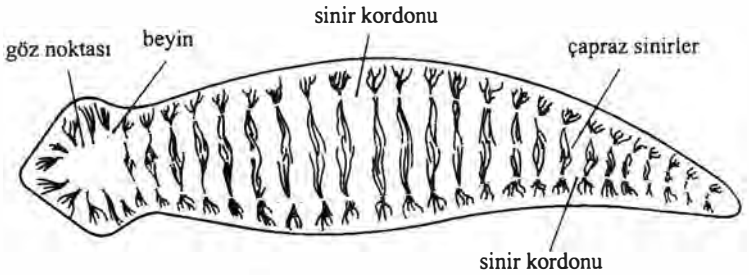
Çoğu sinir sisteminde birbirine bağlı fiberler, iç ve dış koşulları sürekli izlemeyi sağlayan iletişim ağlarını oluştururlar. Elektrik akımının akışı şeklinde bir forma sahip olan sinyaller *sinir impulsu* olarak adlandırılır ve bir sinir sistemi parçasından diğerine taşınır. Bir sinyalin oluşturulması iyonların bölgesel akışı sonucu oluşur ve *impuls* olarak adlandırılır.

Uyarı, uçları aşırı hassas olan sinir hücrelerinde (nöronlar) impuls oluşturur. Bu impulslar merkezi sinir sitemi boyunca ilerlemeye meyillidir ve *duyusal* veya *eferent* impulslar olarak adlandırılır. Merkezi sinir sisteminden salgı bezleri ve kaslara doğru hareket eden impulslar *motor* veya *efferent* impulslar olarak adlandırılır. Nöral kapasite açısından ilkel ve daha gelişmiş formlar arasındaki belirgin fark, gelişmiş organizmaların daha karmaşık ve çözümü zor bağlantıları afferent impulslarla *merkezi sinir sistemine (MSS)* (beyin ve omurilik) taşıyıp efferent impulslarla uygun tepkiyi verebilmesidir. Beyin ve omurilikte bulunan merkezi nöronlar (sinir hücreleri) *konvektör* veya *internöron* olarak adlandırılır. Bu nöronların karmaşıklığı ilkel formların kalıplaşmış tepkilerini daha sonra evrimleşmiş omurgalıların muhtelif tepkilerinden ayırır.

22.2 Sinir Sisteminin Filogenetik Gelişimi

Süngerler gibi ilkel çok hücreli organizmalarda koordinasyon sistemi açısından çok az şey bulunmaktaydı. Hidra gibi iyi bilinen bir örneği bulunan *Cnidaria (sölenter)* şubesinde doku düzeyinde bir organizasyon görünmektedir. Sinir koordinasyon sisteminin aferent aygıtı olan ince duyu hücreleri genellikle ektodermdedir. Bu hücreler koordinasyon sistemininin önemli bir özelliği olan sinir ağı ile iletişim halindedir. Sinir ağı nispeten yayılmış bir yapıdadır ve oluşturabileceği cevaplar açısından sınırlıdır, genellikle epitelimuskular hücreleri veya özel savunma yapılarını uyarır. Sinir ağı organizasyonu seviyesinde kasların hassas yönetimi mümkün değildir. Buna rağmen bazı sölenterlerde daha kompleks nöromuskular tepkiler oluşturmaya olanak sağlayan fazladan sinir yüzüğü bulunur. Sinir ağı organizasyon seviyesinde sinyaller genellikle nöronlarda her iki yönde de ilerler.

Taraklılar (*Kteneforlar*) da sinir ağına sahiptir fakat bu şubede bölgesel farklılaşmaya rastlanır. Ağızda bulunan oral halka ve tarakların hemen altında bulunan sekiz halka, daha ileri bir özelleşme seviyesinin ipuçlarıdır.



Şekil 22.1 Yassı solucanın sinir sistemi

Yassı solucanlarda (*Plathyhelmintler*), organ seviyesinde bir organizasyon görünmektedir. Anterior uçta yoğunlaştırılmış sinir dokularından oluşan iki adet lob bulunur ve bunlar beyni oluşturur (bk. Şekil 22.1). Buradan devam edecek şekilde uzanan iki adet nöron halatı sinir kordonunu oluşturur. Bu yapılar yassı solucanlarda duyu hücrelerinden gelen bilgiyi işleyebilen ve ilkel organizmalara göre çok daha kompleks cevaplar verebilen merkezi bir sinir sistemini oluştururlar.

Salyangoz ve istiridye gibi yumuşakçalarda artmış *sefalizasyon* (baş tarafında sinir hücrelerinin yoğunlaşması) ve sinir sistemi boyunca yayılmış *ganglia* olarak isimlendirilen sinir düğümlerin çok bulunması daha ileri bir kompleksliğe ulaşmayı sağlamıştır. Bir dizi gelişmiş duyu yapıları da ayrıca bu şubeye karakteristiktir. Ahtapotlar bazı karmaşık öğrenme modellerine bile sahiptir.

Solucanlar (*Annelida* şubesi) da karmaşık bir sinir sistemi sergilerler. Birçok çeşit duyu hücreleri baş tarafında yoğunlaşmıştır fakat duyu organları görünür değildir. İki büyük ganglia beyni oluşturur ve çift halde ama kaynaşmamış sinir kordonu ventral yüzde vücut boyunca uzanır. Solucanların her bir segmentinde sinir kordonundan bir ganglion tomurcuklanır, bu ganglion motor ve duyu sinyalleri koordine eder.

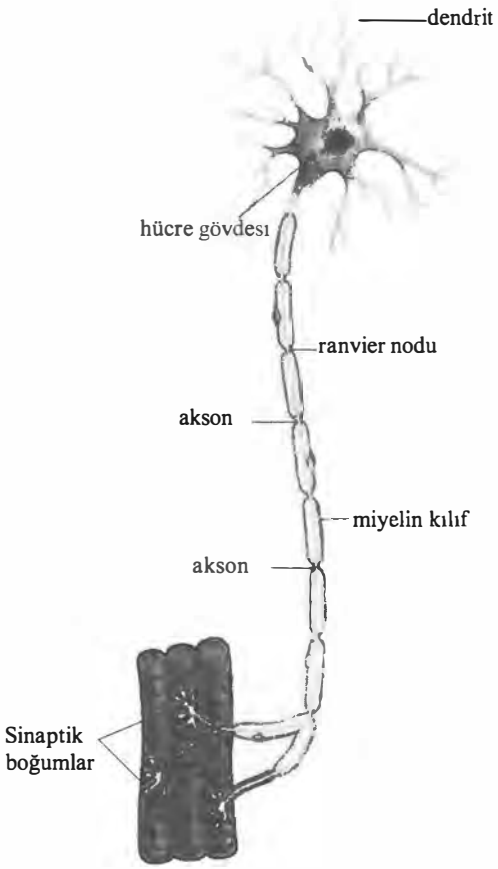
Eklem bacaklılarda özellikle de böceklerde dikkat çekici bir sefalizasyon bulunur. En belirgin duyu organları ön tarafta bulunan, basit yapılı veya gruplar halinde bileşik gözdür. Karın bölgesinde uzanan sinir sistemi merdiven şeklindedir ve çift sinir kordonu biraz ya da çok sayıda ganglia tarafından boylu boyunca tutturulmuştur. Çıkıntıların hassas hareketlerinin koordinasyonu her bir segmentte bulunan ganglialar tarafından yapılır ve bu motor fonksiyonların özerkleşmesini sağlar.

Derisidikenliler (ekinodermler) birçok kıstas açısından daha gelişmiş olsa da sinir sistemleri eklem bacaklılar kadar karmaşık değildir. Birçok formunda açıkça tanımlanabilecek bir merkezi sinir sistemi bulunmamaktadır.

22.3 Sinir Aktivitesinin Fonksiyonel Birimi Olarak Nöron

Hem omurgalı hem de omurgasız hayvanlarda sinir sisteminin fonksiyonel birimi nöron olarak adlandırılır (bk. Şekil 22.2). Bir hayli özelleşmiş ve birçok ökaryotik hücrede bulunan organellerden tipik bir repertuara sahip bu hücre, kablo benzeri çıkıntıları ile iletişim için adapte olmuştur. *Dendritler* genellikle ağaç şeklinde dallanmış ve impulsları hücre gövdesine taşıyan çıkıntılardır. Hücre gövdesi nöronların kalın bölgesini oluşturur, bu bölge sitoplazmanın çoğu ve hücre çekirdeğini içerir. *Akson* genellikle çok uzundur ve impulsları hücre gövdesinden uzağa taşır. Genellikle bir nöron sadece bir aksona sahiptir. Birçok akson ve hatta dendritler birleşerek bir sinir hücresini oluşturabilirler.

Nöronlar hem mekanik hem de metabolik anlamda *glial hücreler* tarafından desteklenirler. Bu hücreler nöronlara göre sayı olarak daha çok ve hem yapı hem de özel fonksiyon açısından çok çeşitlidir. Beyin ve omurilikte bulunan glial hücreler *nöroglia* olarak adlandırılır. *Periferal sinir sisteminde* bulunan ve merkezi sinir sistemini ve merkezi sinir sisteminden impuls taşıyan sinir hücrelerini koruyan doku *Schwann hücreleri* tarafından kaplanmıştır. Schwann hücreleri yuvarlak büyüme, aksonu sarma eğilimindedir ve birçok katmanla aksonu kaplayarak izolasyonu sağlayan *miyelin kılıfını* oluşturur. Omurgalıların birçoğunda periferal sinir fiberlerinde bulunan bu yağlı ve zarlı kılıf sinyallerin iletimi için çok etkili bir "izole edilmiş kablo" görevi görür.

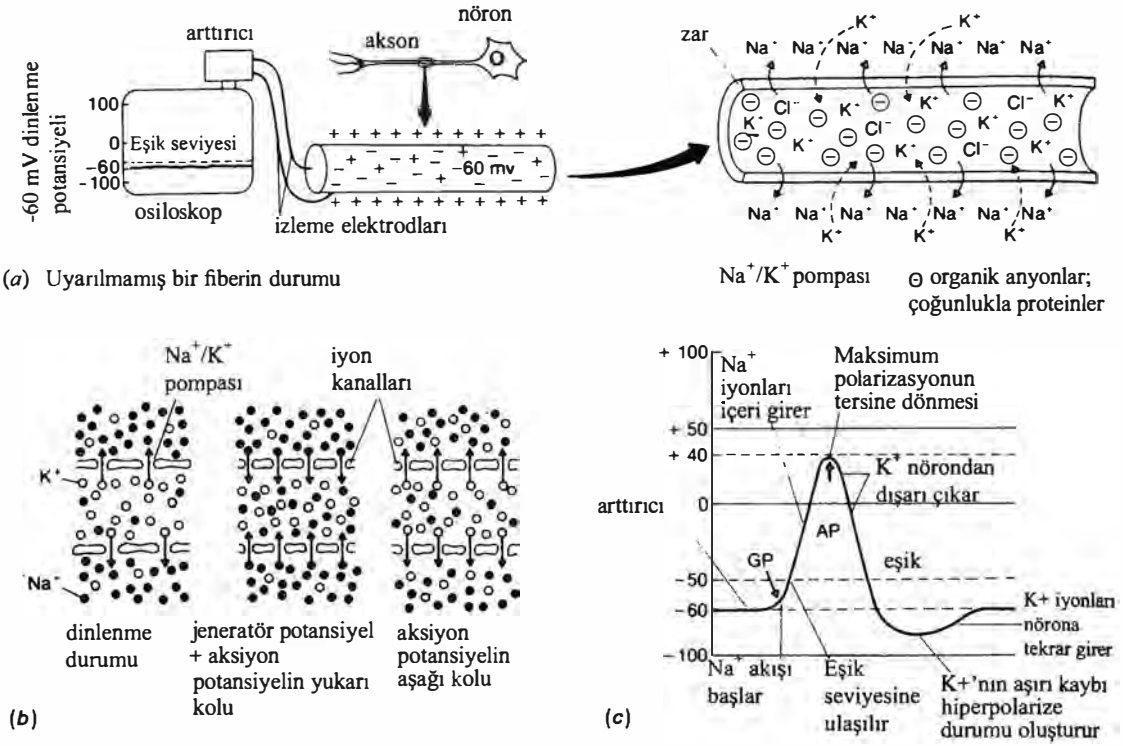


Şekil 22.2 Tipik bir motor nöron modeli. Kaynak: Sylvia S.Mader, Biology, 8. Basım, McGraw-Hill, 2004; The McGraw-Hill Company'den alınan izinle basılmıştır.

22.4 Sinir İmpulsu

Eski teoriler sinir impulsunun iletimini, bir kablodan elektrik akımının geçişi ile kıyaslar. Bu teorilere göre sinir, impulsun yayılımında göreceli olarak pasif bir görev görmekteydi. Bununla birlikte mürekkep balığında (*Loligo)* bulunan dev aksonlarda yapılan çalışmalar bu söylemlerle uyumsuz sonuçlar çıkardı. Eski teoriler impulsun voltajının akson boyunca ilerledikçe düştüğünü tahmin ediyordu fakat bunun yerine oluşturulan impuls başlangıçtan sona değişmiyordu. Bununla birlikte eski teorilere göre lipit (miyelin) içeriğinden dolayı akson uygun bir iletken olmamalıydı fakat aksonların lipit içeriği elektrik yüklerin iletiminden çok yalıtımı ile ilgiliydi.

Bir nöron bir impulsu iletmezken *dinlenme durumunda* olarak adlandırılır (bk. Şekil 22.3). Bu durumda hücrede, zarının içinde ve dışında bulunan yüklerin farkından oluşan *dinlenme potansiyeli* mevcuttur. Hücre zarının dışında yüksek konsantrasyonda sodyum iyonları mevcutken içinde yüksek konsantrasyonda potasyum iyonları bulunur. Bunun yanında bir takım negatif yüklü protein de hücre zarının iç tarafında bulunur. Bu konsantrasyon gradiyenti iki faktör tarafından korunur; dinlenme durumundaki zarın Na^+'ya geçirgen olmaması ve Na^+/K^+ pompası tarafından ATP kullanılarak Na^+'nın dışarı, K^+'nın içeri pompalanması. Bu gradiyentten dolayı bir sinir hücresinin içi dışına göre negatif yüklüdür; zar boyunca oluşan potansiyel fark yaklaşık olarak -60 milivolttur (mV). Enerjik olarak oluşan bu kararsız dengesizliği düzeltmeye yönelik oluşan doğal eğilim sinir impulsunun arkasındaki itici kuvvettir.



Şekil 22.3 Sinir impulsu sırasında gerçekleşen elektriksel ve kimyasal olaylar. (*a*) uyarılmamış bir fiber sodyum potasyum pompası kullanarak enerjisini arttırır. (*b*) Uyarılmamış sinirin durumu (*sol*), uyarılmış sinir (*orta*) ve repolarizasyonda bir sinir (*sağ*). (c) Sinir impulsunun osiloskopda görünüşü.

Bir sinir hücresi uyarıldığında, uyarının olduğu nokta aniden sodyum iyonlarına geçirgen hale gelir ve iyonlar içeri hızlıca akar, böylece içeri giren pozitif iyonlar negatif iç yükü dengeler ve zarı depolarize eder (potansiyel farkı yok eder). Zarın iç tarafını pozitif yapmak için yeterli Na^+ akışı birkaç mili saniyede gerçekleşir. Yükteki bu değişim sinir impulsunu ya da aksiyon potansiyeli oluşturur. Bu olay nöronda yalnız bir bölgede oluşmasına rağmen, yakın bölgelerdeki depolarizasyonu da tetikler ve yeni aksiyon potansiyelleri başlatır. Bu olay depolarizasyon dalgası halinde devam ederek akson boyunca ilerler. Aslında impuls herhangi bir yere taşınmaz, aynı su dalgasında olduğu gibi her noktada yeniden oluşturulur.

Nöronun aksiyon potansiyelinin maksimuma (yaklaşık +40 mV) ulaştığı her noktada, zar birden tekrar Na^+'ya geçirgenliğini kaybeder. Aynı zamanda K^+, sodyum iyonlarının sayısını dengeleninceye dek dışarı pompalanır ve zar repolarize olur. Pozitif iyonların bu akımı, dinlenme potansiyelini -60 mV'a getirir (sodyum iyonlarından çok potasyum iyonlarıyla); aslında dinlenme potansiyeline geri dönme işi o kadar iyi yapılır ki küçük bir fazladan negatiflik oluşur. Dinlenme potansiyeli tekrar sağlandıktan sonra Na^+/K^+ pompası sodyum ve potasyum gradiyentlerini aksiyon potansiyelinin oluşmasından önceki haline getirir. Zar dinlenme potansiyeline tekrar ulaşıncaya kadar yeni bir aksiyon potansiyeli oluşturamaz; durum bu iken zar tepkisizlik döneminde (refraktör period) olarak adlandırılır.

Na^+/K^+ pompasının yanı sıra zarda sadece Na^+'ya da sadece K^+'ya özel iyon kanalları da bulunmaktadır. Bu kanallar voltaja hassas proteinler tarafından belirli voltajlarda şekil değiştirerek kontrol edilir ve bu proteinler kanalları açıp kapatan kapılar gibi davranır. Potasyum kanalları sadece bir kapıya sahip görünmektedir fakat sodyum kanalları büyük bir ihtimalle her iki uçta da aktivasyon ve inaktivasyon kapılarına sahiptir. Dinlenme durumunda aktivasyon kanalı kapalı iken inaktivasyon kanalı açık durumdadır. Nöron uyarıldığında Na^+ aktivasyon kanalı açılır ve Na^+ gradiyenti takip ederek içeri girmekte serbesttir. Depolarizasyon dalgası +40 mV'da zirveye ulaştığında ise inaktivasyon kanalı kapanır ve zar tekrar Na^+'ya geçirgenliğini kaybeder, bununla beraber K^+ kapıları açılır ve potasyumun dışarı çıkarak dinlenme potansiyelinin oluştu-

rulmasını sağlar. Dinlenme potansiyeline ulaşıldığında bütün kapılar orijinal durumlarına geçer ve Na+/K+ pompası orijinal iyon gradiyentini oluşturmak için çalışmaya başlar.

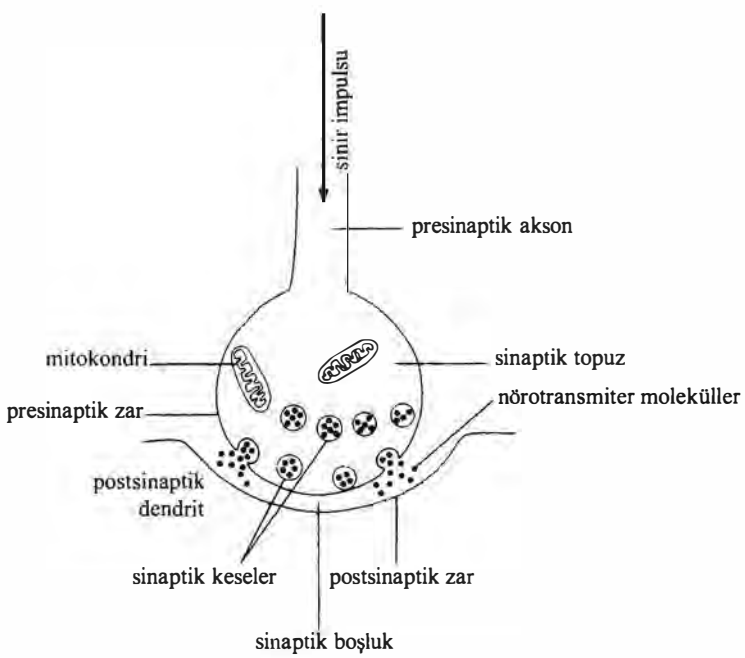
Her nöron bir eşik değere sahiptir ve bu değerin altındaki uyarılarda ateşleme gerçekleşmez. Bu eşiğin üstünde bütün uyarılar kuvvetinden bağımsız bir şekilde aynı büyüklükte depolarizasyona (aksiyon potansiyeli) sebep olur. Bu fenomen *hep ya da hiç* olarak bilinir. Daha güçlü aksiyon potansiyeli oluşturmak yerine, yüksek güçte bir uyarı, frekansı artan uyarı kuvveti ile orantılı bir şekilde çoklu ateşlemeler sebep olur.

Daha önce çoğu omurgalıda nöronların miyelin kılıf ile sarıldığını belirtmiştik. Bu lipit kaplamanın iyonların hücre dışı sıvı ve hücre içi arasında geçişlerine izin vermemesinden dolayı, miyelinsiz fiberlerde gerçekleştiği gibi sürekli bir depolarizasyon dalgası imkansızdır ve sinir impulsu oluşturmak için daha farklı vasıtalar evrimleşmiştir. Aslında miyelin kılıf, nöron boyunca düzenli aralıklarla kısa miyelinsiz bölgelerden oluşan kesintilere sahiptir. Bu *Ranvier* düğümleri miyelinsiz nöronların yaptığı gibi aksiyon potansiyeli oluşturma kapasitesine sahiptir. Aksiyon potansiyeli bir elektrik akımı oluşturarak aynı anda hem hücre dışı hem de hücre içi sıvı yoluyla akımın tekrar bir depolarizasyon oluşturabileceği bir sonraki boğuma kadar ilerler. Bu atlama işlemi (*sıçrayabilen iletkenlik*) miyelinsiz fiberlerdeki iletime göre daha hızlıdır, çünkü impuls çok daha yavaş olan kimyasal bir işlem ile sürekli aksiyon potansiyel oluşturmak yerine daha çok elektrik akımı olarak iletilir. Hatta iletimin kimyasal bölümlerinde (düğümlerde) dahi işlem miyelinsiz zarlara göre çok daha hızlıdır çünkü bu düğümler iyonlara 500 kat daha fazla geçirgendir.

22.5 Sinaps

Akson ve dendritin birleştiği bölge sinaps olarak isimlendirilir. Hidra gibi sinir ağlarına sahip omurgasızlarda akson ve dendritler birbirlerine, sinir impulsunun sinapsdan geçişi bir elektik olayı olacak şekilde bağlanırlar ve sinir impulsları ayırt etmeksizin her yönde iletilirler. Sonuç olarak sinir ağı uyarıldığında bir birlik olarak ateş alır. Özel fonksiyonları da beraberinde taşıyan kesintili nöral yolaklar bu hayvanlarda az ve basittir. Omurgalılarda sinapsın özgün niteliğinden dolayı, sinir impulsları genellikle tek yönde hareket ederler ve sinaptik kavşaklarda yollardan birini diğerine tercih etme eğilimindedirler.

Tipik bir memeli sinapsında (bk. Şekil 22.4), sinaptik bağlantıda genellikle 18-20 nanometre (nm) genişliğinde belirgin bir boşluk (*sinaptik çukur*) bulunur. Sinir impulsunun bu boşluktaki hareketi asetilkolin



Şekil 22.4 Memelilerde sinaps

lin (ACh), γ-aminobütirik asit (GABA) norepinefrin ve serotonin gibi nörotransmiterler tarafından aracılık edilen kimyasal olaylarla gerçekleşir.

Birçok *sinaptik topuzda* akson uçları çok sayıda nörotransmiterlerle dolu kese, *sinaptik vezikül* içerir. Aksiyon potansiyeli topuza ulaştığında topuzun presinaptik zarında bulunan voltaja hassas kalsiyum kanalları açılır ve içeriye Ca^{2+} akımına izin verir. Bu olay *calmodulin* enziminin etkisiyle mikrotübüllerin sinaptik veziküllere tutunmalarını ve sonra çekilerek presinaptik zarla kaynaşmalarını sağlar. Veziküller daha sonra parçalanarak nörotransmiterlerini sinaptik boşluğa bırakırlar. Boşlukta hızla difüze olan nörotransmiterler bitişik dendrit veya hücre gövdesinin postsinaptik zarında bulunan özel reseptörlere bağlanırlar. Eşik sayısına ulaşacak kadar reseptöre bağlanma gerçekleştiğinde, postsinaptik zarda bulunan sodyum ve potasyum kapıları açılarak pozitif iyonların içeri dolmasını sağlar, bu da nöronun iç tarafının negatifliğini arttırır. Elektrik potansiyelindeki bu değişiklik *uyarıcı postsinaptik potansiyel* (EPSP) olarak isimlendirilir. Bu olay tek başına alıcı nöronun aktivasyon eşiğini geçmesi için yeterli değildir. Buna rağmen bir seri impuls yeterli zaman aralığında tek bir topuzu uyarırsa bu impulsaların birleşmiş etkileri eşik değerini geçerek alıcı nöronun uyarılmasını ve yeni bir aksiyon potansiyelinin tetiklenmesini sağlayarak impulsu devam ettirir. Bu olay *zamana bağlı toplanma* (*temporal summation*) olarak isimlendirilir.

Alıcı nöronun eşiği birçok aksonun birleştirilmiş EPSP'sinin dendrit veya hücre gövdesini aynı anda uyarmasıyla ulaşılabilir. Bu olay *konuma bağlı toplanma* (*spatial summation*) olarak isimlendirilir.

Bazı nöronlar bitişik nöronu aktifleştirme yerine indirgeyen nörotransmiterler salgılayabilir. Bu nörotransmiterler (GABA'nın bunlardan biri olduğu düşünülmektedir) postsinaptik zarda bulunan klorid iyon kapılarının açılmasına sebep olur, bu da Cl^-'ın akarak nöronu hiperpolarize etmesini sağlar. Negatif polarizasyondaki bu artış *indirgeyici postsinaptik potansiyel* (*IPSP*) olarak isimlendirilir. Bu potansiyel EPSP'ye göre eksilticidir, yani nöronun ateşlenmesi için yerini tutabilecek kadar daha fazla sayıda EPSP oluşumuna ihtiyaç duyar. Tek bir dendrit ya da hücre gövdesine ulaşan binlerce *indirgeyici nöron* ve *uyarıcı nöron, organizmanın* sahip olabileceği kontrol permutasyonlarını oldukça arttırmaktadır.

ÖRNEK 1 Basit bir şekilde E motor nöronunun bir çocuğun nesneleri tutmasını sağladığını varsayalım. Ateşlenebilmesi için bu nöron A ve B nöronu tarafından oluşturulmuş EPSP'ye ihtiyaç duyacaktır. Fakat çocuğun şeker aşırmayı düşündüğünü varsayalım. İndirgeyici C nöronu (vicdanından kaynaklanan) IPSP oluşturabilir ve bu olay konumsal olarak toplanan A ve B nöronun oluşturduğu EPSP'leri düşürerek E motor nöronun ateşlenmesi için gerekli eşiğin altına indirecektir. Şayet bunlar ek olarak bir EPSP oluşturulmazsa (tatlıya düşkünlüğe sebep olan D nöronu diyelim) E motor nöronu ateşlenmeyecektir (ve çocuk şekeri aşırmayacaktır).

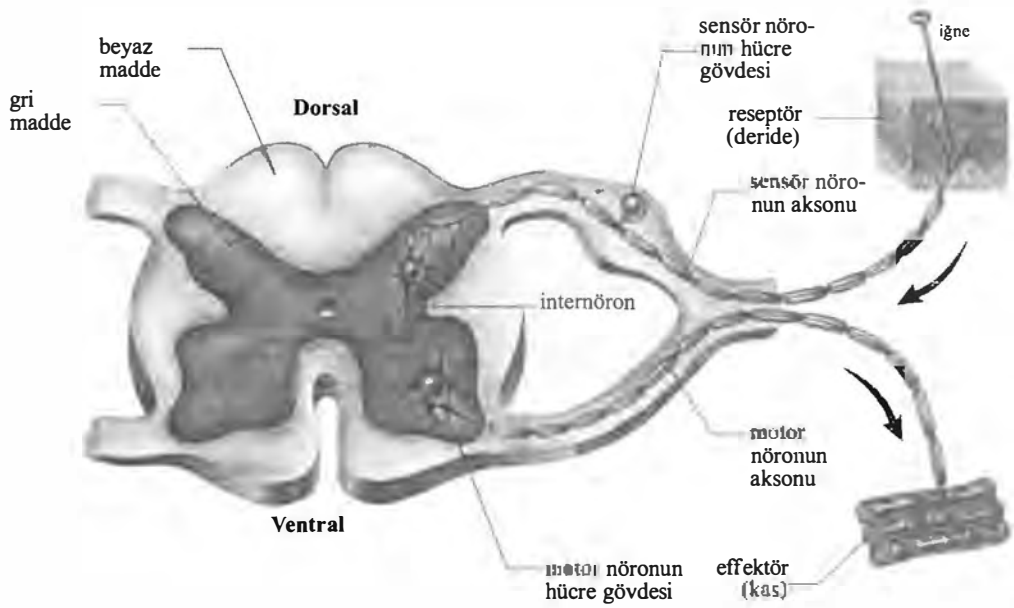
Alıcı nöronun sürekli rastgele ateşlemesini engellemek için, sinaptik nörotransmiter nötralize edilmelidir. Bu olay nörotransmiterin enzimlerle katabolize edilmesi yoluyla sağlanır ve nörotransmiterlerin postsinaptik zardaki reseptörlere tekrar bağlanması engellenmiş olur.

ÖRNEK 2 *Asetilkolinesteraz* asetilkolini asetik asit ve koline parçalar ve postsinaptik zarın tekrar uyarılmasını engeller. Kolin presinaptik zar tarafından alınarak *kolin asetiltransferaz* enzimi tarafından tekrar ACh'ye çevirilir.

Nöronlar diğer nöronlar dışında hücrelerle de iletişim halinde bulundukları için sinapslar sadece nöronlar arasında bulunmaz. Örneğin motor sinir (*motor son plaka)* ve *sarkolema veya zar fiberinin zar yüzeyi arasında* göreceli olarak daha basit bir sinaps bulunur. Nöromusküler bağlantılarda bulunan bu tip bağlantılar *uyarıcı sinaps* olarak isimlendirilir. Bu durumda nörotransmiter ACh'dır fakat nöron sinapslarındakinin aksine tek bir uyarı kası ateşlemeye yeterli ACh salınımına sebep olur.

22.6 Refleks Arkı

Nöron veya sinir hücresi sinir sisteminin *anatomik* birimi olarak kabul edilir. Refleks arkı ise sinir sisteminin *fonksiyonel* birimidir. Refleks belirli bir uyarana karşı verilmiş değişmeyen otomatik cevaptır.



Şekil 22.5 Refleks arkı. Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8. Basım, McGraw-Hill, 2004; The McGraw-Hill izni ile kullanılmıştır.

ÖRNEK 3 *Diz kapağı refleksinde* kuadriseps kasının tendonu dizkapağının (patella) altında sert bir atma yapar ve ayak birdenbire gerilir. Bu olay afferent bir nöronda oluşturulan bir impulsun omuriliğe taşınmasıyla gerçekleşir. Omurilikteki bulunan motor nöronun sinapsında oluşan impulsun o motor nöronun aksonundan ayağın gerici kasına uzanan taşınımı bu harekete sebep olur. Gerici kasın kasılması diz kapağı refleksini üretir.

Vücudun pozisyonunu sağlayan reflekslerin çoğu iki-nöron refleksidir. Vücudun bir kısmının acı verici veya tehlikeli bir durumdan kaçmasını sağlayan refleksler genellikle omurilikteki bir nöronun interpolasyonuna ihtiyaç duyar. Bunlar üç-nöron reflekslerdir.

Basit refleks arkı ismini aferent nöronun reseptöründen motor nöronun effektörüne doğru aldığı fiziksel yoldan alır. Refleksler vücudun uygun pozisyonunu sağlamaya, kan basıncını ayarlamaya ve organizmanın vücudunu çevresindeki tehdit eden şartlara karşı yönlendirmeye yarayan mekanizmalardır. Bu *gerici* (bağlantıdaki açıyı arttıran, ekstensör) veya *esnetici* (bağlantıdaki açıyı azaltan, fleksör) reflekslerin kaybı klinik olarak merkezi sinir sistemindeki hasarın belirlenmesinde kullanılabilmektedir.

22.7 Reseptörler ve Efektörler

Reseptörler

Reseptörler belirli çeşit uyarılara cevap vermek için yapılmış, duyusal sinirlerin modifiye dendritik uçlarıdır. Çoğu durumda reseptör duyusal sinirin ucu olmaktan biraz daha fazlasıdır; epidermisin veya çevreleyen dokuların içine gömülmüştür. Bazı durumlarda reseptör ayrıntıyla donatılmış bir algı organıdır, örneğin gözdeki *retina* veya ses dalgaları için reseptör olan kulaktaki *Corti organı* gibi.

Reseptörlerin özgünlüğü iki özelliğe bağlıdır. İlk olarak, her reseptör uyarıcısı için düşük bir *eşiğe* sahiptir. Eşik bir impuls oluşturabilmek için gerekli minimum kuvvette uyarıdır. İkinci olarak reseptör merkezi sinir sistemine uyarının kaynağına bakılmaksızın tek çeşit mesaj iletir. Bu *Müller'in özgün sinir enerjileri doktrini* olarak bilinir.

ÖRNEK 4 Gözde bulunan retina ışığa aşırı derecede hassastır, bu yüzden bu uyarı çeşidi için eşiği fazlasıyla düşüktür. Hızlı bir rüzgar ya da renkli bir çiçek gibi retinayı uyaran herhangi bir uyarı beyinin algılayıcı aygıtları tarafından bir ışık patlaması olarak tercüme edilir. Bu yüzden gözümüze yumruk yediğimizde yıldızları görürüz.

Reseptörler anatomik pozisyonlarına bağlı olarak üç ana grup altında sınıflandırılır. Derideki reseptörler çevreden doğrudan gelen uyarıları alırlar ve *eksteroreseptörler* olarak isimlendirilirler. Eksteroreseptörler acıyı ileten görece başkalaşmamış çıplak sinir uçlarından, göz, kulak, burun ve dil gibi tafsilatlı ve özgün reseptörlere kadar çeşitlilik gösterir. Parmak uçları gibi bazı yüzeylerde bazı oval yapılar bulunur ve bunlar ufak bir dokunuşu çok ağır basınçlardan ayırt edebilir.

İkinci grup reseptörler olan *proprioreseptörler* kas, tendon ve eklemleri çevreleyen bölgelerde bulunur. Bu reseptörler uyarıldığında gerilmiş yapıları orijinal durumlarına geri getiren impulslar oluşturur. Bu reseptörler vücudun duruşunun sağlanmasında önemli role sahiptir, vücudun ve parçalarının uzaydaki pozisyonunun algılanmasını da sağlar.

Üçüncü çeşit reseptörler olan *interoreseptörler* genellikle kan damarları ve birçok iç organının yüzeyinde biten boş sinir uçlarıdır. Akciğer, kalp, vb. homeostatik tepkileri kontrol eden çoğu refleks bu reseptörlerden kaynaklanır.

Efektörler

Efektörler refleks arkında son yapılardır veya asıl özgün tepkileri beraberinde getiren daha karmaşık sinir tepkileridir. Efektörler genellikle kasılmaları tepki oluşturan kaslar veya bir uyarı sonucu belirli bir madde salgılayan bezlerdir. Kesin konuşmak gerekirse efektörler gerçek nöral yapılar değillerdir.

ÖRNEK 5 Bir tek sinir impulsu motor son plağı kat ederek *motor ünitede* bulunan bütün fiberlerde bir kasılmaya sebep olur. Aynı anda kasılan motor ünitenin bütün kas fiberleri kasılma ünitesini oluşturur. Motor son plaktaki ana nörohümor asetilkolindir.

22.8 Duyu Organları

Bir organizma sürekli çevresi tarafından farklı form ve seviyelerde enerji ile bombardımana uğrar. Duyu organları çeşitli enerji formlarını sinir impulslarına çeviren güç çeviricilerdir. Hep ya da hiç prensibi ile çalışan diğer nöronlardan farklı olarak, duyu organları genellikle uyarının farklı seviyeleri ile yoğunluğu değişen, farklı seviyelerde ses, parlaklık ve ışık gibi uyarıları algılamaya izin veren üretici *potansiyeller* oluştururlar. Duyu organları olmasa organizmalar çevrelerinden habersiz olurlardı.

Işık

Görsel algılama basitçe ışığı karanlıktan ayırt etmekten (planaryalarda olduğu gibi), yırtıcı kuşların sahip olduğu aşırı keskin görüntülere kadar çeşitlilik göstermektedir. Yüksek omurgalılarda ışık (elektromanyetik spektrumun bir parçası) ön odaklanmanın olduğu saydam *korneadan göz küresine* girer. Daha sonra, giren ışık miktarını kontrol eden bir diyafram olan *iris* tarafından sarılmış olan *pupil* olarak isimlendirilen delikten geçer. Işık daha sonra *lens* tarafından asıl ışık reseptörlerinin bulunduğu (rod ve konlar) *retina* üstüne odaklanır. Rod ve konlar uyarıldığında retinada bulunan diğer iki sinir hücresine impulslar gönderirler; *bipolar* hücreler daha sonra *optik nöronlarla* sinaps oluştururlar. Retina boyunca bulunan optik nöronlar bir araya gelerek *optik siniri* oluştururlar. Omurgalılarda konlar renk algısını sağlarken rodlar öncelikli olarak gece görüşü ile ilgilidir.

Ses

Duyma titreşimleri algılamanın yollarından biridir. Titreşimleri algılamak için evrimleşmiş birçok reseptör basit algılayıcı tüylerden, omurgalıların kulaklarına kadar çeşitlilik göstermektedir. İnsanlarda titreşimler geniş ve etli *pinnadan* girerek *işitsel kanallar* boyunca ilerler ve *timpanik zara (kulak zarı)* çarparak titreş-

mesini başlatır. Timpanik zar, bitişik üç kemikten (sırasıyla çekiç, örs, üzengi) ilkine temas eder ve bu kemik, titreşimleri *kulak salyangozuna (koklea)* iletir. Koklea aslında iki açık ucu birbiri üstüne katlanmış sıvı dolu bir tüptür (bu iki tüp aslında bükülmüş ucundan katlanarak ona bir salyangoz kabuğu görüntüsü verir). Açık uçlar bir zarla kaplanmıştır, *oval pencere* ve yuvarlak pencere olarak isimlendirilirler. Üzengi oval pencereye temas eder ve sıvıdaki (*perilimp*) titreşimleri kokleaya iletir. Bu titreşimler kokleada bulunan *Corti organı* tarafından yakalanır. Bu yapı *basilar zarda* bulunan ve duyusal saçların jelatin yapıdaki *tektoriyal zarın* üstüne gömülü bulunduğu saç hücrelerine sahiptir. Duyu nöronların dendritleri bu saç hücrelerinde sona erer. Kokleadaki sıvının titreşimi basilar zarın hareket etmesine ve bu yollar saç hücrelerinin bükülerek jeneratör potansiyel oluşturmasına sebep olur. Bu olay, duyu nöronlarında impulsların tetiklenmesin sağlar ve bu impuls *koklear sinir* boyunca ilerleyerek beyine ulaşır.

Yer Çekimi ve Hareket

Vücut pozisyonu, hareketi ve dengesi iç kulakta bulunan *vestibüler aygıtlar –sakül(kesecik), utrikül (kırbacık) ve yarı çember kanalları-* tarafından sağlanır. Bunlardan ilk ikisi vücuda pozisyonunun yer çekimine göre nerede olduğunu söyler. Bu aygıtların her biri duvarlarında *makula* olarak isimlendirilen duyu bölgelerine sahiptir. Her bir makula, jelatin bir katmana gömülü bir kat saç hücresine sahiptir. Bu jelatinimsi katmanın üstünde *otokonya* olarak isimlendirilen kalsiyum karbonat granülleri yığın halinde bulunur. Bu yığının ağırlığı başın konumu değiştikçe jelatin katmanın kaymasına sebep olur. Bu kayma vestibüler sinirin yakınında bulunan (saç hücrelerinin yakınındaki hücreler sürekli ateşlenir, dinlenme durumundayken bile) saç hücrelerini uyararak impuls hızlarını değiştirir. Saç hücreleri birçok farklı açıda konumlandıklarından dolayı başın her pozisyonu farklı bir ateşleme deseni oluşturur.

Yarı çember kanallarında bulunan *ampullae* kanal içindeki sıvının başın hareketlerinden dolayı oluşan hareketini algılar. Her bir *ampulla* jelatinimsi dikiş yüksüğü şeklinde *kupula* içine gömülmüş, halka şeklinde, sıvı basınç yaptığında bükülerek impulslar oluşturan saç hücresine sahiptir. Üç yarı çember kanalı öyle uygun bir şekilde yerleştirilmiştir ki bütün uzaysal boyutlar temsil edilebilmektedir.

Tat ve Koku

Tat ve koku *kemoresöpterlere* dayanmaktadır. Tat dildeki *tat tomurcuklarında* yer alan saç hücreleri tarafından algılanır. Bu hücreler impulsların doğrudan beyine taşıyan duyu sinirlerine yakın durur ve onları uyarır. Aslında dilin farklı bölgelerine dağıtılmış dört çeşit tat tipi –tuzlu, tatlı, acı ve ekşi- olsa da birçok besin aynı anda bunların birçoğunu farklı yoğunluklarda uyararak tatların karışımını oluşturur.

Koku organları burunda *olfaktori epitelyumda* bulunur. Tat mekanizmasının aksine kokunun duyu organı nöronların epitelyum içine gömülü dendritleridir. Kokunun nasıl algılandığı kesin olarak bilinmemektedir. En çok kabul edilen teoriye göre molekülün kimyasal aktivitesi yerine şekli ve büyüklüğü kokuyu belirlemektedir. Bu teoriye göre yedi primer kokuya karşılık gelen yedi primer reseptör çeşidi vardır. Tatta olduğu gibi bu primer kokuların karışımı özgün kokular oluşturur.

Dokunma ve Basınç

Mekanoreseptörler balıklardaki *yanal çizgide* olduğu gibi uzaklık, dokunma ve basıncı algılar. İnsanlarda dokunma ikisi de deri yüzeyinde yer alan *Meissner cisimciği* ve *boş sinir uçları* tarafından algılanır. Acı da boş sinir uçlarının uyarılmasıyla oluşturulur. Tüyler diğer bir dokunma reseptörü çeşididir. Başlıca içerikleri olan keratinin kristal olması sebebiyle şekilleri değiştiğinde az miktarda elektrik vererek köklerine yakın bölgedeki sinirleri uyarırlar. Bu kristallere *piezoelektrik* denir. Paciniyen cisimciği deride daha derinde bulunur ve basıncı algılar.

Sıcak ve Soğuk

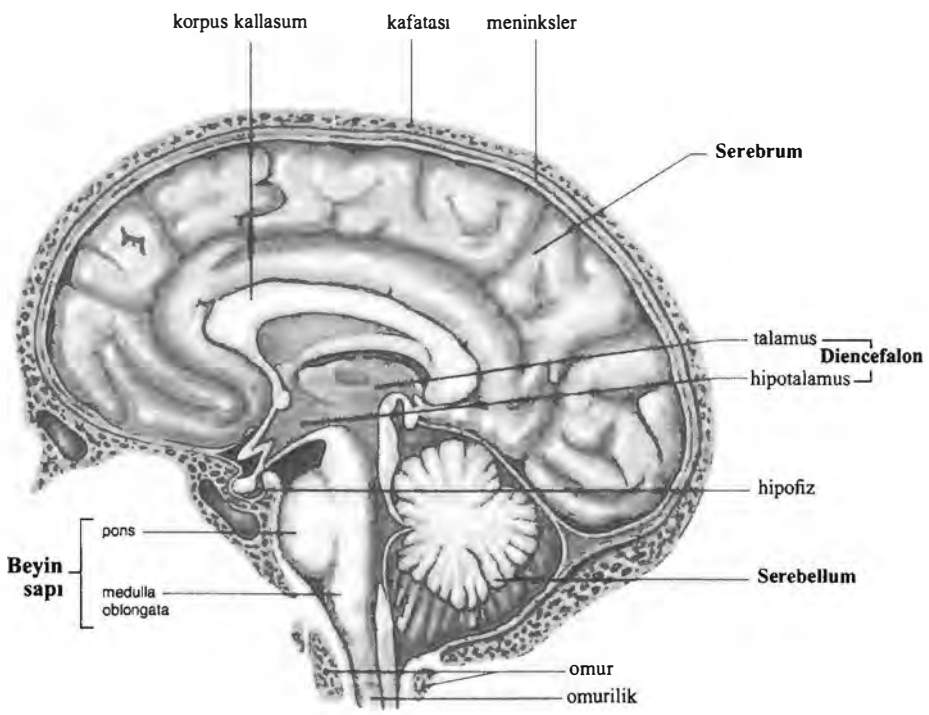
Sıcaklık reseptörleri (*termoreseptörler*) henüz iyi anlaşılamamıştır. İnsanlarda temel sıcaklık reseptörlerinin *boş sinir uçları*, *Ruffuni cisimciği* (sıcak) ve *Krause ampulü* (soğuk) olduğuna inanılmaktadır. Termoreseptörler sıcaklığı ölçmeyip sıcaklık değişikliğini ölçerler. Bu yüzden sıcaktan ılığa geçiş soğukluk olarak algılanabilir.

22.9 Beyin ve Omurilik

Beyin, kemikten yapılmış *kafatası* tarafından kaplanmış ve bununla birlikte üç adet *beyin zarı (meninkles)* ile korunmuştur. *Pia mater (beyin iç zarı)* en iç tarafta bulunur, beyni kaplar ve kan damarları yönünden zengindir. Pia mater beyine besin ve oksijen ulaştırır ve korur. *Beyin omuriliği sıvısı (serabrospinal sıvı, CSF)* pia mater ve orta katman olan *araknoid zar* arasındadır, bu sıvı tamponlama yapar, beyin ve omurga için iyon sağlar. En dış katman *dura mater* dayanıklıdır, lifli yapıdadır ve mekanik destek sağlar.

Bir omurgalı beyini (bk. Şekil 22.6) üç temel bölgeden oluşur: arka beyin, orta beyin ve ön beyin.

Arka beyin başlıca istemsiz mekanik olaylarla ilgilenir. Üç temel yapıdan oluşur (1) *medulla oblangata;* omuriliğin üstündedir, nefes alma, kan basıncı, kalp atım hızı gibi istemsiz işlemleri kontrol eden birçok merkezi içerir. Bu fonksiyonların birçoğu *nuclei* (nöral hücre gövdesi yığınları) tarafından düzenlenir. Beyin ve omurilik arasındaki bütün iletişim medulladan geçer. (2) *Pons (Varoli* köprüsü) medullanın üstünde bulunur, beyin ile omurilik arasında bulunan *tractlere* (boyuna miyelin fiberi yığınları) ve kafatası (*kraniyal*) sinirlerinden gelen tractlere (beyin ve çeşitli organlar arasında omurilikten geçmeyen 12 çift duyu, motor ve karışık sinir) sahiptir. Pons bunların yanında serebellumla beraber ön beyin fonksiyonlarını koordine eder. (3) *Serebellum* medullanın arkasında yer alır, denge ve kas koordinasyonunu kontrol eder.



Şekil 22.6 İnsan beyni (midsagittal düzlem kesiti) Kaynak: Sylvia S. Mader, Biology, 8. Basım, McGraw-Hill, 2004; The McGraw-Hill izni ile kullanılmıştır.

Orta beyin arka beyin ve ön beyin arasında yer alır ve ikisini birbirine bağlar. Orta beyin göz ve kulaktan gelen görsel ve işitsel bilgiyi ön beyine gönderilmeden önce işler ve ilkel omurgalılarda davranış motiflerinde rol alır.

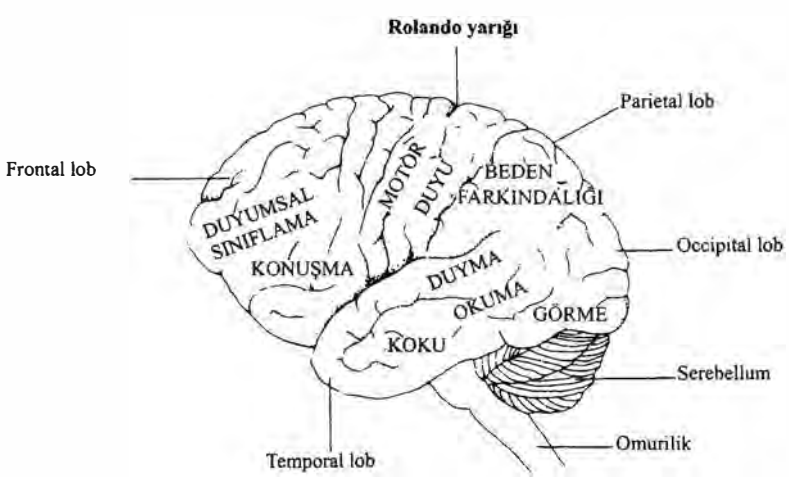
Ön beyini en çok gelişmiş canlı insanlardır. Daha önce ön beyinin ana yapılarından biri olan *hipotalamus*dan bahsetmiştik. Hormonal görevlerinin yanında hipotalamus kalp atış hızı, kan basıncı, vücut sıcaklığı gibi kritik parametreleri ve açlık, susuzluk, seks, öfke gibi temel dürtüleri kontrol eder.

Hipotalamusun hemen üstünde *talamus* bulunur. Talamus toplu olarak *vasal ganglia* olarak bilinen serebral merkezler serisinden biridir. Talamus beyinin birçok parçası ile duyu sistemleri ve serebrum arasında bağlantıyı oluşturur. Bunun yanı sıra ilkel duygu ve hislerin merkezidir.

Hem talamus hem de orta beyinde bulunan *retiküler (ağsı) oluşum*, merkezi bir dallanmış bölge şeklindedir ve duyu yollarının yükseldiği yollarla ilişki halindedir. Bu yapı belirtilen yollarda iletilen impulsları ayarlayarak canlanma veya uyanıklık gibi kontroller için yüksek kortikal bölgelere iletir. Tetikte durma ve dış uyarılara cevap verme yeteneğimiz büyük ölçüde bu retiküler oluşuma bağlıdır. Uyku beyin sapında bulunan medulla ve pons gibi bölgelerden etkilense de retiküler oluşum uykunun uzamasında müsaadekar bir rol oynar.

Talamus, hipotalamus ve serebral korteksin bir parçası *limbik sistemi* oluşturur. Limbik sistem bir set merkezden oluşur ve duygusal duruma bir nevi kaba ayar sağlar. Depresyon ve neşe bu bölgede meydana gelir. Sistemi oluşturan merkezler arasında *hipokampüs* (kısa süreli bellek için önemlidir), *amigdal* (sinir ile ilgilidir) ve korteksde bulunan *singulat girus* (singulat kıvrımı) bulunur. Koklama (olfaktori) sinir ve amigdal arasındaki yakınlık kokunun ruh hali ve duygular üstünde etkisi olduğunu düşündürmektedir. Limbik sistem aynı anda retiküler oluşum ile etkileşim içinde bulunarak organizmanın özgün şeylere ilgisini çekmesini sağlayabilir.

İnsanlarda ön beynin en büyük ve karmaşık parçası *serebrumdur.* Serebrum iki *yarımküreye* bölünmüştür, 15 milyar sinir hücresi, dendritten oluşan sıkı bir örtü ve beyaz miyelinli sinir fiberlerine sahip daha kalın bir iç katmanı kapsayan *boz maddeden* oluşan bir dış *kortekse* sahiptir. Her bir yarıküre 4 temel loba bölünmüştür (bk. Şekil 22.7). Arka tarafta görsel bilgiyi alıp analiz eden *oksipital lob* bulunur. Alt tarafta öncelikli olarak duyma ile ilgilenen *temporal lob* vardır. Ön tarafta konuşmadaki hareketlerde dahil hassas motor kontrolü düzenleyen ve gelen duyu uyartılarına karşı takas odası olarak görev yapan *frontal lob* bulunur. Temporal lobun üstünde ve frontal lobun arkasında derinin ilgili duyu organlarından uyartıları alan ve vücudun pozisyonunun farkındalığını sağlayan *parietal lob* bulunur.



Şekil 22.7 Serebrumun 4 lobu ve fonksiyonları.

Frontal ve parietal loblar başın üst noktasından aşağıya uzanan bir sırt (*Rolando fissürü*) tarafından bölünmüştür. Bu fissürün her biri göreceli olarak daha ince şeritlerden oluşur, yerleri frontal lobun motor bölgeleri ve parietal lobun duyu alanlarıdır. Bu şeritlerin birçok bölgesi vücudun belli bölgelerine karşılık gelecek halde hassas bir şekilde haritalanmıştır. Örneğin sağ parietal şeridin hangi özel bölgelerinin sol ayak bileği, diz, baş parmaktan duyusal bilgi aldığı ve sol frontal şeritlerin hangi segmentinin sağ kalça, bacak ve ayağı kontrol ettiği bilinmektedir. Göreceksiniz ki çoğu beyin fonksiyonunda belirtilen vücut tarafı ile kontrol eden beyin tarafı zıttır.

Her ne kadar beynin iki yarım küresinin serebrumu fonksiyonel olarak aynı olsa da, her biri bir derece özelleşmiştir. Örneğin konuşma ve analitik düşünme sol yarım kürede odaklanmışken uzaysal algı daha çok sağ yarım kürededir. El kullanım tercihi gibi bazı öğrenilmiş karakterler iki tarafta da merkezileşebilir ve kişisel deneyime bağlıdır. İki yarım küre birbiri ile ortada bulunan ve serebrumun bir tarafından edinilen bilginin öbür tarafına iletimine izin veren *korpus kallasum* yolu ile iletişim kurar.

Beyin sapında bulunan bölgeler doğumda kalıcı olarak oluşturulmuştur ve yeni bağlantılar (sinapslar) oluşturmak için limitli bir kapasiteye sahiptir. Fakat korteks bölgesinde bulunan nöronlar, özellikle de *nörokorteks* (en yakın zamanda evrimleşen bölge) yeni sinapsların oluşturulması konusunda oldukça değişme eğilimindedir. Beyne gelen birçok çeşit duyusal bilgi basitçe motor akışa kanalize edilmez. Bunu yerine bilgi, merkezi devreler içinde yansıtılır ve parietal lobdaki ortak bölgelerde saklanır. Bu işlemde yeni sinapslar oluşabilir. Bilginin saklanması sadece bir bölgeyi içermeyebilir. Bu yüzden temporal lobun duyma ve konuşma bölgeleri osipital lobun görme ile ilgili bölgeleri ile etkileşerek tek bir hafıza izi oluşturabilir. Hafıza çabuk oluşturulup hemen atılan *kısa süreli* şekilde olabileceği gibi, kalıcı bellek haline gelebilecek *uzun süreli hafıza* şeklinde de olabilir. Öğrenme genellikle uzun vadeli hafıza ile ilintilidir.

Öğrenme veya hafıza nükleik asitlerin oluşturulması gibi ekstranöral *engramları* da (özgün fiziksel iz) içerebilir. Birkaç on yıl önce ilkel omurgasızlarda öğrenmenin, bazı öğrenme deneyimlerinin özgün RNA'ların oluşması ile ilgili olduğu savunulmaktaydı. Hatta bu RNA'ların bir canlıya aktarımının, öğrenmenin o canlıya aktarımına sebep olacağı düşüncesi çoğu profesörü dehşete düşürüyordu. Yalnız bu konsept şu ana kadar ispat edilemedi.

Öğrenme nöral aygıtların edinilen deneyimle modifiye edilmesidir. Bu yeni sinapsların oluşturulması olarak ifade edilebileceği gibi mevcut sinapsların modifikasyonu veya yeni moleküllerin oluşturulması gibi değişiklikler de bu mekanizmanın bir parçası olabilir.

Omurilik (spinal kord) beyin sapından bele kadar uzanan kalın nöral bir yoldur. Beyinin kafatası kemikleri tarafından tamamen kapatıldığı gibi omurga (spinal kolon) tarafından nerdeyse tamamı kapatılmıştır.

Omurganın büyük bir kısmı duyu impulslarını beyine ileten yukarı çıkan yollar ve impulsları motor nöronlara ileten aşağı inen yolları içerir. Omurga muhtemelen birçok internöronları da işin içine katarak her kademede refleks merkezi olarak da görev yapar.

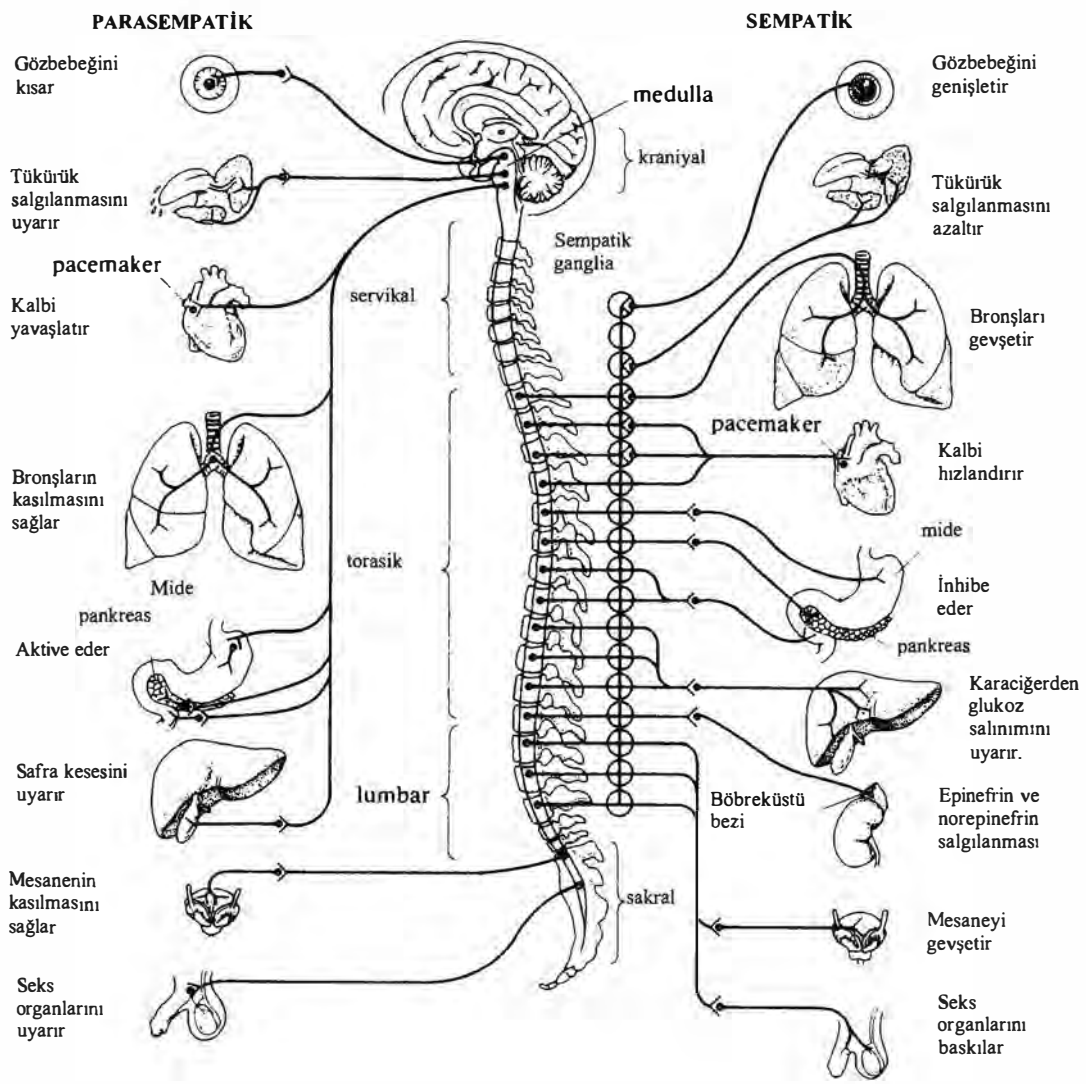
Beyinde boz madde dışarda ve bazal gangliada iç ak maddenin içinde yer alır. Omurgada ise boz madde H şekilli bir iç bölgede merkezi kanalla birlikte yer alır (bk. Şekil 22.5). Bu merkezi kanalın içinde bulunan serebrospinal sıvı beyin bünyesinde yer alan boşluklar olan *ventriküllerle* sürekli temas halindedir. Medulla oblangatadan uzanan ön beyin ventrikülü omuriliğin merkezi kanalı boyunca devam eder.

Omurilikte boz maddenin dorsal uzantılarında bulunan sinir hücreleri periferal sinir sistemindeki spinal sinirlerden gelen algı impulslarını işler. Bu sinir hücrelerinin gövdeleri aslında *dorsal* kök *ganglia* olarak da bilinen omuriliğin dış şişkinliklerinde yer alır. Boz maddenin *ventral boynuzunda (uzantı)* yer alan sinir hücreleri efektörlere giden motor impulsları işler. Her periferal sinir omurilikle olan bağlantısı öncesinde dorsal root ganglion ve ventral kökü içeren dorsal köke doğru çatallaşır (bk. Şekil 22.5). Çeperde bulunan sinir fiberleri hem duyu hem de motor fiberleri barındırır.

22.10 Otonomik Sinir Sistemi

Otonomik sinir sistemi (OSS) iki alt sisteme sahiptir (bk. Şekil 22.8). *Sempatik (sympathetic) sinir sistemi (SSS)* vücudu acil durumlar için hazırlar. "savaş ya da kaç" ile alakalı olan tepkiler ani ve toplu bir hareketlenmeyle tehlikeleri engeller. Kalp atışı güçlenir ve hızlanır, kan basıncı yükselir, kan şekeri düzeyi artar ve gövdedeki damarlarda bulunan kan kol ve bacaklardaki damarlara hareket ederek savaşma veya kaçmayı destekler. Buna karşılık *parasempatik sinir sistemi (PSS)* sakin bir halde bulunan organizmanın koruyucu fonksiyonlarının düzenini sağlar. Bu fonksiyonlar (yemek, seksüel aktivite, idrar çıkarma vb.) beraber bir şekilde değil teker teker açılır.

İki sistemde de efektör impuls merkezi sinir sisteminde motor nöronda başlar ve genellikle ikinci bir motor nörona aktarılır. Bu iki sinirin sinapsı ganglionda oluşur. SSS'de bu ganglialar omurilik boyunca uzanan bir zincir oluşturur; bazı ganglialar zincirin hemen dışında yer alan sinir ağındadır. Preganglionik fiberler genellikle kısa olurken iç organlara uzanan postganglionik fiberler daha uzundur. Bir tehlikenin algılanması



Şekil 22.8 Otonom sinir sistemi

durumunda zincir bir bütün olarak aktifleştirilir ve sinyaller bütün organlara yayılır. Şekil 22.8'de de açıkça görüldüğü gibi SSS servikal, torasik (göğüssel) ve lumbar (bel ile ilgili) bölgelerden doğarken, PSS sinirler fiberlerini merkezi sinir sisteminin kraniyal ve sarkal uçlarına doğru uzatırlar.

PSS için olan ganlia aslında hedef organın içinde bulunur, bunun tam aksine SSS'de ganglia merkezi bir zincir halindedir. PSS'nin bu merkez dışı anatomisi ayrık cevap verme stilini de destekler. Aktarıcı madde asetilkolindir (ACh). İlk olarak Otto Loewi PSS uyarılmasının kimyasal doğasını ispat etmiş ve Henry Dale bu maddenin ACh olduğunu göstermiştir. SSS'nin verdiği cevaplara aracılık eden norepinefrin sadece post-ganglionik fiber (genellikle senkronize bir şekilde aktifleşirler) uçları tarafından üretilmez bunun yanında genel dolaşıma norepinefrin ve epinefrin damlatan adrenal bezlerde de üretilir. SSS'nin mobilizasyonun üreten katekolaminlerin bu şekilde büyük çapta içeri akıtılmasıdır. Fakat şu unutulmamalıdır ki; iki sistem için de ganlionların sinapsında bulunan aktarıcı ACh'dir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

22.1. Nöron ve sinir arasındaki fark nedir?

Nöron hücre gövdesi, dallar şeklinde *dendritler* (genellikle impulsları hücre gövdesine getirir) ve bir tek *aksondan* (çoğu durumda impulsları hücre gövdesinden uzağa doğru taşır) oluşan tek sinir hücresidir. Nöron iletim fonksiyonunu yapmak için bir hayli özelleşse de daha az özelleşmiş ökaryotik hücrelerde bulunan organel düzenine sahiptir.

Sinirler birçok akson veya akson dendrit karışımından oluşturulmuş fiber demetleridir. Bu uzun uzantılar beyaz lifler şeklindedir. İmpulslar sinirler boyunca çevredeki reseptörlerden merkezi sinir sistemine ve oradan da tekrar efektörlere yolculuk ederler. Merkezi sinir sisteminin dışında *sinirler* olarak isimlendirilirken merkezi sinir sisteminde bulunan bu akson ve dendrit demetleri *bölge (trakt)* olarak isimlendirilir.

22.2. Omurgalı sinir sistemi omurgasızlarda görülen birçok evrimsel eğilimin zirveye yükselmiş ve bazı artı nitel farklılıklar oluşturmuş halidir. Tartışınız.

Omurgalıların karmaşık sinapsları sinir impulslarının tek yönlü olmasına ve belirli nöral devrelerin seçici ateşlenmesine izin vermektedir. Bu tip sinapslar özellikle de omurgalılarda görülen karmaşık ağlar, ilkel omurgasızlarda görülen sinir ağlarına göre çok daha fazla başkalaşıma izin vermiştir. Başkalaşım artan bir kompleksliğe ve birçok duyu organının gelişmesine izin vermiştir.

Nöral evrimdeki temel eğilim sinir sisteminin merkezileşmesidir. Artan bir şekilde birkaçı vücut boyunca uzanan periferal sinirler daha koordine olmuştur. Artan internöron sayısı birçok cevap varyasyonu oluşturmuştur. Sefalizasyon, kontrolü daha gelişmiş merkezi bir bölgede yoğunlaştırarak, beyin oluşumuna ve bu merkezi bölgede farklılaşmış özel alanların oluşmasına izin vermiştir. Omurgalılarda beyin omurgasızlara göre çok ileri derecede baskındır.

Omurgalı omuriliği, omurgasızlara hükmeden kordonlara göre çok farklıdır. Omurgalılarda tek, içi boş bir dorsal tüp halinde iken, halkalı solucan ve eklem bacaklı gibi omurgasızlarda çift, katı ve ventral kordon bulunur.

22.3. Aksiyon potansiyelin hep ya da hiç şeklinde olmasını sağlayan mekanizma nedir?

Aksiyon potansiyelin boyutu depolarize olan nöronun içine akan sodyum miktarı ile belirlenir. İçeri giren sodyum miktarı voltaja hassas kanallar tarafından belirlenir. Bu kanallar açıkken belirlenmiş bir geçirgenlik vardır ve sabit miktarda sodyum iyonu içeri nüfuz eder. Gücünden bağımsız, eşiğin üstünde herhangi bir uyaran aynı sonucu oluşturur ve kanalları açar. Bu kanallar her zaman yaklaşık olarak aynı miktarda Na^+'a izin verir ve sabit bir potansiyelde kapanarak bu potansiyelin üstünde potansiyel oluşturacak Na^+ akışına izin vermez.

22.4. Nöron zarlarında niçin iki adet Na^+ kanalı olduğu varsayılır?

Sodyum kanallarının Na^+ geçişine kapanması polarizasyonun iki basamağında gerçekleşir: dinlenme potansiyelinde (-60 mV) ve repolarizasyon pikinde (+40 mV). Bu çift modlu şablon iki farklı voltaja hassas iki farklı protein kanalını işaret etmektedir.

22.5. K^+ kapısı, Na^+ aktivasyon kapısı (Na^+ AK), Na^+ inaktivasyon kapısının (Na^+ IK) dinlenme, uyarılma ve depolarizasyon sonrası pikdeki pozisyonlarını gösteren bir tablo oluşturunuz. "A" açık bir kapıyı "K" kapalı bir kapıyı temsil etsin.

	K^+	Na^+ AK	Na^+ IK
Dinlenme	K	K	A
Uyarılma	K	A	A
Pik sonrası	A	A	K

22.6. Elektrik akımı ve nöral impulsların farkları metinde belirtilmiştir. Bunlar nelerdir ve sinirlerin hangi özellikleri bu farkları açıklar?

Elektrik akımında kaybedilmesine rağmen nöronlar boyunca ilerleyen aksiyon potansiyeller güçlerini kaybetmezler. Çünkü aksiyon potansiyel nöron boyunca tekrar oluşturularak enerjetik açıdan son anda bile ilk baştaki gibi olması sağlanır.

Miyelin kılıf omurgalılardaki birçok nöronda karakteristiktir, lipit olduğu için yalıtkandır ve elektriği iletememelidir. Buna rağmen elektrik akımında olmayan bir şekilde nöral impuls izole akson boyunca iletilir; Ranvier nodları aksiyon potansiyelin sinir fiberi boyunca tekrar oluşturulmasını ve nodlarda oluşan aksiyon potansiyellerin bir sonraki noda atlayarak yeni bir aksiyon potansiyeli oluşturmasına izin verir.

22.7. Hızın yanı sıra sıçramalı iletimin miyelinsiz fiberlere kıyasla hangi avantajları olabilir?

Miyelinli fiberlerde daha az Na^+/K^+ pompasına ihtiyaç duyulur ve daha az enerji (5000 kat kadar daha az) ATP formunda kullanılır.

22.8. Yapılan deneyler memelilerdeki aksiyon potansiyelin her iki yönde de hareket edebildiğini göstermiştir. Buna rağmen sinir impulslar neden tek yönde hareket eder?

Sinapslarda nörotransmiterler çukurun yalnız bir tarafından üretilir ve salınırlar. Bu yüzden sinir impulslarının mekanizması sadece bir yönde bulunur. Bir nöronda bir impuls her iki yönde de hareket edebilir fakat sadece hücre gövdesi ve dendritten aksona gidenler bir sonraki nörona aktarılabilir. Bu nedenle sinapslar impulsların tek yönde hareket etmesini sağlayan bir kapakçık olarak görev yaparlar.

22.9. Zamana bağlı ve konuma bağlı toplanma arasındaki fark nedir?

Zamana bağlı toplanmada postsinaptik nöron bir tek sinaptik topuz tarafından ateşlenir. Presinaptik topuzun tek ateşlemesi her ne kadar bitişik nöronun ateşlenmesi için yeterli transmiter salınımına sebep olmasa da, topuz kısa bir zamanda tekrarlanarak ateşlenirse bitişik nöronun ateşlenebilmesi için yeterli nörotransmiter salınımını sağlayabilir.

Konuma bağlı toplanmada bitişik nöronu ateşlemek için gerekli nörotransmiter bir topuz tarafından birikerek kısa bir süre zarfında değil de birçok topuzun aynı anda kısa miktarda nörotransmiteri salması ile gerçekleşir.

22.10. Organofosfatlar gibi bazı insektisitler asetilkolinesteraz gibi enzimleri baskılayarak çalışırlar. Bunların etkinlikleri neden kaynaklanmaktadır?

Asetilkolinesteraz gibi enzimler uyarıcı postsinaptik potansiyel oluşturmaya yarayan nörotranmiterleri parçalarlar. Bu enzimlerin yokluğunda bastırılmayan nörotransmiter postsinaptik nöron veya kası ateşlemeye veya organize olmayan bir şekilde ateşlemeye devam eder. Bu yüzden organofosfatları soluyan böcekler nörotransmiterleri katabolize edildiği için kas kontrolünü kaybederek ölürler.

22.11. Duyu organları görme, duyma, tatma, koklama, denge gibi farklı hisler için bir hayli özelleşmiş algılayıcı reseptörlerdir, buna rağmen aslında tamamen aynı sinir impulslarını iletirler. Benzer impulsları kullanarak bu kadar farklı algı nasıl sağlanmaktadır?

durumunda zincir bir bütün olarak aktifleştirilir ve sinyaller bütün organlara yayılır. Şekil 22.8'de de açıkça görüldüğü gibi SSS servikal, torasik (göğüssel) ve lumbar (bel ile ilgili) bölgelerden doğarken, PSS sinirler fiberlerini merkezi sinir sisteminin kraniyal ve sarkal uçlarına doğru uzatırlar.

PSS için olan ganlia aslında hedef organın içinde bulunur, bunun tam aksine SSS'de ganglia merkezi bir zincir halindedir. PSS'nin bu merkez dışı anatomisi ayrık cevap verme stilini de destekler. Aktarıcı madde asetilkolindir (ACh). İlk olarak Otto Loewi PSS uyarılmasının kimyasal doğasını ispat etmiş ve Henry Dale bu maddenin ACh olduğunu göstermiştir. SSS'nin verdiği cevaplara aracılık eden norepinefrin sadece post-ganglionik fiber (genellikle senkronize bir şekilde aktifleşirler) uçları tarafından üretilmez bunun yanında genel dolaşıma norepinefrin ve epinefrin damlatan adrenal bezlerde de üretilir. SSS'nin mobilizasyonun üreten katekolaminlerin bu şekilde büyük çapta içeri akıtılmasıdır. Fakat şu unutulmamalıdır ki; iki sistem için de ganlionların sinapsında bulunan aktarıcı ACh'dir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

22.1. Nöron ve sinir arasındaki fark nedir?

Nöron hücre gövdesi, dallar şeklinde *dendritler* (genellikle impulsları hücre gövdesine getirir) ve bir tek *aksondan* (çoğu durumda impulsları hücre gövdesinden uzağa doğru taşır) oluşan tek sinir hücresidir. Nöron iletim fonksiyonunu yapmak için bir hayli özelleşse de daha az özelleşmiş ökaryotik hücrelerde bulunan organel düzenine sahiptir.

Sinirler birçok akson veya akson dendrit karışımından oluşturulmuş fiber demetleridir. Bu uzun uzantılar beyaz lifler şeklindedir. İmpulslar sinirler boyunca çevredeki reseptörlerden merkezi sinir sistemine ve oradan da tekrar efektörlere yolculuk ederler. Merkezi sinir sisteminin dışında *sinirler* olarak isimlendirilirken merkezi sinir sisteminde bulunan bu akson ve dendrit demetleri *bölge (trakt)* olarak isimlendirilir.

22.2. Omurgalı sinir sistemi omurgasızlarda görülen birçok evrimsel eğilimin zirveye yükselmiş ve bazı artı nitel farklılıklar oluşturmuş halidir. Tartışınız.

Omurgalıların karmaşık sinapsları sinir impulslarının tek yönlü olmasına ve belirli nöral devrelerin seçici ateşlenmesine izin vermektedir. Bu tip sinapslar özellikle de omurgalılarda görülen karmaşık ağlar, ilkel omurgasızlarda görülen sinir ağlarına göre çok daha fazla başkalaşıma izin vermiştir. Başkalaşım artan bir kompleksliğe ve birçok duyu organının gelişmesine izin vermiştir.

Nöral evrimdeki temel eğilim sinir sisteminin merkezileşmesidir. Artan bir şekilde birkaçı vücut boyunca uzanan periferal sinirler daha koordine olmuştur. Artan internöron sayısı birçok cevap varyasyonu oluşturmuştur. Sefalizasyon, kontrolü daha gelişmiş merkezi bir bölgede yoğunlaştırarak, beyin oluşumuna ve bu merkezi bölgede farklılaşmış özel alanların oluşmasına izin vermiştir. Omurgalılarda beyin omurgasızlara göre çok ileri derecede baskındır.

Omurgalı omuriliği, omurgasızlara hükmeden kordonlara göre çok farklıdır. Omurgalılarda tek, içi boş bir dorsal tüp halinde iken, halkalı solucan ve eklem bacaklı gibi omurgasızlarda çift, katı ve ventral kordon bulunur.

22.3. Aksiyon potansiyelin hep ya da hiç şeklinde olmasını sağlayan mekanizma nedir?

Aksiyon potansiyelin boyutu depolarize olan nöronun içine akan sodyum miktarı ile belirlenir. İçeri giren sodyum miktarı voltaja hassas kanallar tarafından belirlenir. Bu kanallar açıkken belirlenmiş bir geçirgenlik vardır ve sabit miktarda sodyum iyonu içeri nüfuz eder. Gücünden bağımsız, eşiğin üstünde herhangi bir uyaran aynı sonucu oluşturur ve kanalları açar. Bu kanallar her zaman yaklaşık olarak aynı miktarda Na^+'a izin verir ve sabit bir potansiyelde kapanarak bu potansiyelin üstünde potansiyel oluşturacak Na^+ akışına izin vermez.

22.4. Nöron zarlarında niçin iki adet Na^+ kanalı olduğu varsayılır?

Sodyum kanallarının Na^+ geçişine kapanması polarizasyonun iki basamağında gerçekleşir: dinlenme potansiyelinde (-60 mV) ve repolarizasyon pikinde (+40 mV). Bu çift modlu şablon iki farklı voltaja hassas iki farklı protein kanalını işaret etmektedir.

22.5. K^+ kapısı, Na^+ aktivasyon kapısı (Na^+ AK), Na^+ inaktivasyon kapısının (Na^+ IK) dinlenme, uyarılma ve depolarizasyon sonrası pikdeki pozisyonlarını gösteren bir tablo oluşturunuz. "A" açık bir kapıyı "K" kapalı bir kapıyı temsil etsin.

	K^+	Na^+ AK	Na^+ IK
Dinlenme	K	K	A
Uyarılma	K	A	A
Pik sonrası	A	A	K

22.6. Elektrik akımı ve nöral impulsların farkları metinde belirtilmiştir. Bunlar nelerdir ve sinirlerin hangi özellikleri bu farkları açıklar?

Elektrik akımında kaybedilmesine rağmen nöronlar boyunca ilerleyen aksiyon potansiyeller güçlerini kaybetmezler. Çünkü aksiyon potansiyel nöron boyunca tekrar oluşturularak enerjetik açıdan son anda bile ilk baştaki gibi olması sağlanır.

Miyelin kılıf omurgalılardaki birçok nöronda karakteristiktir, lipit olduğu için yalıtkandır ve elektriği iletememelidir. Buna rağmen elektrik akımında olmayan bir şekilde nöral impuls izole akson boyunca iletilir; Ranvier nodları aksiyon potansiyelin sinir fiberi boyunca tekrar oluşturulmasını ve nodlarda oluşan aksiyon potansiyellerin bir sonraki noda atlayarak yeni bir aksiyon potansiyeli oluşturmasına izin verir.

22.7. Hızın yanı sıra sıçramalı iletimin miyelinsiz fiberlere kıyasla hangi avantajları olabilir?

Miyelinli fiberlerde daha az Na^+/K^+ pompasına ihtiyaç duyulur ve daha az enerji (5000 kat kadar daha az) ATP formunda kullanılır.

22.8. Yapılan deneyler memelilerdeki aksiyon potansiyelin her iki yönde de hareket edebildiğini göstermiştir. Buna rağmen sinir impulslar neden tek yönde hareket eder?

Sinapslarda nörotransmiterler çukurun yalnız bir tarafından üretilir ve salınırlar. Bu yüzden sinir impulslarının mekanizması sadece bir yönde bulunur. Bir nöronda bir impuls her iki yönde de hareket edebilir fakat sadece hücre gövdesi ve dendritten aksona gidenler bir sonraki nörona aktarılabilir. Bu nedenle sinapslar impulsların tek yönde hareket etmesini sağlayan bir kapakçık olarak görev yaparlar.

22.9. Zamana bağlı ve konuma bağlı toplanma arasındaki fark nedir?

Zamana bağlı toplanmada postsinaptik nöron bir tek sinaptik topuz tarafından ateşlenir. Presinaptik topuzun tek ateşlemesi her ne kadar bitişik nöronun ateşlenmesi için yeterli transmiter salınımına sebep olmasa da, topuz kısa bir zamanda tekrarlanarak ateşlenirse bitişik nöronun ateşlenebilmesi için yeterli nörotransmiter salınımını sağlayabilir.

Konuma bağlı toplanmada bitişik nöronu ateşlemek için gerekli nörotransmiter bir topuz tarafından birikerek kısa bir süre zarfında değil de birçok topuzun aynı anda kısa miktarda nörotransmiteri salması ile gerçekleşir.

22.10. Organofosfatlar gibi bazı insektisitler asetilkolinesteraz gibi enzimleri baskılayarak çalışırlar. Bunların etkinlikleri neden kaynaklanmaktadır?

Asetilkolinesteraz gibi enzimler uyarıcı postsinaptik potansiyel oluşturmaya yarayan nörotranmiterleri parçalarlar. Bu enzimlerin yokluğunda bastırılmayan nörotransmiter postsinaptik nöron veya kası ateşlemeye veya organize olmayan bir şekilde ateşlemeye devam eder. Bu yüzden organofosfatları soluyan böcekler nörotransmiterleri katabolize edildiği için kas kontrolünü kaybederek ölürler.

22.11. Duyu organları görme, duyma, tatma, koklama, denge gibi farklı hisler için bir hayli özelleşmiş algılayıcı reseptörlerdir, buna rağmen aslında tamamen aynı sinir impulslarını iletirler. Benzer impulsları kullanarak bu kadar farklı algı nasıl sağlanmaktadır?

Aslında özdeş impulslar tercüme için beynin farklı bölgelerine giderler. Algılamanın çeşitliliğini sağlayan aslında impulsun iç doğası değil, son varış yeridir.

22.12. Serebrumun temel fonksiyonları nedir?

Kompleks işbirlikleri, dil ve konuşma, konumsal algılama, analitik düşünme, seziş, hafıza ve hassas motor kontrol.

22.13. İnsan beyni hakkında verilen bilgilere göre hangi parça en çok, hangi parça en az değişmiştir.

Serebellum fazlasıyla büyüse de arka beyin erken dönemlere göre çok fazla evrimleşmemiştir. Büyük olasılıkla bunun sebebi nefes alma, kalp atımı gibi düşünmeden yapılan fonksiyonları yönettiği ve bu özelliklerin gelişmiş omurgalıların yanı sıra ilkel omurgalılarda da zorunlu olması nedeni ile evrimsel deneylere izin vermemesidir.

Buna karşın serebrum ön beyinde koku için özelleşmiş bir çift şişkinlik olarak başlamıştır. Bu ilkel "koku beyini" insanlarda görünen karmaşık organa evrimleşmiştir.

22.14. Sizce Amerikan Hava Kuvvetleri neden retiküler oluşumla ilgilenmektedir?

Ordunun retiküler oluşumla ilgilenmesinin sebebi personelinin görev sırasında uyanıklığını sağlamaya çalışmasıdır. Süpersonik hava araçlarını kullanan, eksiksiz bir dikkatin ölüm kalım meselesi olduğu pilotlar için bu çok önemlidir.

Serotoninin sakinlik ve düşük bilinç düzeyine yol açan biyojenik bir amin olduğuna dair kayda değer kanıtlar bulunmaktadır. Endorfin ve enkefalinler de duygusal uyarılmayı dolaylı olarak azaltabilirler. Bu maddeler morfin ve diğer afyon ürünleri gibi endojenik opiatlar olarak etki edebilirler.

22.15. Bir doku içindeki aktiviteye elektrik aktivitesindeki değişiklik eşlik eder. Eğer kafatasına elektrik kontakları yerleştirilir ve yük vücuttaki referans noktaları ile karşılaştırılırsa, beyinin elektrik yükleri şemalandırılabilir. *Elektroensefolografi* bu şablonları ölçerek *elektroensefologram (EEG)* olarak kaydeder. Büyük olasılıkla beyin dalgalarının kaydedilmiş şablonları farklı fonksiyonları yansıtır fakat bu aktivitelerle arasındaki ilişki çok net değildir. Göreceli olarak daha yavaş ve düzenli dalga şablonu nörolojik açıdan zarar görmemiş sakin durumdaki insanlarda görülür. Bu dalgalar *alfa dalgaları* olarak bilinir. Bir düşünce oluştuğunda veya bir problem ele alındığında dalga şablonu hızlı, düzensiz düşük değerde sinyallere dönüşür. Bu sinyaller *beta dalgaları* olarak adlandırılır. Uyku halinde çok yavaş ve senkronize dalga şablonları ortaya çıkar. Bunlar *delta dalgalıdır.* EEG klinik olarak nasıl kullanılabilir?

EEG bir anormalliğin doğasını karakterize etmek ve beyindeki yerini belirlemek için kullanılabilir. Örneğin petit mal, grand mal ve fokal epilepsiden her biri ayırt edici beyin dalgaları oluştururlar. Bazı psikopatoloji de EEG şablon karakteristikleri ile teşhis edilebilir. Beyin tümörleri genellikle elektriksel aktiviteyi bloklayarak veya daha çok tümör bölgesinde aşırı uyarılmaya yol açarak şablonları etkiler. EEG elektrotlarının kafatasında farklı noktalara yerleştirilerek karşılaştırılmasıyla nörologlar anormal aktiviteyi belirleyip tümörün yerini belirleyebilir.

22.16. Sempatik ve parasempatik sinir sistemi genellikle aynı organa hizmet edip aynı aksiyon potansiyelleri oluştururlar ancak buna rağmen vücutta farklı rollere sahiptir. Bu iki benzer sistemin farklı etkilerinin olduğu iki sistem tanımlayınız.

Sempatik sinir sistemi basitçe vücudu savaş ya da kaça hazırlar. Sonuç olarak birçok sistemi aynı anda aktifleştirmeli ve baskılamalıdır. Bu yoğun deşarjın gerekliliği ganglia ve ganglionik zincirin karşılıklı ilişkisine de yansır. Parasempatik sinir sistemi aslında doğrudan sempatik sinir sistemine bir dereceye kadar kafa tutar, genellikle bir seferde bütün sistem yerine sadece birkaç organı etkiler. Bu kesintili ya da toplu aktivasyon sinirlerin daha az birbirine bağlı doğasından kaynaklanmaktadır. Bu yüzden anatomik farklılıklar iki sistemin farklı şekilde cevap vermesine olanak sağlamaktadır.

Fizyolojik farklılıklar ayrıca bu iki ilgili sistemin farklı fonksiyonlarına da katkıda bulunur. Aynı aksiyon potansiyellere sahip olmalarına rağmen hedef organa kendilerine ait farklı nörotransmiterler salgılarlar. Sempatik sinir sistemi norepinefrin veya epinefrin salgılarken parasempatik sinir sistemi asetilkolin salgılar.

Bu nörotransmiterlerin farklı etkileri iki sistemin hedef organ üzerindeki etkilerinin farklı hatta zıt olmasına sebep olur.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

22.17. Hidralarda bulunan sinir ağları impuls akımlarında (*a*) nöronlara (*b*) dendritlere (*c*) bağlantılara (*d*) doğrultuya sahip değildir.

22.18. Halkalı solucanlar (*a*) dorsal (*b*) ventral (*c*) içi boş (*d*) K^+ geçirmeyen (*e*) hiçbiri sinir kordonuna sahiptir.

22.19. Pre ve postsinaptik zarlar arasında bulunan yarık hangi çeşit sinapslar arasında daha geniştir? (*a*) elektirik sinapsı (*b*) kimyasal sinaps

22.20. Impulslar miyelinli sinirlerde çok daha hızlı hareket ederler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.21. Dinlenme potansiyeli çoğunlukla sodyum pompası tarafından sağlanır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.22. Bütün glial dokular Schwann hücrelerini içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.23. Hem sinir impulsunun akson boyunca oluşturulmasında hem de sinapsdan aktarılmasında depolarizasyon görülür.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.24. Aksiyon potansiyeli hep ya da hiç prensibine uyar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.25. Kalın aksonlar impulsları incelere göre daha yavaş iletirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.26. Sıçrayan kondüksiyon Ranvier nodlarına sahip sinir fiberleri ile ilgilidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.27. Omurgalılarda bulunan miyelin kılıfı elektrik akımını iyi iletir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

22.28. Kolon **A**'daki tanımlarla kolon **B**'deki maddeleri eşleştiriniz.

A	B
1. Acıyı düşüren nöropeptid	(a) Asetilkolinesteraz
2. Etki olarak opiuma benzer	(b) Sinaptik kese
3. Sinaptik zarın tekrar şarjına yardımcı	(c) Norepinefrin
4. Nörotransmiter kaynağı	(d) Endorfin
5. Sempatik sinirlerden salınır	
6. Presinaptik zarlarla kaynaşır	
7. Adrenal bezlerde üretilir	

22.29. *Kürar* ACh reseptörüne bağlanarak bu nöroreseptoörün alışılmış fizyolojik işini yapmasını engelleyen bir ok zehridir. Kürarın muhtemel etkisi (*a*) düşük nabız (*b*) sinir iletiminde artış (*c*) paraliz (*d*) artan öğrenmedir.

22.30. Hipotalamus (*a*) arka beyinin (*b*) orta beyinin (*c*) ön beyinin (*d*) omuriliğin bir parçasıdır.

CEVAPLAR

22.17 (*d*)
22.18 (*b*)
22.19 (*b*)
22.20 (*a*)
22.21 (*a*)
22.22 (*b*)
22.23 (*a*)
22.24 (*a*)
22.25 (*b*)
22.26 (*a*)
22.27 (*b*)
22.28 1—(*d*); 2—(*d*); 3—(*a*); 4—(*b*); 5—(*c*); 6—(*b*); 7—(*c*)
22.29 (*c*)
22.30 (*c*)

BÖLÜM 23

İskelet-Kas Sistemi: Destek ve Hareket

Kemikli iskelet omurgalıların yapısal ana sistemidir. Vücudumuzdaki en büyük organ olan deri ile iş birliği içinde organizmanın temel formunu ve şeklini belirler. Desteğin mekanik işlevinin yanı sıra, iskelet sistemi aynı zamanda vücut içinde bulunan hassas organları *koruma* aracı olarak da hizmet vermektedir. Kas sistemi ile bağlantılı olarak *vücut hareketliliğini* sağlar. Bireysel kemikler veya kemik oluşumları uygun şekilde yerleştirilmiş kaslar yardımıyla kaldıraç gibi çalışırlar. Özel kasların kasılmaları bacakların veya vücut parçalarının hareketini oluşturur.

23.1 Omurgasız Destek Sistemleri

Hidrostatik iskeletler

İlk omurgasızlarda destek sistemleri suyun ve ilgili sıvıların göreceli sıkıştırılamama özelliklerine bağlıydı. Bu tür *hidrostatik sistemler* günümüzde kaybolmamış, kas çevrili sıvı dolu boşluklardan oluşmaktadır.

ÖRNEK 1 Hidra ve benzeri boru şekilli sölenterler, yassı solucanlar ve hatta halkalı solucanların iç boşlukları, gastrovasküler oyuk (hidra ve planaryalar) ya da daha ayrıntılı sölom denilen hidrostatik iskelete örneklerdir. Mantıklı yerleştirilmiş kaslarla bu sıvı tüpün sıkışması, bir organizmanın şeklini değiştirebilir veya hareket ettirebilir. Vücudun segmentasyonu ve lokomotor işlemlerin devamı gibi daha ayrıntılı lokal yanıtları oluşturabilir. Hareketin özelleşmesi ve iyileştirilmesi kütikula tabakasının yumuşamasıyla gelişebilmektedir, çünkü sert kütikula toprak altında ilerleme ve yüzme için gerekli ileri-geri hareketi engelleyebilmektedir.

Dış iskelet

Eklembacaklıların dış iskeleti yapısal destek mekanizmaları içerisinde belirgin bir ilerleme olarak görülmektedir. Bir milyondan fazla türü olan böcekleri kapsayan eklembacaklılar şubesinin, karasal çevrede yaşayan en önemli topluluklar olduğu düşünülmektedir. Omurgalılar içerisinde sadece memeliler böcekler, örümcekler ve kırkayaklar gibi karasal ortamda hareket etmeye ayak uydurmuş canlılara rakip olmaktadır. Eklemli ayaklara sahip bu hayvanların dış iskeleti, bu hazır uyum için önemli bir rol oynar. Hemen hemen tüm durumlarda dış iskelet, yapısal destek ve alttaki yumuşak dokuları koruma görevine ilave olarak üzerindeki mumsu örtü sayesinde karasal ortamlarda canlının su kaybını engeller. Kaslar, iskeletin farklı bölümlerinde esnek eklemlere hareketi sağlamaya izin verecek şekilde bağlı bulunur. Dış iskelete sahip canlılarda kaslar, omurgalı iskeletinden farklı olarak iskeletin dış kısmından değil iç kısmından bağlanmaktadır.

23.2 Omurgalı İç-iskelet

Belki de omurgalıların en verimli destek sistemi kemik ve kıkırdaktan oluşan, vücudu çerçeveleyen, şekil veren, koruyan ve iç kafes olarak da bilinen iç iskelettir (endoskeleton) (Bölüm 4). İç iskelet aynı zamanda maksimum düzeyde karmaşık ve hızlı hareketler için potansiyel hareket kolları oluşturur. Vücudun yumuşak bölümleri çürüdükten sonra bile uzun süreler sağlam kalan kemikli iskelet, omurgalı hattının evrimsel tarihi hakkında önemli ipuçları vermektedir.

Yüzeysel olarak farklı omurgalı formlarının anatomik karşılaştırılması, tüm omurgalıların temel benzerliğini ve belirli kemikler için kemik-akrabalıklarını ortaya koymaktadır. Bu kemik akrabalıkları, omurgalıları ortak bir soyda sıralamada kullanılan güçlü argümanlar arasında yer almaktadır. Omurgalı canlı iç iskeletinin sağlamlığı ve kemik çerçevenin esnekliği, kemik bağlantı bölgelerindeki ya da eklemlerdeki hareket ile oluşmaktadır. Yetişkin insan iskeletinde bulunan 206 adet kemik (Şekil 23.1) kafatası kemiği, omurga ve göğüs kafesinden oluşan eksen-iskeletinde ya da kollar, bacaklar ve çerçeve kemiklerinde (pelvik ve pektoral) bulunan kemiklerden oluşan üyeler iskeletinde bulunur. Bu kemiklere aynı zamanda uzantılar da bağlanır. Bulundukları bölgeleri çevreledikleri için çerçeve kemikleri bu ismi almışlardır.

İskelet Gelişimi

Bütün iskeletler mezoderm kökenlidir. Gelişimin erken evrelerinde ektodermal kökenli nöral tüpün yanında, düzenli mozedermal blokları oluşmaya başlar. Somit olarak bilinen bu bloklar halkalı solucanlardan üst sınıf hayvan şubelerine kadar vücut planının segmentli yapısını yansıtır. Sert ama esnek bir çubuk olan mezodermal doku (notokord), nöral tüpün oluşmasına öncülük eder ve oluşmasını yönlendirir. Notokordun parçaları ve somitler omuriliğin kaplayıcı omurga kemiklerini oluşturmak için birleşirler. Mezodermal hücrelerin somitlere ve diğer mezodermal sırtlara dönüşümü, hemen hemen bütün eksen iskeletinin oluşmasını sağlar.

Mezoderm hücrelerinin ayrı bir kısmı, kafatasının koruyucu kemiklerini ve kulak kemikleri (*visceroeranium)* gibi küçük yapıların oluşmasını sağlar. Üyeler iskeleti, insanlarda birinci ayın sonunda gelişmeye başlayan ekstremite tomurcuklarından türetilmişlerdir. Bu ekstremite tomurcukları, tamamı ektodermden oluşan ince bir tabaka ile kaplı ve özelleşmemiş mezoderm hücrelerini bulunduran ve omurgalı bacaklarının habercisidir. Üye kemikleri başlangıçta kıkırdak olarak oluşur fakat kemik gelişiminin sonuna doğru kemikleşme tamamlanır.

İskelet Sistemi ve Homeostazi

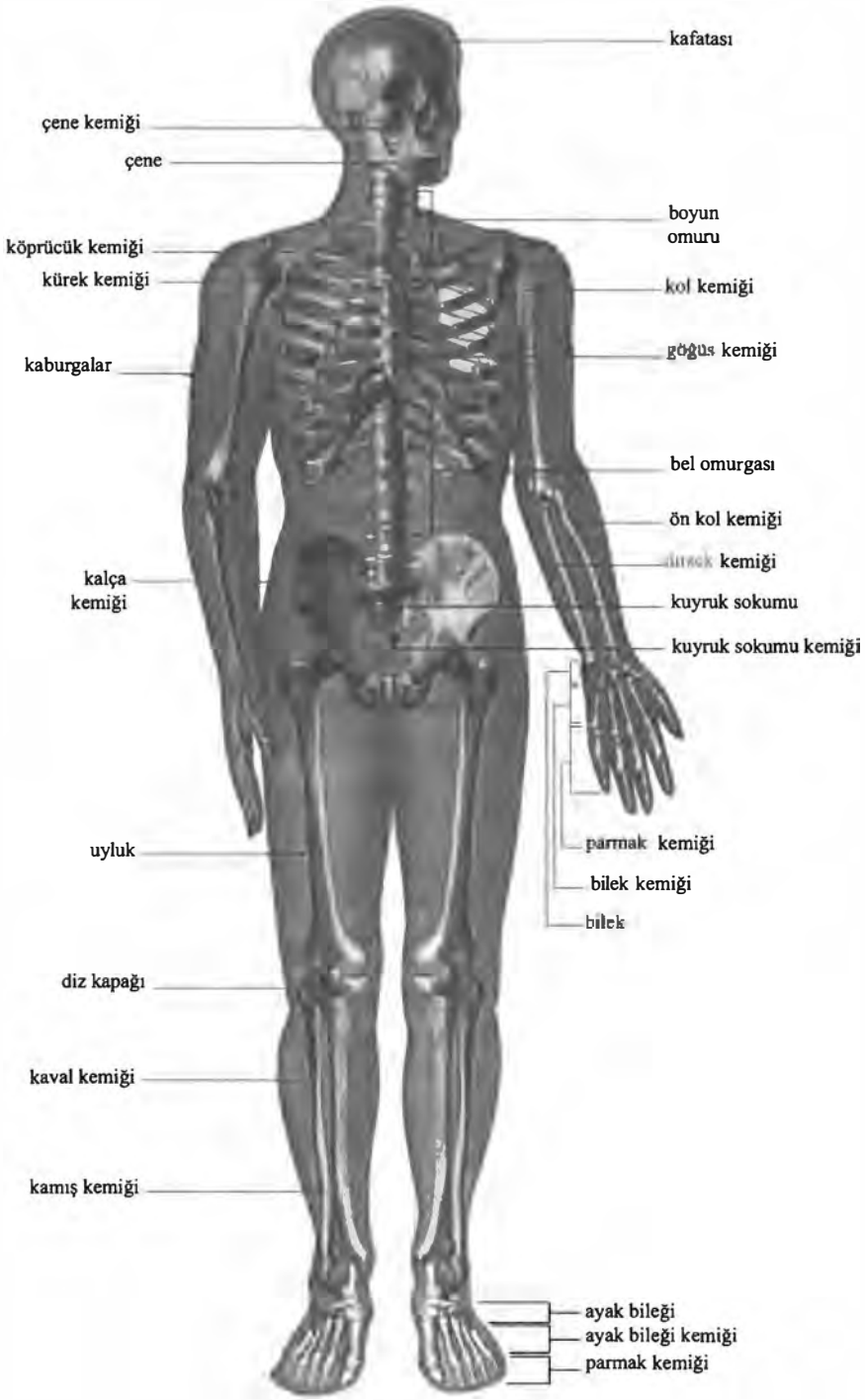
İskelet sistemi homeostazi görevini en az üç yolla gerçekleştirmektedir. Birincisi, çevresel değişikliklere karşı oluşturulan davranışsal tepkilerin oluşumu ile kurulan sabit durumdur. Bu tepkiler özellikle hareketi sağlayan iskelet-kas sistemine bağlıdır.

İkinci olarak; eritrositler ve kanın diğer şekilli elemanlarının uzun kemiklerin içerisinde bulunan yumuşak ve kırmızı kemik iliği tarafından oluşturulmasıdır. Kemik iliği deposundan dakikada 50 milyondan daha fazla kırmızı kan hücresi ve kırmızı kemik iliğinin *myeloid* dokusundan da lökosit ve kan pulcukları oluşmaktadır. Oluşan bu elemanların sabitliği kan yapıcı dokuların *eritropoietin* adı verilen hormona karşı oluşturulan yanıt ile devam etmektedir. Eritropoietin dokularda oksijen seviyesi düştüğü zaman kanda (böbreklerden salgılanan öncüller kullanılarak) oluşturulur.

Üçüncü olarak; iskelet sistemi dinamik olarak kalsiyum ve fosfor gibi ana minerallerin, aynı zamanda daha az sodyum, magnezyum ve mangan gibi minerallerin kandaki düzeylerini dengeler. Kemiklerdeki ve dişlerdeki bu minerallerin depo havuzları, adrenal korteks ve paratiroid bezinden salgılanan düzenleyici hormonlara cevap verirler.

Hareket

Beklenildiği gibi eksen iskeleti beyine, omuriliğe ve göğüsün yumuşak organlarına maksimum koruma sağlar. Ancak, çok harekete izin vermek için tasarlanmamıştır. Kafatasının ayrı kemikleri bağlantıları



Şekil 23.1 İnsan iskeleti: Kaynak: Sylvia S.Mader, Biology, 8. Basım, McGraw-Hill, 2004; McGraw-Hill şirketinin izni ile çoğaltılmıştır.

noktalarında hareketi sıfıra indirmek için sıkı ve dikiş benzeri yapılarla birbirlerine tutturulmuştur. Omurga, geriye eğilme-bükülme ile sınırlı hareket yeteneğine sahipken, göğüs kafesi ise kaburgalar arasında bulunan interkostal kaslar sayesinde dinlenme halinden içe ve dışa esneme yapabilmektedir. Ancak üyeler iskeleti,

eklemlerinde çok daha fazla esnekliğe sahiptir. Bu kemikler *ligament* adı verilen bağ dokuları ile birbirlerine bağlanır ve bu yapı birçok harekete, hatta bazen dönme hareketlerine bile izin vermektedir.

İskeletin hareketinden sorumlu kaslar kemiklere *tendon* adı verilen sıkı bağ doku ile bağlanmışlardır. Tendonlar aynı zamanda kasları da bir arada tutabilirler.

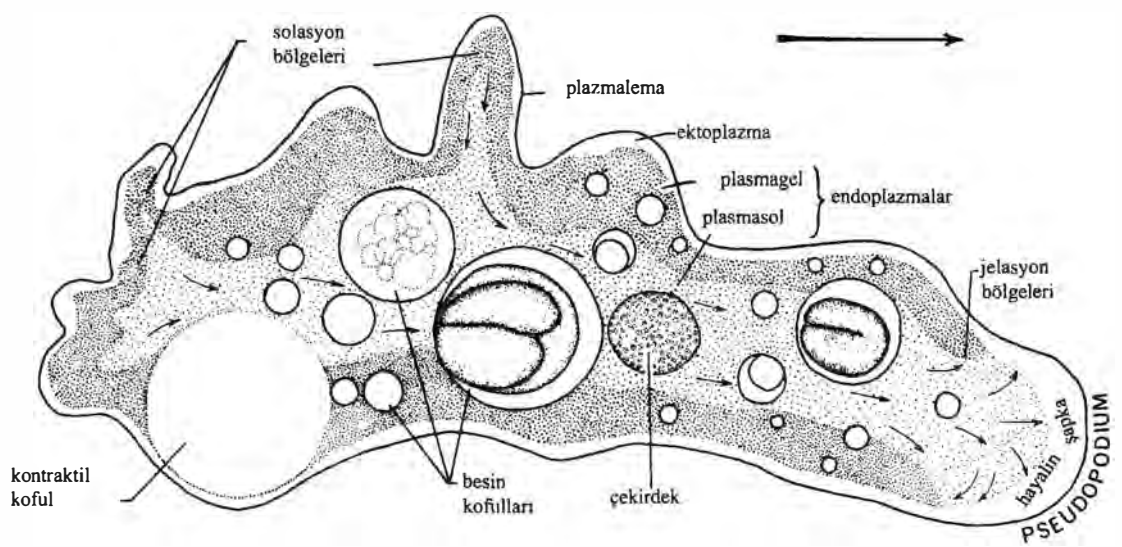
Kasılan bir kas ile oluşturulan hareketin sabit ve hareketli durumu bulunmaktadır. Nispeten sabit bir kemiğe kasın bağlanma noktası *başlangıç* olarak adlandırılır. Hareketli kemiğe bağlanma, *eklem* olarak bilinir. İskelet-kas-eklem hareketinin bir çeşidi basit menteşe hareketidir. İç kas kitlesinin kasılması eklemlerdeki açıyı azaltır ve bu hareket bükülme olarak bilinir. Kemiğin dış sınırında menteşe sisteminde bulunan kasların kasılması, eklemlerdeki açıyı yükseltir ve uzama olarak adlandırılır. Kalça, omuz ve diz eklemlerinde çok daha karmaşık hareketler meydana gelmektedir.

Bütün kaslar etkilerini kasılma ile oluştururlar. Eklemlerdeki karşıt hareketler, antagonist olarak çalışan ve birbirlerinin hareketlerini karşıtlayan kas çiftlerinin kasılması ile meydana gelmektedir.

ÖRNEK 2 Pazı kası (biceps), ön kol kemiği ve kürek kemiği (skapula) çevresinde konumlanmış bir kas çeşididir. Kasılması ön kolun esnemesine neden olur (üst kola daha yakın hale gelir). Pazı kasının tam altında bulunan kas (triceps), üst kol kemiğinden (humerus) köken alır ve eklemin ilerisinde yer alan alt kol kemiğine (ulna) uzantılar gönderir. Bu kasın kasılması, alt kol kemiğinin uzamasına neden olur. Biceps ve triceps birbirlerine antagonist olarak çalışan ve kolun ön kısmının pozisyonunu düzenleyen kas çiftidir. Bu iki kas, birbirlerine zıt doğal etkilerine rağmen her ikisi de kasılma oluşturmaktadır.

23.3 Omurgalı Kasının Anatomisi ve Fizyolojisi

İç ve dış hareket kabiliyeti hayvanlar için ayırt edici bir özelliktir. Hazır yemekleri elde etmekten farklı olarak basit ham maddelerden besin elde etme, organizmalar için gereklidir. Amiplerde hareket hücre içi sıvısının, sert sitoplazma dış tüpü boyunca akışı ile sağlanır (bk. Şekil 23.2). Hareket sırasında oluşan ve tekrar kaybolan uzantılara *pseudopod* ismi verilir. Bu hareket amipin göreceli olarak yavaş bir şekilde yüzey üzerinde yönlendirilmiş hareketini oluşturur ve aynı zamanda bakterileri kendi içerisine alan lökositlerde de görülmektedir. Çünkü lökositin gelişmiş pseudopodları, dış objeleri çevrelemek için kullanılabilmektedir. Sil ve kamçıların kürek gibi hareket ettirilmesi (bk. Bölüm 4) hayvan hücreleri için ikinci bir hareket



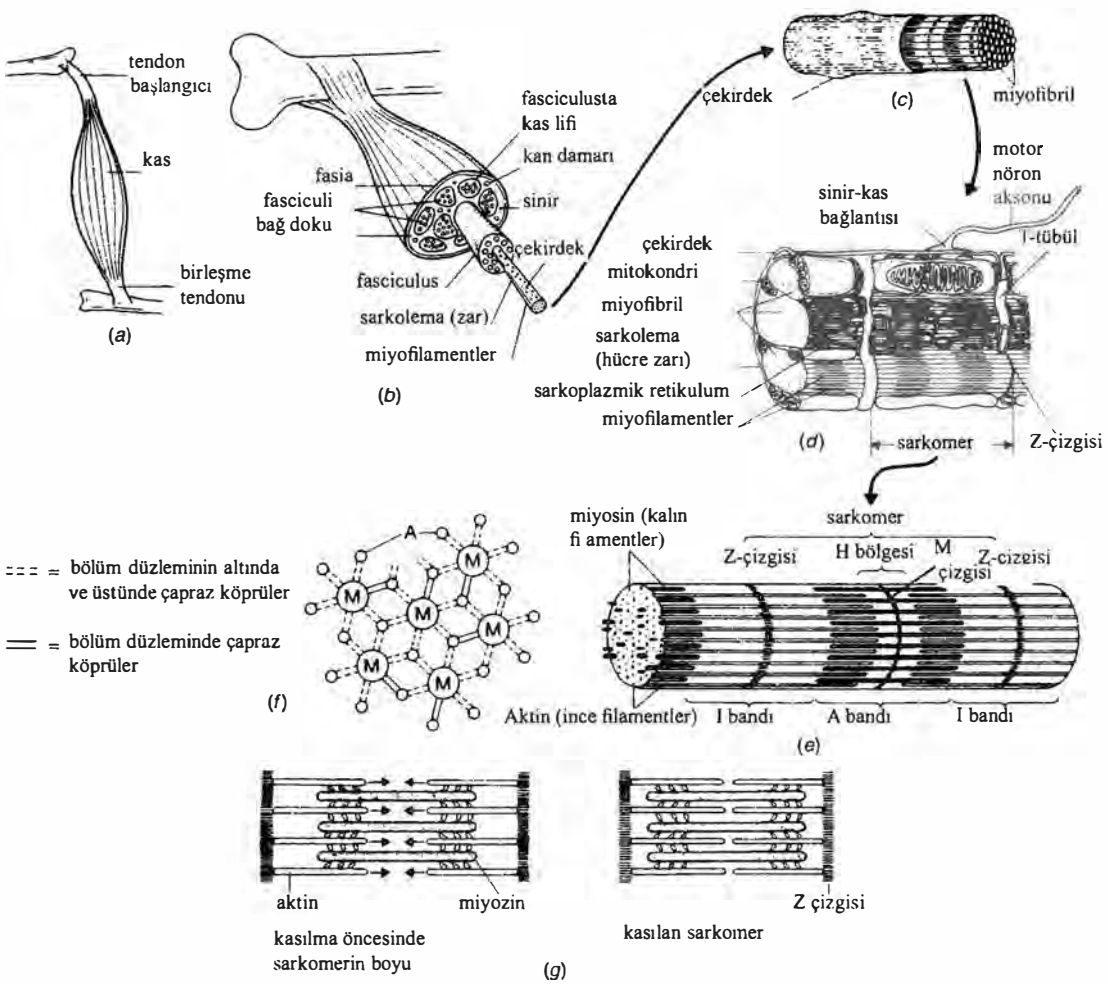
Şekil 23.2 Amipsi Hareket (Storer vd.'den alınmıştır)

mekanizmasını oluşturmaktadır. Ancak kasların kasılması omurgasızlarda görülen bütün hareket çeşitlerini oluştururken omurgalılarda iç hareketlerin temelini oluşturmaktadır.

İskelet Kası

İskeleti hareket ettiren kaslar *iskelet kası* olarak bilinirler. Aynı zamanda istemli ya da çizgili kas olarak da adlandırılırlar. Bu isimlerinden de anlaşılacağı gibi bu kaslar kemiğe bağlı bulunurlar ve istemli bir şekilde kontrol edilirler. Ayrıca mikroskopla incelendiğinde kesitli bant modelleri içerirler. İskelet kasının temel birimi kas hücresi veya kas lifidir. Ancak Şekil 23.3'te görüldüğü gibi iskelet kası, hücre altı ve hücre üstü yapılara sahiptir. Kas lifleri *fasciculi* denilen demetler halinde gruplandırılmıştır (Şekil 23.3*b*). Bu demetler bağ doku, sinirler ve kan damarları ile cildin altında bulunan ve *fasia* denilen zar ile kaplı kas dokusunu oluştururlar.

Kas lifi uzun, çok çekirdekli ve hücre zarı *sarkolema* olarak adlandırılan ince bir hücredir. Her bir lifin içerisinde miyofibriller denilen çubuk şeklinde demetler bulunmaktadır (Şekil 23.3*c*). Bunların her biri tekrarlayan yapılara sahiptir ve enine kesitlerinde farklı renk tonlarına sahip miyofibrilleri oluşturmaktadır (Şekil 23.3*e*). Bu bantlar tek bir lifin, birçok miyofibrilinden kaynaklanmakta ve iskelet kasına çizgili bir görünüm vermektedir.



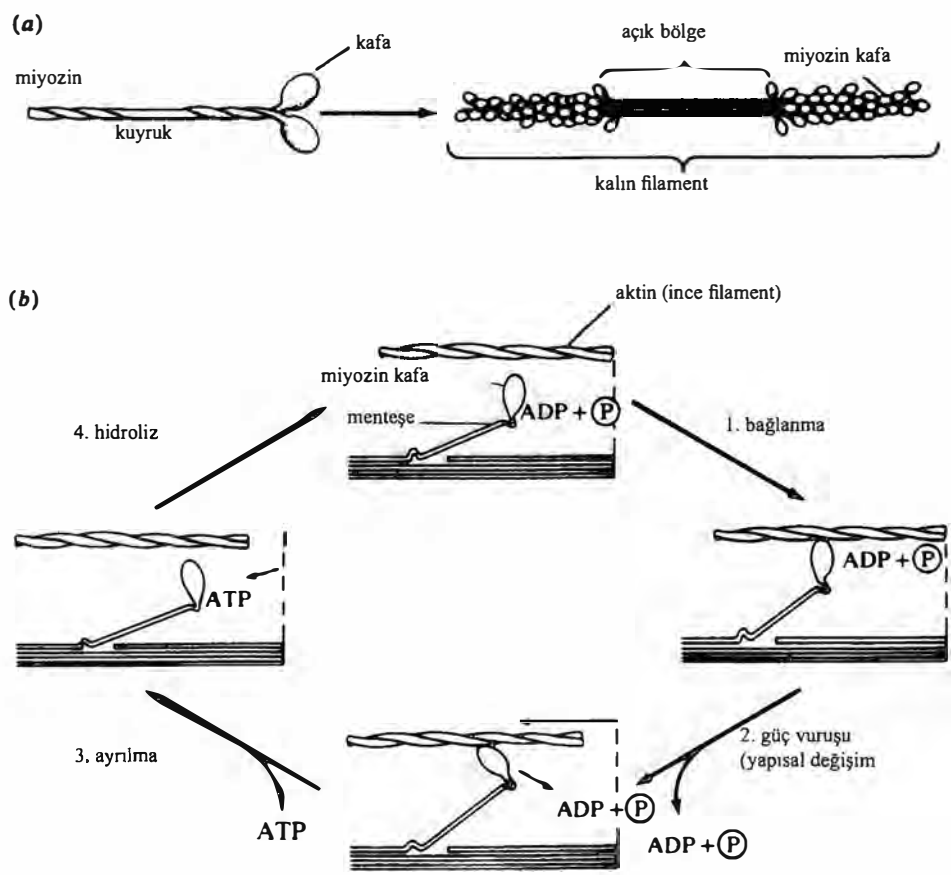
Şekil 23.3 Bir kas dokusunun organizasyonu: (a) bütün kas; (b) kasın kesiti; (c) kas lifinde miyofibrillerin düzenlenişleri; (d) kas lifinin detayı; (e) miyofibrilin detayı; (f) miyosin etrafında aktin proteinlerinin konumsal düzenlemesini gösteren miyofibrilin kesiti; (g) dinlenme halinde (solda) ve kasılma halinde (sağda) sarkomerler.

Myofibril bantlama desenlerinin tekrarlayan birimleri *sarkomer* olarak adlandırılır. Sarkomerler her iki ucunda Z çizgisi olarak adlandırılan ve miyofibrilleri enine kat eden düzlemsel yapıları ile tanımlanmışlardır. Z çizgilerinin her iki ucu boyunca uzanan ve aktin olarak bilinen ince bir protein şeridi bulunmaktadır (bk. Şekil 23.3*g*). Sarkomerin merkezine doğru aktin şeridi, miyozin olarak adlandırılan bir başka uzun ve kalın protein ile temas halinde bulunur (Daha sonra göreceğimiz gibi bu iki proteinin etkileşimi, kasın kasılmasına neden olmaktadır). Kasın enine kesitinde her bir miyozin filamenti altı adet aktin filamentiyle çevrelenmiştir (bk. Şekil 23.3*f*).

Sarkomerlerin her biri yoğun bir kanal ağı olan ve endoplazmik retikulum analoğu olan sarkoplazmik retikulum (SR) ile kuşatılmıştır (bk. Şekil 23.3*d*). SR kasın kasılması sırasında salıverilen yüksek miktarlarda Ca^{2+} depo etmektedir. Sarkolemanın Z çizgisi boyunca hücre içerisine yaptığı derin girintili tüneller, *çapraz tüpler* ya da *T-tüpleri* (Şekil 23.3*d*) olarak isimlendirilir. Çapraz tüpler kas lifi boyunca aksiyon potansiyelinin iletiminde görev almaktadır.

Kayan iplikçikler hipotezine göre kasın kasılması, miyozin ve aktin filamentlerin tekrarlayan bağlanmaları ve bunu takip eden aktin filamentlerin sarkomerlerin her iki ucundan merkeze doğru çekilmesiyle gerçekleşmektedir. Bu olay kas lifinin boyunun kısalmasına neden olmaktadır. Her iki filament kasılma sırasında kendileri kasılmaz fakat birbirleri üzerinde basit bir şekilde kayarlar.

Miyozin miyofilamentleri, her biri uzun kuyruklu, menteşe yapısına sahip, miyofilamentten dışarı doğru çıkan yuvarlak kafalı miyozin proteinlerinin bir kümesidir (bk. Şekil 23.4). Aktin filamente bağlandığında aktini sarkomerin merkezine doğru çeken, miyozin proteinin yönlendirici kafa hareketidir.



Şekil 23.4 (a) Bir miyozin molekülünün şekli (solda) ve birçok miyozin molekülünün kalın filamenti oluştururken birbirlerine bağlanması (sağda). (*b*) Kas kasılması sırasında gerçekleşen dört ana adım.

Bu hareket ATP kullanılarak gerçekleştirilir. Aynı zamanda bir enzim olan miyozinin kafa kısmı ATP'yi ADP'ye dönüştürerek açığa çıkan enerjiyi aktin filamente bağlanma ve yönlendirmede kullanmaktadır. ADP'nin salınmasıyla miyozin kafa kendi başlangıç durumuna geri gelmekte ve bağlı aktinleri uzunlamasına merkeze doğru çekmektedir. ADP salınması ile yeni bir ATP molekülü miyozin kafasına bağlanabilmekte ve bu aktinlerin geri bırakılmasına ve sonunda yeni bir sürecin başlamasına neden olmaktadır. Bu sıranın çok sayıdaki hızlı tekrarı aktin moleküllerinin içeriye doğru çark etmesine neden olmaktadır.

İskelet kasında kasılma, motor sinirlerden gelen impuls ile başlamaktadır. Dinlenme halinde sarkolema nöronlarda olduğu gibi polarize durumdadır. Aksiyon potansiyeli sinir-kas bağlantı noktalarına ulaştığında, nörotransmitter akson uçlarından salınır ve sarkolema üzerindeki polarizasyon düzeyini düşürür. Bu düşme belirli bir eşik değerin üzerinde olursa, lif üzerinde bir aksiyon potansiyeli başlatılır. T-tüpleri aksiyon potansiyelini liflerin derin iç uzantılarına kadar iletir ve bütün miyofibriller aynı zamanda tek bir ünite halinde kasılmak üzere uyarılır. Dinlenme halindeki kasta miyozinlerin aktinlere bağlanması, tropomiyozin olarak bilinen ve aktinin miyozin bağlanma bölgesinde bulunan bir protein tarafından engellenir. Bu protein başka bir proteinin, *troponin*, yardımı ile yerinde tutulur. Sarkolemanın ve T-tüplerinin depolarizasyonu, Ca^{2+} iyonlarının sarkoplazmik retikulumdan miyofibrillerin ince kesitlerine salınmasını uyarır. Sarkoplazmik retikulum tarafından salınan Ca^{2+} iyonları troponinin şeklini değiştirir ve bu şekil değişikliği tropomiyozini geri çekerek aktinleri miyozinlerle ile bağlanmak için serbest bırakır. Kasılma sonunda Ca^{2+} pompaları Ca^{2+} iyonlarını SR içerisine geri pompalar ve tropomiyozin-troponin kompleksi tekrar aktin filament üzerindeki bağlanma bölgelerini kapatarak bir sonraki kasılmayı engeller.

Kalp Kası

Kalp kası birincil olarak tek çekirdekli çizgili hücrelerden oluşmaktadır. Bu hücreler dallanma eğilimi göstererek diğer hücrelerle ağ oluşturabilirler. Kalp kasında iki hücrenin bu şekilde birbirine sıkı bir şekilde bağlanması interkelat disk olarak karakterize edilmiştir. Bu disk aksiyon potansiyelinin bir hücreden diğerine geçmesinde minimum direnç oluşturmaktadır. Hücrelerin dallanması ve aksiyon potansiyelinin hücrelerden kolay geçişi sinir sistemine benzemekte, depolarizasyonunun kalp boyunca ilerlemesine ve kalp hücrelerinin eş zamanlı olarak kasılabilmesine imkan vermektedir. Kalp ile yapılan çalışmalarda görüldüğü gibi kalp hücrelerinin, özellikle karıncıkta bulunan hücrelerin hep birlikte kasılması kanın vücut boyunca pompalanabilmesi için yeterli basıncı oluşturmaktadır. Kalp atışı otonom sinir sistemi tarafından kontrol edilmesine rağmen, sağ kulakçık üzerinde bulunan sinoatrial (SA) düğümde bulunan uyarıcı hücreler tarafından da kontrol edilmektedir. Kalp, bu özelliğinden dolayı dış sinirsel uyarılardan bağımsız olarak atabilme yeteneğine sahiptir.

Kalp kası hücrelerinin aksiyon potansiyeli, iskelet kasından yaklaşık olarak 20-50 kat daha uzun sürmektedir. Bu nedenle kasılma periyodu bağıl olarak daha uzundur. Bu uzama süreci muhtemelen, hücre zarının geçici olarak Ca^{2+} ve Na^{+} iyonlarına karşı geçirgenliğinin azalmasına bağlıdır. Kalp kası aynı zamanda iskelet kasından daha uzun bekleme (eski haline gelme) süresine sahiptir.

Düz Kas

Düz kas lifleri tek çekirdekli ve iskelet kası liflerinden çok daha küçük boyutlardadır. Bağımsız kasılan iplikçikler (ör. gözün iris tabakasındaki siliyer kasları ve tüylerin dikleşmesini sağlayan piloerektor kaslar) gibi gevşek bir şekilde düzenlendikleri halde, bağırsak, rahim ve üreter gibi organlarda genellikle sıkı bir şekilde paketlenmiş gruplar halinde bulunmaktadırlar. Her lif kendi komşusu ile sıkı bağlantılar ile karşılıklı zarları birbirine geçiren yapılarla birbirlerine tutunur. Bu durum aksiyon potansiyelinin lif grupları içerisinde dağılmasına izin verir ve kas gruplarının sinirsel olmayan koordinasyonunu sağlayarak kasılma dalgalarını oluşturur. Örneğin sindirim sistemindeki peristaltik hareketler, halkasal kasılma şeklinde görülür ve sindirim sistemindeki malzemelerin ileri doğru hareketini sağlar. Düz kasların kasılmasında, çizgili kasların kasılmasında kullanılan aynı elemanlar görev alır ancak düz kaslarda çok daha fazla aktin ve daha az miktarda miyozin görülür. Düz kaslarda liflerin uzunlamasına sıralanması bulunmadığı için filamentler birbirlerine farklı açılarla sıralanırlar.

Düz kaslar otonom sinir sistemi tarafından uyarılır ve hormonal uyarılara yanıt verirler. Ancak aynı zamanda kendi başlarına aksiyon potansiyeli oluşturma yetenekleri de bulunmaktadır. Değişken Na^{+} pompalama oranları nedeniyle depolarizasyonun yavaş ritim dalgaları, düz kas hücrelerinin zarları boyunca sabit bir şekilde dalgalanır. Eğer bu dalgaların birinin maksimum değeri eşik değerlere ulaşırsa aksiyon potansiyeli oluşur ve diğer kas gruplarına dağılır. Ayrıca düz kaslar, kalp kasında da benzer bir şekilde görülen aksiyon

potansiyeli üst limitlerde kalma yeteneğine sahiptir. Depolarizasyonun bu farklı niteliklerinden dolayı düz kasların kasılması ve gevşemesi diğer kas tiplerine oranla daha uzun sürmektedir.

Düz kaslar aynı zamanda kasılmalarını uzun süreler boyunca muhafaza edebilirler. Kasılmayı sağlayan kayan filamentlerin birbirlerine sıkı bir şekilde yapışma eğiliminde oldukları ve bunun ekstra ATP kullanımına gerek duyulmadan düz kasları kasılma durumunda tuttukları öne sürülmektedir.

Düz kasların bir başka özelliği ise gerdirildiklerinde kasılma eğiliminde olmalarıdır. Kasılma, membran potansiyelini göreceli olarak düşürerek yavaş dalga ritimleri ile beraber aksiyon potansiyeli oluşturmaktadır. Bu özellik içi boş organların dolduklarında, içindekileri dışarı atmaları için önemlidir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

23.1. Şekil 23.3*e*'de görüldüğü gibi sarkomerler miyofibril yapısını ya da bu yapılar arasındaki kesişmeleri gösteren çizgilere, bantlara ve bölgelere (zon) ayrılmıştır. Sarkomerlerin yapı ve fonksiyonlarına göre bildiklerinize dayanarak her bir çizgiyi, bandı ve bölgeleri (zon) açıklayınız. (M çizgisi miyozin miyofilametin merkezindeki genişlemeyi göstermektedir.)

Z çizgisi aktin filamentleri birbirlerine bağlayan yapıdır. I (*izotropik*) bandı ise üst üste gelmeyen aktinlerin Z çizgisinin her iki ucu boyunca (iki sarkomer arasında) uzanan yapısıdır. A (*anizotropik*) bandı miyozinler ile oluşur. Bandın koyu kısımları aktin ve miyozinlerin üst üste geldiği (üst üste gelmeyen bölgelerden daha kalın ve koyu) bölgelerdir. A bandının açık renkteki merkezi H bölgesi olarak adlandırılır ve miyozinlerin aktinler ile üst üste gelmediği bölgeleri gösterir.

23.2. Kayan iplikçikler hipotezine göre kasılma esnasında sarkomerin değişik çizgi, bant ve bölgelerinde ne gibi değişiklikler olmasını beklersiniz?

Kasılma sırasında aktin filamentler miyozin miyofilamentler üzerinde içeri doğru çekilir. Bu hareket Z çizgilerinin birbirlerine yaklaşmasını sağlar. Aynı zamanda aktin ve miyozinlerin üst üste gelen bölgelerinin boyu artar. Bu nedenle üst üste gelmeyen aktin bölgesi olan I bandının boyu küçülür. A bandı bütün miyozin miyofilamentini gösterir ve kasılma sırasında miyozinlerin boyu (aynı zamanda aktinlerin boyu) değişmediği için A bandı da değişmez. Ancak kesişmeyen miyozin bölgelerini göstenen H bölgesi küçülür ve A bandının koyu bölgelerinin uzunluğu artar, M çizgisi değişmez.

23.3. İskelet kasının her bir lifi, bir ya da daha fazla sayıda kas lifinin motor ünitesi tek bir akson tarafından uyarılabilmektedir. Kas lifi zarlarının (sarkolema) depolarizasyonunu uyaracak düzeyde yeterli bir uyarı, her lifte ya hep ya hiç cevabı oluşturmaktadır. Ancak iskelet kası değişik güç ve derecelerde kademeli olarak cevap oluşturabilmektedir. Bunun nasıl mümkün olabileceğini açıklayınız?

Kasın bütünü birçok motor birimini içermektedir. Güçlü bir uyarı, daha çok sayıda motor birimini uyarmaktadır. Bu nedenle uyarılara verilen kademeli cevap, belirli bir uyarıya cevap veren motor biriminin sayısına bağlıdır.

Gerçekte akson uyarılmasının tek bir impuls yerine genellikle sinir boyunca ilerleyen bir dizi aksiyon potansiyelleri ile olduğu düşünüldüğünde, bu durum daha karmaşık bir hale gelmektedir. İmpulsların bu yayılımı tek bir motor birimi için toplanabilir ve sonuçta tek bir impulsun oluşturabileceği yanıttan daha fazla cevap oluşturabilmektedir. (Eğer impulsların frekansı yeterli derecede yüksek ise maksimum büyüklükte, sürekli devam eden ve tetanoz adı verilen durum meydana gelmektedir.) Sonuç olarak, tek bir birim bölgesinin toplam etkileri de kademeli yanıtlara katkıda bulunur.

Kaslar içerisinde bulunan hızlı (çabuk cevap veren) ve yavaş (geç cevap veren) liflerin bulunması, gelen bir uyarıya karşı oluşturulacak toplam yanıtı da değiştirebilmektedir.

23.4. Kas liflerinin sinirlerle donatılması ve iç elektriksel özellikleri fonksiyonları ile yakından ilgilidir. Bu ilişki her üç kas türünde nasıl yansıtılır?

İskelet kasları dış ortamdaki değişikliklere yanıt verirler. Bu nedenle istemli motor nöronlar tarafından uyarılabilmeleri şaşırtıcı değildir. Genellikle bireysel olarak uyarılıp komşularından bağımsız bir şekilde kasılırlar. Bu durum organizmaya her yeni durum karşısında oldukça koordineli ince motor cevaplar oluşturma çeşitliliğini sağlar. Kas kitlesinin dereceli cevap oluşturabilme yeteneği, dış uyaranlara karşı geliştirilmiş bir başka değerli adaptasyondur. Lifler içerisine T-tüplerinin nüfus etmesi, aksiyon potansiyelinin bütün miyofibrillere aynı anda

ulaşmasını ve lifin tek bir birim halinde davranmasını garanti etmektedir.

Ortalama bir insan kalbi sadece kanı pompalayabilmek için günde 100.000 'den fazla atar. Bu durum tek bir amaca uygun olarak sadece otonom sinir sistemi tarafından düzenlenebilen kendi aksiyon potansiyelini (sinoatrial düğümde) oluşturmayı yansıtmaktadır. Kalp kasında bulunan interkelat diskler, aksiyon potansiyelinin diğer hücrelere geçişine izin vermektedir. Bu nedenle, iskelet kasından farklı olarak lifler bağımsız hareket etmek yerine birbirleri ile bağımlı bir şekilde hareket ederler. Bu özelliğe ilave olarak özel iletim yapabilen ve uyarı oluşturabilen hücrelerin bulunması, kalbin bölümlerinin özellikle karıncıkların az çok tek bir birim gibi kasılmasını sağlamaktadır. A-V liflerinin göreceli olarak yavaş iletim kalitesi, karıncık ve kulakçıkların kasılmaları arasındaki gecikmeyi sağlamaktadır. Kalp kasının daha fazla dinlenme periyoduna sahip olması, kalbin henüz kasılmaya uğramış bölümlerinin yeni gelen aksiyon potansiyellerine karşı duyarsızlaşmasını sağlamaktadır ve bu durum kalbin aritmik (aritmi) çalışmasına engel olmaktadır.

Düz kasların görevleri çeşitli olmasına rağmen, hepsi istemsiz çalışan aktivitelerde yer almaktadır. Bu nedenle düz kaslar otonom sinir sistemi tarafından kontrol edilmektedir. Düz kaslar iç ortamdaki değişikliklere tepki oluşturdukları için hormonlar tarafından da uyarılabilmektedir. Kalp kası gibi düz kas lifleri de hücreler arasında aksiyon potansiyelinin kas kitlesi içerisinde iletimini sağlayabilen sıkı bağlantı noktalarını bulundurmaktadır. Bu durum birçok iç organ için gerekli dalga benzeri koordineli peristaltik kasılmalara izin vermektedir.

Ayrıca, düz kaslar da kalp kasları gibi kendi aksiyon potansiyellerini oluşturabilmektedir. Düz kasların birçok fonksiyonu yerel ve sürekli dalgalanmalar içerdiği için, sinir sisteminden bağımsız bu miyojenik aksiyon potansiyelleri, düz kasların sinir sistemi tarafından gereksiz yere uyarılmasını engellemektedir. Düz kaslarda görülen aksiyon potansiyel tepe noktaları, iç organ yanıtları için gerekli olan uzun süreli ve yavaş kasılmaları oluşturmaktadır. İçi boş ve düz kaslara sahip birçok organın kendi boşluklarındaki sıvıları boşaltmaları gerekir. Düz kasların gerildiklerinde zar potansiyelini düşürmeleri ile kasılma eğilimleri bu işlevi üstlenmektedir.

23.5. Amipsi hareket kas kasılması ile nasıl bir ortak nokta içermektedir?

Sıvı endoplazma iç çekirdeğinin yeni oluşan pseudopod ektoplazmasının katı kaplamasına akmasını içeren amipsi harekette, itici güç hücreyi arkadan iter ya da önden çeker. Aynı zamanda bu itici ya da çekici kuvvet, hücresel proteinlerin hareketine neden olur. Özellikle aktin molekülü ektoplazmada jel benzeri bir silindir oluşumunda yer alır ve endoplazmanın akışı için bir tüp oluşturur. Bu akış, tüp yapan aktinlerin kasılmaya neden olan miyozinlerle etkileşimleri ile gerçekleşebilmektedir. İtme hipotezine göre, kasılma diş macunu tüpünü arkadan sıkmaya benzer bir şekilde, arka kısımda meydana gelen itici güç ile gerçekleşir. Çekme hipotezine göre, pseudopodun önden kasılması (öncü olma) endoplazmayı öne doğru çeker. Her iki durumda da aktin filamentlerin miyozin filamentler üzerinde kayması, akış hareketini sağlamaktadır.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

23.6. Omurgasızlardaki hidrostatik iskelet suyun hangi özelliğine bağlıdır?
(*a*) saydamlık (*b*) sıkıştırılamama (*c*) yüksek ısınma ısısı (*d*) hepsi (*e*) hiçbiri

23.7. Dış iskeletin en önemli dezavantajı aşağıdakilerden hangisinin sürekliliğinin baskılanmasıdır?
(*a*) özelleşme (*b*) koruma (*c*) büyüme (*d*) glikoliz (*e*) hepsi

23.8. Kemikli omurgalılarda, kemiğin oluşumunda aşağıdakilerden hangisi öncül olmaktadır?
(*a*) kitin (*b*) nişasta (*c*) kıkırdak (*d*) kan pulcukları (*e*) glikojen

23.9. Triceps (üçlü kas) ön kolu hareket ettirir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

23.10. İstemsiz çalışan kaslar aktin ya da miyozin içermezler, çünkü çizgisizlerdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

23.11. İskelet kasında bulunan interkelat diskler iskelet kasının çizgilerini oluşturur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

23.12. Aktin uzunlamasına bir araya gelen, ikili sarmal zincir şeklinde yapı oluşturan boncuk yapısında globular bir proteindir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

23.13. Çapraz köprüler, miyozin kafaları enerjisiz forma döndüğünde aktin zincirini çeker.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

23.14. Troponin aktine bağlanarak, onun miyozine bağlanmasını engeller.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

23.15. ATP hem kayan iplik mekanizmasında, hem de Ca^{2+} pompalarının sürekliliğinde görev almaktadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

23.6 (*b*) **23.8** (*c*) **23.10** (*b*) **23.12** (*a*)
23.7 (*c*) **23.9** (*b*) **23.11** (*b*) **23.13** (*a*)

BÖLÜM 24

Hayvan Davranışları

24.1 Davranış Nedir?

Davranış, bir hayvanın dış çevresine uyumunu sağlayan bir grup aktivitedir. Davranış, gözlemlenebilir hareketler dizisi açısından çok daha belirgindir, ayrıca uyumlu yapının içsel tepkilerini de kapsayabilir.

ÖRNEK 1 Aşırı ısıya maruz kalmış bir organizma gölgeye kaçabilir. Aynı zamanda, bu organizma kan dağılımını değiştirerek yüzeyinden çevreye yayınımla ısı kaybına izin verebilir.

Davranış modelleri genellikle gıda elde etmeye, eş aramaya, yavru yetiştirmeye, tehlikeye karşı korunmaya ve bireyin yaşamı için önemli olan diğer görevlere odaklanmıştır. Davranışın ayrılmaz parçaları sinir, kas, iskelet ve endokrin sistemleridir.

Yönelmeler, bir organizmanın çevre şartlarına uyum sağlamasını sağlayan tek hücreli protozoanlarda bile gözlemlenebilen basit bir tür davranışlardır.

ÖRNEK 2 Tek hücreli öglena ışığa doğru yüzme eğilimindedir. Bu, organizmanın ışığa duyarlı basit gözü aracılığıyla gerçekleşen oldukça basit yapının otomatik tepkisidir ve bu yönelmenin özelliğidir.

Yönelme ile yakından ilgili olan *kineziler* (çoğul): çevresel uyarıcılar tarafından kaynaklanan hareketlerdeki değişimlerdir.

ÖRNEK 3 Bazı böceklerde, kurak alanlarda faaliyetlerinde artış olurken sulak alanlarda da azalma olur. Kurak alanlarda büyük bir hareketlilik ve bunu izleyen göç faaliyetlerinde artış olması sebebiyle böcekler aşamalı olarak uzaklaşma eğilimlerinin önemli ölçüde azaldığı sulak alanlarda toplanırlar.

Davranış çalışmaları biyolojinin nispeten yeni bir bölümüdür. Diğer alanlara göre daha tanımlayıcıdır ve analitik olarak daha az kesinlik içermektedir. Diğer hayvanların aktivite biçimlerinin analizinin bir tehlikesi subjektif araştırmacıların benzer davranışları insan motif, istek ve hedeflerine atfetmeleridir. Bu özellikle niyet noktasında önemlidir çünkü biz gerçekten bir hayvanın bir grup aktiviteyi gerçekleştirdiğinde onun kesinlikle ne istediğini belirleme yeteneğine sahip değiliz. Doğası ne olursa olsun iç itmenin şiddeti bir *dürtüdür*. Evrimsel açıdan davranışın karşılaştırmalı çalışması olan *etoloji,* sıklıkla beslenme, cinsellik, yavru yetiştirme vb. dürtülerle ilgilenmektedir. Bu dürtüler görünüşte hayvanın iç dengesindeki düzensizlikten kaynaklanan motivasyonlardır. Bunlar ya içsel ya da çevrede bulunan etkenler tarafından değiştirilirler ve dürtüler bazen *içgüdüler* olarak adlandırılırlar.

ÖRNEK 4 Uzun bir periyot boyunca hiç bir şey yememiş bir hayvan iç dengesinde değişimler gösterir ve bunlar besin arama davranışları olarak ifade edilirler. Kan şekerinin düşmesi gibi homeostazı etkileyen zorluklar büyük ihtimalle açlık dürtüsünü tetikleyen iç güdüleyici elementlerdir. Kompleks sinirsel ve hormonal yolaklar dahildir; Hipotalamus davranış dürtülerinin temel aracı olarak gözükmektedir. Eğer hayvan hasta veya zayıf

bir durumdaysa, dürtü tamamen sağlıklı bir organizmada olduğu duruma göre daha az yoğun olabilir. Önceki deneyim de dürtünün yoğunluğunu etkileyebilir. İnsan gibi yüksek primatları göz önüne aldığımızda, azgın kar fırtınası ihtiyaç hasıl olmasına rağmen kişiyi yiyecek almak için evden çıkmaktan tamamen vazgeçirebilir.

24.2 Davranışın Unsurları

Belirli davranışsal modellerin içsel yetenekleri türden türe değişir. Kuşlar karakteristik bir ötüş geliştirebilirler ve aslanlar süratli bir ava sessizce yaklaşıp yakalayabilirler. Açık bir biçimde davranışın doğuştan, genetik bir temeli vardır. Bununla birlikte, davranış deneyimlerin sonucu olarak da değişir; çevre ile etkileşim davranışı değiştirebilir hatta özel bir davranış biçiminin ortaya çıkmasına sebep olabilir. Doğa (içsel genetik programı) ile çevrenin (çevresel etkiler) rolü üzerine olan eski bir tartışma temelde, davranışın hem organizmanın kalıtsal özelliklerinin hem de yaşamı boyunca çevre ile etkileşimlerinin birikiminin sonucu olduğunun kabulü ile çözülmüştür.

Davranışın anlaşılması adına büyük bir katkı, 1926 ile 1939 yılları arasında öğrencileriyle birlikte etoloji disiplinini geliştiren Konrad Lorenz'in laboratuvarından gelmiştir. Onların keşfi olan davranışın temelinde yatan kalıtsal unsurlar, organizma grupları arasında davranışsal tepkilerin karşılaştırılmasına olanak sağlamıştır. Davranışı, türler içerisinde adaptasyonu artıran biçimlerin bir parçası olarak evrimsel olaylar arenasında bir konuma getirmişlerdir.

Sabit Eylem Biçimleri ve Serbest Bırakıcılar

Lorenz ve Nicolaas Tinbergen belirli davranış biçimlerinin değişmeyen bir tarzda gerçekleştiğini ve bunların organizmanın doğuştan belirlenen davranış dağarcığını oluşturan kalıtsal unsurlar olduğunu göstermişlerdir. *Sabit eylem biçimi* (SEB) ortaya çıkan *işaret uyarıcısı* olarak tanımlanan uyarana karşı değişmeyen bir tepkidir. Aynı türün diğer üyelerinden kaynaklanan işaret uyarıcısına *serbest bırakıcı* denir. Eğer serbest bırakıcı populasyonun bir üyesinin değişmeyen fiziksel bir özelliği ise, grup içerisinde sosyal etkileşimi kolaylaştıran ve grup üyeleri arasındaki değiş tokuşlarda istikrarın bir ölçüsünü oluşturan kalıplaşmış tepkilerin oluşmasına olanak sağlayabilir.

ÖRNEK 5 Bazı kuş türleri arasında, genç yavruların ağzında ayırt edici işaretler vardır. Bunlar ağızlarını açtıklarında, bu işaretler ebeveynlerin besleme hareketlerini tetikleyen serbest bırakıcılar olarak görev yaparlar. Yavru kuşların ağızlarına besinleri doldurmak, ebeveynlerde kalıtsal olan sabit eylem biçimleridir. Bu şekilde yavruların bakımı ve popülasyonun korunması garantiye alınmış olur. Ebeveynlerin besleme davranışının *yakınsak* (anlık) sebebi serbest bırakıcıdır fakat birileri, *nihai* (son) sebep yavruların bakımının gerekliliğidir çünkü bu şekilde türlerin devamlılığı sağlanabilir tezini de ileri sürebilir. Bu yüzden, SEB hayatta kalma ile ilgili önemli adaptasyonları başarmak için zamanla gelişen bir mekanizma olarak düşünülebilir.

Serbest bırakıcılar geleneksel olarak aynı türün üyeleri arasında bir iletişim işlevi olarak görev yapan işaret uyarıcılarla sınırlıdır. Serbest bırakıcıların faaliyeti özellikle, davranışı belirleyen genetik etkenlerin varlığını gösteren açık bir örnek sağlar.

ÖRNEK 6 Koruyucu davranış, tavuğun civcivlerinden gelen endişe uyandırıcı sesler üzerine ortaya çıkar. Tavuğun tepkisi durumu kavramaktan kaynaklanan bir *görünüşe* sahiptir, bunu ölçülü bir tepki takip eder. Halbuki, eğer civcivler zor bir durumda olsalar ve sesleri cam veya plastik bir perde ile maskelense, tavuk mücadele içerisindeki civcivlerini çok net görse bile herhangi bir tepki vermez. Tepkinin uyarıcı olarak sadece sesin kendisiyle sınırlı olması davranıştan sorumlu kalıtsal sinirsel bir döngünün olduğunu akla getirir. Hatta, serbest bırakıcı-SEB ilişkisinin nispi istikrarında bile bazı değişiklikler olabilir. Tavuğun durumu, sesin şiddeti ve çevredeki diğer tehlikelerin varlığı tepkinin seviyesini değiştirebilir.

ÖRNEK 7 Dikenli erkek balıklarda, baharda karın bölgeleri boyunca koyu kırmızı pigmentasyon oluşur. Bu, bir erkek diğerinin alanına girerse o dikenli erkek balığın saldırgan bir tavır takınmasına sebep olur. Kırmızı pigmentasyona sahip olmayan bir erkek balık net bir şekilde temsili herhangi bir reaksiyona sebep olmaz fakat herhangi bir kırmızı nesne vahşi bir tepkiye sebep olmaktadır. Açıkça, rengin kendisi saldırgan tavrın ortaya çıkmasını

sağlamaktadır. Tepkinin uyumlu amacı aynı türden işgalci erkeklere karşı alanını korumak olarak görülmektedir. Kalıtsal otomatik tepkilerin yararının sınırı şu örnekte görülebilir. Hollanda'da laboratuvarının camının önünden kırmızı posta kamyonu geçerken pencerede tank içerisinde bulunan erkek dikenli balıklarda saldırgan tepki oluşturması Tinbergen tarafından SEB olarak kaydedilmiştir.

Tecrübe ile Gelen Değişimler

Davranışlar belki iç sinirsel sisteme yerleşmiş olabilir, bu, hayvana belirli çevresel ipuçları için farklı muhtemel tepkiler sağlar. Fakat bu davranışlar, deneyimler sonucunda büyük ölçüde değiştirilebilirler. Zamanla, hayvan rekabet içeren durumlarla karşı karşıya kalabilir ve sonucunda önceliklerini seçmek veya belirlemek zorunda kalabilir. Aç bir hayvan gıda-arama davranışını sergiler fakat, eğer tehlike belirirse genellikle bu hayvan yem aramaktan vaz geçer ve kaçar. Açıkça önceliklerde bir hiyerarşi mevcuttur ve tehlike bir çok grupta sıralı aktiviteler üzerinde hayvanın konforu ile ilgili dürtülerine göre daha büyük bir etki gösterir. Bölüm 15, önceliklerin yönetiminde sempatik sinir sisteminin rolünü ele almıştır.

Damgalama, kalıtsal ve öğrenilmiş davranışların birleşimini ifade eder ki kritik bir süreç boyunca yapılan belirli bir deneyim veya çağrışım sürekli olarak gelecekteki davranışları etkiler. İlk olarak Lorenz tarafından civcivlerin ebeveynlerini tanıması noktasına yönelik çalışılmıştır, o zamandan beri çeşitli davranış biçimlerine uygulandığı gösterilmiştir. Lorenz *damgalama* terimini kullanmıştır çünkü bu olay belirli bir çağrışımla beyinde oluşturulan kalıcı bir etkiye benzemektedir.

Lorenz, palaz gruplarını ebeveynlerinden ayırıp ebeveynlerinin çağrısını taklit eden bir insanla (Lorenz) bıraktığında, palazların o insanı kendi doğal ebeveynleri olarak görüp takip ettiklerini bulmuştur. Bu olay *ebeveynsel damgalama* olarak adlandırılır ve sadece yumurtadan çıktıktan sonraki ilk iki gün içerisinde gerçekleşir. Organizmanın, damgalama uyaranlarına karşı duyarlı olduğu bu kısa zaman dilimine *kritik süreç* denir. Sıklıkla hayatın başında gerçekleşir fakat bazı damgalama çeşitleri ergenlik döneminde de olabilir. Ebeveynsel damgalama, doğal koşullar altında diğer türlerde de olabilir; memelilerde, kokusal uyarıcılar genellikle kuşlardaki ebeveynsel damgalama ile bağlantılı görsel uyarıcılardan daha büyük etkiye sahiptir.

Eşeysel damgalama birlikteliklerin başlarında, aynı türe ait bireylerin birbirlerini üreme amaçlı tanımalarıyla olur. Lorenz palazların olgunlaştıkça onu sadece takip etmediğini, ergenliğe ulaştıklarında onunla eşleşmeye çalıştıklarını buldu. Bazı kuşlar arasında, damgalama erkekler tarafından karakteristik ötüşün öğrenilmesini de kapsamaktadır. Belirli bir ötüşte ustalaşmanın kalıtsal kapasitesi ya o ötüşle ya da o ötüşün bazı notalarına bile maruz kalmakla tetiklenir. Çünkü bazı kuşlar kendi ötüşlerini izole edilmiş olarak büyütülseler bile öğrenebilirler, damgalama ötüş geliştirmek için evrensel bir mekanizma değildir.

Alışma tekrarlanan uyaranlara karşı tepkilerdeki azalmayla davranışlardaki değişimi kapsar. Tekrarlayan uyaranlara karşı duyarlılıktaki kayıp, enerjinin bitmesinin engellenmesi ve sıradan şeyler için dikkatin dağılmasının engellenmesi noktasında faydalı olabilir. Kemirgenler kendi grubundaki diğerlerinin alarm çağrılarına tepki verir fakat, eğer bu çağrılar sürekli olur ve hiç bir tehlikenin olmadığından emin olunursa daha sonraki çağrılar görmezlikten gelinebilir.

Koşullanma otomatik tepki oluşturan doğal ana uyaran ile ilgisiz bir uyaranın eşlenmesini kapsar. Zamanla, hayvan ikincil (ilişkilendirilmiş) uyarana karşı koşullandırılmış olur ve ona sanki doğal uyaranmış gibi tepki verir. SEB'lerin bu ilişkilendirilmesi veya yeni tür işaret uyaranlarla benzer kalıtsal tepkiler, organizmanın çevresel değişimlere karşı uygun tepkiler vermesi noktasında yeteneklerini artırır çünkü koşullanma süreci, tepki için tek bir çeşit serbest bırakıcı sembole bağlılığı yok eder.

Daha karmaşık davranış biçimleri, örneğin bir sıçanın labirenti öğrenme yeteneği gibi, deneme-yanılma öğrenmesinden dolayıdır. Bu davranış değişimleri *edimli koşullanma* olarak da adlandırılır, bu süreç Harvard'lı psikolog B.F. Skinner tarafından geniş bir şekilde çalışılmış ve gösterilmiştir. Laboratuvarda edimli koşullanmanın stratejisi aktivitenin sürekli takibi, bir parça doğru davranışın ödüllendirilmesi ve uygunsuz davranışlarda ödülden alıkoyulmasını kapsar. Bu takipler sonunda tam bir davranış biçimi üretir, örneğin ödüle ulaşmak için laboratuvarı çözmek veya düğmelere uygun sıra ile basamak gibi. Bir eğitici bulunduğunda, edimli koşullanma ve uygun ödüllerin verilmesiyle rastgele davranışlardan bir dizi verimli adımlar hızlıca üretilebilir. Normal koşullar altında, belirli bir amaca ulaşmak rastgele aktiviteleri davranış biçimine yönelten bir ödüldür. Adım adım deneme-yanılma tekrarları nihai başarıya ulaştırır. Başarılı model bir kez öğrenildiğinde, taklitlerle başkalarına aktarılabilir.

Davranışsal değişimlere aşırı bir örnek, yeni bir durumu kavrama veya duruma karşı akıl yürütmenin uygulanışını içerir. Eğer bir hayvan davranışını daha önce hiç deneyimi olmadığı bir problemi çözmek için kullanırsa, o zaman akıl yürütmeyi kullanmıştır. İnsanlarda akıl yürütme, bir dışsal durumun tasavvur edilmesi ve içeriğin

manipülasyonunun duruma uygulanabilir çözüm üretmek için yorumlanması ve yeniden ifadelenmesi şeklinde gözlenmektedir. Ancak benzer kavrama ve akıl yürütme, diğer primatlarda da gözlenebilir.

ÖRNEK 8 Bir şempanze bir parça meyvenin tavanda asılı bulunduğu bir kafese yerleştirilmiştir. Şempanze meyveye ulaşamamaktadır fakat bakıcı kafese farklı boyutlarda kutular koymuştur. Kısa bir süre kafasını kaşıdıktan sonra, şempanze en büyük kutuyu tam meyvenin bulunduğu noktanın altına gelecek şekilde koyduktan sonra, tırmanıp meyveye ulaşıncaya kadar küçük kutuları bu kutuyu temel alacak şekilde üst üste istiflemiştir. Bu çeşit kavrama, açıkçası edimli koşullanmanın bir adım ötesindedir.

24.3 Döngüsel Davranış Biçimi

Bir çok davranış, oluşumlarında bir ritme sahiptir. Günün bir kısmı uykuda geçirilir ve diğer kısmı yoğun bir aktivite ile tanımlanabilir. Göç bazı sezonlarda gerçekleşir diğer sezonlarda olmaz. Bir çok hayvan yaklaşık 24 saat süren faaliyet biçimlerinde bir günlük periyodiklik gösterirler; dolayısıyla buna *günlük ritim* (sirkadiyen ritim; circa, "hakkında"; dia, "gün") denir. İnsanlarda, doğal döngü 25 saate yakındır fakat fiziksel dünyada bu 24 saatlik ritme ayarlanmıştır.

İçsel saatli mekanizmalar yaygın biçimde gerçekleşen bu olaylar için kabul edilmiştir. Bu gibi içsel kronomotrenin varlığı tek hücreli protozoalar ve bitkilerden gelişmiş primatlara kadar organizmalarda gözlemlenmiş döngüsel davranışlar tarafından açıkça gösterilmiştir. Tek hücreli organizmalarda, günlük ritmin çekirdekten gelen sinyallerden kaynaklandığı ortaya çıkmıştır. Bu ritimler hücre bölünmesini, enzim sentezlenmesini, metabolik döngüyü ve hareketleri kapsamaktadır. Periyodik aktivite bir kez oluşturulduğunda çekirdek sitoplazmadan uzaklaştırılsa bile epeyce uzun bir süre devam eder. Ancak, bir çok hücre çekirdeğin yok edilmesinden sonra uzun bir süre hayatlarını sürdüremezler, dolayısıyla bu bulgular kendi uygulamalarıyla sınırlıdır.

Hayvanlarda, bir içsel kronomotrenin beyinde olduğuna dair izlenim uyanmaktadır. Kuşlar açıkça çevredeki aydınlık-karanlık döngüsü tarafından yönetilmektedir, bu da epifiz ve onun ışığa duyarlı melatonin üretimini kapsamaktadır. Spekülasyonların çoğu mekanizmasına da odaklanmıştır, bu sayede merkezi saat ritmik davranışı içine alan tepkilerin tamamını senkronize etmek için vücudun diğer parçalarıyla da iletişime geçer. Sinirsel mekanizma ve hormonal etkilerin her ikisiyle ilgili deliller keşfedilmiştir. Muhtemelen, gelgitlerin (13 s) ve ayın ritmi deniz kıyısındaki yaratıkların günlük ritimde fonksiyon gösteren mekanizmaya benzer mekanizmalarını içine alan saatlerini etkiler.

Organizmayı günlük periyodikleri için yönlendiren genel ipuçlarından izole edilmiş insan denekleri içeren bir kısım çalışma gerçekleştirilmiştir. Genellikle derin mağaralarda tutulan benzer bireyler, günlük aktivite döngüsünü yapan diğer kişilerin yanında, ışık ve sıcaklık döngülerinden de mahrum bırakıldılar. Bu gibi doğal ortamlarından uzun süre izole edilmiş olmalarına rağmen, bu denekler günlük ritim göstermeye devam ederler. Bu ritim 24 saatlik periyot olmak yerine 25 saatlik bir periyot olma eğilimindedir fakat tekrar olağan çevrelerine getirilip gündüz-gece değişimine maruz kaldıklarında, denekler 24 s biçimini tekrardan oluştururlar.

24.4 Cinsel Davranış

Üreme işlemleriyle ilişkilenmiş davranış biçimleri özellikle şaşırtıcıdır. Cinsel organların hazırlanmasındaki iletişim genellikle karmaşık ve ustacadır ve ayrıntılı kur ritüelleri ile ilişkilendirilebilir. Bir çok organizmada, cinsel aktivite oldukça kısa bir sezonla sınırlıdır. Bunun anlamı, çiftleşme davranışı belirli zamanda aktif olmalı ve daha sonra diğer zamanlar için kapanmalıdır. Cinsel davranışlar endokrin aktivitesi, merkezi sinir sistemin durumu ve üreme sisteminin durumu gibi içsel karakterlerdeki periyodik değişimleri içine alır. Fakat, bunlar mevcut ışık miktarı, yağ rezervlerinin doldurulması için mevcut olan gıda miktarı, eşin mevcut olması gibi çevresel faktörler tarafından da değiştirilebilir. Gerçek eşleşme genellikle yoğun doğal seçilimin olduğu ayrıntılı ve törensel *kur* ile gerçekleşir. Kur yaparken, en güçlü ve en uygun erkek alıcı dişiyi ikna edebilir, bu arada diğer erkekler üremeyi unutmaya mahkum olurlar. Benzer bir şekilde, *cinsel seçilim*de dişinin kendi seçilimini sağlamak ve çekici erkeği kendisine bağlamak için kendisini teklif olarak sunması en uygunun sürekliliği için mekanizmayı sağlar (dişi seçimi noktasında değerlendirilir).

Cinsel tepkilerin tamamı, yavru bakımına kadar bile uzanır, organizmanın enerji ve kaynakların önemli bir kısmını tüketir. Bu bireyin kendi rahatının sürekliliğinin sağlanmasından çok grubunun uzun süre hayatta kalabilmesine verilen önemin de göstergesidir – burada bireyin cinsel performansı çoğunluğun daha büyük ihtiyaçları için "fedakarlığın" tohumudur. Böyle özgecil bir sadakat için çok büyük bir bedel uyumsuz olabilir, bu bir çok organizma arasında seks için ayrılan zamanın kısıtlanmasının sebebini açıklar. İnsanlar gibi sürekli ve daimi bir cinsel aktivite veya ilgi gösteren grupların seksten ikincil bir avantaj sağladıklarına inanılır—toplumsal (ailevi) yapının devamı.

Cinsel davranış çok farklı unsurlardan oluşur, hem doğuştan hem deneyimsel. Aktivitelerin çoğu büyük ihtimalle çeşitli dış uyaranlar ya da serbest bırakıcı tarafından ortaya çıkan SEB'lerden oluşur. Kur yapmanın ve eşleşmenin bazı yönleri belirlenmiş bir mıntıkayı ihlal eden bir erkeğin diğer erkek tarafından kovulması ile bağlantılı saldırgan tavırlara çok benzer. Kritik bir zamanda, serbest bırakıcı karşı cinsten bir birey dahil olduğunda saldırgan tavırları cinsel hareketlere yönlendirme eğilimindedir. Dikenli balık kur yapma ve eşleşme hareketlerinde saldırgan tavrın yön değiştirmesine açık bir örnektir. Ancak saldırganlık, kur yapma ve eşleşme davranışlarıyla asla tamamen perdelenemez. Erkek dikenli balık dişiyi yumurtladıktan sonra yuvadan dışarı sürer ve spermlerini bırakır (bk. Örnek 11). Bazı böcekler ve bir çok örümcek çeşidi arasında, dişi eşleşmenin hemen sonrasında erkeği öldürür ve yiyebilir.

Bir çok hayvan grubunda, cinsel ilişkiler oldukça sıradandır ve herhangi bir çift arasında olabilir. Bu şekildeki cinsel hayat tarzı *seçici olmayan* olarak belirtilir. Diğer yandan, bir çok kuşta cinsel çiftleşme hayat boyu bir ilişkidir ve büyük sadakat göstergesidir. *Polijini (Çok eşlilik)* teriminin geçerli olduğu yerlerde bir tek erkek bir çok dişi ile birlikte olur ve harem oluşturur. Bir tek dişinin bir çok erkekle eşleşmesine *poliandri* denir.

24.5 Sosyal Organizasyon

Bir türün üyeleri arasındaki etkileşimin derecesi adeta yalnız hayat tarzı olan bazı cırcır böceklerinden karınca ve insanların karmaşık toplumlarına kadar değişiklikler gösterebilir. Toplumsal yapının bu seviyelerinde, belirli sosyal biçimleri değiştiren davranışı meydana getiren iletişimin bazı ölçüleri olmalıdır. Bu sosyal iletişim, çağrıları, yüz ifadelerini, postural duruşu veya hareketsel biçimleri kapsar. Bazı durumlarda, *müşterek faaliyetler* ortaya çıkar; diğer durumlarda *kavgacı* (rekabetçi) etkileşimler baş gösterir. Bazı davranışlar *birleştirici*dir—fiziksel olarak grubun üyelerini birbirine yaklaştırır. Diğer davranışlar *ayırıcı*dır—grubun üyelerini dağıtma eğilimindedir. Uçuşa hazırlanan kuşların toplanması veya tehlike durumunda sığır sürülerinin sıkı bir daire olarak bir araya gelmesi ya da soğuk havalar birleştirici davranışlar gösterir. Erkek kuşların dağılması veya kurtların bölgelerini belirlemeleri ve savunmaları ayırıcı davranışlardır.

Rekabet

Bir çok davranış çeşidi bireyler arasında besin, eş veya inşa malzemesi gibi kaynaklar için bir mücadeleyi içine alır. Bir türün üyeleri benzer ihtiyaçlara sahip oldukları için, bunlar büyük ihtimalle birbirleriyle az miktarda olan kaynakların güvenliği noktasında *rekabet*e girerler. Ancak nadiren mücadele gerçek bir kavga ile sonlanır. Genellikle bu yarış, gücün çok iyi şekilde biçimlendirilmiş gösteriminden oluşur, bunun için de agonistler (rakipler) birbirlerini diş gösterme, yüksek sesle hırlama veya saldırır gibi yapmak gibi bir kaç çeşit saldırgan hamle ile tehdit ederler. Bu çeşit tamamen sembolik olan azgın gösterişler *ritüeller* olarak adlandırılırlar. Kalıplaşmış ritüellerin gelişmesi gerçek kan dökülmesinden kaçınır ve insan toplulukları için ibretlik bir olay olarak kullanılabilir. Törensel *teslim olma* davranışı rakiplerden birinin yenilgiyi kabullenmesi ile sonuçlanır.

ÖRNEK 9 Kurtlar kavga sırasında kürklerini piloereksiyonla kabartırlar, rakibiyle yüzleşirler, hırlarlar ve dişlerini gösterirler ve kısa saldırılar yaparlar. Kuyruğunu yeterince aşağıya indiren kurt, kürkünü tekrar düzleştirir ve hatta zayıf noktası olan boğazını gösterebilir. Rekabetin bu usulleri direk kavgayı önler ve her iki üyenin de sağlıklarını korumasını sağlar ve onların genetik potansiyellerini ilerdeki üremesel fırsatlara taşır.

Diğer rekabetsel etkileşim *egemenlik hiyerarşisinin* ya da *kıdem sırasının* kurulmasını içerir. Bu aslında rastgele saldırganlıkla kıdemlerin oluşup sosyal konumun düzenlenmesidir. İlk çalışmaların yapıldığı tavuklarda, en yüksek rütbeye sahip (alfa) tavuk sürüdeki diğerlerinin hepsini kontrolüne alır ve gıda ve eşlere ulaşımı tamamen sembolik bir kıdemle kontrol eder. İkinci seviyedeki (beta) tavuk benzer bir şekilde kontrolü altındaki diğer tavuklara uygular. Bu derecelenme en alt seviyedeki üyeye kadar devam eder, ki bu altında kontrolünü gösterebileceği hiç bir tavuk bulunmayan daimi kurbandır. Egemenlik hiyerarşisi grubun tüm üyeleri için faydalıdır, çünkü her seferinde rekabetsel mücadeleye girmeye gerek kalmadığından ilişkiyi kolaylaştırır.

Bölgecilik diğer bir çeşit birey tarafından sabit bir bölgenin az veya çok uzun bir süre boyunca elde edilmesini içeren rekabetsel etkileşimdir. Bölge, önemli hayatsal olayların sürdürüldüğü bir arena olur ve şiddetle savunulur. Bölgecilik kıt kaynaklara en sağlıklı olanların ulaşmasını sağlayan önemli bir mekanizmadır, çünkü daha az sağlıklı olanların bir bölge edinmeleri ve onu savunmaları pek mümkün değildir.

Fedakarlık

Bir veya bir kaç organizmanın grubun refahı için kendi ihtiyaçlarından vazgeçtiği sosyal hayvanlar arasında *fedakarlık* belirgin bir davranış türüdür. İnsan topluluklarında, bu tamamen nadir değildir. Savaş sırasında kendini başkalarını kurtarmak için bombaların üzerine atan askerler, edebi ve sinemasal bilgilerden aşina olduğumuz figürlerdir. Ancak, insanların başkaları için hayatlarını ortaya koyma noktasındaki kararları, diğer türlerde ortaya konması zor olabilen bilinçli bir dizi hareketi kapsar. Diğer hayvanlarda kendini feda etme gibi hareketler ya tamamen ya da kısmen doğuştan gelen davranış biçimi olarak yapılıyordur. Örnek olarak, tarla kemirgenlerinin bazı türlerinde, tüm sürü tehlike için, diğerlerini kaçması için uyarırken kendisi tehlikenin geldiği yönde bekleyen nöbetçinin alarm çığlıkları tarafından uyarılır. Yavru arıların refahında direkt olarak genetik hiçbir çıkarları olmayan işçi arıların kraliçenin kuluçkalarına bakmaları gibi, benzer fedakar davranış da kalıtsal yollardan kaynaklanır, çünkü bu fedakar roller kültürel uyum veya öğrenmeyle ilgili herhangi bir delil olmadan kabullenilir.

Kendini feda etmede, fedakar hayvan çoğunlukla kendi fedakarlık genlerini gelecek nesillere aktarma şansını da feda eder. O zaman popülasyonda fedakarlıkla ilgili olan genler nasıl devam edebilir? W.D. Hamilton fedakarlığa sebep olan genlerin devamını açıklayabilmek için *akraba seçimi* kavramını geliştirdi. Teorisi, belirli bir genin evrimsel başarısının sadece o gene sahip bireyin başarısı ile değil, o genin frekansının gelecek nesillerde artıp artmamasına bağlı olduğunun kabulüyle başladı. Ayrımın daha net yapılabilmesi için, bizim odak noktamız bireyden ziyade gen üzerinde olmalıdır, kesinlikle evrimsel değişimin taranmasında yeni bir bakış açısı.

Fedakar davranışlara sebep olan ya da yöneten genleri dikkate alırken, fedakarın sadece çoğalma noktasındaki kaderine bakmamalı, bunun yanında benzer gen düzenini taşıyan akraba bireylerin üreme başarılarına da bakmalıdır. Eğer fedakarın faaliyeti (grubun refahı için üreme ayrıcalıklarının fedakarlığında) yakın akraba bireylerin uygunluğunu arttırırsa bu bireyler fedakarlık genlerini gelecek nesillere aktarır ve fedakarlık serpilir. Bu açıklamaların özü grup içerisindeki yakın akraba bireylerin ortaklaşa evrimine odaklandığı için, *akraba seçimi* adı bu olay serilerini tanımlamak için kullanılmıştır. Belirli bir genin ya da gen kümesinin başarısı ve hayatta kalması açısından, akraba gruplar içerisinde var olan akrabalığın derecesi önemlidir, çünkü yakın akraba bireyler genlerinin çoğunu paylaşma eğilimindedir.

Fedakarlığı yapma noktasında bireylerin eğilimi üzerine yapılan araştırmalar göstermiştir ki bir çok türde, fedakar davranış genellikle fedakarın ortak genlere sahip olduğu yakın akrabalara uzanır. Bu klanlarda ya da akraba gruplarında toplam üreme başarısını artırır. Bireylere odaklanmaktan daha çok grup olarak akrabaların uygunluğunun dikkate alınması *toplam seçilim değeri* olarak adlandırılır. Fedakarlığın devamı toplam seçilim değerinin yükselişi ile açıklanır—fedakar belki yok olabilir fakat fedakarlık için olanlar da dahil benzer genleri taşıyan akrabalar hayatta daha güçlü kalırlar ve genlerini yayarlar.

Hayvan Toplulukları

Bir çok tür arasında, üyeler arasındaki samimi değiş-tokuşlar ve uyumlu işbirlikçi faaliyetler *topluluklar* adı verilen daimi sosyal yapıların oluşturulması yoluyla kolaylaştırılır. Bu topluluklar açıkça iletişim, bireyin ihtiyaçları ve davranışlarının entegre yüksek yapıya ekleme kapasitesi ve topluluğun bir nesilden diğer nesile devamını sağlamak için hayli kompleks mekanizmalara ihtiyaç duyarlar.

Kompleks topluluklar böcekler ve omurgalılar arasında daha yaygındır, özellikle gelişmiş beyin yapısına sahip omurgalılarda. Böceklerin durumunda, sosyal kararlılık görevlerin katı bir şekilde yetkilendirilmesine dayanır ki değişmeyen bir şekilde devam ettirilir. Katı kast sistemi mevcuttur ve her kastın üyeleri çoğunlukla doğuştan içgüdüsel bileşenler tarafından belirlenen davranışlar gösterirler. Görev performansının yapısındaki en ufak değişim farkedilebilir. Entegrasyon genellikle grubun üyeleri arasındaki kimyasal etkileşimlerle sağlanır. Bal arıları arasında, kovan içerisinde yaşayan kömüniteyi 100.000 kadar birey oluşturabilir. Hemen hemen bütün üyeler dişidir. *Erkek arılar* olarak adlandırılan bir kaç erkeğin, yumurtadan çıktığında bakire kraliçe arıyla eşleşmekten başka hiç bir görevi yoktur. Kraliçe ve bir kaç erkek arı dışında, kömünite binlerce *işçi* dişiden oluşur. Bu kale; kraliçe tarafından bırakılmış binlerce yumurtadan çıkan larvaları besleyen hemşire işçiler, mumdan hücrelerle ilgilenip bakımını yapan ve avcılara karşı koruyan temizlikçi işçiler ve kovandan ayrılıp komünitenin sürdürülebilirliğini sağlamak için besin arayan besin toplayıcılar, şeklinde alt sınıflara bölünebilir. İşçi arılar iki aydan daha az yaşamalarına rağmen bu "mesleki" aşamaların her birinden geçer.

Omurgalı topluluklarında, bireyler daha bağımsız olma eğilimindedir ve programlanma böcek meslektaşına göre daha az katıdır. Kast sisteminden daha çok egemenlik hiyerarşisi omurgalı topluluklarının ayırt edici özelliğidir. Bu gibi hiyerarşilerdeki alfa ve beta üyeler sadece besine ve eşe birincil erişimin ayrıcalığının tadını çıkarmaz, bunun yanında dıştan gelen tehlikelere karşı hem kendilerinin hem de hiyerarşide alt kademelerdekilerin korunmaları noktasındaki sorumluluğu paylaşırlar.

Maymunlar arasında, sosyal yapı hem kompleks olma hem de deneyimlerle değişebilmeye eğilimlidir. Eş bağı, bir çok topluluğun aile konfigurasyonunu etkileme eğiliminde olmasına rağmen, temel sosyal yapıdaki değişim insan topluluklarında özellikle belirgindir. İnsanlar arasında değerlerin ve sosyal normların telkini *kültürün* gelişmesini sağlar—bir nesilden sonraki nesle aktarılan ve sıklıkla ikonlarda, kitaplarda, sanatsal çalışmalarda vb. temsil edilen fikirler ve doğanın özü olan semboller.

İletişimin Rolü

Topluluklar, üyeleri arasındaki sürekli etkileşimle korunurlar. Bu etkileşimler bilginin bir bireyden diğer bireye aktarılmasını sağlayan *iletişimi* kapsar. Bu bilgiler, saldırgan tepkileri, cinsel hassasiyeti, çevredeki nadir kaynakların varlığını veya daha ince duyguları ve istekleri içerebilir. İletişim görsel, sessel, kokusal veya tatsal gösterimleri bile kullanabilir. Böceklerdeki ve hatta omurgalılardaki tepkisel davranışların çoğu belirli tepkinin ortaya çıkmasını sağlayan kimyasal detayları kapsar.

ÖRNEK 10 Bal arılarının arayış verimliliğinin bir parçası keşifçi işçilerin kovana geri dönüp besin aramaya hazır arılara "dans" ile besin kaynağının hem yönünü hem de uzaklığını belirtmelerindeki yetenekleridir. Karl von Frisch tarafından gösterilmiş olan kovana geri dönen arılar tarafından yapılan bu *sallama-dönme dansı* sürpriz bir şekilde besinin yeri hakkında detaylı bilgi sağlar. Besinin yapısı geri dönenin, gidecek grubun üzerine doğrudan nektarı fışkırtmasıyla aktarılabilir.

Sürekli iletişim sosyal yapının denetlenmesini sağlar ve kararlılığın korunması için ayarlamalar yapılmasına izin verir. Bal arılarının durumunda, işçi grupları tarafından kovandaki sıcaklığın arttığının farkına varılması kovan içerisinde kanatların hızlıca çırpılmasına sebep olur, bu sonunda sıcaklığın düşmesini sağlar. Bu gibi ilkel havalandırma mekanizması sadece eğer sıcaklığın durumu hızlı ve yaygın bir şekilde iletilebilirse etkili olabilir.

24.6 İletişim Biçimleri

Hormonlar iletişimde sinyal cihazları olarak kullanılan yapıların oluşumunu veya değişimini etkileyerek rol oynarlar.

ÖRNEK 11 Baharda, erkek dikenli balıklar alt yüzeylerinin parlak kırmızı renge dönmesini sağlayan hormon salgılarlar. Bu aynı hormonların sürekli etkisi altında olan erkek, içerisinde yuvasını kuracağı sığ su arar, o kırmızı renk tarafından çekilen dişiler tarafından hazır bir hedef olur. Sırayla, dişinin yumurtadan dolayı şişmiş vucudu erkeğin dikkatini çeker ve dişi tarafından yumurtaların yuvaya bırakılmasıyla son bulan kur dansı (yüzme) ortaya çıkar. Dişi yuvayı terkettiğinde, erkek spermlerini bırakır ve yakında yumurtadan çıkacak yavrulara bakma görevini üstüne alarak orda hazır bekler. Hormonlar, bu durumda kur ve eşleşme davranışlarını kontrol eden bütün görsel işaretleri oluşturur.

Hormonlar ayrıca önemli iletişim bileşenine sahip davranışların oluşmasını sağlayan dürtüleri artırarak da iletişimde rol oynar. Bunlar da dürtü ve davranışların ortaya çıkmasını sağlayan yapıların oluşmasına neden olabilir. Bu cinsel gelişim durumunda aşikardır. Hormonal değişimlerle, kur için serbest bırakıcı olarak görev alan, eşleşme faaliyetlerine neden olan ve yavruların bakımı için programların oluşturulmasına yardımcı olan yapılar ortaya çıkabilir. Karşılıklı cinsel aktiviteler katılımcılar arasında bilginin sürekli değiş tokuşuna bağlıdır. İnsanlar arasında ve belki de maymunlar arasında, cinsel aktivite için istekli ve potansiyel eşlerin hazır bulunduğunu neşreden ikincil cinsel nitelikler özellikle genel vücut kıvrımlarında, göğüs çıkıntılığında ve sesin perdesinde belirgindir. Tabii ki bu özellikler eşey bezlerinin seks hormanlarından etkilenmektedir.

Feromonlar, fazlasıyla etkili kimyasal iletişim biçimi, *sosyal hormonlar* olarak adlandırılırlar. Hormonların bireyin vücudunda dolaşarak içsel fonksiyonları üzerine bütünleyici ve düzenleyici etki göstermesi gibi, feromonlar da bir grubun bireyleri arasında dolaşarak bütünleştirici davranışlar oluşturur.

Keşfedilen ilk feromonlardan biri, bazı dişi güveler tarafından üretilip erkeğin dişiye doğru uçmasına neden olan cinsel cezbedicidir. Bütün feromonlar için geçerli olduğu gibi, cinsel cezbedici hava ile taşınabilen oldukça küçük organik moleküldür ve çok az bir miktarda bile olsa fazlasıyla etkilidir. Ağaç zararlısı güveler arasında, dişiler tarafından az miktarda bile olsa bırakılan moleküller bir mil uzaklığa kadar erkekleri cezbedebilir. Feromonların etkinliği hedef bireyin kokusal duyarlılığına bağlıdır.

Sosyal böceklerde, feromonların bölgesel sınırların işaretçileri, tehlike için sinyal ve kast gelişiminin düzenleyicisi olarak görev yaptığı gösterilmiştir. Feromonun fonksiyonu üzerine özellikle ilginç bir olay, ölmüş veya ölen karıncalardan yükselen "cenazesel" sızıntıdır. Bu kimyasal çevresindeki işçileri ölümcül bireyi koloniden uzaklaştırmak için harekete geçirir, grubun temizliği ve sağlığının korunması için faydalı bir davranıştır. Bu cenazesel feromon izole edildiğinde ve tamamen sağlıklı bir işçi karıncanın üzerine bulaştığında, onun meslektaşları onu karınca yuvasının dışına taşıyıp bırakırlar. O geri dönse bile acilen tekrar atılır. Giriş hakkını geri kazanmak için bir kaç başarısız ataktan sonra, o sonunda tekrar giriş için atak yapmaktan vazgeçer. Bu, böcek topluluklarında davranışın hayli programlanmış doğasının yansımasıdır, bu yenilik veya tartışma için çok az yer bırakır.

24.7 Biyolojik Belirlenimcilik ve Davranış

Biyolojik belirlenimcilik, bu bölümde anlatılan içerik kapsamında organizmanın başlıca özelliklerini ve onun davranış biçimlerinin genetik etkilerini yorumlayan bir teoridir. Böcek ve primatların sosyal olarak bir araya gelmelerinde, bu teori genlerin davranış üzerine önemli bir kısıtlayıcı baskı kurduğunu ileri sürer. Deneyimin ve kültürün değiştirici etkiler olarak kabul edilmesine rağmen, temel sosyal etkileşimler genetik programın evrimsel seçiliminin sonucu olarak görülürler.

Böcek toplulukları üzerine hayli saygın bir uzman olan E.O.Wilson, davranışın eğer evrimsel açıdan incelenebilirse daha iyi anlaşılabileceğini ileri sürmüştür (Sociobiology, 1975). Wilson'a göre, insan topluluklarının geleneksel olarak toplum bilimciler ve politik bilimciler tarafından savaş, aile yapısı ve vatandaşlık normları gibi çalışılmış olan yanları bile belirli genlerin ayırıcı sağkalım sonuçları olarak çok daha iyi anlaşılabilir. Sosyolojik açıdan önemli tartışmalar, biyolojik bakış açısının bu uzantısı (evrimsel) üzerinde şiddetlenmektedir. Belirli bir kalıtsal biçimin bireysel ifadesinde esneklik mevcut olabilirken, biyolojik belirlenimciliğin bir çok eleştirmeni bizim sosyal kurumların şekillenebilirliğinin (değişkenliğinin) genetik programların seçiliminin yorumuyla çeliştiğini savunur. Hatta, eleştiriler çıkarımlara karşı da eğer geçmiş durumlarda seçilmiş genetik program tarafından bizim gelişmemize kanalize edilmiş ve zorlanmış olsaydı, insan potansiyeli ve yeteneklerinin ancak sınırlı gelişiminin olabileceğini ileri sürmüşlerdir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

24.1. *Antropomorfizm* insan kavram ve arzuları açısından gerçekliğin tanımlanması eğilimidir. Örnek olarak, diğer türlerde uygulanamadığında insan duygu, düşünce ve tavırlarının biçiminin belirlenmesini kapsar. Antropomorfizm bir bilimsel çalışmanın değerini nasıl düşürebilir?

Davranışın kendi başına objektif değerlendirmesi, bazı insan isteklerini bir eylem noktasında incelenmesiyle çarpıtılabilir. Verilerin toplanması değerlendirmeden önce açık ve tarafsız bir şekilde olmalıdır. Aksi takdirde, belirli davranışları oluşturan mekanizma tanımlanamayabilir. Diğer bir zorluk hayvan davranışlarını çalışırken peşin hükümlü (düsturlu) konumun gelişmesi olasılığında yatar. Bu sadece haksızlık değil bunun yanında çalışılan davranışın güvenilir değerlendirilmesine de zarar vericidir. Hatta, antropomorfizm insansal olmayan modellere daha uygun davranışların açıklaması için araştırmanın kesinliğini sınırlayabilir. Ancak, bilimin antropomorfizm yapmaya karşı duruşu –bazı insanların yanlışlıkla inandığı gibi—hayvan davranışının altında yatan olası duygular ve dürtülerin insan davranışındakilerle hiç bir ortak yanı yoktur anlamına gelmemektedir. Duruş herhangi bir beyanda bulunmamaktadır; sadece tarafsız kalmak ve sonucun deneyle ortaya çıkması için bir girişimdir.

24.2. 1973'te fizyoloji veya tıp nobel ödülü Konrad Loranz, Nicolaas Tinbergen ve Karl von Frisch tarafından paylaşılmıştır. Bu üç araştırmacı etoloji alanının kurucuları olarak kabul edilmişlerdir ve çalışmaları için nobel ödülünü alarak davranışa evrimsel yaklaşımın geçerliliğini ölçülemez şekilde kuvvetlendirmişlerdir.

Daha önce, davranışın bir çok öğrencisi biyolog olarak eğitilmekten ziyade psikolog olarak eğitilmişlerdir. Onların araştırma araçları beyaz sıçan ve labirent (hayvanın nasıl gideceğini öğrenmek zorunda olduğu seri parkurlar içeren bir kutu) gibi koşullandırma cihazları veya *skinner kutusu,* bir manivela ya da ödülün oluşturulabilmesi için belirli bir sırada basılması gereken düğmeler içeren bir aparattır. Bu psikolojik çalışmalar, toplu olarak *davranışçılığı* belirler, koşullandırmanın üretildiği ve düzeltilmiş davranış biçimlerini kapsayan öğrenme teorilerine dayanır. Bu yaklaşımın rekabetçi etolojik görüşten farkı nedir?

Etolojide vurgu koşullandırmadan ziyade davranışın SEB ve içgüdüsel temelleri gibi doğuştan gelen eğilimler üzerinedir. Buna ek olarak, etologlar davranışçının okulundaki dar laboratuvarın aksine sıklıkla arazi koşullarında geniş bir çeşitlilikteki organizmalarla çalışır. Etolog ayrıca evrimsel bakış açısından davranışın değerlendirilmesiyle daha çok ilgilenir—doğuştan gelen davranışsal potansiyellerin genetik bileşenleri üzerine olan seçilim.

24.3. Yorgunluğun alışmadan farkını nasıl açıklarsınız?

Yorgunlukta, duyusal sinirsel bileşenlerin yanında motor sinirsel bileşenleri de kapsayabilir, sinirsel yolağın fonksiyonel durumu bozulmuştur. Kasların sürekli kasılması ile gelişen yorulmaya benzer bir olayda laktik asit birikmesi ve enerjinin (glikojen) bitmesi çalışmaya devam etmesi için gerekli olan kasın yeteneğini bozar. Bu anahtar değişimlerin yeri büyük ihtimalle motor uç plakasıdır; uyarının kasılabilen aparata ulaşmasını engelleyen diğer kimyasal değişimler de gerçekleşebilir. Duyusal sistemde, yorgunlukla benzer bir olay son reseptör ile sinaptik bağlantıda karışmaya sebep olur. Sonrasında yorgunluk hücresel değişimleri de kapsar ve bu siniri, sinir – kas bağlantılarını ya da kasın kendisini kısmen veya tamamen etkisiz hale getirir.

Alışma durumunda, çok basit bir çeşit öğrenmedir, düzenlemeler nöromuskular birimlerden gelen değişimlerden ziyade merkez sinir sisteminde gerçekleşen eylemlerden kaynaklanır. Organizma basitçe önemsiz gibi gözüken tekrarlayan uyaranı görmezden gelir. Eylemin yerel bölgesi tamamen işlev yeteneğine sahiptir. Genel kural olarak, alışma yorgunluğun çok kısa duyarsızlığına karşı daha uzun sürer (bir kaç güne kadar). Alışmanın diğer bir özelliği uyarılma seviyesinin güncellenmesi durumunu takiben merkezi sinir sistemi tarafından hızlıca giderilmesidir. Uyarma bariz olarak yükseltilebilirse, yorulmuş sinir siteminden bazı eylemleri ortaya çıkarabilmesine rağmen, uyarılmanın yükseltilmesi yorulma ile bağlantılı olan hücresel olayları değiştirmez.

24.4. Uçan veya yüzen hayvanların bir kısmı belirli bir bölgeye ulaşmak için uzun mesafeler boyunca seyahat ederler ve bunun yanında bir çok geri dönüş yaparlar. Nasıl bir mekanizma bu göçebe yaratıkların yollarını bulmasını sağlar?

Uzun mesafeler boyunca hareket eden hayvanlar ister bekar hayatı olayı olsun ya da tekrarlayan düzenli göç biçimi olsun nihai hedefe ulaşmak için bir çok doğuştan gelen ve az bile olsa öğrenilmiş davranışı birleştirir. Göçebe belirli

bir zaman boyunca sabitlenen yönlendirmeleri içeren doğuştan gelen programlara tepki verir. Bazı durumlarda, kuşlar haftalar boyunca bir yönde uçarlar ve sonra seyahatin dengede olması için diğer yöne dönerler. Bu gibi biçimler kuşlara seyahatlerinde yardımcı olan rüzgarın dağılımındaki değişimle koordine edilir. Bu gibi fazlasıyla katı davranış biçimindeki tehlike geçerli olan rüzgar dağılımındaki beklenmedik değişim göçmen için felaketi getirebilir. Büyük olasılıkla, bir sabit yön programı göçmen kaplumbağalarda ve bazı balıklarda da işleyebilir.

Bazı göçmen kuşlarda, yer tayin etme kapasitesi sabit uçuş biçiminin yerini alabilir. Konumu hemen hemen sanki enlem ve boylamları kontrol ediyormuşcasına kesin olarak bilme yetisi *harita duyusu* olarak adlandırılır. Bu yetenek için deliller mevcuttur fakat laboratuvarda ya da arazi ortamlarında bile çalışmak zordur. Fazlasıyla popüler deney hayvanı olan posta güvercinleri *pusula duyusuna* sahiptir—pusula yönünü fark edebilme yeteneği dolayısıyla onlar pusulanın kendileri için hazır bulunduruluyormuş gibi hareket ederler. Bu kuzey ve güneye göre yön değiştirebilme yeteneğinin ana unsuru güneşin konumudur. Çünkü güneş günün zaman dilimlerine göre konumunu değiştirmektedir, pusula duyusu iç saat ile güneşin konumunun etkileşimini içermelidir. Eğer bu gibi kuşlar yapay ışık şartları altında tutulur ve iç zamanlayıcıları gün-gece zamanlamasındaki değişim ile değiştirilirse o zaman yön hissetmeleri de değişir. William T. Keeton gün ışığı mevcut olmadığında dünyanın magnetik alanının yönlendirmesini kapsayan yedek sistemin devraldığını göstermiştir. Bazı güvercinlere mıknatıs ve diğerlerine pirinç çubuk yerleştirmiştir. Güneşli günlerde, herhangi bir etki gözlemlenmemiştir; bulutlu günlerde, mıknatıs taşıyan kuşların aklı karışmış ve pusula duyularını kaybetmiş gibi gözükmüşlerdir, bu arada pirinç çubuklu kuşlar fonksiyonlarını yerine getirmeye devam etmişlerdir.

Gece uçan kuşlar büyük ihtimalle kendilerini yıldızlara göre yönlendirmektedirler aynı antik zamanlarda keşif yolculuğu yapan insanlar gibi.

24.5. Genetik ve evrimin bakış açısıyla, fedakarlık kavramı ne gibi problemleri ortaya çıkarır?

Charles Darwin doğal seçilim teorisini geliştirirken, fedakar davranışın varlığının sürekliliği yüzünden aklı karıştı, çünkü fedakar gelecek nesile genetik izini bırakmadan büyük ihtimalle ölür. Modern biyologların da bunun gibi görünürde karşı seçilen karakterlerin istikrarından dolayı kafaları karışmıştır. Bağlantısız meslektaşların iyiliği için hassas duruşlarını adapte etme istekleri, yok olmak yerine nasıl aktarılabilir? Tabii ki doğru fedakar genel refahı destekleyerek bütün grubun seçilim değerini artırır fakat fedakar grubun daha bencil üyelerinden başarılı üremeyi gerçekleştirmesi daha küçük ihtimalde olmalıdır ve sonunda daha bencil bireylerin genetik kompleksleri adına yok olmalıdır. Fedakarlığın istikrarı bir kaç kurgusal hipotezi meydana getirmiştir.

24.6. Doğal seçilimin genel anlayışı çevre birey fenotiplerini zorlar; daha uyumsal olanlar hayatta kalmaya daha eğilimlidirler ve çoğalabilirler bunun yanında daha az uyumsal olanlar daha az yavru üretirler. Bazı durumlarda, yetersiz uyumsal bireyler hiç yavru vermeyebilirler (bk. Bölüm 12). Bu farklılaşmış üremenin sonucu olarak, popülasyon zamanla değişir ve gen dağılımlarında daha başarılı bireyleri yansıtmaya başlar. Böylelikle, doğal seçilim bireyler üzerine etkilidir fakat tür ve popülasyon gelişir.

1950'lerin ortalarında, Edinburgh üniversitesinden V.C. Wynne-Edwards görüşü, seçilimin birey üzerine olmasından ziyade grubun üzerine işleyebileceği noktasında geliştirdi. Grup içerisinde var olan akrabalık evrim için yarar sağlayan avantaj veya dezavantajlar sunar. Wynne-Edwards doğal popülasyonun büyüklüğünün sınırlanmasının gerekliliği, ki böylece kalabalıklaşmadan ve sonucu olarak kitlesel açlıktan kaçınmış olurlar, ile özellikle etkilenmişlerdir. Sosyal sükunetinin sağlanması için popülasyon sayısının sınırlandırılmasındaki teknikler arasında, güçlülerin refahını artırmak için zayıflar tarafından gösterilen fedakarlık hareketi bulunmaktadır. Egemenlik hiyerarşisinin var olduğu yerlerde daha az egemen erkekler kenara çekilir ve üreme faaliyetlerini hiyerarşide büyük ihtimalle daha uygun olan daha dereceli olanları korumak için bırakırlar. Mücadele eden çiftten daha az saldırgan olan üyenin uzlaşmacı hareketleri de uzun süren mücadelelerde harcanabilecek kanı ve enerjiyi korumak adına fedakar eylem kabul edilebilir. Grup seçilimi kavramı grup içerisinde fedakarlığın varlığının sürekliliğini açıklayabilir mi?

Grup seçiliminin fedakarlığı açıklayabileceği kavramı çekiciydi fakat fedakarlığın istikrarını gerçekten açıklayamadı. Fedakarlık grubun bekasını çok iyi artırabilir fakat o grup içerisinde fedakar bireylerin daha az yavru verme eğilimleri fedakarlığın varlığı sebebiyle seçilim değerleri artan bencil bireylerle karşılaştırıldığında nesillerinin tükenmesine sebep olmalıydı. Grup seçilimi popülasyon için fedakarlığın avantajını açıkça ortaya koyar fakat problemin kalbi olan fedakarın üreme canlılığını açıklamıyor.

24.7. Arılarda, işçiler gerçekte kraliçenin kız kardeşleridir çünkü kraliçe çok sayıda işçinin döllendiği yumurtaları içeren aynı gruptan çıkar. Kraliçe özel bir muamele görür (gıda, yuva bölgesi vb.) bu olanak farklı kraliyet gelişmesine sebep olur. İşçiler bakire kalırlar. Kraliçe yumurtalarını bıraktığında, larva ve pupa dönemlerinden sonra sonunda çıkan yavru arılar kraliçe arının işçi kız kardeşleri tarafından hizmet edilirler ve beslenirler. Başkasının kuluçkasına bakmak kesinlikle fedakarlığa mükemmel bir örnektir ki bazen bazı işçi arılar tarafından

üstlenilen ölümcül kovanı koruma görevi gibi. Hangi mekanizma arılardaki bu gibi fedakarlık için genlerin yayılmasını destekler? [İpucu: Erkek arılar (Dronlar) haploittir; kraliçe diploittir.]

Çünkü erkekler haploittir ve genlerinin tamamını döllenmiş yumurtaya verirler bunun yanında dişi genlerinin yarısını kapsayan rastgele bir grubu verir (mayozu hatırlayınız), bütün kız kardeşler genlerinin dörtte üçünü paylaşırlar. Kız kardeşlerinin yavrularına bakmak genetiksel olarak diğer türlerdeki durumdan daha verimlidir çünkü onlar genetik olarak çok yakındırlar ve kızkardeşleriyle kendi potansiyel yavrularından (onların geninin yarısını içerir) daha çok gen paylaşırlar. Dolayısıyla, arılar arasında mevcut fedakarlık akraba seçilimi ve katılımcı seçilim değeri rolünün bariz uygun bir örneğidir.

24.8. Akraba seçilimi genetik olarak yakın bireyler arasında işler. *Karşılıklı fedakarlık* akraba olmayanlar arasında fedakar ilişkiyi kapsar. Bu durumda, fedakar kendi geninin sürekliliğini garantilemez. O zaman bu gibi fedakarlığın uyumlu avantajı ne olabilir?

Burada bencil olamayan davranışların genişlemesi, sadece karşılık ve gelecekte iyiliğin geri dönüşü beklentisi varsa uyumlu anlamda anlaşılabilir. Fedakarlığın bir çok tavrı sıradan görevleri merkeze almıştır, bir primatın sırtının bu işi daha kolay gerçekleştirebilecek başka birisi tarafından kaşınması gibi. Küçük sıkı gruplarda, benzer fedakar eylem sıklıkla görülür ve grubun samimiyeti karşılıklığı cesaretlendirir ve iyilikleri kabul edip kendi imkanlarını sunmayanların tanımlanmalarını sağlar.

Karşılıklı fedakarlığın olduğu türlerde, karşılıklılık garanti edilmelidir aksi takdirde bencil davranışlar daha uyumlu yaşam tarzı olurlar. Belirli fedakar eylemlerin varlığı özünde grup içerisinde modeller oluşturur bu diğerlerinin fedakarlığını teşvik eder. Model fedakarlığa ilişkin benzer duyarlılıktaki genetik bileşen işlevsel olabilir fakat kesinlikle ölçülmesi zordur.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

24.9. Davranış üzerine kültürel etkiler (*a*) amipler (*b*) yassı solucanlar (*c*) insanlar (*d*) ördekler (*e*) köpekbalıkları arasında daha güçlü olur.

24.10. Belirli bir davranış için uzun süreli evrimsel açıklamalar (adaptasyon vb.)
(*a*)yakın nedenleri (*b*) nihai nedenleri (*c*) nedenlerin yokluğunu (*d*) hiçbirini içerir.

24.11. Çevreden- doğuştan tartışmasında, doğuştan bireyin (*a*) eğitimine (*b*) işlenmemiş besinleri yeme eğilimine (c) genlerine (*d*) başlangıç etkilerine (*e*) hepsine odaklanmıştır.

24.12. İşaret uyaranı serbest bırakıcıdan (a) daha geneldir veya (b) daha az geneldir.

24.13. Karl von Frisch kazlarda ilk mühürlemeyi keşfedendir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

24.14. Bazı kuşlarda yavruları beslemek yavruların açık ağızlarındaki serbest bırakıcı tarafından ortaya çıkarılır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

24.15. SEB insanlarda asla bulunmaz.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

24.16. Somon balıklarında kokusal damgalama, bu balıkların akarsulardan okyanuslara göç ettikleri belirli dönmelerde gerçekleşir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

24.17. Kraliçenin bir feromonu işçi arıların cinsel olarak olgunlaşmasını engeller.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

24.18. Soyları için ebeveynlerin kendilerini feda etmeleri gerçek bir fedakarlık değildir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

24.9 (c) **24.12** (a) **24.15** (b) **24.18** (a)

24.10 (b) **24.13** (b) **24.16** (a)

24.11 (c) **24.14** (a) **24.17** (a)

KISIM VI

Evrim ve Ekoloji

BÖLÜM 25

Evrim: Süreç

Evrim, en geniş anlamıyla, tüm gerçekliğin sürekli bir değişim durumu içerisinde olduğu görüşüdür. Süreç esas ve değişme (sürekli değişim) evrenseldir. Bu değişken gerçeklik, değişimin altında yatan güçlerin araştırılması ile en iyi şekilde anlaşılabilir.

ÖRNEK 1 Dünyanın yüzü aşamalı olarak değişmektedir. Bazı bölgelerde yeni dağ sıraları yükselirken, diğer yerlerde yüksek alanlar aşınır. Erozyonun kuvvetini anlamak bizim eski dağ sıralarının aşınmasını açıklamamızı sağlar. Kıtaların kaymasının ilginç teorisi, yeni sıraların oluşumunun ve tektonik plakaların hareketinin anlaşılmasını sağlar, jeolojik plakaların veya kara kütlelerinin sınır bölgelerindeki türbülansı açıklar.

Biyolojiye uygulandığında, evrim, atasal formun aşamalı ve sürekli değişim süreciyle ortaya çıkan şu an var olan hayatın tüm farklı formlarını korur. Bu "değişmiş nesil" süreci tamamlanmış son ürüne götürmez. Evrim tüm yaşayan şeyleri değiştirir ve, şimdi ve geçmişte olduğu gibi gelecekte de değişim üretmeye devam edecektir. Hatta tüm yaşam, gelişimin tarihini paylaşır, öyle ki protistler de insanlar kadar gelişmişlerdir. Fakat değişimin özel çeşitleri, her atasal hat için oldukça farklıdır.

25.1 Organizmalarda Değişim Kavramının Kısa Tarihi

Hiçbir teori yaşayan organizmaların çeşitliliğini, onların ilişkileri ve ilişki derecelerini ve değişen çevre ile etkileşimlerini bizim anlayışımızla evrimden daha iyi birleştiremezdi. Bir kısım biyolog tarafından, evrim bir gerçek gibi kabul edildiğinden *teori* olarak adlandırılmıştır. Biyologlar zümresi arasında evrimsel değişimin hızı ve değişime sebep olan kesin mekanizma hakkında bazı tartışmalar devam etmektedir fakat varsayımsal olarak gerçekleştiği noktasında fikir birliği mevcuttur.

Darwin'den Önce

Eski Yunan filozofları arasında organik evrim yabancı bir fikir olmamasına rağmen yaygın bir görüş değildi. Plato'nun idealizminde her tür sabitti ve mükemmel bir prototipi veya ideal gösterimi olarak vardı. Doğada bireyler, bu prototipin mükemmel olmayan haliydi. Aristo'ya göre, her tür artan karmaşıklıkta bir hiyerarşinin içinde yer almaktadır. Bu "doğanın skalası", doğa yaşamının kaba bir basitleştirilmesiydi fakat 18. yüzyıla kadar doğal tarihe hakimdi. Lakin, Yunan düşüncesini üzerine çeken Roman filozof Lucretius yaşam formlarında aşamalı değişimin olabileceğini önerdi.

Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) evrimleşen yaşam formları kavramını geliştiren modern çağın ciddi ilk doğacısıdır. O, Carolus Linnaeus (1707-1778) gibi doğacıların sabit formların kalıcı doğal yuvalara uymasına vurgu yaparak oluşturdukları sınıflandırma şemalarını karalama eğilimindeydi. O, türlerin değiştiğini kabul etmişti ve türler arasında değişkenliğe dair görüşünü desteklemek için karşılaştırmalı anatomideki (körelmiş organlar vb.) bulguları kullandı. Erasmus Darwin de (1731-1802) türlerin değiştiğini ileri sürmüştür, çoğunlukla yaşamları boyunca bireylerdeki değişimlerden kaynaklanır, bu değişimler onların

nesillerine geçer. Charles Darwin'nin büyük babasının bu görüşü Lamarck tarafından geliştirilen evrim için, daha kapsamlı bir mekanizmayı öngörmüştür.

Georges Cuvier (1769-1832) türlerin sabit değişmezliğine katı bir şekilde inanan birisidir. Halbuki, onun biyolojik teoriye katkıları ve uygulamaları evrimsel hatlarda çalışanlara fazlasıyla yararlı olmuştur. Aslında *paleontoloji* bilimini, fosillerin sistematik çalışmasını, o kurmuştur ve fosil kalıntılarından tüm organizmanın yeni inşası konusunda ustalaşmıştır. O hayvanların sınıflandırılması için kapsamlı bir sistem geliştirmiş ve özenli bir şekilde karşılaştırmalı anatomi çalışmaları üzerine kurmuştur.

Onun fosil çalışmaları bir zamanlar yaşayan bir çok çeşit hayvanın artık var olmadığını göstermiştir. O hayvan popülasyonlarının birbirinin yerini almasını açıklamak için *katastrofizm* teorisini tasarlamıştır. Bu teori belirli aralıklarla bir seri felaketin o zamanda var olan yaşam formlarının çoğunu yok ettiğini ve sonrasında yeni grupların geriye kalan canlı kalıntılarından oluştuğunu ifade etmektedir. Bu, Cuvier'e göre fosil kayıtlarında bulunan çeşitliliği açıklar. O, her felaketten sonra yeni türlerin oluştuğu fikrini kabul etmemektedir fakat bu yeni formların büyük ihtimalle dünyanın uzak bazı bölgelerinde var olduğunu ve fosillerin bulunduğu bu yere göç ettiklerini iddia etmektedir.

Jean Baptiste Lamarck (1744- 1829) muhtemelen evrim kavramının Darwin öncesi en önemli katkıcısıdır. Charles Darwin gibi, kariyerine (botanikte) türlerin değişmezliğine inanarak başlamıştır. Sonra, zoolojiye geçti ve bütün yaşam formlarının çeşitlenme sürecinde değiştiklerine ikna oldu. Onun büyük işi, *philosophie zoologique* (1809), değişimsel süreç için delillerin etkileyici bir liste sağlamasının yanında sınıflandırmaya önemli bir katkı yapmıştır. Daha önemlisi, o bu süreç için bir mekanizma ve bireylerdeki değişimin başlangıcı için bir metot (yeniden değerlendirildiğinden beri) önerdi.

Lamarck herhangi bir organizmanın yaşamı sürecinde kullanılan kısımları gelişip ve büyüme eğiliminde yken kullanılmayan kısımları körelme eğiliminde olduğuna inanmıştı. Bu *kullan-kullanma teorisi* insanda demircilerde daha büyük kol kaslarının oluşumu veya büyük kas gücü gerektiren diğer uygulamacılarda veya düzenli kullanmayanların kollarının sönmesinde gösteriliyor. Lamarck bireyin yaşamı boyunca olan bu değişimler sonrasında yeni nesillere aktarılabileceğine inanmıştı—*kazanılan karakterlerin kalıtımı*. Bu şekilde bir nesildeki organizma aktiviteleri, gelecekteki uzun dönem değişimleri yönlendirme eğilimindedir. Lamarck'ın görüşüyle evrim, biyolojik ihtiyaçlar sonucunda oluşur ve çevresel engellerle mücadelede başarılı olmayı sağlayacak pragmatik bir programı yansıtır. Lamarckçılığın sıklıkla dile getirdiği örnek, daha ulaşılabilir ağaç yapraklarıyla sınırlanmış diğer otçullarla daha etkili rekabet edebilmek için ağacın en üst filizlerindeki yapraklara ulaşabilmek için sayısız nesiller boyunca oluştuğu varsayılan zürafanın uzun boynudur.

Darwin ve Doğal Seçilim

Charles Darwin (1809-1882) iki önemli sebepten dolayı evrimle çok yakından bağlantılıdır. Birincisi o, biyologlar veya açık fikirli diğer meslekten insanlar için bile benzer bir sürecin varlığını tartışmanın artık gerekli olmadığı organik değişimi gösteren kapsamlı ve ikna edici delillerin tümünü bir araya topladı. İkincisi, onun *HMS Beagle*'la doğacı olarak çıktığı beş yıllık (1831-1836) seyahetteki Güney Amerika ve Afrika faunasına dair keşifleri evrimin mekanizmasına ait zorlu teoriyi geliştirmesi için gerekli olan sezgiyi sağlamıştır. Bu mekanizma *doğal seçilim* olarak bilinmektedir ve ilk defa bilimsel toplantıda 1858 yılında sunulmuştur. 1859'da, bu önemli çalışması, *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, Londra'da yayınlandı. Bu tartışmalar fırtınası ortaya çıkardı fakat tutkulu yandaş bir grup oluşturdu.

Doğal seçilim teorisi üç ana öğreti üzerine kurulmuştur. Birincisi, her nesilde yavruların kayda değer fazla üretimi vardır—muhtemelen çevrenin sınırlı kaynaklarıyla (besin, su, korunak, eş) desteklenebileceğinden daha fazla. İkincisi, bu çok büyük yavru popülasyonunda kalıtsal *değişimler* vardır. Üçüncüsü, yaşam için *rekabet* olur bunun sonucu olarak belirli çevreye daha iyi uyum sağlamış varyant başarılı olur ve uyumlu karakteriyle yeni nesiller üretmeye devam eder. Zamanla, uyumluluk veya uyumsallık sağlayan karakterler popülasyonda birikmeye başlar, halbuki uyumsallığı azaltan karakterler azalma veya yok olma eğilimindedir. Bu son yönüne – daha iyi adapte olmuş formların daha büyük üreme başarısı- uygun olarak doğal seleksiyon denmiştir. Bir zamanlar, doğal seçilim en uyumsalın hayatta kaldığı yaşam mücadelesi yönünden

tanımlanmıştır. Darwin'nin takipçileri tarafından yapılan bu formülasyon doğayı aralıksız kavga ve katliam olarak portre etme eğilimindeydi fakat yaşam mücadelesinde işbirlikçi mekanizmayı dikkate alma noktasında başarısız oldu. Varyant formların farklı *üreme* başarısı kavramı daha doğru bir özettir. Hatta uzun süre boyunca başarının devamlılığı için tek kriterin üreme olduğunu vurgular- ne kadar uygun olursa olsun üreme noktasında başarısız olan gelecek nesillerde temsil edilemez. Bunun için üreme başarısı dikkate alındıktan sonra uyumsallık ancak geçmişe bakılarak değerlendirilebilir.

Evrim hakkında Darwin'in kurgularını şekillendiren en güçlü etken *Beagle* ile seyahati sırasında gerçekleştirdiği meraklı gözlemleridir. Deniz tutmasına yatkın olduğu için adada kalma fırsatını iyi karşıladı, burada o mevcut formların ve eski çağlardan fosillerin her ikisini de çalıştı. Galapagos adalarındaki kuş ve sürüngen çeşitliliğinden ve ekvator anakarasındaki benzer gruplarla ilişkilerinden tuhaf bir şekilde etkilendi. And dağlarına kadar deniz fosillerinin varlığının sabit çevrede durağan türler kavramıyla tutarsız olduğunun farkına vardı. Bir çok bölgeyi tekrar ziyaret etme fırsatı özellikle Güney Amerika sahili boyunca, uzun bir periyot boyunca hayvan ve bitki yaşamlarını çalışmasını sağladı. Doğadaki büyük doğurganlığa rağmen bir popülasyonda nesilden nesile sayıda küçük değişimlerin olduğunu belirtti; doğanın cömertliğinin bu elemesi doğada seçilim işlemini algılamasının şekillenmesinde yardım etti.

Charles Lyell adlı Darwin'in jeolog arkadaşı ana tezi olarak dünya üzerine etki eden doğal kuvvetlerin şimdi ne ise uzak geçmişte de aynı olduğunu iddia eden bir kitap yazdı (*The Principles of Geology*). Jeolojik kuvvetlerin bu devamlılığı buzulların artması ve azalması, dağ sıralarının yükselmesi ve alçalması ve nehirlerin yatakları boyunca karayı aşındırmaları gibi sürekli değişen çevre üretir. Eğer şartlar uzun süre boyunca sürekli değişirse, bu değişen koşullar altında farklı yaşam çeşitlerinin var olacağını varsaymak mümkündür. Darwin'in değişik çevrelerde değişik zamanlarda jeolojik değişimleri ve farklı hayat formlarının varlığının fosil delillerini gözlemlemesi mümkün oldu.

İngiltere'ye dönüşünden kısa bir süre sonra, Darwin bir papaz, Thomas R. Malthus, tarafından popülasyon üzerine yazılmış bir yazıya rastgeldi. Etkili bir biçimde işlenmiş bu iş insan popülasyonunun artış eğiliminin popülasyonu sürdürebilmek için gerekli olan besin desteğinin artışından daha fazla olduğudur. Özellikle, Malthus dünya insan popülasyonunun artışının eğilimi geometrik ilerleme (2, 4, 8, 16, 32, ..., 2^n) gösterirken mevcut kaynakların artışının aritmetik biçimde (sabit bir artışın eklenmesi, örnek, 1, 2, 3, 4, ..., n) olduğunu iddia etmiştir. Nihayetinde, insanların gıda ve diğer kaynaklara oranı kontrol edilemez bir seviyeye ulaşır ve mutlak geçim için kaotik mücadeleye sebep olur. Malthus veba, savaş, sel ve benzeri felaketlerin varlığının popülasyonu mevcut kaynaklarla orantılı bir seviyede tutmaya yardım ettiğini iddia etmiştir. Malthus için, durum takdiri ilahi bir müdahale olarak insanlığın üzerine bu belaları salarak bir denge sağlamak olarak yorumlandı. Halbuki Darwin için, yaşam mücadelesine sebep olan fazla yavru üretimi kavramının tohumlarını ekti.

Doğada işleyen seçilim işlevinin ihtimali de bitki ve hayvan üreticilerinin uygulamaları tarafından iddia edildi. Darwin hayvan bakıcıları tarafından bir kaç nesilde evcil hayvanların karakterlerinde kasıtlı değişimlerinin etkilerinin başarısına aşinaydı. Belirli özellikler için *yapay seçilim* insanlar tarafından gerçekleştiriliyor; üreme başarısını ve hayatta kalmasını artıran özelliklerin doğada aşamalı birikimi benzer bir süreçle gerçekleşemez mi?

25.2 Gen Havuzu Kavramı: Hardy-Weinberg Dengesi

Popülasyondaki tüm genlerin alellerinin toplamı o popülasyonun gen havuzudur. Her birey alellerin bazılarını taşır fakat bireyler gelir ve gider. Halbuki, toplam gen havuzu popülasyonun sabit bir temsili olarak devam eder. Belirli alellerin özel frekanslarındaki değişim evrimin ham materyalini oluşturur. Öncelikle, alelik frekanstaki ufak değişimler popülasyonda gözlemlenebilir bir değişiklik oluşturmaz fakat uzun zaman sürecinde benzer değişimler popülasyonun karakterinde bariz değişimler oluşturabilir.

Gen (alel) frekansındaki değişimin evrimsel değişim modelleri oluşturabildiği yavaş değişimin daha iyi açıklaması gen frekansındaki *benzer değişimlerin olmadığı* farazi popülasyonun çalışılmasından gelir. Mendel'in genetik prensiplerini kullanarak, G. H. Hardy ve W. Weinberg alellerin frekansı ve genotiplerin

oranı bile belirli koşullar altında eşeyli üreyen popülasyonlarda bir nesilden sonrakine sabit kalma eğiliminde olduğunu belirledi. Bu koşullar şunlardır:

1. Çok büyük bir popülasyon
2. Mutasyon oranlarında değişim olmayacak
3. Tam rastgele eşleşmeler, böylelikle tüm alelik kombinasyonlar için üreme başarısı aynı olur.
4. Eşleşme havuzuna veya havuzundan büyük miktarda göç olmayacak

Bu gibi kararlı popülasyonlarda gen frekansları olasılığın basit kurallarını takip eder. Örnek olarak, eğer bir popülasyonda alel A p frekansına sahipse ve alel B q frekansına sahipse ve bu gen için daha başka alel yoksa $p + q = 1$. Bölüm 9'da gördük aynı anda olacak iki olayın olasılığı birincinin olma olasılığı ile ikincinin olma olasılığının çarpımına eşittir. A alelin olma olasılığı onun frekansı p'ye eşittir; benzer biçimde, B'nin olma olasılığı q'dur. Böylelikle, verilen popülasyonda homozigot AA bireylerinin frekansı iki A alelin zigotta aynı anda bulunma olasılığına eşittir, bu da $p \times p$ veya p^2 eşittir. Benzer bir akıl yürütme ile, BB homozigotların frekansı q^2'dir. Heterozigot AB'nin oluşmasının iki yolu olduğu için (anneden A aleli ve babadan B aleli veya tam tersi), popülasyondaki AB'nin frekansı $2pq$'dur (sadece pq yerine). Tüm bu üç genotipin frekanslarının toplamı = $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Dikkat edilirse bu $(p + q)^2$ teriminin binom açılımıdır. Eğer popülasyonda üç alel varsa, her genotipin frekansı $(p + q + r)$'nin trinom açılımından belirlenir, burada r C alelinin frekansıdır.

ÖRNEK 2 Bir popülasyonda belirli bir gen için sadece iki alelli Hardy-Weinberg dengesinde eğer alel frekansının p=0,3 olduğunu biliyorsak alel B'nin frekansını bulabiliriz. $p + q = 1$ olduğu için biz biliyoruz ki $q = 1 - p = 0,7$. Buna ek olarak, değişik genotiplerin frekansını aşağıdaki gibi belirleyebiliriz:

$$AA = p^2 = (0,3)(0,3) = 0,09$$
$$AB = 2pq = 2(0,3)(0,7) = 0,42$$
$$BB = q^2 = (0,7)(0,7) = 0,49$$

Nesilden nesile alelik frekanslar sabit kalma eğiliminde olduğu için bu değişmezlikten ayrılış popülasyonda etkili seçilim baskısını keşfetmeye yardımcı olur.

25.3 Doğal Seçilim: Bir Modern Sentez

Darwin'nin doğal seçilim teorisinin en zayıf noktası kalıtım mekanizmasını görmezden gelmesiydi. Genetiğin kurallarını yeterince anlamadan, kendi kurgusu için gerekli olmasına rağmen "benzer benzeri ortaya çıkarır" eğiliminin istisnalarından kaynaklanan varyasyonları açıklayamadı.

1901'de, Mendel genetiğinin temel özellikleri keşfedildi. Sonraki dört yüzyılda, klasik genetiğin açıklaması popülasyon genetiğinin farklı bir disiplin olarak gelişmesiyle paralellendi. Islah popülasyonlarında gen akışının doğasına önemli kavrayış sağlayanlar arasında Sewall Wright, Ernst Mayr, Theodor Dobzhansky ve L. C. Dunn vardır. Darwin'in kurgusunun popülasyon genetiğinin bakış açısıyla ve bunun yanında paleontoloji ve biyojeografinin bulgularıyla zenginleşmesini Julian Huxley *modern evrim sentezi* olarak adlandırdı. Esasen, bu modern sentez (neo-Darwinizm) bireyler üzerindeki doğal seçilim tarafından etkilenerek aşamalı değişime uğrayan popülasyon olarak kabul edilmiştir.

ÖRNEK 3 Orak hücreli anemi Afrika popülasyonunda çekinik tek gen mutasyonu olarak ortaya çıktı. Öncelikle, o popülasyonda gerçekten çok nadirdi. Ancak, heterozigot olarak orak-hücre alelini taşıyan bireyler sıtmaya karşı oldukça bağışıklığa sahiptir çünkü onların hafif bükük alyuvarları sıtma parazitini iyi alamamaktadır; bunun sonucu olarak, o alelin frekansı popülasyonda şimdiki miktarına yükselmiştir. Üreme potansiyelinin kuvvetlendirilmesi

bu veya herhangi bir alelin yayılması için önemlidir. Mutant alelin her iki kopyasını taşıyan bireyin ciddi zayıflığı alelin yayılmasının sınırlandırılmasına yardımcı olur, böylece üreme potansiyeli üzerine negatif ve pozitif etkileri evrimsel değişimde yer alır.

25.4 Sıçramalı Denge

Darwin'den şimdiki nesle kadar evrimin öğrencileri, fosil kayıtlarında bir türle diğeri veya sürüngenler ve memeliler gibi önemli gruplar arasındaki geçiş veya bağlantı formlarının karşılaştırmalı seyrekliğini kabul etmişlerdir. Eğer tüm popülasyon yeni forma evrimlerini yavaş değişimler altında gerçekleştirdiyse, tüm geçiş süreci boyunca fosil örneklerinin sürekli spektrumunun bulunması beklenir. 1972'de, Amerika Doğa Tarihi Müzesi'nden Niles Eldredge ve Harvard Üniversitesi'nden Stephen J. Gould *sıçramalı denge* kurgusunu ileri sürdü, (katkıları arasında) fosil kayıtlarındaki bu boşlukları açıkladı. Sıçramalı dengede, evrimsel değişimler düzensiz atlamalarla olur çok hızlı değişimleri oldukça durağan uzun dönemler takip eder. Belirli koşullar altında, eskilerden yeni türler oluşur ve ana değişimler milyonlarca yıldan ziyade bir kaç bin yıla sıkıştırılır. Binlerce yıl ani olarak kabul edilmemesine rağmen, evrimsel eğilimlerin zaman diliminde herhangi belirli bir türün varlığının küçük bir oranını temsil eder. Fosiller herhangi bir yüzyılın flora ve fauna örnekleri olarak bulundukları ve rastgele bir biçimde ortaya çıkarıldıkları için, yoğun değişimin kısa periyotları için her formun kayıtlarını elde etme şansı olası değildir.

Sıçramalı denge kurgusu büyük bir tartışmayı alevlendirdi. Rakipleri değişim için sıkıştırılmış zaman skalasının ne büyük ölçüde Darwin'nin aşamalı görüşünü değiştirdiğini ne de bir silsilede gösterilen atlamanın benzer atlamaların bütün silsilelerde olacağını ispatlamadığını ileri sürdüler. Hatta, Eldredge ve Gould tarafından iddia edilen göreceli sabitlik periyotları gerçekte gerçekleşmeyebilir, çünkü yumuşak doku ve moleküler seviyedeki yoğun değişimler fosil kayıtlarının incelenmesi sırasında farkedilmeden oluyor olabilir. Sıçramacıların iddialarını tartışmak zordur, çünkü günümüz formlarının ayrılığı geçici durumların kısa süreli olmasından kaynaklanmaktadır. Bu nedenle var olan türleri göreceli olarak sabit forma dönüştüklerinde gözlemliyoruz.

25.5 Evrimsel Değişimin Moleküler Biyolojisi

Doğal seçilim birey *fenotiplerine* etki ederek belirli bireylerin üreme başarısını belirler. Ancak sürdürülme eğilimi gösteren, seçilerek ayrıcalık tanınanın genotipidir çünkü her nesilde aktarılan, *genotip*tir. Genotiplerin tamamının toplamı popülasyonun gen havuzunu oluşturur. Gen havuzu herhangi bir zamanda belirli bir popülasyonu tanımlayan ve gerçekte evrimsel değişim gösteren birimdir. DNA'nın karakteri ve değişimleri canlılar dünyasındaki çeşitliliğin temel dayanağıdır.

Moleküler biyoloji DNA'nın yapısı (baz sekansı) ve onun kodladığı proteinleri belirlemek için ekipmanlar sağlar. Mutasyonlar, evrim mili için değişimlerin ana kaynağı, öncelikle DNA zincirinde baz dizilerini değiştirirler. Evrimin hızı belli zaman aralığında DNA dizilerindeki değişimin oranıyla ölçülebilirken farklı türlerin yakınlığı DNA'larının ne kadar çok eşleştiğiyle ölçülebilir. Proteinler DNA tarafından belirlendiği için protein yapılarındaki (amino asit sekansları) benzerlikte gruplar arasında soyların yakınlığının belirlenmesinde kullanılabilir. Kromozom ve onun kimyasal birimleri hakkında bilgisi olmayan birinin evrimsel bakış açısının moleküler biyolojideki keşiflerle teyit edilip desteklenmesi oldukça dikkat çekicidir.
Darwin tüm canlıların kendi soylarını son atalarına kadar izleyebileceklerine inanmıştı. Tüm canlılardaki tek genetik kodun varlığı değişen nesil kavramıyla oldukça tutarlıdır. Çeşitli formların temel yakınlıkları onların proteinlerinin çoğunun benzerliğinde de görülmektedir.

ÖRNEK 4 Hemoglobinin α ve β zincirleri ve sitokrom c gibi belirli proteinler evrimsel çeşitlenmeyi takip edebilmek için moleküler problar oluşturmak amacıyla yoğun bir şekilde çalışılmıştır. Gorillerde ve insanlarda hemoglobinin β zincirleri nerdeyse aynı amino asit komposizyonuna sahiptir. Maymun β zinciri insan proteinine

göre 10 amino asitten daha az farklıdır fakat çenesiz balıklarda β zinciri insandakinden 100 amino asitten daha fazla farklılık gösterir. Bu genetik uzaklık diğer veriler tarafından sağlanan bu formların göreceli yakınlıklarını teyit eder.

25.6 Gen Havuzlarının Kontrolü

Hardy-Weinberg dengesi içerisinde gen frekanslarında veya genotipik oranlarında net değişim olmayan varsayımsal popülasyona uygulanır. Halbuki, doğada, bu karakterlerde değişimler olur. Popülasyonun allelerindeki benzer değişimlere *mikroevrim* denir. Mikroevrimin ana sebebi *doğal seçilim*dir, popülasyonun uyumsallığını artıran ayrımsal üremenin Darwince süreci. Rastgele (uyumsuz) bir şekilde gen havuzunun değişimi *genetik sürüklenme* boyunca da olabilir. Küçük popülasyonlarda, belirli allellerin veya genotiplerin kaybolması o allellerin veya genotiplerin üreme noktasında "göz ardı edilmesi" sonucu bir çeşit örneklem hatası şeklinde kaza ile olabilir.

ÖRNEK 5 Beş TT, on iki Tt ve dört tt birey bezelye bitkisi içeren bir bezelye bahçe popülasyonuna, bir tavşan giriyor ve sadece şans eseri sadece beş TT bitkilerini yiyor. Bu şekildeki T allellerinin kaybı bir çok nesil boyunca o alelin frekansını değiştirme eğiliminde olacaktır, mikroevrime bir örnek. Belirli bir genotipin benzer bir kaza ile elenmesi büyük popülasyonlarda olması mümkün değildir.

Genetik sürüklenmenin özel bir durumu *kurucu etkisi* olarak bilinir. Eğer bir yeni ve izole edilmiş koloni büyük gruplardan değişmiş küçük bir grup tarafından başlatılırsa, o koloninin bireyleri orijinal popülasyondan ziyade kuruculara benzeyecektir. Kurucu etkisi yüksek frekanslı genetik bozukluğun var olduğu küçük grupların soylarının izlendiğinde hastalıklı kurucuya kadar giden durumlar için kaydedilmiştir. Eğer bir ada hepsi mavi gözlü insanlar tarafından iskan edilirse, takip eden popülasyonun tamamı büyük ihtimalle kahverengi göz için dominant alelden yoksun olacaktır.

Gen akışı, burada popülasyonun allellerindeki değişim ya dışardan popülasyona ya da popülasyondan dışarı göç tarafından oluşturulur, mikroevrim üreten diğer bir yoldur. Bu gibi değişimler uyumsal bakımdan nötr olma eğilimindedir, eğer göç ya az uyumlu ya da daha iyi uyumlu bireylerin hareketini desteklemezse.

Net mutasyon oranındaki değişim diğer bir yoldur, burada popülasyonun gen frekansında rastgele değişimler olur.

Durağan gen frekansı için öncelikli şartlardan biri eşleşmedeki tam rastgelelik olduğu için rastgele eşleşmeden sapma gen frekanslarında değişime sebep olabilir. Sınıflandırıcı çiftleşmede, popülasyonda gen değişimlerinin diğer bir kaynağı, bireyler eş seçimlerindeki önceliklerini gösterme eğilimindedir. İnsanlarda, benzer sosyal sınıfın bireyleri veya etnik kimlik yabancıyla eşleşmektense daha çok birbirleriyle eşleşme eğilimindedir. Göç etmeyen memeliler arasında, eşleşme diğerlerinden ziyade hali hazırda yakın komşularla olur. Bu gibi eşleşme uygulamaları sonunda büyük gruplar içinde yeni çeşit oluşumların olmasına sebep olabilir.

Sadece doğal seçilim popülasyonun uyumsallığında kararlı bir artış üretir, çünkü zararlı allellerin frekansı azalır ve uyumlu aleller artar. Aleller genellikle uyumlu gruplarda etkili olduğu için seçilim işlevi büyük ihtimalle gen komplekslerini etkiler ve bir çok birbirine bağımlı süreçler boyunca ifade edilebilirler *birlikte uyum* gibi –başlıca yeni bir yapının üretiminde bir kaç bağımsız bileşenin birlikte değiştiği bir durum.

25.7 Türleşme

Ortak gen havuzunu paylaşabilen bireylerin tümü *tür*dür. Bunun anlamı birbirleriyle *doğurgan* yavru vermek için çiftleşebildiği fakat diğer türlerin üyeleriyle yapamadığıdır. Doğada var olan yaşamın bir çok çeşidinin birimi olan tür belirli grubu betimleyen ve diğer türlerden ayıran genel anatomik özellikleri tarafından da tanımlanabilir.

ÖRNEK 6 At ve eşek (merkep) farklı türlere aittir. Büyüklük ve diğer anatomik özellikleri bakımından farklıdırlar. Her ne kadar yavru vermek üzere birbirleriyle çiftleşme yeteneğine sahip olsalar da, ortak bir gen havuzunu paylaşmazlar. Erkek eşek ile dişi atın çaprazlamasından *katır* meydana gelir. Erkek atın dişi eşek ile çaprazlanma-

sından *katır* ortaya çıkar. Fakat her birinin gen havuzları karışmaz çünkü her iki katır kısırdır ve üremede çıkmazı temsil eder. Zamanla, at ve eşek ayrı gen havuzlarını korurlar, türlerin bütünlüğünün ana kriteri.

Türler birbirlerinden üremesel izolasyonları temelinde ayrıldığı için, türlerin ayrıklığını korumanın anahtarı ayrı üreyen popülasyonları üreten mekanizmada yatar. Üreme bariyerinin bir formu iki popülasyondaki bireylerin birbirine ulaşmasını engelleyen *coğrafik* sınırlarda bulunur. İki farklı ada veya popülasyonun yüksek sıra dağlarının iki farklı yakasında yaşayan benzer sakinleri izole kalma eğilimindedir ve sonunda gen havuzlarında öyle farklılıklar geliştirirler ki üreme noktasında uyumsuz olurlar.

Coğrafyanın bariyer oluşturmadığı yerde, popülasyonlar arasında ayrılığı sağlayacak *biyolojik* mekanizmalar ortaya çıkar. Aynı lokasyonda bile, iki tür *ekolojik* ihtiyaçlardan dolayı izole kalabilirler. Nem ihtiyacındaki farklılık solucanları yeraltında farklı tabakaları işgalleri noktasında ayırabilir. Üreme faaliyetlerinin zamanlarındaki farklılık iki popülasyonu ayırabilir aksi takdirde kendi aralarında çiftleşebilirler: gün içerisinde aktif olan türlerin gececil türlerle cinsel etkileşime girme ihtimalleri azdır. Üreme organlarının uyumsuzluğu izolasyon bariyeri olarak iş görebilir. Bir türe ait bütün köpekler bir türe mensupturlar fakat danua cinsi köpek şivava cinsi köpekle hali hazırda çiftleşemez. Bu ortak gen havuzu korunur çünkü bu soyların her biri teriyer gibi ara çeşitle yavru vermek üzere çiftleşebilir bu danua ve şivava hattı ile paylaşır. Halbuki, uzun bir süre sonra, bugün var olan köpek çeşitleri pekala aralarında gen akışı olmayan ayrı türlere değişebilirler.

Eşleşme dış türlerde kur ritüelleri gözlemlenmediğinden sıklıkla erken aşamalarda durdurulur. Çeşitli belirli davranışların özellikle kuşlar ve memeliler için, eşleşmeden önce yapılması gerekir ve eşleşme oyununun kurallarını gözlemedeki başarısızlık gen paylaşımını etkili bir şekilde engeller. Farklı türler arasında cinsel birleşmenin olduğu bir çok durumda gametler birleşmez veya embriyo gelişimi başarısız olur. Bu gibi gametik uyumsuzluk tür hatlarını ayırmada etkili bir bariyerdir. Farklı türlerin üyeleri arasında başarılı bir çiftleşme olsa bile, bu melez form ekseriyetle kısırdır. Bu yüzden, türlerin ayrıklığını koruyan bu sınırlar oldukça katı gözükür.

Eğer üreme izolasyonu türlerin ayrıklığını sağlıyorsa, o zaman açıkça türleşmenin yolu bir türün diğer popülasyonundan o türün bir kısmının izolasyonu olayını kapsar. Gördüğümüz gibi, bu üremesel ayrım durumunda, izole grup parental türlerle paylaşmadığı mutasyonlar ve rekombinant özellikler geliştirir. Yeterince ayrılma zamanı verildiğinde, kopan popülasyon ortak gen havuzunu artık paylaşmayan yeni tür haline getirebilir. Eğer izole grup orijinal büyük popülasyondan *fiziksel* olarak ayrılırsa, bu tarz türleşme *allopatrik* olarak adlandırılır. Ancak, ana grubun içerisinde bulunan bir alt popülasyon kendini komşularından izole etme eğilimi gösteren özellikler geliştirebilir. Aynı komşulukta ikamet ederken, giderek artan nadirlik üretmek için kendi mutlu gelişimsel yolundan gider. Bu gibi olaylar *simpatrik* türleşme olarak bilinirler. Öncü popülasyonun büyüklüğü ne kadar küçükse, özellikle allopatrik modelde, farklı bir tür oluşturma şansı o kadar fazladır.

Özellikle türleşmenin hızlı çeşidi bazı ortak atanın çok sayıda farklı fırsatların ve engellerin var olduğu bir çevreye geldiğinde olur. Bu gibi sürece *uyumsal yayılma* denir, ortak atasal formdan bir çok türün oluşması. Hawai gibi ada zincirleri her adada bazı atasal göçmenlerden gelişmiş bir çok nadir türün örneklerini sunar. Bir ada üzerinde gelişen türler farklı bir ada üzerinde koloni oluşturabilir ve farklı bir tür olabilir. Eğer bu süreç (genellikle küçük öncü gruptan oluşan) devam ederse, hızlı dallanan türleşme süreci gerçekleşebilir.

25.8 Mikroevrim Makroevrime Karşı

Makroevrim tür seviyesinin üzerindeki taksonomik grupların oluşumuna odaklanmıştır. Türleşmede yer alan aynı mekanizmaların çoğu makroevrim üzerine de etkili olmasına rağmen, gerekli olan zaman aralığı çok daha fazladır. Makroevrimin geniş eğilimi hakkındaki bilgilerimizin çoğu fosil kayıtlarından gelmektedir. Halbuki, grup içerisindeki değişim bu popülasyonun daha az değişmesine ya da yeni türlerin oluşmasına (mikroevrim) sebep olmuşsa bile popülasyondaki gen frekanslarının ölçülmesi ile çalışılabilinir. Farkedilmiş seçilim modeli şunları kapsar:

1. *Seçimin dengelenmesi*, burada spektrumun her iki ucundaki ekstremler oransız olarak seçilirler böylece popülasyon, her jenerasyonda sürekli üretilen çeşitliliğe rağmen, ortalamasının (orta) etrafında kümeleşme eğilimindedir;
2. *Yönelimli seçilim*, burada ekstremlerden biri karşıtına karşı tercih edilir böylece ortalama değer tercih edilen uca doğru yavaşça hareket eder; ve,
3. *Çeşitlenme (bölücü) seçilim*, burada iki veya daha fazla alt-tipler tercih edilir ve popülasyon bir kaç alt gruba veya yeni türlere gelişme eğilimindedir.

Çeşitlenme seçilimi her iki mikroevrim ve makroevrimde pekala etkili olabilir ve yönelimli seçilim *filetik değişim* olarak bilinen makroevrimsel sürece benzerdir. Fosil kayıtları tarafından ortaya çıkarılan makroevrimin yaygın değişimleri için temel modeller:

1. *Anagenez* (Filetik değişim)—bir hattaki aşamalı değişim sonunda yavruların tamamen atalarından farklı olur. Anagenez uzun süre boyunca devam eden yönelimli seçilime benzetilebilir.
2. *Kladogenez*—dallanmaların olduğu böylece bir hattın iki veya daha fazla hat verdiği bir makroevrim yönelimi. Bir hattan tomurcuklanan küçük popülasyonlar yeni grup oluşturmak için özellikle tercih edilen bir pozisyonda olabilirler. Kladogenez Ernst Mayr tarafından başlıca makroevrim modeli olarak vurgulanmıştır.
3. *Uyumsal yayılma*—yeni bir çevreye yerleşip ondan faydalanan birçok grubun aniden oluşması. Dinozorların yok olması sürecinde ilk memelilerin oldukça hızlı çeşitlenmeleri böyle önemli bir geçişe iyi bir örnektir. Uyumsal yayılma her iki kladogenez ve anagenezin özelliklerini birleştirir, çünkü bu dengesiz değişim periyodu süresince oluşan yeni hatların her bir aşamalı geçiş sürecinde olabilir.
4. *Yok olma*—gelişerek var olmuş türlerin tamamının yüzde 99,9'undan fazlası günümüzde artık yoktur. Çeşitliliğin bu kaybı tüm alemlerdeki değişimin değiştirilemez özelliğidir. Değişen çevre dünün uyumlusunu bugünün uyumsuzuna çevirip yok olmaya mahkum edebilir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

25.1. Evrim kavramını kabul etmek birçok insan için neden bu kadar zordur?

Evrim, biyoloji dünyasına uygulandığı şekliyle, incilde yaratılışın incilsel hikayesinin gerçekçi anlatımıyla zıtlaşmaktadır. İncilsel açıklamasında, her yaratık ilahi eylemle ayrı ayrı yaratılmışlardır ve jenerasyonlar boyunca küçük değişimlerle kendi cinsiyle çiftleşmesi varsayılmıştır. Bizim zamanımızda, bilimsel yaratılışçılar türlerin göreceli sabitliğinin hala doğru bir görüş olduğunu ve dünyanın yaşının genellikle evrimci biyologlar tarafından kabul edilen 4,6 milyar yıldan ziyade on binlerce yıl olduğunu ileri sürmüşlerdir. Kökten dinci görüşü benimsemiş kişiler için, evrim dinsel inanışa bir meydan okuma olmuştur. Belirli dini inançların en fanatikleri kendi dini fikirlerini evrimsel bakış açısıyla uzlaştırmakta bir problem yaşamadılar fakat ilk zamanlarda dini kaygı bir çoğunu vazgeçirdi. Darwin kendisinin evrimi benimsemesinin karısının dini hassasiyetini nasıl etkilediğiyle bizzat ilgilenmiştir.

Ortaya çıkan ikinci problem; evrim insanı canlı dünyasının merkezinden alır ve geleneksel "yüksek" insanlar ve "alçak" hayvanlar ayırımına son verir. İnsanlar uzun süre boyunca yaratılış sürecinin amacı ve nihai icrası olarak kabul edilmekteydi. İnsanların uzak atalardan ortaya çıkmış bir çok gelişmiş gruptan birisi olması insanlığın kollektif egosuna bir darbe olabilir.

Evrime inanmanın paylaşılan sosyal değerlerin insanlıktan çıkarılmasını cesaretlendirebileceği, bazı bilimadamı olmayanlar tarafından ortaya atılmış bir tartışmadır. Eğer biz sadece daha evrimleşmiş hayvanlarsak, o zaman ihtimaldir insan hayatının kutsallığı amaca uygunluk adına görmezden gelinebilir. Evrim, eleştirmenlerine göre daha serbest ahlaki çevre oluşturabilir. Aynı zamanda, evrimin sürekli değişime tutunması bizim daha saldırgan eğilimlerimizi kontrol eden geleneksel istikrara bir meydan okuma olmaktadır.

Bilim adamları genellikle bu eleştirileri kabul etmezler; onlar bilimin gerçeklerinin insan eylemlerini yönlendirmek için bir enstrüman olmadığına fakat bilimin gerçeklerinin gerçek olması sebebiyle değerli olduklarına inanırlar. Yaşamın büyüklüğü, bizim davranış ve kavramlarımıza ilham verir, büyük ihtimalle evrimi bakış açısıyla daha iyi aydınlatılır.

25.2. Evrim için kanıtlar bir çok alandan gelmektedir: Jeoloji, biyocoğrafya, karşılaştırmalı anatomi, embriyoloji, hayvan bakımı ve moleküler biyoloji. Bu alanların her biri evrim teorisini nasıl destekler?

Darwin'in kendi kurgusunu üzerine kurduğu delillerin ilkleri arasında *jeolojik* deliller gelir. Jeolojik değişimlerin yavaş hızı, bir çok yaratılışçıya göre dünyanın yaşı olarak kabul edilen 6000 yıllık zaman dilimini içine alan hayvan ve bitki günümüz çeşitliliğini asla üretmemiştir. Fakat modern jeolojinin zaman belirleme teknikleri önceki kabullenmelerde dünyanın bir kaç milyar yıl yaşında olduğunu doğrulamıştır, ilk ilkel atalardan modern formların gelişmesini kapsamaya yetecek bir zaman dilimi. Bizim gezegenimizin uzun tarihini saptamanın yanında, jeoloji zamanla birbirini izleyen bitki ve hayvan formlarının yeniden oluşturulmasına zemin hazırlayan kaya içinde fosil kayıtları da sağlar. Kayanın en eski tabakaları sadece prokaryotları içerir, oysa ki çok yakında oluşmuş tabakalar çok yakın zamanlarda evrimleştiğine inanılan fosil formlarını içerir. Omurgalı kayıtları özellikle iyi belgelenmiştir, çünkü büyük bir ihtimalle onların iskelet kalıntıları korunmuştur.

İkinci sıradaki deliller Darwin'nin düşüncelerini özellikle yönlendiren *biyocoğrafya*dır. Değişik bölgelere bitki ve hayvan formlarının dağılımı değişmiş evlat noktasında en mantıklısıdır. Avustralya, diğer kara parçalarından uzun süre izole edilmiştir, çarpıcı bir şekilde nadir bitki ve hayvan canlı çeşitlerine sahiptir, hemen hemen hiç doğal plasental memeli yoktur. Eğer tüm yaşayan şeyler aynı zamanda yaratıldıysa, bu biyocoğrafik farklılıklar muhtemelen olmazdı.

Delillerin üçüncü sırası *karşılaştırmalı anatomiden* gelir ve iki ana çeşidi içerir. Birincisi farklı türlerdeki karşılaştırılabilen yapıların altında yatan benzerliktir. Örnek olarak, bir insanın kolu, bir domuzun ön ayakları ve bir balinanın paletleri, hepsi benzer kemik ve kasları içerir. Bu yapılar çok farklı son işlevlere sahip olduğu için, onların benzerlikleri zamanla bazı ortak atasal yapılardan farklı değişim göstermiş olmalarının muhtemel göstergesidir. *Homoloji* terimi benzer yapılara uygulanır ve bu farklı formları üreten evrimsel sürece *ıraksak evrim* denir. Evrimin eli karşı etkide de görülür – çok farklı evrimsel hatlarda benzer yapı ve fonksiyonların gelişimi. Bu *yakınsak evrim* olarak adlandırılır ve balık ve deniz memelilerinin yüzgeçleri arasındaki yakın benzerlik örneğinde görülebilir. Bu *analog* (*homoloğun* tersi) yapılar benzer işlevleri görürler fakat oldukça farklı anatomik kökene sahiptirler. Karşılaştırmalı çalışmalardan evrim için delillere diğer bir kaynak *körelmiş* organlardır. Bunlar organizmanın evrimsel geçmişinde ilk zamanlarda işlevsel olan fakat o zamandan beri sadece kalıntı haline gelmiş vücut parçalarıdır. Onların varlığı hat değiştikçe işlevin aşamalı olarak kaybını kapsayan evrimsel süreçle kolayca açıklanabilir. Eğer her bir yaratık ilahi plan tarafından yaratılsaydı, işlevsel olmayan körelmiş yapıları açıklamak çok daha zor olurdu, örneğin insan apandisi veya kuyruk sokumu kemiği (kuyruklu omurgalıların kalıntısı) gibi.

Evrim için delillerin dördüncü çeşidi akraba formların *embriyonik gelişim*lerinin karşılaştırılmasından sağlanır. Bir çok organizmanın erken embriyonik evreleri önemli ölçüde birbirine benzemektedir, farklılıklar sonraki evrelerde belirmektedir. İnsanlar ve şempanzelerin durumunda hamileliğin ileri evrelerine kadar önemli bir paralellik mevcuttur. Eğer insanlar tavşanlarla karşılaştırılırsa, bariz farklılık embriyonik gelişimin çok başlarında farkedilebilir. Embriyojenezisin bu benzerlikleri ortak soy için delil olarak kabul edilir, her organizmanın gelişim silsilesinde "yeniden hayata gelmiş" bir soy. Bir zamanlar, karşılaştırmalı embriyoloji düşüncesinden kaynaklanan evrim iddiası Ernst Haeckel tarafından biyogenetik kurallar olarak çok daha güçlü ifade etmiştir: ontogeni filogeniyi tekrarlar—bireyin gelişimi grubun (hattın) gelişimini hatırlatır. Solungaç yarıkları tüm memelilerin embriyonik hayatının bir evresinde barizdir, Haeckel bunun memeli hattının kendi tarihlerinin başlarında geçtiği balık evresini gösterdiğini ileri sürmüştür. Her hayvanın embriyonik gelişiminin tekrarına bir açıklama varken mevcut düşünce Haeckel'in görüşünü aşırı olarak kabul eder.

Delillerin beşinci sırası bitki ve hayvan üreticileri tarafından uygulanan *yapay seçilim*dir. Onların stoklarının, Darwin üzerinde güçlü etki yapan kendiliğinden ve yönlendirilmemiş değişimlerden, üretici seçimleri sonucunda yönlendirilmiş şekilde değiştirilebileceği bir gerçektir.

Moleküler biyoloji bütün organizmalar tarafından aynı genetik kodun evrensel paylaşıldığını göstererek evrimsel bakış açısını desteklemektedir. DNA'daki benzerlikler genetik uzaklığı saptayarak evrimsel ilişkiyi onaylamakta kullanılır. İmmünolojik uyumluluk da yakınlığın derecesini desteklemekte kullanılır. İlgili proteinlerin antijenik benzerlikleri bir evrimsel biçime kesinlikle uyar. Bu benzerlikler bir A organizmasının bir proteininin bir test hayvanında oluşturduğu antikor tepkisinden belirlenebilir. Eğer B organizmasından ilgili protein benzer tepki oluşturursa, o zaman A ve B organizmaları soylarında yakın bir ilişki vardır.

Diğer son delil *Drosophila*'nın gerçekten yeni bir tür oluşturmasıdır, aynı familyadan bir çok benzer hayvanlardan herhangi birinin ayrı türlerinin yaratılışı ve antibiyotik içeren çevreye maruz bırakılan bakterinin antibiyotik duyarlılığının değişimi.

25.3. Zamanında, kazanılan karakterlerin kalıtımının sonucu olarak Lamarck'ın açıklaması yaygın olarak kabul edilmişti ve bazı durumlarda Darwin tarafından bile kullanılmıştı. Neden bugün genel olarak önemsenmiyor?

Genetik çalışmaları göstermiştir ki genler belirli mutajenler tarafından değiştirilmesine rağmen, onlar genellikle kararlı parçalardır, nesilden nesile değişmeden geçerler. Onlar kalıtımın birimleri olduğu için, onların değiştirilemezliği Lamarck'ın açıklamasıyla doğrudan çelişir. Örneğin, boyun uzunluğunun geni zürafanın boynunun uzatılmasına tepki olarak değişmez, uzun boyun için kazanılan herhangi bir özellik gelecek nesile geçmez. Onun yerine, doğal seçilim uzun boyun aleleri ile *doğmuş* hayvanları seçer, popülasyonda bu alellerin frekansının artmasına sebep olur.

25.4. 650 tavşanlık bir örnek popülasyonda, araştırmacıların 39 tavşanın kısa kulak için çekinik *s* alellini ifade ettiğini bulduklarını kabul edelim. Popülasyonda kulak uzunluğu için sadece iki alel olduğunu varsayalım, kaç tane tavşan uzun kulak (*SS*) için homozigottur ve kaç tanesi heterozigottur (*Ss*), eğer popülasyon Hardy-Weinberg dengesindeyse?

ss genotipli 39 tavşan olduğu için, bu homozigotun q^2 frekansı

$$q^2 = \frac{39}{650} = 0.06 \text{ ve } q = \sqrt{0.06} = 0.24$$

p =1-q=uzun kulak için S alelinin frekansı olduğu için

$$p=1-0,24=0,76 \text{ ve } p^2=(0,76)^2=0,58$$

SS homozigotun frekansı p^2 0,58 olduğu için, homozigot uzun kulak tavşanların sayısı

$$(0,58)(650)=377$$

Heterozigotların frekansı şu şekildedir

$$2pq=2(0,76)(0,24)=0,36$$

ve heterozigot *Ss* tavşanların sayısı

$$(0,36)(650)=234$$

25.5. Lekeli güve (*Biston betularia*) İngiltere ve Avrupa kıtasının parçalarında bulunur. Ondokuzuncu yüzyılın başlarında, bu güvelerin hemen hemen hepsi açık renkli ve düzensiz koyu pigmentasyon lekelerine sahipti. Bu pigmentasyon modeli onların içinde yaşadıkları açık liken kaplı ağaç gövdesinde yüksek derecede kamuflaj sağladı. Ancak, 1800'lerin sonlarında, yüksek melaninli koyu renkli güve popülasyonu önemli ölçüde artti, özellikle Manchester'ın etrafındaki gibi endüstriyel bölgelerde. Renklenmedeki bu değişimi nasıl açıklarsınız?

E. B. Ford ve Nicolaas Tinbergen ile birlikte çalışan H. B. D. Kettlewell (Oxford), koyu renkli güvelerin kirli çevrelerde koyulaşan ağaç gövdelerinde yüksek dereceli kamuflajın tadını çıkarttığını göstermişlerdir. Böylece, endüstriyel devrim sonrasında bir alelin frekansındaki değişimi kapsayan renklenme de mikroevrimsel değişimi teşvik etmiştir. Kettlewell kırsal ve endüstriyel bölgelerde kuşlar tarafından yenen güveleri saymıştır ve koyu renkli güvelerin daha çok şehit alanlarında yendiğini, buna karşılık açık renkli güvelerin endüstri bölgelerinde yakalandığını tespit etmiştir. Kettlewell aslında olduğu şekliyle doğal seçilimi tanımlamıştır ve seçilim işlevi için mekanizmayı (avcı kuşlar) daha fazla analiz etmiştir. Bir popülasyonda alelik frekansın değişimi evrimsel değişimi gösterdiği için, o zamandan beri *endüstriyel melanizm* biyologlar jenerasyonu tarafından hırsla çalışılmıştır.

25.6. Mikroevrim ve makroevrim arasındaki temel fark nedir?

Mikroevrim sonunda belki yeni türün oluşmasına sebep olabilecek alelik frekansta küçük, genellikle aşamalı değişimleri kapsar. Makroevrim evrimde yeni ana hattın başlamasını kapsar ve daha uzun bir süre alır. Makroevrimin en azından üç yönü tanımlanmıştır:

1. Yeni ve tamamen farklı yapının oluşması, omurgalıların gözü veya kuşun kanadı gibi;
2. Geniş grubun uyumlu yayılması, çiçekli bitkiler veya ökaryotlar gibi; ve
3. Önemli yok oluşlar, kretase döneminde dinazorların yok oluşu gibi.



Mikroevrimin küçük değişimleri, dolayısıyla makroevrimin büyük tahripleri ve değişimlerinden farklıdır, ihtimalle organizmanın çevresiyle etkileşime girerek her seviyede değişimi oluşturan temel yolları gösterir. Türün geçirdiği geniş değişimler *filogeni* olarak bilinir. Bu yeni *taksonun* (hiyerarşisel sınıflandır düzeninde gruplar) oluşmasıdır ve makroevrimin üzerine odaklandığı eski grupların elenmesidir.

25.7. Doğal seçilim popülasyonu daima belirli bir gen için bir alele zorlamaz. Sıklıkla, popülasyonda her biri belirli karakterler için bir kaç alel istikrarlı bir oranda korunur. Bu istikrarlı fenotipik dağılım *dengelenmiş polimorfizm* olarak ifade edilir. Dengeli polimorfizmi teşvik etiğine inanılan bir mekanizma heterozigotların aynı gen için homozigotlardan daha çok dayanıklılık ve canlılık gösterdiği *melez gücü* veya *heteroz* olarak bilinen bir olaydır. Melezlerin safkan ırkların yavrularından daha güçlü oldukları uzun zamandır bilinmektedir. Karışık ebeveynlere sahip yavrular genellikle kendilenmiş yavrulardan daha az sinirlidirler. Birleşik Devletler'de, melez mısır geliştirilmesi verimi ve mısır mahsulünün kalitesini önemli ölçüde iyileştirmiştir ve hibridizasyon deneylerinde fikir babası olan bitki genetikçisi Henry Wallace'ı ülkenin başkan yardımcılığına hızlıca getirmiştir. Örnek olarak orak hücreli aneminin kullanımı popülasyonda polimorfizmi korumak için melez gücünün nasıl çalışabileceğini göstermiştir.

Melez gücünün sebebi her zaman bilinemez fakat büyük ihtimalle hastalıklı çekinik genlerin homozigot olma olasılığını azaltmasıyla ilgilidir—melezler kendi gen çiftlerinin büyük bir oranında heterozigotturlar. Dünya da sıtmanın hala problem olduğu bölgelerde, Afrika gibi, orak hücre olmayan alelerin yanında, orak hücre anemisi alelinin alışılmadık biçimde yüksek frekansını da sağlar. Bu gibi popülasyonlarda, homozigotlar, hem orak hücre aleli hem de normal aleller için, seçici dezavantajındadırlar. Normal alele sahip insanlar sıtmanın yıkımına maruz kalırlar; orak hücre aleli için homozigot olan insanlar aneminin zayıflatmasına katlanırlar. Halbuki, orak hücre aleli için heterozigot olanlar geni kendisini zayıflatacak kadar ifade etmezler fakat sıtma paraziti için kendilerini zayıf konak yapacak kadar etkilenmiş hemoglobin sahiptirler. Böylece, heterozigot her iki alel çeşidinin koruyucusu olarak görev yapar, homozigot durumunda onları eleyecek seçilim baskısından onları korur ve popülasyonda dengelenmiş polimorfizmi korur.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

25.8. Charles Darwin, büyük babası Erasmus gibi, evrim teorisinin hayat boyu taraftarıydı.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.9. Darwin kendisinin bulduğu geçiş formları fosilleri tarafından cesaretlendirilmişti.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.10. Yılanlarda gelişmemiş uzuvların varlığı özel yaratılış savını oluşturmuştur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.11. Yakınsak evrim aynı ortamda yaşayan alakasız organizmalarda farklı atasal yapıların benzer son yapı oluşturmasını kapsar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.12. Yakınsak yapılar homolog olarak tanımlanır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.13. Sosyal bağlamda en uygunun sağ kalımının önemini vurgulayan Sosyal Darwinizm, sosyal refah programını reddetme eğilimindedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.14. Penisilvanya'da Amişler arasında cüceliğin oranının fazla olması büyük ihtimalle kurucu etkisini göstermektedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.15. Siyahi Amerikanlarda orak hücre alelinin frekansı 0,05'tir. O zaman hastalığın tamamen gelişmiş frekansı 0,0025(yüzde 0,25)'tir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.16. Bir önceki problemde heterozigotların frekansı 0,095 (yüzde 9,5)'tir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.17. Lamarck ve Wallace her ikisi de evrim için benzer mekanizmadan bahsetmişlerdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

25.18. Bütün köpekler (*a*) aynı sayıda kromozoma sahiptirler. (*b*) aynı türe aittirler.
(*c*) menstrual siklus gösterirler (*d*) *a* ve *b* (*e*) *a* ve *c*

CEVAPLAR

25.8. (*b*)
25.9. (*b*)
25.10. (*b*)
25.11. (*a*)
25.12. (*b*); onlar analog yapılardır
25.13. (*a*)
25.14. (a)
25.15. (*a*)
25.16. (*a*)
25.17. (*b*)
25.18. (*d*)

BÖLÜM 26

Ekoloji

Ekoloji kelimesi Yunanca "yaşanılan yer, ev" anlamına gelen *oikos* kökünden türetilmiştir ve gerçekten de yaşamın evinin incelenmesi bilimidir. Bu, canlıların fiziksel çevreleriyle (cansız, *abiyotik* etmenler) ve birbirleriyle (canlı, *biyotik* etmenler) olan ilişkileri kapsamında, canlıları anlamak için bütüncül (*holistik*, geniş tabanlı ve kapsamlı) bir yaklaşımdır. Ekolojik çalışmaların temeli canlılar arasındaki bu *etkileşimlerdir*. Ekologlar* aynı zamanda yaşamdaki çeşitliliğin ve ilişkilerin zenginliğinin devamını sağlamak için uygun gördükleri sosyal girişimleri destekleme eğilimindedirler.

ÖRNEK 1 (1) Amerika Ekoloji Derneği (*The Ecological Society of America*) çevre hakkındaki yasama kararlarını etkileyebilecek bilgileri sunmak için başkent Washington, D.C'de bir büro açmıştır. (2) Harvard Üniversitesi'nden Profesör E. O. Wilson tropikal yağmur ormanlarını kurtarmak için bir kampanya yürütmektedir. (3) Çevreyle ilgili yasal süreçlerde ekologlar sık sık bilirkişi olarak görev almaktadırlar.

26.1 Bir Ekosistemin Anatomisi

Ekolojinin birimi, bir yaşam alanının bölgesel sınırları içerisinde etkileşimde bulunan çeşitli popülasyonlar grubu olan, *ekosistemdir*. Bu yaşam alanı (*habitat*) bir gölet kadar küçük ya da Sahara Çölü gibi uçsuz bucaksız olabilir. Bir ekosistem içerisinde etkileşimde bulunan çeşitli popülasyonlar ekosistemin canlı bileşeni olan canlılar topluluğunu (komünite) oluştururlar. Bazı ekologlar tamamıyla ekosistemdeki canlı organizmalara odaklanırken, diğerleri yaşam alanının fiziksel özelliklerinin ekosistemi nasıl sınırladığını ve düzenlediğini araştırırlar.

Ekosistemler gel-git havuzları ve mercan kayalıklarından kurak bodur çalı kuşaklarına kadar değişkenlik göstermelerine rağmen, bir zamanlar tamamıyla biyolojinin tanımlayıcı bir dalı olan ve giderek artan bir şekilde deneysele yönelen, ekoloji tarafından keşfedilen ortak özellikleri paylaşırlar. Bu özellikler şunlardır:

1. Enerji akışı
2. Besin döngüsü
3. Popülasyon büyüklüğünün (birey sayısı) düzenlenmesi

Enerji Akışı

Enerji, ekosistemdeki toplulukta, içerisinde yiyiciler, yenilenler ve bu ikisinin karışımlarının bulunduğu, besin zinciri (ağı) yoluyla tek yönlü olarak hareket eder. Bir ekosistemde popülasyonlara enerji (besin) akışının geneliyle olan ilişkilerine göre besin zincirinde "görevsel" roller verilmiştir:

Üreticiler: güneş enerjisinin bir kısmını fotosentez yoluyla dokularında depoladıkları ve kendi ihtiyaçları için kullandıkları organik moleküllere çeviren genellikle yeşil bitkileri içeren besin zincirindeki ilk grup.

Tüketiciler: Yeşil bitkilerle ve birbirleriyle beslenen hayvanlar. *Birincil* tüketiciler, bitkilerden beslenen *otçullardır*. *İkincil* tüketiciler otçullarla beslenirken, *üçüncül, dördüncül* vs. tüketiciler zincirin ilerilerinde yer alırlar.

Ayrıştırıcılar: Ölü organizmalardan beslenen ve bunlardaki organik materyali besin zincirine salan bakteriler, mantarlar, bitkiler ya da hayvanlar.

* Eserin aslındaki ecologist (ekolojist) kelimesinin Türkçe karşılığı olarak, Türk Dil Kurumu Türkçe Sözlüğü'nde "Ekolojiyle uğraşan kimse, ekoloji uzmanı" anlamına gelen, ekolog kelimesi kullanılmıştır (ç.n.).

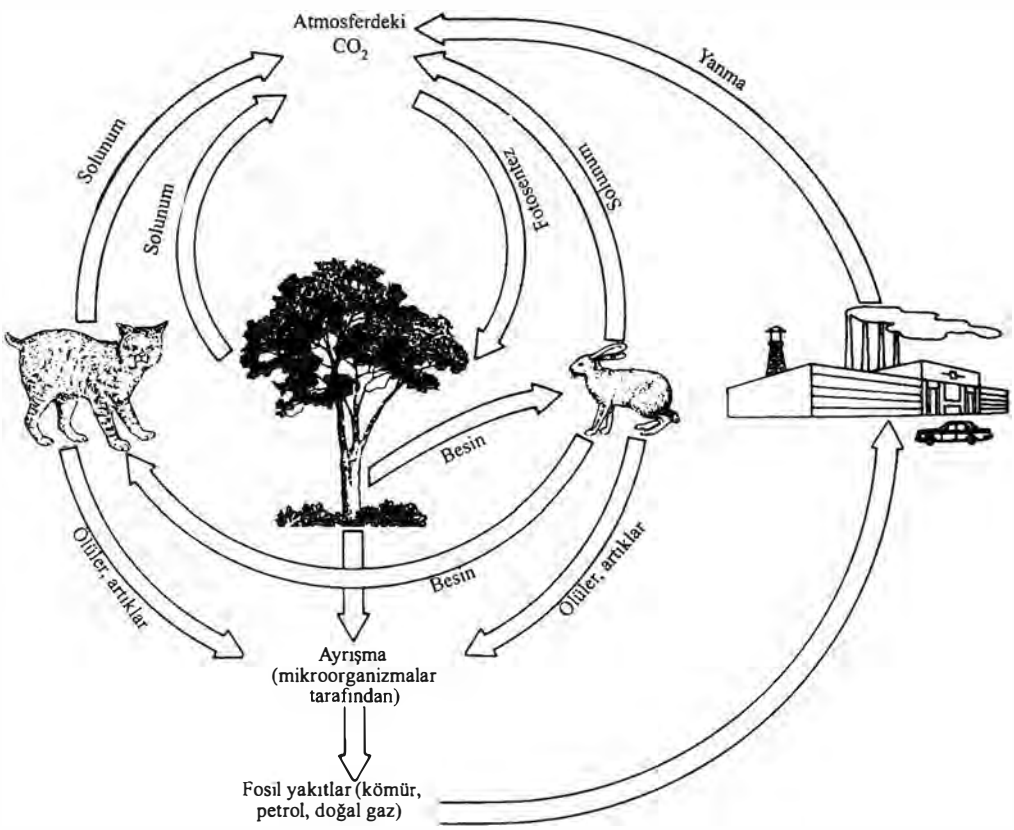
ÖRNEK 2 Doğal ortamında ölen bir geyik akbabalar ve kargalar gibi leş yiyici türler tarafından yenilebilir. Yenilmeyen kısımlar bakteriler ve mantarlar tarafından ayrıştırılma sürecine girer, böylece ulaşılamadığı için tüketilmeyen ceset kısımları topluluktaki diğer organizmaların tüketimi için hazır hale getirilmiş olur.

Bir ekosistem içerisinde genellikle belli bir tür tarafından doldurulan görevsel ya da işlevsel yere *niş* denir. Enerji akışı bir ekosistemin sürekliliği için çok önemli olduğundan, niş genellikle besin zinciriyle olan ilişkisi bağlamında sınıflandırılır. Böylece her ekosistemde, genelde birincil üreticilerle beslenen ve sonuçta ikincil tüketiciler tarafından yenilen, otçul birincil tüketici için bir niş vardır. Bir organizmanın enerji birimlerine benzetilen nişler genelde üretici, tüketici vb. geniş sınıflardan ziyade daha özgün şekillerde tanımlanırlar.

Besin Döngüsü

Genel olarak ekologlar karbon (C), azot (N) ve kükürt (S) gibi belirli atomları döngü içerisinde takip ederler ve bunların besin zincirinden çevreye ve tekrar topluluğa geçişlerindeki yolculuklarını izlerler.

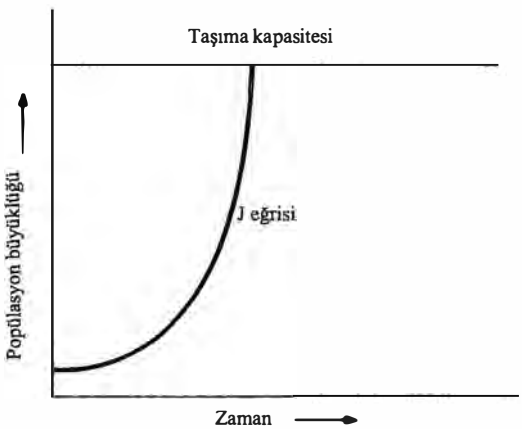
Azot döngüsünü Bölüm 13'te görmüştük. Şekil 26.1'de görülebileceği gibi, karbon döngüsü gücünü dönüşümlü olarak karbonun redüksiyonu (fotosentez aracılığıyla) ve oksidasyonundan alır. Bitkiler tarafından fotosentez sırasında besine dönüştürülen karbon döngüye atmosferik CO_2 olarak girer. En sonunda bu karbon ya solunum ya da yanma yoluyla tekrar CO_2'ye dönüştürülür ve döngü yeniden başlar.



Şekil 26.1

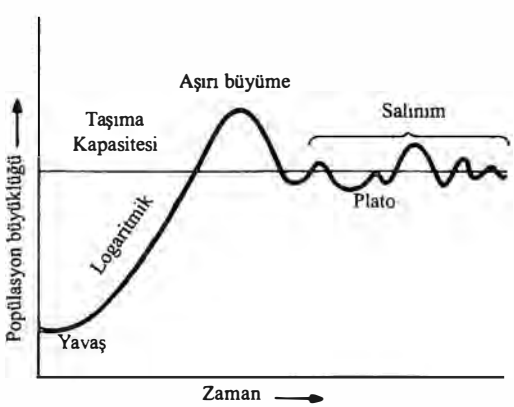
Popülasyon Büyüklüğünün Düzenlenmesi

Malthus ve Darwin'in de çok iyi bildikleri gibi, doğal popülasyonlar sabit bir miktarın eklenmesiyle belli bir hızda büyümekten ziyade katlanarak artmaya yatkındırlar. Yüksek üreme potansiyellerinden dolayı böyle popülasyonlar ikiye katlanma, sonra tekrar ikiye katlanma vs. *eğilimindedirler*. Popülasyon büyüdükçe katsayı sürekli büyüyen bir değerle çarpıldığından (popülasyondaki birey sayısı), sabit bir katsayı (üreme potansiyeli) zaman içerisinde çarpıcı bir artış ortaya çıkarır. Bu durum $dN / dt = rN$ diferansiyel eşitliğinde özetlenmiştir; burada N birey sayısını, t zamanı, r ise artış katsayısını göstermektedir. Eşitliğin sol tarafı zaman içerisinde birey sayısındaki değişim, yani büyüme oranıdır. Bu oran, her birey üreme eğilimini paylaştığından, birey sayısıyla büyüme oranı r'nin çarpımına eşittir. Böyle bir durum Şekil 26.2'de görülen tipik bir logaritmik büyüme eğrisi ortaya çıkarır. Büyüme ilk başlarda yavaş yavaş artar ve artış oranı daha fazla bireye uygulandığından dolayı daha sonra büyüme hızlanır. Öyle ki eğrinin eğimi düşey bir çizgiye yaklaşabilir. Ancak, bu hızda büyüyen bir popülasyon sınırlayıcı etmenlere maruz kalacağından, böyle bir tanımlama sadece varsayımsaldır. Ölüm oranındaki artış kısa zamanda doğum oranıyla eşitlenecek ya da hatta onu geçecektir ve bu da popülasyonu belli bir sayıda tutacaktır.



Şekil 26.2

Denge popülasyon büyüklüğü yukarıdaki formülün şu şekilde değiştirilmesiyle tanımlanabilir: $dN / dt = rN[(K - N) / K]$, burada K, *taşıma kapasitesi* yani bir habitatın barındırabileceği en yüksek birey sayısıdır. Bu denklemde büyüme hızı $(K - N) / K$ ile çarpılmıştır. Şekil 26.3'te görüldüğü gibi ilk başlardaki yavaş büyüme dönemini (*yavaş dönem*) belirgin bir şekilde hızlı bir büyümenin gerçekleştiği bir dönem, *logarit-*



Şekil 26.3

mik dönem izler. Buradan birey sayılarının uzun süre dengede kaldığı *plato dönemine* geçilir. Bu üçüncü dönemde aşırı büyüme, ortalama çevresinde salınım, düşük sayıdaki birey sayısında dengede olma ya da hatta neslin tükenmesiyle sonuçlanabilen popülasyon çökmesi gibi çeşitlilikler olabilir.

Denge popülasyon büyüklüğünü devam ettiren araçlar iki çeşit olabilir:

1. *Yoğunluk bağımlı araçlar,* popülasyon büyüklüğüne duyarlıdırlar ve popülasyon büyüklüğü arttıkça etkinlikleri artar ve
2. *Yoğunluk bağımsız araçlar,* popülasyon büyüklüğünden bağımsız olarak çalışırlar ve kalabalık ya da seyrek popülasyonlara benzer yıkıcı etkiler gösterirler.

Popülasyon büyüklüğünün denetimi evrim ve ekolojinin örtüştüğü birkaç alandan biridir. Ekologların çeşitli habitatlarda gerçekleştirdikleri arazi deneyleri doğal seçilimin işleyiş şeklini kavrayışımızı daha da geliştirmiştir.

26.2 Ekosistem Tipleri

Dünya üzerindeki yaşamın hayat bulduğu sahneyi oluşturan görece ince okyanus, kara, hava ve tatlı su katmanı bir bakıma tek bir ekosistemdir – *biyosfer*. *Uzay gemisi dünya* kavramı gezegenimiz üzerindeki yaşayan tüm canlıların etkileşimli birliğini vurgulamaktadır. Biyosfer içerisinde alt ana ekosistem tipleri geleneksel olarak ortaya konulmuştur. *Karasal* bölgeler *deniz* ya da *tatlı su* habitatlarına göre çok daha yoğun bir şekilde incelenmiştir ancak bu kendilerine atfedilen önemi, gösterilen ilgiyi ya da bunların karmaşıklığını yansıtmamaktadır.

Biyom benzersiz çeşitli karasal ekosistem tiplerinden herhangi biridir. Biyomlar ekologlar tarafından sınıflandırılan en büyük topluluk birimlerini oluşturur. Dünyanın önemli biyomları şunlardır:

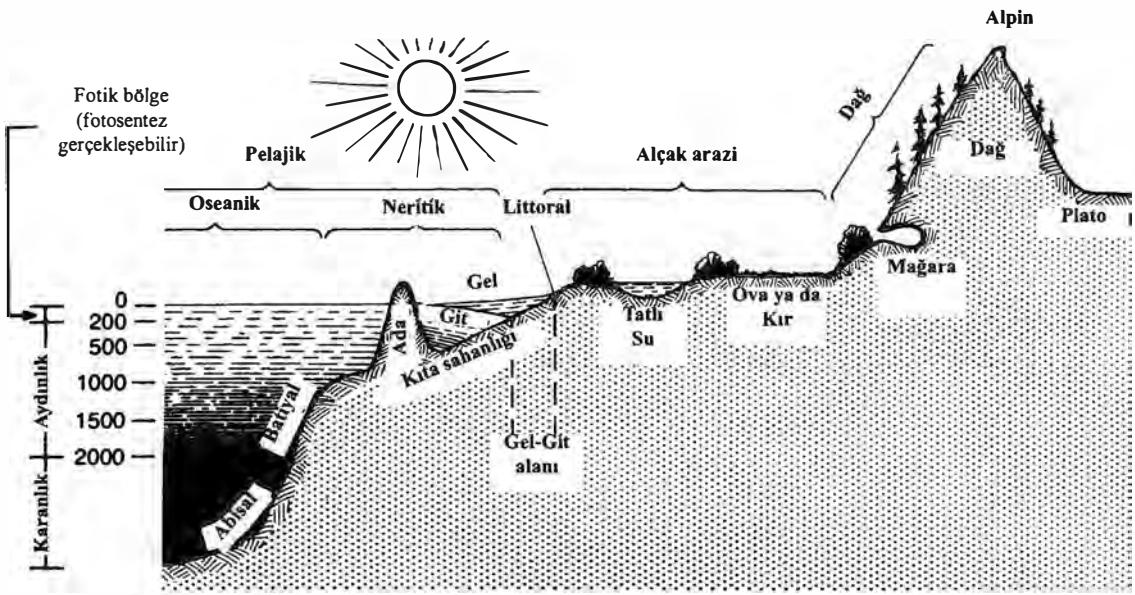
1. *Tropikal yağmur ormanları:* yüksek hava sıcaklığı ve çok yüksek miktarda yağmur yağışıyla tanımlanan sık orman alanları.
2. *Çöl:* eser miktarda yağış ve sadece sınırlı miktarda bitkisel yaşam içeren alanlar. Kumul Sahara en iyi bilinen çöl olmasına karşın, çöllerin çoğu kayalıktır ve yaygın algıdan farklıdırlar.
3. *Maki:* uzun, sıcak ve kurak yazların ve ılıman yağmurlu kışların hüküm sürdüğü ve baskın vejetasyonu ağaççık ve çalıların oluşturduğu alanlar. Bu ekosistemlerde yaşayan hayvanlar genelde küçüktür ve renkleri çok göz alıcı değildir.
4. *Savanlar:* tropiklerde düşük ve mevsimsel yağışlarla karakterize edilen çayırlık alanlar.

ÖRNEK 3 Afrika'da çölün altında başlayan çayırlık alanlarda derin köklü otlar baskındır ve buralarda çok az çalı ve ağaç bulunur. Bu mükemmel otlama bölgesinde zengin çeşitlilikte büyük memeliler (zürafalar, zebralar, öküz başlı güney Afrika antilopları, vs.) ekosistemde baskındırlar.

5. *Ilıman bölgelerin çayırları:* ılıman bölgelerde yılın büyük bölümünde kullanılabilir suyun sınırlı miktarda olmasıyla tanımlanan geniş alanlar; sert otlar, çalılar ve bazı yıllık bitkiler baskındır. Küçük kemirgenler daha küçük memeli hayvanlara bağımlı olan büyük yırtıcılarla bir arada bulunur.
6. *Tayga:* kozalaklı her dem yeşil muazzam ağaçların yoğun olarak bulunduğu kuzey ormanları. Buradaki yaban hayatı (fauna) tavşanlar, fareler, sivri fareler ve vaşaklar gibi küçük hayvanlarla ayılar ve geyikler gibi daha büyük hayvanları içerir. Yılın büyük bölümü karlıdır.
7. *Tundra:* yukarı kuzey bölgelerde değişime uğramış çayırlık alanlar; o kadar soğuktur ki sürekli bir donmuş toprak altı katmanı (*permafrost*) bulunur. Kuzey kutup dairesindeki yaz mevsimi sırasındaki kısa büyüme dönemi çalılar ve fauna (pek çok sayıda böcek, kuş, kemirgen ve tilki) için besin sağlar.
8. *Ilıman yaprağını döken ormanlar:* soğuk mevsimde yaprağını döken ağaçların oluşturduğu zengin ormanlar; çalılar ve otların arasına yosun ve eğreltiler gibi *tohumsuz (kriptogamik) bitkiler* serpiştirilmiştir. Soğuk kışlar ve yeterli yağışların olduğu sıcak yazlar birbirini takip eder. Zengin yaban hayatı fareler, sincaplar ve rakunlardan kurtlar ve dağ kedilerine kadar geniş bir yapıdadır.

Gezegenimizin yüzeyinin büyük bölümü sudan oluşmaktadır. Deniz (tuzlu su) ortamı bu yüzeyin yaklaşık %70'ini oluşturur. Tatlı su ve deniz ortamlarının her ikisi de zengin bir canlı çeşitliliği içerirler ve insan toplumlarının ekonomik özelliklerini önemli derecede etkilerler.

Ekolojik bakımdan okyanuslar kıta sahanlığının üzerinde kalan *neritik* bölge ve bu görece sığ sahanlığın uzağındaki *okyanus derinlikleri* olarak ikiye ayrılabilir (bk. Şekil 26.4). Neritik bölgenin hemen sahilde kalan kısmına *littoral bölge* denir. Buradaki akıntılardan ve sığ olmasından dolayı güneş ışığının tam nüfuz etmesinden dolayı bu bölge bitki ve hayvan yaşamı bakımından özellikle zengindir. Littoral bölgenin kıyıya doğru olan kısmı gel-git zonudur ve periyodik olarak gel zamanında suyla kaplanır ve git zamanında da açık kalır. Okyanus derinlikleri plankton bakımından zengin *pelajik zon* ve daha derin *abisal zona* ayrılmıştır.



Şekil 26.4 Bazı yaygın ekolojik ortamlar. (Storer vd., *General Zoology*'den alınmıştır.)

26.3 İstikrar ve Ekolojik Süksesyon

Bazı ekologlar ekosistemleri büyüme, metabolizma, etkinliklerde dönemsellik ve ölüm gibi içsel özelliklere sahip üst (supra) organizmalar olarak tanımlamışlardır. Ekosistemler bireysel organizmalara göre çok daha açık ve daha zayıf bağlı olduklarından, böyle bir bakış gerçek durumun aşırı basitleştirilmiş hali olabilir ancak bu ekosistem işlevinin bazı yönlerini sınıflandırmak için faydalıdır.

ÖRNEK 4 Topluluklar içinde mevcut besin zincirleri aslında bir çok farklı türün üretici, tüketici ya da ayrıştırıcı rolünü üstlendiği karmaşık ağlardır. Amerika Birleşik Devletleri'ndeki bir ormanda 60'a yakın farklı kuş türü yüzlerce böcek türü ile beslenebilir. Bütün bu kuşlar tek bir *trofik seviyenin* parçasıdırlar – besinlerini aynı şekilde bulurlar ve besin zincirinin diğer üyeleriyle ilişkileri benzerlik gösterir.

Bir ekosistemin istikrarı karmaşıklığıyla, özellikle de besin ağı içerisinde gerçekleşen karmaşık etkileşimlerle özdeşleştirilirdi. Ancak, yakın zamanda gerçekleştirilen arazi çalışmaları bazı basit ekosistemlerin hatırı sayılır bir dayanıklılığa sahip olduğunu göstermektedir; buna rağmen eğer belirli bir seviyede sadece bir popülasyon varsa, bu popülasyonun kaybı tüm ekosistemin sonu olabilir.

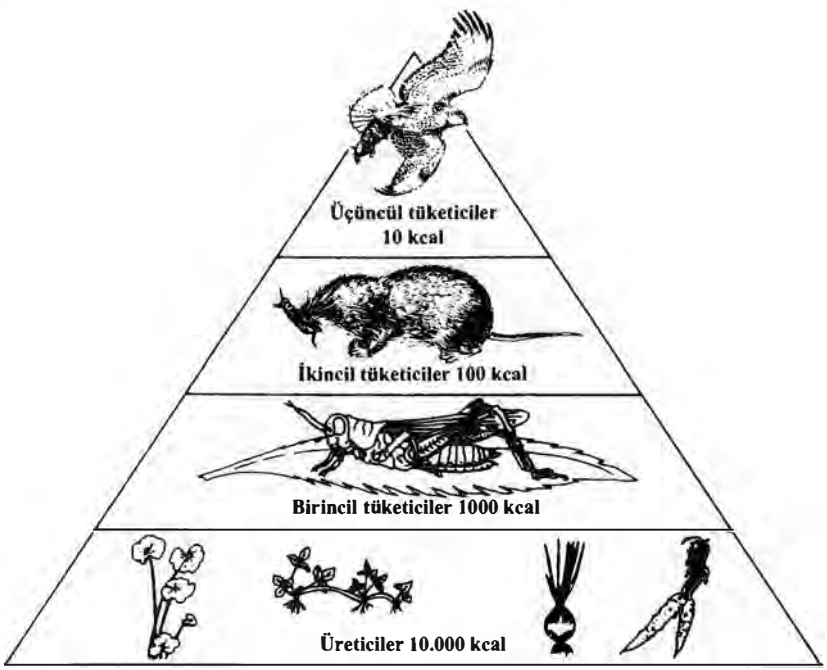
Ekosistemler bazı esneklikler sergilemelerine ve bütünlüklerini koruma eğiliminde olmalarına karşın, aşağıdaki nedenlerden dolayı onarılamaz şekilde hasar görebilirler:

1. Topluluğun önemli bir bölümünü yok eden ortam şartlarındaki ani değişiklikler (sıcaklık değişimi, kuraklık, su baskını);
2. Popülasyon büyüklüklerini denetleyen araçlardaki bozukluk nedeniyle belli popülasyonların sayılarının denetimsiz bir şekilde artması;
3. Ekosistemdeki anahtar minerallerin ya da diğer besinlerin kaybı; ve/veya,
4. Habitatların yıkımına, belirli türlerin aşırı avlanmasına, ya da ekosistemin kendi içerisinde üstesinden gelemeyeceği şekilde zehirli maddelerle kirlenmesine yol açabilen insan müdahaleleri.

Bireylerin yaşlandıkça uğradıkları değişim gibi, ekosistemler de yeni özellikler geliştirirler ve yaşlı toplulukları aşamalı olarak yeni popülasyonlarla değiştirirler. Bir habitatta bulunan topluluğun yapısında meydana gelen yavaş değişime *süksesyon* (*sıralı değişim*) denir. Süksesyon genellikle habitatın yaşlı sakinlerinin yeni neslin bitki ve hayvanlarına yeni olanaklar sağlamak için çevrelerini değişime uğratmalarıyla olur. Süksesyon, ortama çok iyi uyum sağlamış ve uzun zaman dilimleri boyunca özünde değişmeden kalan, *klimaks topluluk* oluşana kadar devam eder.

26.4 Biyokütle ve Türlerin Dağılımı

Biyokütle bir ekosistemde yaşayan canlıların ağırlığıdır. Enerjinin besin zinciri boyunca hareketi sırasında neler olup bittiğini anlamak amacıyla genellikle belirli trofik seviyelerde değerlendirilir. Besin zinciri boyunca meydana gelen sürekli biyokütle kaybı nedeniyle topluluk biyokütle bakımından bir *piramide* benzetilebilir (bk. Şekil 26.5). Bir besin (enerji) piramidinde geniş bir üretici tabanının üzerine büyüklükleri gittikçe azalan tüketici popülasyonları yerleşmiştir. Son tüketici piramidin zirvesini oluşturur.



Şekil 26.5 Tipik bir besin piramidinde 1 milyon kcal güneş enerjisiyle başlayan enerji transferi (Storer vd., *General Zoology*'den kısmen alınmıştır).

Bir ekosistemin *taşıma kapasitesi* o habitatın destekleyebileceği yaşamın üst sınırıdır. Taşıma kapasitesi genellikle istikrarlı bir toplulukta yaşayabilecek bireylerin sayısı olarak ifade edilir. Hayvanlar için taşıma kapasitesi mevcut besin kaynaklarının bir fonksiyonuyken, bitkiler için mineral besinler, CO_2 seviyeleri, ya da mevcut güneş ışığının fonksiyonu olabilir. Taşıma kapasitelerinin görece yüksek olduğu durumlarda popülasyon yoğunlukları yüksek olma eğilimindedirler. Taşıma kapasitelerinin düşük olduğu durumlarda popülasyonlar seyrek olma eğilimindedirler. Pek çok hayvan ve bitki türü bakımından yüksek taşıma kapasitesi özellikle tropikal yağmur ormanlarının bir özelliğidir.

Popülasyon yoğunluğu ekosistemlerin nicel bir özelliğidir; bunun nitel yanı ise bireylerin mekan içerisindeki dağılımlarıdır. Georgia Üniversitesi'nden Eugene P. Odum üç geniş yayılış desenine atıfta bulunmaktadır:

1. Bireylerin habitat içerisinde herhangi bir desene bağlı olmaksızın yayıldıkları *rastgele* yayılış;
2. Bir saksıdaki çiçekler gibi yayılışın belirli bir desende olduğu *yeknesak* yayılış; ve,
3. Yabani kuş sürülerinde olduğu gibi düzensiz kümelerin ayırt edilebildiği *kümelenme*.

Yayılış deseni bir popülasyondaki sosyalleşme dereceleri, arazi yapısı ve bitkisel yaşamın düzeni, başka türlerle etkileşim, kaynakların durumu vs. tarafından etkilenmektedir. *Dağıtıcı* etmenler popülasyon üyelerini rastgele dağıtmak eğilimindeyken, *birleştirici* etmenler bireyleri bir araya getirme eğilimindedir.

Rekabet nedeniyle, iki türün aynı nişi uzun süre işgal edemeyeceklerini (*niş kuralı*) ekologlar Birinci Dünya Savaşı zamanında ortaya koymuşlardır. 1930'larda Rus biyolog G. F. Gause *Paramecium* ile gerçekleştirilen ayrıntılı bir dizi deney ile bu kuralı, kıt kaynaklar için rekabette bir türün rekabetçi diğer türleri alandan uzaklaştırma eğiliminde olduğunu göstererek, geliştirmiştir. Bu *rekabetçi dışlanım ilkesi*, ya da Gause ilkesi, çeşitli laboratuvar deneyleriyle ayrıntılı bir biçimde doğrulanmıştır ve türlerin bir habitat içerisinde hayatta kalmalarında rekabetin işlevini vurgulamıştır. Ancak, 1980'lere gelindiğinde, ekologlar türlerin aynı nişi işgal edebilecekleri ve birlikte hayatta kalabilecekleri olasılığının farkına vardılar. Günümüzde rekabetçi dışlanımın halen işler olduğuna inanılmakla beraber, sürekli olarak gözden geçirilmektedir.

26.5 Ekosistem İstikrarının Bozulması

Ekosistemler dirençlidirler ve çeşitli karışıklıklara özdenge (homeostatik) denetim düzeneklerini andıran bir yaklaşımla karşı koyarlar. Zaman içerisinde yavaş gerçekleşen değişimler bir dizi süksesyon aracılığıyla klimaks topluluğun görece uzun dönem istikrarını sağlama eğilimindedirler. Çevresel felaketler istikrarlı bir klimaks topluluğu dahi kaosa itebilir ancak daha hafif zararlı etmenlere karşı konulabilir. Yaşlı sistemlere göre çok daha aktif ve üretken olan genç toplulukların çevresel saldırılara karşı koyma yetenekleri daha zayıftır.

Nişlerin Sadeleşmesi ve Küçülmesi

Yüksek tür çeşitliliği ve topluluğun popülasyonları arasında karmaşık ve girişik etkileşimlerin bir ekosisteme daha fazla istikrar sağladığı düşünülürdü. Varsayımsal ekosistemlerin bilgisayar benzetimlerinin (simülasyonlarının) yanı sıra tür zengini tropikal yağmur ormanlarının fiziksel bozulmaya karşı zayıf dayanma güçleri bu geleneksel bakışa karşı gelmiştir. İşlevsel ağları (besin zincirleri, besin döngüleri) daha az karmaşık olan basit ekosistemler çevresel saldırılardan görünürde daha fazla zarar görürler ancak bunlar oldukça hızlı bir şekilde toparlanırlar ve yeni istikrarlı düzenlemelere giderler. Karmaşık ekosistemler fiziksel çevredeki değişimlerden ilk başlarda görünür şekilde etkilenmezler ancak bunların kalıcı sonuçları olabilecek uzun vadeli etkileri oluşur.

Fiziksel çevredeki çeşitliliğin topluluk istikrarı üzerine açık bir olumlu etkisi gözlenmiştir. Sıcaklık, yağış, rüzgar hızı ve yönü gibi olayları etkileyen çeşitli etmenlerin bir araya geldiği ekosistemler geçici bozulmalara daha iyi uyum sağlayabilir görünmektedirler.

İnsan müdahalesi genellikle bir ekosistemin tüm özelliklerini basitleştirir. Doğada farklı trofik seviyelerde çeşitli türler bulunurken, tarım etkinlikleri ya da bir köy kurulması bu türlerin sayısını bire düşürür hatta ortadan kaldırır.

ÖRNEK 5 Tek ürüne dayalı tarımsal yapılanmanın (monokültür) bir sonucu olarak, pek çok çiftçi bir araziyi temizler ve belli bir mısır çeşidi gibi tek bir ürün ekerler. Bu mısırlara bir hastalık musallat olursa, mısır burada birincil üretici olduğundan, bu yapay ekosistemin tamamı çökebilir. Özellikle temel tarım bitkilerinin aşırı derecede kendilenmiş çeşitlerinin kullanımı bunları doğal düşmanlarına karşı savunmasız bırakabilir ve hem ekosistem hem de çiftçi için önemli bir kaygı kaynağı olarak kendini gösterir.

Kirlilik

Kirlilik genellikle zararlı maddelerin ekosisteme sokulması şeklinde tanımlanır. Kirlilik, plastikler, sentetik zehirler, ayrışmayan kimyasallar gibi maddelerin ekosistemin dolaşım sistemine sokulduğu bir insan etkinliği olarak tanımlansa da, bu aynı zamanda ekosistemlerin "geğirmesine", "kusmasına" ve hatta ölmesine neden olan maddelerin üretildiği doğal süreçleri de içerebilir. Yanardağlar ve orman yangınları ekosistemlere önemli derecede zarar verebilecek ve hatta onları yok edebilecek tehlikeli kül ve diğer atmosferik kirleticileri ortalığa saçarlar.

Kirleticilerle, özellikle de zehirli organik maddelerle, ilgili bir sorun ise bunların besin zincirinde ilerledikçe yoğunluklarının artmasıdır. Bir göldeki haşere öldürücü DDT düzeyi düşük miktarlarda olabilir ancak bu göldeki omurgasızlarda DDT yoğunluğu 100 kat daha fazla olabilir. Küçük omurgasızlarla beslenen balıkların yağ dokularında bu yoğunluk daha da artar. DDT bu balıklardan beslenen kuşlara ulaştığında yoğunluğu göldekinin binlerce katıdır.

Ekosistemlerin kurşun ve cıva gibi ağır metallerle kirlenmesi açık bir şekilde ortaya konulmuştur. Bu maddeler besin zincirindeki yüksek düzey yırtıcılar gibi üçüncül tüketiciler için özellikle yıkıcıdır. Bunlar sadece iri yabani etoburları değil insanları da içerir.

Kurşun, ağır metaller sınıfına dahildir ve protein ile etkileşime girip onları çökeltme eğilimindedir. Beyin gibi dokular ve alyuvarlar (eritrositler) gibi hücreler kurşunun zararlarına özellikle hassastırlar. Halsizlik ve kas titremesi, düşünme yetisinin zarar görmesi, alyuvarlarca oksijen taşınmasının sekteye uğraması ve sinir sistemindeki yıkımlar kurşun zehirlenmesinin belirtileri arasındadır.

Kurşun ekosistemlerdeki canlı topluluklarına akaryakıt içerisindeki varlığı aracılığıyla girer. Kurşunlu yakıtın yanmasıyla kurşun içeren bileşikler atmosfere saçılır. Günümüzde, çoğu motorlu araç üreticisinin kurşunsuz akaryakıtla çalışan araçlar üretmesinin zorunlu hale gelmesiyle, atmosferin kurşun tarafından kirletilmesi önemli derecede azalmıştır. Bir zamanlar kurşun içeren boyalar yaygın olarak kullanılırdı ama artık bu tür boyalar üretilmemektedir. Eski ev ve dairelerdeki boyaları ağızlarında çiğneyen çocuklar kurşun zehirlenmesine maruz kalabilirler.

ÖRNEK 6 Bazı tarihçiler Büyük Roma İmparatorluğu'nun, seçkin sınıfının kurşundan zehirlenmesi nedeniyle yıkıldığına inanmaktadırlar. Bu merak uyandırıcı teori sadece varlıklı üst sınıfların evlerine kadar su getirebilen kapsamlı su tesisatlarına ya da şarap saklamaya yarayan kalaylı kaplara güçlerinin yetebileceğine dayanmaktadır. Hem tesisat hem de kalaylı saklama kapları büyük oranda kurşun içermekteydi. İmparatorluğa lider yetiştiren varlıklı seçkinler bir süre sonra liderlik etmek için gerekli olan inisiyatiflerini, entelektüel yetilerini ve hatta fiziksel sağlıklarını kaybettiler. Kurşun zehirlenmesi ilk başlarda çok az zarara neden olurken, zararın çoğu uzun vadede ortaya çıkmıştır.

Cıva da tarihçilerin ilgisini çekmiştir. Fransa'da keçeleri yumuşatmak için şapkacılar tarafından kullanılan cıva tuzlarının bazı sinirsel hasarlara neden olduğuna inanılmaktadır. İnanışa göre pek çok şapkacı yavaş seyreden cıva zehirlenmesi sonucu asabileşti ve sinir hastalığı belirtileri geliştirdi. *Alice Harikalar Diyarında*'ki çılgın (çatlak) şapkacı karakteri kaynağını bu tarihsel algıdan almaktadır. Son yıllarda bazı şüpheciler bu bilgilerin gerçekliğini sorgulamaktadır. Ancak, Minamata Körfezi'ndeki (Japonya) endüstriyel atıklardaki cıva tuzunun buradaki kirlenmiş kabuklu deniz hayvanlarını tüketen halktan pek çoğunun ölümüne neden olduğu ortaya konulmuştur.

Kirlilik genellikle, ekosistem içinde bozulmalara neden olan, bir zararlı maddenin ekosisteme girmesidir. *Ötrofikasyon* ise iyi (yararlı) şeylerin aşırı fazla olması durumudur. Bir göl ya da nehirdeki besin maddesi

fazlalığı fitoplanktonların (yüzen mikroskobik bitkiler) ya da alglerin aşırı çoğalmasını tetikler. Bu bitkisel popülasyon kısa zamanda yaşamsal gazların ve besinlerin tüketildiği bir yoğunluğa ulaşır. Sonunda bu aşırı büyümüş canlılar kümesi zehirler üretir ve çirkin çürümüş bir kitle olarak ölür.

Ötrofikasyon, kökeninde aşırı yüksek besin maddesi düzeyleri bulunmasına karşın, genellikle fabrikaların sıcak sıvı atıklarının neden olduğu su sıcaklığının yükselmesiyle de oluşabilir. Yüksek sıcaklık alg topluluklarındaki aktiviteyi hızlandırabilir ve aşırı çoğalma ortaya çıkarabilir. Sonuç, ortamda aşırı besin maddesi bulunmasıyla ortaya çıkan durumun aynısıdır.

Ötrofikasyon otlar ve nilüferler gibi daha büyük bitkilerin aşırı çoğalmasını da içerebilir. Rekreasyon amacıyla kullanılan göllerde otların bu şekilde aşırı çoğalması hayatlarını kazanmak için turistlere ya da tatilcilere bel bağlayanlar için ekonomik zorluklara neden olabilir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

26.1. Yaşamı anlamakta ekolojik bakış açısının kuvvetli ve zayıf yönleri nelerdir?

Ekolojinin en güçlü yanı canlıları yapay olarak yalıtılmış ortamlardan ziyade doğal ortamlarında incelemesidir. Biyolojinin diğer dalları organizmaların belirli özellikleri üzerinde yoğunlaşırlar ve bu nedenle yaşamı anlamak için hayati öneme sahip bağlantı ve etkileşimleri gözden kaçırabilirler. Doğası gereği organizmaların gelişim ve işlevlerini gerçekleştirdikleri ortam ve şartlara odaklanan ekoloji çeşitli disiplinleri bir araya getirir. Biyolojik çalışmaların temeli olan evrim ancak çevreleriyle etkileşim içinde olan popülasyonlara ekolojik bir bakış açısıyla yaklaşılmasıyla tam olarak kavranabilir. Anatomi, sistematik, biyokimya ve hatta moleküler biyoloji ekosistemlerin değerlendirilmelerinde kullanıldıklarında daha anlaşılır olurlar. Gündelik hayattan örnek vermek gerekirse, mevcut ekosistemler üzerinde yapılan çalışmalar doğa koruma hareketini canlandırmış ve yok olma tehlikesiyle karşı karşıya bulunan ekosistemlerin hatta bir tek bitki ya da hayvan türünün korunması için etkin çabaları güçlendirmiştir.

Ekolojinin olası bir zayıflığı ilgi alanının çok geniş olmasından kaynaklanmaktadır – dağılmaya eğilimlidir. Bireysel ekologlar toplulukların belirli özellikleri ya da fiziksel çevre üzerine yoğunlaşırlar ancak yeni başlayan biri bu çalışma alanını kapsamından dolayı ürkütücü bulabilir. Tanımlayıcı dönemde bu kapsamın üstesinden daha kolay gelinebilir. Son zamanlarda deney yapmaya verilen önem alan içerisinde belli konularda uzmanlaşmayı teşvik etmektedir ancak deneyler başka bir sorun ortaya çıkarmaktadır. Arazide yapılan deneylerde kontrollü şartlar sağlanamayabilir. Ekosistemler, araştırmacının enerji akışı, tür çeşitliliği gibi olguları sadece izlediği edilgen bir yaklaşımla araştırılabilir. Ekoloji biliminin kendini kabul ettirebilmesi için daha iddialı girişimlere gereksinim vardır ancak bunların soyutlanması ve denetlenmesi zor olabilir. Bu konuda bazı başarılı çalışmalar, özellikle adalar gibi sınırları belirli habitatlarda gerçekleştirilmiştir.

26.2. Bir besin zincirindeki birincil tüketicilerin biyokütlesi (birincil) üreticilerin biyokütlesinden belirgin olarak daha azdır. Neden?

Birinci trofik seviyedeki bitkilerde tutulan enerji bir sonraki trofik seviyeye, her enerji aktarımıyla ilintili olarak ortaya çıkan atıklar ve artan entropi nedeniyle, aynen aktarılamaz. Buna ek olarak, bitkiler güneşten elde ettikleri enerjinin büyük bölümünü kendi yaşamsal organlarını oluşturmak ve hayatlarını devam ettirmek için kullanırlar. Bitkilerdeki kalorinin en fazla %10 – 15'i bir sonraki trofik seviyeyi oluşturan otçullara aktarılır.

26.3. Birincil üreticilere neden *güç çeviriciler* (*transformatör*) deniliyor olabilir?

İster okyanus algleri, ister çayır otları, isterse tarladaki bir mısır bitkisi olsun, fotosentez yapabilen bitkiler güneşten gelen ışık enerjisini şeker, yağ ve proteinlerde depolanan *kimyasal* enerjiye dönüştürürler. Bitkiler tarafından yaşamları boyunca kullanılan ve öldüklerinde ya da meyve gibi kısımlarını döktüklerinde besin zincirinin ileri aşamalarına aktarılan şeyler bu besin maddeleridir. Bu bitkiler haklı olarak *güç çeviriciler* olarak isimlendirilebilirler çünkü enerji üretmemektedirler. Bunun yerine, bu bitkiler o enerjiyi dönüştürürler ve sonra da ekosistemlerindeki diğer trofik seviyelere aktarırlar.

26.4. Aşırı kalabalıklaşma gerçekleştiğinde bir popülasyonun denetlenmesinde hangi yoğunluk bağımlı araçlar görev alabilir?

Bir popülasyonun yoğunluğu arttığında mevcut besin kaynakları tükenebilir ve ölüm oranı artar. Artan besin kıtlığından en çok zarar görenler son tüketicilerdir. Yuvalanma alanları, üreme alanları, yapı malzemeleri gibi

diğer materyal kaynaklar da popülasyonları belli bir büyüklükte tutmada önemli etkendirler.

Kalabalık ortamlarda tür içi rekabet ve saldırganlık artar. Bu durum daha zayıf bireylerin habitat dışına göç etmelerine neden olabilir. Bazı memeli popülasyonlarında kalabalığın neden olduğu stres yeni doğanların öldürülmesine, endokrin sisteminin bozulmasına (özellikle de böbreküstü bezlerinin), kısırlık ve hatta artan düzeyde eşcinsel aktiviteye neden olmuştur – tüm bu etmenler bir popülasyonun büyümesini yavaşlatma eğilimindedir.

Bir popülasyonun yoğunluğu arttıkça bulaşıcı hastalıkların yayılışı çoğalır. Bu bakteriyel enfeksiyonların yayılmasına aracılık eden bireyler arasında artan temastan olabileceği gibi, kalabalık şartlardan dolayı ortaya çıkan direnç zayıflığından da kaynaklanabilir.

Büyük etoburlar tarafından avlanan popülasyonlarda bir avcı-av ilişkisi bulunur. Av popülasyonundaki sayıca artış avcı popülasyonundaki bireylerin avlarını yakalamalarını kolaylaştırır. Bunun sonucunda, artan besin kaynağındaki artış ile avcı popülasyonu artar ve av popülasyonunda daha sonra ortaya çıkabilecek artışları denetim altında tutar.

Popülasyon büyüklüğü düzeyinde özdengeyi (homeostatis) büyük oranda sağlayan şey kendi kendini düzenleyen yoğunluk bağımlı denetim araçlarıdır. Doğal afetler (yoğunluk bağımsız) popülasyon büyüklüğünü sınırlar ancak bunun popülasyonun yoğunluğuyla bir ilişkisi yoktur çünkü deprem, yangın, yanardağ patlamaları gibi olaylardan seyrek popülasyonlar da kalabalıklar kadar etkilenirler.

26.5. Sınırlayıcı etmenlerin yokluğunda popülasyon büyümesinin logaritmik bir eğri üreten $dN / dt = rN$ eşitliğiyle ifade edilebileceğini görmüştük. Bu eşitliğe taşıma kapasitesi faktörü $(K – N) / K$'nin eklenmesi bu eğriyi gerçek popülasyonların özelliği olan S eğrisine dönüştürür. N yükseldikçe matematiksel olarak olanlarla popülasyon içinde gerçekleşenleri karşılaştırınız.

N çok küçük bir değer olduğunda, $(K – N) / K$ neredeyse bire eşittir ve $dN / dt = rN(K – N) / K$ eşitliği $dN / dt = rN$ olarak ifade edilebilir. Böylece, küçük N değerleri için popülasyon büyüklüğünü denetlemekte çok az yoğunluk bağımlı düzen işlemektedir ve gerçekteki büyüme eğrisi logaritmik eğriye benzer. Bunun aksine, popülasyon büyüklüğü arttıkça $(K – N) / K$ terimi küçülür ve eğrinin eğimi azalır. Bu büyümeyi sınırlayıcı etmenlere karşılık gelir. N'nin yüksek olduğu çok yüksek popülasyon yoğunluklarında $(K – N) / K$ terimi sıfıra yaklaşır ve popülasyonların dengede oldukları zamanlardaki gibi eğim yatay olur.

26.6. Popülasyonların üreme stratejileri iki teorik tipten biri şeklinde tanımlanabilir. *r-seçilim stratejisi* özünde savurgan bir yaklaşımdır. Bu büyük riskli üreme yaklaşımı için seçilen çok az ya da hiç ana-baba bakımı ya da eğitimi olmadan hızla olgunlaşan yavrulara sahip türler çok fazla sayıda yavrulama eğilimindedirler. Üreme, Helena Curtis'in bunu "büyük patlama" (big bang) olarak nitelemesine neden olacak şekilde sadece bir ya da birkaç kez gerçekleşir. Bunun aksine, *K-seçilime* sahip türlerin stratejisi çok yavaş olgunlaşan görece iri birkaç yavru üretmeyi içerir. Yavruların bu kritik dönemi atlatmaları ve yetişkin sorumluluklarını yerine getirmelerini sağlamak için ana-baba bakımı çok yoğundur ve kapsamlı bir sosyal yapılanma içerir. Üreme, birey olgunlaşıncaya kadar başlamayabilir ki bu genellikle uzun bir gelişme döneminden sonradır. Ancak bir kere yetişkinliğe ulaşıldığında üreme yeteneği uzun süre devam eder. Bu iki strateji her zaman net bir şekilde birbirinden ayrılmış olarak bulunmazlar. Türler sıklıkla bu iki uç durumun arasında yer alır. Her tipe ait türler popülasyon olarak çevresel strese nasıl tepki gösterirler? Büyüme eğrileri neye benzer?

r-seçilimin olduğu popülasyonlarda kısa sürede çok büyük sayısal artışlar olasıdır. Bireylerin çevresel saldırılar karşısında savunmasız olmalarına karşın popülasyon bir bütün olarak hayatta kalabilir çünkü sağ kalan çok küçük bir kalıntı orijinal popülasyon yoğunluğunun hızla tekrar oluşması için çekirdek işlevi görebilir. Bu çeşit türlerin büyüme eğrileri, sayılardaki hızlı artışı keskin düşüşlerin takip ettiği logaritmik eğriye benzer. Açıkça *K*-seçilime sahip türlerde bireyler daha dayanıklıdır ancak popülasyon çevresel müdahalelere herhangi bir dönemindeki düşük üreme potansiyelinden dolayı daha duyarlıdır. İstikrarlı ve sayılarını belli bir değer dolayında tutan bu tür popülasyonlar S eğrisi ile temsil edilirler.

26.7. Bir ekosistemdeki organizmalar çok farklı yollarla etkileşimde bulunurlar. Çok yaygın olan ilişkilerden biri avcı ve av ilişkisidir. Hemen hemen tüm durumlarda avcı avının peşinden sadece beslenmek için gider. Zaman zaman bazı avcılar, kedilerin farelerle oynamaları gibi, spor için öldürebilirler. Spor olarak avlanmak insanlar arasında yaygındır; nadir ve kıymetli türlerin (timsahlar, filler) avlanması bu türleri yok olmanın eşiğine getirmiştir.

Başka bir tür ilişki iki farklı tür arasında uzun dönemli ve daha iç içe geçmiş bir ilişkiyi içerir: *ortak yaşam*

(*simbiyoz*). Genellikle organizmalardan biri diğerinin içinde ya da üzerinde yaşar. İlişkinin her iki organizmayı da nasıl etkilediğine bağlı olarak üç çeşit ortak yaşam ilişkisi ayırt edilebilir. Bu üç çeşidin doğası nedir?

1. *Kommensalizm:* eşlerden birinin yarar gördüğü ancak diğerinin ne zarar ne fayda gördüğü bir ilişkidir. Bunlara iyi bir örnek, başının üzerindeki emici bir organla kendini köpek balıklarının alt kısmına yapıştıran bir balık olan remoradır. Sürekli hareket halinde olması ve dağınık sofra alışkanlıkları nedeniyle köpek balığı remoraya hem ulaşım hem de 'yemek kırıntıları' sağlar. Remora köpek balığının çıkarlarına hizmet etmez.
2. *Mutualizm:* ilişkinin iki tarafının da fayda gördüğü bir ortaklıktır. Liken birbirine sıkıca bağlanmış mantar ile yeşil algden oluşur. Likenler özellikle çöl ve donmuş boş alanlar gibi çorak yerlerde öne çıkarlar. Mantar su ve kum ya da kayalık ortama tutunma sağlarken alg fotosentez yeteneği sayesinde besin sağlar.
3. *Parazitizm:* ilişkideki bir tarafın diğer tarafa zarar verdiği yaygın bir beslenme stratejisi. Yarar sağlayan taraf *asalak (parazit)*, diğeri ise *konukçudur*. Parazitizm konukçu ve parazit arasında genellikle çok sıkı bir ilişki içerir. Parazitik olarak yaşayan grupların bağımsız yaşayan gruplardan daha fazla olduğu tahmin edilmektedir. Tüm bakteriyel hastalıklarda patojenik mikroorganizmaların istilası söz konusudur. Yassı solucanların (*Platyhelminthes*) ve yuvarlak solucanların (*Nemathelminthes*) birçok türü, kurbağalardan insanlara, omurgalılarda parazit olarak bulunurlar.

26.8. Tropikal yağmur ormanlarının sözüm ona zengin topraklarının, üzerindeki doğal bitki örtüsünün kesilip uzaklaştırılmasıyla sert kabuksu bir tabakaya dönüşmesi sürecine *laterizasyon* denir. Ortaya çıkan *laterit* evcil (ya da başka herhangi) bir bitkinin büyümesini destekleyemez. Bir zamanlar Brezilya'da çok geniş alanlardaki balta girmemiş ormanlar (cangıllar) altlarında yüksek verimli toprakların bulunduğu beklentisiyle kesildi. Bunların görece verimsiz oldukları ortaya çıkmış ve laterizasyonla birlikte tarımsal çabalar boşa gitmiştir. Bitkisel yaşamın zenginliğine karşın toprak verimsizliğini nasıl açıklayabilirsiniz? Bitkilerin tamamen kesilip uzaklaştırılmasının toprak üzerinde ne gibi etkileri olabilir?

Cangıl orman arazisinin görünüşteki verimliliğinin gerçekteki kaynağı alt tabaka bitkilerinin yüzey tabakasıdır. Bunlar kesilip uzaklaştırıldığında, besin ögeleri üzerindeki yoğun bitkisel popülasyonlar tarafından tüketilen alttaki toprağın aslında tarım için zayıf bir ortam olduğu ortaya çıkar. Aynı zamanda, toprağa ulaşan ve çözülebilen elementleri ve mineral bileşikleri taşıyıp alandan uzaklaştıran şiddetli yağışlar nedeniyle mineral besinler yıkanma eğilimindedirler. Böyle alanlar tıraşlandığında sadece verimsiz kabuk ortaya çıkmaz, yağış miktarı da önemli oranda düşer çünkü atmosferdeki suyun büyük kısmı bir zamanlar var olan cangıl tarafından üretilmiştir. Cangıl yağmur ormanlarının tıraşlanmasının alternatifleri halen araştırılmaktadır.

26.9. *Littoral bölgenin* görece sığ suları zengin bir yaşam barındırabilir ama pelajik bölgenin ve hatta güneş ışığının ulaşamadığı abisal derinliklerin karanlık sularında yaşam nasıl var olabilir?

Bu derin sulardaki çoğunluğu hayvan popülasyonları içine ışık ulaşan su katmanlarından çok uzakta olabilirler ama üzerlerindeki biyolojik ortaklarıyla işlevsel bağlantılarını devam ettirirler. Bitkiler ve hayvanlar ölünce bunların ayrışma ürünleri derinlere çökelir ve derinlerde yaşayan canlılar tarafından kullanılır. Böyle bir besin hareketi okyanusun farklı derinliklerindeki sıcaklık farklılıklarından kaynaklanan düşey akıntılarla da desteklenir.

Sadece sığ su sakinlerinin kalıntılarının aşağılara süzülmesi değil, aynı zamanda okyanus tabanındaki mineral ve organik maddeler kuvvetli yukarı akıntılarla üst katmanlara taşınabilir ve okyanus derinlerindeki yaşamı daha da destekler. Buna ek olarak, bazı topluluklar okyanus tabanındaki yırtıklarda yaşarlar. Hidrojen sülfit gibi gazlar fotosentez için kemosentetik ikamedir ve hidrojen sülfit ve benzeri enerji zengini gazların oksidasyonu ile çeşitli canlılar yaşamlarını sürdürürler.

26.10. DDT genel ortamda sadece düşük yoğunlukta bulunurken, aynı yerin sakinlerinde ölümcül düzeylerde nasıl bulunabildiğini açıklayınız.

Çoğu zehirli madde gibi DDT de yağ dokuda birikme eğilimindedir. İlk başlarda ortamda düşük yoğunluklu olarak yayılmış bulunurken üreticiler bunu ortamdan alırlar ve yoğunlaştırırlar. Bunlar birincil tüketiciler tarafından seçilerek yenildiklerinden bu tüketiciler zehirli maddeyi genel ortamdaki yoğunluktan daha yüksek bir yoğunlukta almaktadırlar. Bunlar da zehirleri biriktirme eğilimindedirler ve yenildiklerinde zehirleri avcılarına daha da yüksek bir yoğunlukta aktarırlar. Böylece, her trofik seviye kendisinden öncekilerden daha yüksek zehir yoğunluğu içerir; en yüksek düzeydekilerdeki yoğunluk besin zincirinin tabanındakilerinkinden kat kat fazladır.

26.11. Hava kirliliğinin çevre için ne denli zorlu ve yaygın bir tehdit olduğu açıktır. Hava kirliliğine neden olan en önemli kirleticiler nelerdir ve sağlığımızı nasıl etkilerler?

Otomobil motorlarından ve endüstriyel dumandan kısmi yanma sonucu oluşan karbon monoksit hemoglobindeki bağlanma bölgeleri için oksijen ile mücadele edebilir. Kapalı mekanlarda bu gaz öldürücüdür. Düşük seviyelerde bu gaz baş ağrısı, baş dönmesi ve görmede bulanıklığa neden olabilir.

Yanmanın başka bir ürünü olan karbon dioksitin etkileri yeni yeni anlaşılmaktadır. Karbon dioksit o kadar büyük miktarlarda üretilmektedir ki normalde atmosferdeki karbondioksit düzeyini denetim altında tutan bitkiler bununla baş edemezler ve bu gaz atmosferde birikmeye başlar. CO_2'in şu anki düzeyinde zehirli olmamasına karşın, atmosferde biriken CO_2 ısıyı hapseder ve kutuplardaki buz kütlelerinin erimesi de dahil pek çok sonucu beraberinde getirebilecek dünya yüzeyindeki sıcaklıkların yavaş yavaş artmasına neden olur – *sera etkisi*.

Azotun çeşitli oksitleri başka bir zehirli kirleticiler öbeğini oluşturur. Bunların en önemlisi NO_2'dir. Eğer yanan bir sigaranın ucundaki NO_2 yoğunluğu tüm odada olsa, bu durum odadaki herkes için ölümcül olabilir.

Kükürt oksitler solunum yetersizliği, göğüs ağrıları ve aşırı göz yaşarmasına neden olurlar. SO_2 ve SO_3 su ile birleşerek çok kuvvetli aşındırıcı asitler olan H_2SO_3 ve H_2SO_4'e dönüşürler. Bu asitler aynı zamanda kirliliğin olduğu yerlerdeki heykeller ve sanatsal hazinelerin aşınmasından da sorumludurlar. Bunlar ve benzeri aşındırıcıları içeren asit yağmurları ılıman kuşaktaki ormanları ve diğer bitki topluluklarını tehdit etmektedir.

Parçacık maddeler de rahatsızlığa neden olabilirler ancak ölümcül değildirler. Bunlardan çok daha tehlikelisi güneş ışığının kirletici gazlar üzerindeki etkisidir ki peroksiasetilnitrat (PAN) gibi son derece zehirli bileşikler üretebilir. Ortaya çıkan bu fotokimyasal dumanlı hava solunum yolu rahatsızlığı yaşayanlar için ölümcül olabilir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

26.12. Besin zincirinin (piramidinin) her bir düzeyinde kullanılmayan ya da aktarılmayan enerji aşağıdan hangisi şeklinde açığa çıkar?
(*a*) madde (*b*) serbest enerji (*c*) ısı (*d*) Su (*e*) hiçbiri

26.13. İnuitler'in (Eskimolar) toplam ağırlığı, üzerinden beslendikleri kutup ayılarının ağırlıkları ile karşılaştırıldığında aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
(*a*) daha fazla (*b*) eşit (*c*) daha az (*d*) ilişki yok

26.14. Maddeler besin zincirinde ilerledikçe daha yoğun olma eğilimindedirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

26.15. Ozon (O_3) tehlikeli bir zehirdir ancak atmosferdeki varlığı zararlı morötesi ışınlar için filtre görevi görür.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

26.16. Bir topluluğun yapısının öncü türlerden klimaksın olgun türlerine doğru değişmesine *süksesyon* denir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

26.17. Permafrost (donmuş alt toprak katmanı) çayır biyomunun özelliğidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

26.18. Niş habitat içerisinde fiziki bir yerdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

26.19. Bütün çöller sıcaktır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

26.20. Bir popülasyondaki birey sayısının artışı hangisinde daha fazladır?
(*a*) Yavaş dönem (*b*) Logaritmik dönem

26.21. Hangisindeki DDT seviyesi daha fazladır?
(*a*) Bir göldeki alglerdeki (*b*) Aynı göldeki balıklarla beslenen kuşlardaki

26.22. Hangisinin bebeklerine gösterilen ana-baba bakımı daha fazladır?
(*a*) Mayıs (bir gün) sineği (*b*) İnsan<



CEVAPLAR

26.12 (*c*)
26.13 (*c*)
26.14 (*a*)
26.15 (*a*)
26.16 (*a*)
26.17 (*b*); tundra
26.18 (*b*)
26.19 (*b*)
26.20 (*b*)
26.21 (*b*)
26.22 (*b*)

BÖLÜM 27

Yaşamın Kaynağı

Tüm gerçekliği içerisinde bulunduran *evren* 10-20 milyar yıl önce oluşmuştur. Bizim evrendeki naçizane yerimiz ise *Samanyolu* denilen galaksidir. Çoğunlukla tüm evreni tanımlayan bir ifade gibi kullanılsa da, galaksi milyonlarca yıldızdan meydana gelen bir adadır. Güneş, Samanyolunun merkezine yarıçapının üçte ikisi mesafede yer alan orta boyutta bir yıldızdır. Güneş ve etrafındaki gezegenler *Güneş Sistemini* meydana getirirler (bir teori evrenin hep bugünkü haliyle var olduğunu ileri sürer). Yaygın görüşe göre, evren bir kaç milyar yıl önce büyük bir patlamayla *meydana geldi-Büyük Patlama (Big-Bang) Teorisi*. Güçlü teleskoplarla o büyük patlamanın kalıntıları incelenebilir ki bu da milyarlarca yıl öncesine ışık tutabilir.

Güneş sistemimiz muhtemelen dönen bir gaz bulutu olarak hayat buldu ve soğuyarak güneşi ve gezegenleri oluşturdu. Dünya erken zamanlarında gaz formundaydı; ancak zamanla nikel ve kurşun gibi ağır metalleri içeren çekirdek meydana geldi. Çekirdeğin etrafını kaplayan kalın bir *manto* ve dünyanın yüzeyini oluşturan nisbeten daha ince bir *kabuk* tabakası vardır. Bir teori dünyanın aslında soğuk olduğunu ve çekirdekteki maddelerin oluşumu ve yerleşmesi sırasında ısındığını öne sürer. Radyoaktivite de oldukça fazla miktarda ısı üretmiştir. 750 milyon yıl sonra, dünya soğudu ve kabuk bugünkü halini aldı. Günümüzde öncekine göre daha serin bir dünyada yaşıyoruz.

Yaşadığımız galaksi eşsiz, yegane değildir; aksine diğer galaksi adalarına benzer. Güneşimiz de benzersiz bir yıldız değildir. Özel bir pozisyonu olmadığı gibi orta ile küçük arasında bir boyuttadır. Dünya gezegeni Merkür'den büyük ancak Jüpiter ve Satürn'e kıyasla küçüktür. Özetle, yaşam çok da zengin denilemeyecek çevre ve şartlar içerisinde oluşmuştur. Ancak, dünya üzerindeki koşullar bildiğimiz kadarıyla hayat için idealdir. Kolayca gözlemleyemediğimiz güneş sistemlerinde de bu koşulların mevcut olabileceği fikri ise bir o kadar makuldür.

Dünya üzerindeki yaşamın kaynağına dair bilimsel teoriler dünyanın milyarlarca yıl yaşında olduğu üzerine kurulmuştur. Bu varsayımı desteleyen kanıtlar mevcuttur. Bu kanıtların bir kısmı diğer galaksilere dair gözlemlerden ve bizim sistemimizdeki diğer gezegenlerin atmosferlerine ait ölçümlerden gelmektedir. Diğer bazı kanıtlar ise galaksimizde ama özellikle dünyada belirlenmiş radyoaktif maddelerin çeşitlerine ve oranlarına dayandırılmaktadır. Örneğin Lord Rutherford'un geliştirdiği *radyoaktif saat* tekniği, dünyanın kabuğundaki kayaların en az iki milyar yıl yaşında olduğunu açığa çıkarmıştır. İki kurşun izotopunun (^{206}Pb ve ^{207}Pb) ölçümlerine dayanan ve yakın zamanda yapılan bir çalışma ise en az 3.35 milyar yıl yaşında olduklarını ortaya koymuştur. Tüm bu kanıtlar radyoaktif seride, bir radyoaktif elementin bir diğerine sabit bir hızda bozunması esasına dayanmaktadır. Dünyanın ne denli kadim olduğuna diğer bir destek okyanuslardan gelir. Günümüz okyanuslarının tuzluluk seviyesi, nehirlerin topladığı tuz oranına bölünürse okyanusların en az bir kaç milyar yıl yaşında olduğu sonucuna varılır. Yani milyarlarca yıl görüşü doğrulanmaktadır.

Yaşamın kaynağına ilişkin iki farklı görüş vardır. Kaynağını büyük oranda *Yaratılış*'dan alan *Yaratılışçı* görüş dünyanın 10.000 yıldan daha yaşlı olmadığını, her bir türün ayrı ayrı olmak üzere 6000 yıl kadar önce ilahi bir güç tarafından bir anda yaratıldığını ve yine her bir türün kendine has karakterini geçen zaman boyunca koruduğunu ileri sürer. Muhafazakar, jeologlar ve mühendislerce şekillendirilen, günümüz versiyonu *Bilimsel Yaratılışçılık*, aşırı tutucu insanların, ABD'deki okullarda okutulan ve evrimin öğretildiği biyoloji müfredatında yaratılışçı görüşün de bir alternatif olarak bulunması amacıyla nafile bir mücadeleye girişmesine neden olmuştur.

Alternatif görüş ise hayatın, gittikçe artan bir karmaşıklık içerisinde değişen maddenin süreklilik arz eden bu tayfında seçilmiş bir noktadan ortaya çıktığıdır. Madde yeterince karmaşık hale geldiğinde hayata dair niteliklerle karşılaşırız. Bu katı bir bakış açısıdır ancak yine de içerisinde insanoğluna ait aşk, tesadüf, ahlak gibi epifenomenler de yer bulur. Biyologlar yaşamın doğal bir başlangıcı olduğu fikrini destekler.

27.1 Oparin Hipotezi

Hayata dair o katı görüş, yaşayan varlıklara ait karmaşık reaksiyonların ancak bileşenlerinin kendi özellikleri ile en iyi şekilde açıklanabileceğini ve dahası, neden ve sonuç ilişkisinin düzenli döngüsünün, basit inorganik moleküllerin karmaşık organik makromoleküllere dönüşümünden, hayatı nasıl var ettiğini içerir. Kimya ve fiziğin cansız aleminden hayatın nasıl evrildiğine dair en net ve kesin açıklama 1924 yılında A. I. Oparin tarafından Rus meslektaşlarına sunulmuştur. 1936'da ise bu görüşleri tüm dünyanın dikkatini çekmiştir.
Oparin hipotezi 4,6 milyar yıl önce dünyanın oluşumuyla başlar. İlk atmosfer metan (CH_4), su buharı (H_2O), amonyak (NH_3) ve bir miktar hidrojen gazı (H_2) içeren oldukça indirgeyici bir yapıdaydı. Böylesi bir atmosfer kimyasal sentezi teşvik etmiştir. Dünya soğudukça su buharının büyük kısmı ilkel denizleri oluşturmuştur. Soğuma periyodunda atmosferde meydana gelen hava akımları çok şiddetli fırtına ve yıldırımlar yarattı. Dünyanın iç katmanlarından gelen ısı ve güneşden kaynaklanan mor ötesi ışınlarla birlikte bu enerji patlamaları basit organik moleküllerin atmosfer içerisinde oluşmasını sağladı ve bu maddeler daha sonra denizlerde birikmeye başladı. (1) Bu organik molekülleri parçalayacak yaşayan bir varlık bulunmadığından ve (2) indirgeyici karakterdeki atmosfer yüksek enerji içeren moleküllerin sentezini artırdığından denizler sıcak ve seyreltik bir çorbaya benzeyinceye kadar bu molekülleri bir araya getirmeye devam etti (J. B. S. Haldane tarafından ortaya atılan metafor). Soğumaya devam eden dünya binlerce yıl boyunca bu yıldırım fırtınalarını ürettiği için denizler de sürekli olarak taze organik moleküllerle yüklendi.

Bir sonraki aşama Oparin Hipotezi için oldukça hayati önem arz eder. Denizlerdeki organik moleküller zamanla iyice yoğunlaştı ve uzamsal veya yapısal açıdan daha karmaşık ve büyük moleküllere dönüştü-kendilerine has elektrik yükleri, emici güçleri, dönüşümsel hareketleri ve hatta belli büyüklüğe ulaşınca bölünme yetileri olan inceçözütler (koloidler). Oparin yüksek bir organizasyona sahip bu özel inceçözütlere koaservat ismini verdi. Bu yapılar, su moleküllerini hapsedecek şekilde küçük damlacıklar oluşturma eğilimine sahiplerdi. Koaservatın içerdiği moleküller ve etrafındaki su arasında belirgin bir sınır bulunuyordu. Emici özelliği bu yapıların daha da büyümesine ve en nihayetinde su ile koaservat arasında seçici geçirgen özellikte bir zar tabakasının oluşmasına neden oldu.

Oparin'in deneysel çalışmalarının çoğu koaservatların özelliklerini keşfetmeye ve canlı hücrelerin evrimindeki muhtemel rollerini açıklamaya adanmıştı. Yaşayan varlıkların gelişiminin erken aşamalarında amino asitlerin birleşerek proteinleri oluşturduğuna inandı. Proteinler katalizör işlevi görebildiklerinden dolayı, ortaya çıkmaları aynı zamanda kontrol edilebilen bir metabolizmayı sağlayacak kimyasal reaksiyonların gerçekleşmesi yolunda bir araç da teşkil etmiş oldu. Polinükleotitler hakkında fazla şey bilinmediğinden dolayı, Oparin organik moleküllerin bu karmaşık yapılarının çoğalmasıyla ilgilenmedi. Oysa ki, böylesi bilgi-taşıyan moleküllerin oluşumu hayatın basit yapılı cansız *sistemlerden* evrildiği teorisi için hayati öneme sahiptir.

Stanley Miller, Oparin'in dünyanın ilk zamanlarında mevcut bulunan koşulların ve basit inorganik moleküllerin yaşayan organizmaların karmaşık organik moleküllerini meydana getirecek şekilde birleştiğini öngören görüşlerini destekleyen deneysel verileri sağladı. Nobel ödüllü Harold Urey'in (Chicago Üniversitesi) bir öğrencisi olan Miller metan, amonyum, su buharı ve hidrojen gazı içeren kapalı bir sisteme elektrik akımı yollayan bir Tesla bobini kurdu. İlkel dünyanınkine benzer bu atmosferin enerji ile uyarılması inanılmaz sonuçlar açığa çıkardı. Keton, aldehit ve asitleri ama en önemlisi amino asitleri içeren bir çok organik molekül oluştu. Proteinler yaşayan hücrelerin işlevi ve yapısı açısından hayati öneme sahip olduklarından, ilkel dünyanın sahip olduğuna inanılan koşullarda amino asitlerin yaratılmış olması Oparin'in hipotezini destekliyordu.

Jeologlar gezegenimizin başlangıç aşamaları esnasında atmosferin durumuna dair tahminlerini yakın zaman önce gözden geçirdiler. Artık karbon monoksit , azot ve karbon dioksitin o atmosferin önemli birer

parçası olduğuna inanılıyor. 1950'lerin Miller-Urey deneyleri bu yeni atmosfer içeriğine göre tekrarlandı ve benzer organik moleküller elde edildi. Bu, inorganik moleküllerin hayatın yapıtaşları olan organik moleküllere olan ilkel dönüşümünü savlayan önceki teoriyi de güçlendirdi.

Sidney Fox (Miami Üniversitesi) mor ötesi ışınların amino asitleri dipeptid moleküllerini oluşturacak şekilde birleştirdiğini ve sonrasında *orta dereceli kuru* ısı etkisinde amino asitlerin polimerize olarak en çok 18 amino asitten oluşan kısa polipeptidler olan *proteinoid*leri oluşturduklarını göstermiştir. Bu proteinoidler rastlantısal olmayan, aksine tesadüf sayılamayacak bir amino asit sıralamasına sahiplerdir. Bir diğer ilginç bulgusu ise fosforik asitin, protein sentezindeki ATP'ye benzer bir rol üstlenerek, bu polimerlerin oluşumunda verimi artırmasıdır. Fox tarafından üretilen proteinoidler genelde kendilerine has küresel bir yapıdaydılar. Bu küçük küreler (mikroküreler)yaşayan bir hücrenin bazı özelliklerine sahiptirler ancak gerçek anlamda yaşayan bir yapı olmaktan uzaktırlar.

İlk yaşam formlarının ilkel okyanuslarda oluştuğu fikrine tüm biyologlar katılmıyordu. Bazıları, çok uzun zaman önce, ilk canlının sıcak oldukça yoğun atmosferde oluştuğunu düşünüyorlardı. Bu görüşlerinin temel dayanağı, ortamda bol miktarda su ve, ısı ve diğer enerji formları bulunduğu takdirde polimerlerin kendilerini oluşturan monomerlere ayrılmaya olan yatkınlığıydı. Böyle koşullar polimerleşmeyi değil de hidrolizi daha çok teşvik eder.

Diğerleri ise nemli toprak (J. B. S. Haldane) ve kil (Bernal) tabakalarının, ilk olarak, çalkalanan denizlerde oluşmuş koaservatlar için dengeleyici bir ortam oluşturduğu üzerinde durdular. Killi topraklar kumlu olanlara göre nemi daha fazla tutma özelliğine sahip olsalar da, su molekülleri negatif yüklü kil parçacıkları tarafından hidrojen bağları ile elektriksel olarak çekilmektedirler. Esasında, suyun kil parçacıklarına olan elektriksel çekimi bitkilerin topraktaki suyu emmelerini engelleyecek derecede güçlü olabilmektedir. Bu durumda, hayatın ilk olarak, yapısal ve işlevsel bütünlüğü korumanın çok zor olduğu fırtınalı denizlerde oluştuğu görüşünde bir sıkıntı bulunmaktadır.

Oparin'inki gibi ifadelerin ortaya çıkardığı kaçınılmaz sorulardan biri de hayatın cansız kaynaklardan neden bugünde evrilmeye devam etmediğidir. Yaşamın *kendiliğinden türeme* fikri çok uzun zaman önce Louis Pasteur ve daha yakın zamanda, mikrobik sistemleri çalışan araştırmacılar tarafından çürütülmüştür ve bunun imkansızlığı yaşamın ayırt edici özelliğinin değerlendirilmesinde temel ögeyi teşkil etmektedir. Zaten milyarlarca yıl evvel dünya günümüzden çok farklıydı. O zaman, atmosferin indirgeyici niteliği karmaşık yapıların oluşumunu teşvik ediyordu. Bugün, yükseltgeyici özellikteki atmosfer dengeli olmayan kompleks yapıları ve büyük molekülleri parçalama eğilimindedir. Bu yükseltgeyici atmosfer karmaşıklığı değil sadeliği desteklemektedir.

Diğer bir önemli faktör de artık günümüzde yaşam formlarının gezegenin bütününe yayılmış olmalarıdır. Bu organizmalar besin maddelerine olan sonsuz açlıklarını bastırmak için enerji açısından zengin yapıları silip süpürmektedirler. Tüm dünyayı kaplamış olan canlı organizmalar nedeniyle yeni kompleks yapıların gelişme olasılığı oldukça düşüktür.

27.2 Heterotroflardan Ototroflara

Oparin, ilk canlı varlıkların besin olarak absorbe edilebilecek, enerji içeren organik moleküllerce zengin bir çevre içerisinde bulunduklarını fark etmişti. Organik yakıtların bu şekilde alınımı *heterotrofik* yaşam biçimini işaret etmektedir. Ancak, bazı bölgelerde, genişleyen populasyonlar arasında bu hayati öneme sahip maddeler için girişilen amansız rekabet ciddi boyutta bir kıtlık yaratmış olabilir. Tükenmekte olan bu besin maddelerinden birine *A* diyelim. Bu koşullar altında *B* maddesinden *A* maddesini sentezleyebilen bir mutant ortaya çıkarsa, yeterince *A* olmadığı için, adapte olamamış rakipleri yok olurken, o hayatta kalmaya devam edecektir. *B* tükendikçe, *C*'den *B* sentezleyebilen organizma daha yüksek hayatta kalma yeteneğine sahip olacaktır. Bu şekilde, organizmalar *ototrofluk* denilen ve basit moleküllerden ihtiyaç duydukları maddeleri sentezleyecek karmaşık enzim sistemlerini geliştirmiş oldukları bir beslenme biçimini ortaya çıkarmışlardır. N. H. Horowitz'e göre besin maddelerinin kıt olduğu alanlarda yaşayan organizmalar enzimlerce katalizlenen uzun reaksiyon zincirleri geliştirmişler ve böylece o seyreltik çorbadaki maddelere olan bağımlılıklarından kurtulmayı başarmışlardır. Yaşamın ilk dönem tekamülünde önemli bir aşama olan ototrofluğun evrimi Oparin'in daha evvelki katkılarıyla bütünleştirilmiştir ve *Oparin-Horowitz Teorisi* olarak bilinmektedir.

27.3 Hücrelerin Kökeni

Karmaşık koaservat damlaları yapılarını şekilsiz (yapısal olmayan) sıvı bir ortamda korumaktadırlar. Dahası, çevreyle olan madde alış verişi koaservatları saran kısıtlayıcı sınırları üzerinden gerçekleştirilmektedir. Bu sınırlar basit inorganik moleküller ve belirli bir düzende tutulan su moleküllerinden meydana gelmiş olsa da, özellikleri hücrelerin seçici geçirgen karakterlerine ve ilk prokaryotik hücrelerin selefi olabilecek dereceye ulaşmıştır. Koaservatlar içerisindeki organik moleküllerin gittikçe artan karmaşıklığı, dış zarın belirlemesi gibi, damlacıkların "dış politikasına" bağlıydı. Hücre içerisine alınan maddeler yüzeye toplandıkça zar artan oranda karmaşıklaşmayı başardı.

İlk hücrenin evrimi her ne kadar hayatın başlangıcına dair düzgün bir hipotezin kurulması için önemli olsa da, prokaryotik hücrelerden ökaryotik olanlara geçiş üzerine türetilen spekülasyonlar pek çok biyoloğun hayal gücünü cezbetmektedir.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

27.1. Dünyadaki yaşamın kökenine dair olasılıkların tümü Yaratılışçılığın iki alternatifi ve dünyadaki karmaşık sistemin yavaş evrimi tarafından kapsanır mı?

Hayır, daha başka olasılıklar bulunmaktadır. Geçmişte ve günümüzde, bazı biyologlar yaşamın evrende bir yerde her zaman var olduğuna ve yaşayan maddenin dünyaya sporların veya evrenin uzak bir bölümünden gelen tohumların uzun bir yolculuğu sonucu ulaştığına inanır (J. B. S. Haldane). Bu görüş bir kaynağın olması gerektiği yönünde açıklama yapmaz ve kainatın aslında hep var olduğu, yani bir başlangıcının olmadığı inancıyla ilişkilendirilebilir.

Oparin'in hipotezinin bir başka çeşidi de yaşamın gerçekten basit kimyasal maddelerden evrildiği ama aşamaların her zaman basit kimyasal tepkimeler içermediğidir. Devamında canlı varlığın gelişiminde çok önemli olan ancak beklenmedik bir olay meydana gelmiş olabilir. Ama, bu bakış açısı zaten doğal bir açıklamadan farklı değildir çünkü umulmadık kimyasal olaylar bile gerçekleşmek için yeterince zaman ve maddeye muhtaçtır.

27.2. Neden bilim insanları, bilim derslerinde yaratılışçılığın da evrim teorisiyle birlikte sunulmasını talep eden sözde dengeli ama dayatmacı görüşe karşıdır?

Bir bilim dersi, bilimsel araştırmalarla doğrulanabilecek süreçler tarafından yönlendirilmelidir. Yaratılışçılık, hatta bilimsel yaratılışçılık, kanıtların incelenmesi sonucu ulaşılmış alternatif bir bilimsel teori değildir. Esasında, bilimsellikten en uzak biçimde, İncil'in ve çeşitli meallerinin otoritesine önsel bir bağlılıkla hareket etmektedir. Bilimin temel kurallarınca yönetilmeyen bir dünyada işlemektedir ve bu nedenle de bilim insanları tarafından bilimsel bir değerlendirme için mantıklı bir öge olarak görülmemektedir. Bu doğaüstü bir yaratıcının müdahale etmesine dair muhtemel gerçekliği reddetmez, sadece bilimin çerçevesi içerisinde böylesine bir keşfin ne derece uygun olduğuna odaklanır.

Diğer bir problem ise sınıflarda yaratılışçılığın tartışılması esnasında oluşabilecek duygusal atmosferdir. Bilim insanlarıyla olan tartışmalarında yaratılışçılar çoğu kez daha başarılı görünürler ancak bu başarıları muhtemelen neyin ahlaki açıdan doğru olduğunun ve insanın neyi düşünmesi gerektiğinin yarattığı cazibeden kaynaklanmaktadır. Bu tür düşünceler bilimin mücadele ettiği o gerçekliğin yakıcı tahlillerini körleştirebilir. Bilimsel bilgi öncelikli bazı ahlaki değerler veya dini yorumlamalardan kaynaklanan sınırlamalarla engellenmemeli. Ahlakla ilgili fikirlerin ve teolojik bakış açılarının konuşulabileceği bir ortam olmalıdır ancak bu, bilim derslerinin yönlendirildiği bir ortam değildir. Bilimin ve dinin gerçekliğin açığa çıkması hususunda sahip oldukları farklı rollerin yaratacağı kafa karışıklığı genç zihinlerde kolaylıkla yer edinecektir. Yaratılışçılık biyolojik bir bilimsel tartışmanın içerisinde yer bulmalı mıdır?

Çok daha taraflı bir üslupta, çoğu biyolog yaratılışçılık yanlılarının kullandıkları taktiklere alınmaktadır. Çoğu yeni nesil bilimsel yaratılışçılar jeologlar, mühendisler ve fizikçilerdir.

Aslında hiçbiri biyolog değil. Bilimsel teorilerde mevcut belirsizlikleri çarpıtma niyetindeler; evrim konusunda, tüm süreci basit bir teori olarak göstermekte ve böylece, geçerli olmadığı şeklinde tanımlamaktadırlar. Bazı bilim insanları bu türden nitelendirmelerin makul iddialar olmadığını düşünmektedir. Yine, çoğu bilimsel yaratılışçının tutucu bir geçmişi var ve bu nedenle, fikirleri halihazırdaki kanıtların analizinden değil de İncil'in kelimesi kelimesine bir çevirisinden kaynak bulmaktadır. Meselenin olumlu yanı, yaratılışçılar tarafından yürütülen akılcı ve mantıklı mücadele biyologları evrim kavramını, doğal seçilimin ayrı nitelikteki gücünü ve değişen çevre koşullarında organizmaların değişimiyle kendini gösteren farklı modelleri yeniden gözden geçirmeye zorladı.

27.3. Organik moleküllerin ilkel dünyanın atmosferinde bulunan kimyasallardan meydana gelmesi için büyük enerji kaynaklarına ihtiyaç vardı. Bu ilkel enerji kaynakları için bazı olasılıklar nelerdir?

Dünyanın ilk zamanlarında oldukça yaygın olan yıldırım fırtınaları nedeniyle elektrik enerjisi yüksek bir orandaydı. Sayısız volkan ısı enerjisi için kaynak oluşturdu. Radyoaktif enerji de bol miktardaydı. Son olarak, ozon tabakası henüz mevcut olmadığından mor ötesi radyasyon çok yaygındı.

27.4. Koaservat ve benzeri yapıların özelliklerinden yola çıkıldığında, ilk hücreler neye benzemekteydi?

Öncelikle koaservatlar, mikroküreciklер ve diğer karmaşık yapılı inceçözütler ile canlı hücreler arasında büyük faklılıklar vardır. Oparin, bir koaservatın bazı maddeleri seçici şekilde jelatinimsi iç bölgesine dahil ettiğini ve hatta belirli bir büyüklüğe ulaştığında bölündüğünü göstermiştir; ama, bu yine de en ilkel hücrenin sahip olduğu yeteneklerin çok altındadır. Bu hücreler kompleks yapılı inceçözütlere kıyasla büyük bir sıçrama göstermişlerdir.

İlk hücreler büyük olasılıkla günümüz bakterilerine benziyorlardı- az sayıda organel içeren bir sitoplazmayı çevreleyen, hücre duvarıyla çevrili kısıtlı bir zar. Oksijensiz solunuma uyarlanmış bir metabolizmaları vardı ve beslenmeleri açısından da heterotroflardır. Ototrofik yetkinliğin gelişmesiyle birlikte heterotrof alışkanlık yavaş yavaş modifiye edilmeye başlandı: Bu ilk hücrelerin bazıları (kemosentetikler) basit inorganik moleküllerin bağlarının koparılmasıyla açığa çıkan enerjiyi kullanarak yüksek enerji içeriğine sahip organik moleküller inşa edebildiler. Fakat, nihayetinde çok daha geniş bir dağılım göstermiş olan diğerleri (fotosentetikler) güneş enerjisini bağlayabildi ve hidrojen içeren bileşikler (H_2S ve H_2O) ve CO_2'den yüksek enerji içeren organik moleküller sentezleyebildi.

27.5. Virüsler canlı mıdır?

Bölüm 3'te verilen hayatın tanımını göz önüne alırsak, virüsler canlı değildir. İki makromolekülün-protein ve nükleik asit- karmaşık bir birlikteliğidir ama ne kendilerini çevreye göre ayarlayabilirler ne de metabolizmaları vardır. Belki de en önemlisi, kendi kendilerine çoğalamamalarıdır. Kristalize hale getirilebilirler ve bir test tüpü içerisinde uzun süre durağan bir formda tutulabilirler. Yetenekleri, viral nükleik asitlerin enjeksiyonunu takiben canlı hücreleri yeni viral materyalleri sentezlemeleri için yönlendirebilme yetilerinden kaynaklanmaktadır. Virüsün genetik mesajı hücrenin protein sentezleme mekanizmasını bütünüyle kontrol altına alır ki bu sistem viral bilgi kaydının emirlerini harfiyen uygular. Hücre viral çoğalma için gerekli nükleik asitleri de üretir.

Bir zaman, virüslerin makromoleküllerin, tam anlamıyla bir hücreye dönüşümünde, aşama aşama daha karmaşık hale gelişleri sürecindeki bağlantılardan biri olduğu düşünüldü. Çoğu virolog tarafından yakın zamanda ortaya atılan daha olası açıklama virüslerin bir zamanlar daha karmaşık bir formun hatta bir zamanlar yaşamış hücrelerin bozulmuş parçaları olduklarıdır.

Yaşayan organizmalara benzeyen ve virüslerden bile daha basit yapıda canlı formları vardır. 1971'de, ABD Tarım Biriminde görevli bir bilim adamı patates bitkisindeki enfeksiyonların bir protein kılıfı dahi bulunmayan halkasal RNA molekülleri tarafından oluşturulduğunu göstermiştir. Daha sonra, kendisini keşfeden T. O. Diener tarafından *viroid* olarak adlandırılan bu minik ve çıplak RNA'nın çiçekli bitkilerde çok çeşitli hastalıklara neden olduğu bulunmuştur. Viroidler hastalığa neden olmalarına rağmen, konak hücreyi yok etmezler. Hücreye nasıl girdikleri ve polinükleotit sentez mekanizmasını nasıl kontrol altına aldıkları henüz tam olarak bilinemiyor.

Bir kaç nörolojik hastalık, koyunlarda görülen *scrapie* dahil, *priori* denilen ve kendini çoğaltabilen bir proteinin merkezi sinir sistemini istila etmesiyle ortaya çıkar. Hastalıklı dokulardan prionlar izole edilmiştir ancak çoğalma stratejileri ve nasıl çalıştıkları henüz bilinmemektedir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

27.6 Son astronomik bulgular dünyanın ilk atmosferinde ... bulunabileceğini öne sürmektedir.
(*a*) CO_2 (*b*) CO (*c*) nitrojen (*d*) hepsi (*e*) hiçbiri

27.7. Koaservatlar,
(*a*) sabit bir yapıya sahiptir (*b*) seçici geçirgenlik gösterirler (*c*) karmaşık yapılı inceçözütlerdir
(*d*) bölünebilirler (*e*) hepsi

27.8. Bugünün mevcut atmosferi ile dünyanın ilk atmosferi arasındaki ana fark günümüz atmosferinin ... içermesidir. (*a*) CO_2 (b) nitrojen (*c*) oksijen (*d*) helyum (*e*) hiçbiri

27.9. Çoğu biyolog ilk canlıların ... olduğuna inanır (*a*) heterotrof (*b*) ototrof (*c*) ökaryot (*d*) hepsi (*e*) hiçbiri

27.10. Çoğu jeolog dünyanın yaklaşık 4,6 milyar yıl yaşında olduğunda hemfikirdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

27.11. Çoğu canlı organizma dünyanın manto tabakasının içerisinde bulunur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

27.12. Nükleotit bazları HCN'nin birleşme reaksiyonlarında meydana gelebilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

27.13. Louis Pasteur günümüzde dünyada hüküm süren koşullar altında canlı organizmaların bir anda var olamayacaklarını göstermiştir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

27.14. Sidney Fox ilk canlının muhtemelen bir heterotrof olduğunu göstermiştir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

27.15. Bilinen en eski fosil yaklaşık 3,5 milyar yaşındadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

27.16. Genetik kodun evrensel vargılarından biri tüm canlıların ortak bir kökeninin olduğudur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

27.17. 1930'ların ortalarında Wendell Stanley tütün mozaik virüsünü izole etti ve kristalleştirdi. Kristallerin tütün bitkilerine enjeksiyonu tütün mozaik hastalığının bitkiye yayılması ile sonuçlandı. Bu durum virüslerin ne olmadığını ilan eder?
(*a*) doğal ortamda organik (*b*) canlı (*c*) tütün mozaik hastalığının etmeni (*d*) doğal ortamda protein (*e*) hiçbiri

27.18. Bir virüsün protein kılıfı ... olarak bilinir. (*a*) kapsit (*b*) hücre duvarı (*c*) hücre zarı (*d*) sentrozom (*e*) lizojenik parçacık

CEVAPLAR

27.6 (*d*)
27.7 (*e*)
27.8 (*c*)
27.9 (*a*)
27.10 (*a*)
27.11 (*b*); Kabuk
27.12 (*a*)
27.13 (*a*)
27.14 (*b*); Horowitz
27.15 (*a*)
27.16 (*a*)
27.17 (*b*)
27.18 (*a*)

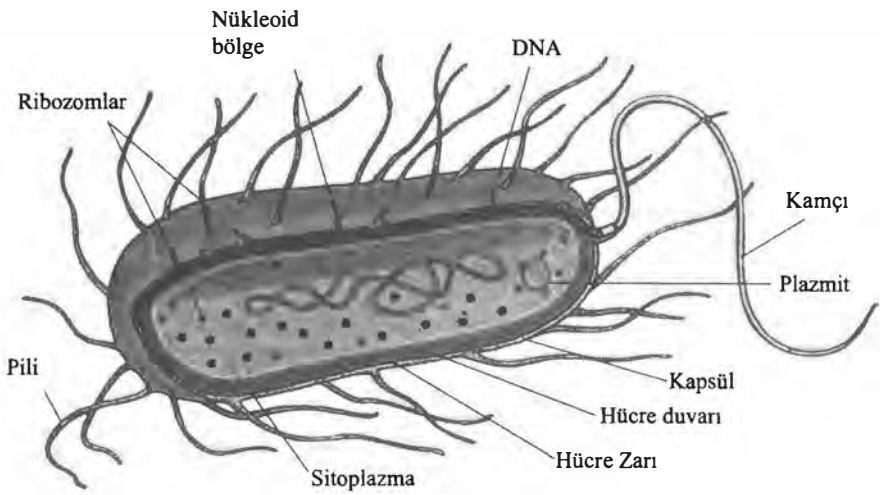
KISIM VII

Biyolojik Çeşitlilik

BÖLÜM 28

Monera Alemi (Prokaryotlar)

Monera alemi, tek hücreli prokaryotik organizmaları içerir. Hepsi ribozomlar ve kromozom olarak görev yapan çıplak dairesel bir DNA iplikçiğine sahip ancak mitokondri, lizozom, peroksizom, endoplazmikretikulum ve gerçek bir çekirdek gibi zarla çevrili organelleri olmayan bakterilerdir (bk. Şekil 28.1).



Şekil 28.1 Bakteriyel yapı. Bakteri hücrelerinin zarla çevrili organelleri yoktur ancak çeşitli hücresel yapılara sahiptirler. Kaynak: George B. Johnson, The Living World, 3d ed.,McGraw-Hill, 2003;The McGraw-Hill Companies'in izniyle yeniden yapılmıştır.

Mitoz yerine ikiye bölünme ile çoğalırlar fakat genetik rekombinasyon geçirebilirler. Kaya tabakalarında 3,5 milyar yaşında fosilleri bulunmuştur. Moneralar, *Arkebakteriler* ve *Öbakteriler* olmak üzere iki geniş alt aleme ayrılırlar. Öbakteriler, hem daha yaygın hem de daha yakın geçmişte evrimleşmişlerdir.

28.1 Arkebakteriler ve Öbakteriler

İsimlerinden de anlaşılacağı gibi (*arke* "eski, eski zamana ait" anlamındadır), arkebakteriler muhtemelen en eski canlı hücrelerdir. Hücre duvarları tüm öbakterilerin hücre duvarında bulunan peptidoglikan maddesinden yoksundur. Plazma zarlarındaki lipitler, sadece diğer bakterilerden değil bütün diğer organizmalardan

farklı olarak dallanmıştır. Bu olağandışı lipit düzeni muhtemelen adapte oldukları ekstrem ortamlara bağlıdır. Fototrofik formlar, öbakteriler tarafından kullanılan klorofil (klorofil a) yerine *bakteriorodopsin* pigmentini kullanırlar.

Moleküler düzeyde, taşıyıcı RNA ve ribozomal RNA'ları yapısal olarak öbakterilerden çok ökaryotlarınkine daha benzer olsa da başka hiçbir yerde bulunmayan benzersiz nükleotit dizilerine sahiptirler. Bu temel moleküler farklar kadar, ilkel organellerindeki kimyasal farklara da dayanarak, bazı mikrobiyologlar arkebakterilerin ayrı bir alem içine konmaları gerektiğini ileri sürdüler.

Bütün arkebakteriler, diğer bakterilerin yaşayamayacağı ekstrem ortamlarda yaşarlar. Bu eski moneraların ekstrem ortamlar, biyosfer genelinde tipik bir hal aldığında bir kerede evrimleştikleri ve eski orijinlerindeki yapılara çok az bağlı kaldıkları ileri sürülmüştür. Metanogenler grubu anaerobik kemosentez yolaklarıyla metan ürettikleri bataklık benzeri yerler ve bataklıklarda yaşarlar. Bu yolaklar, ilkel dünyanın indirgeyici atmosferi ile uyumludur. Halofilik (tuz-seven) arkebakteriler, tuzluluk oranı yüksek olan bölgelerde bulunurlar. İsrailde Ölü Denizde, ATP veya benzer trinükleotitler gibi yüksek enerjili ara ürünler üretmek için çevrelerindeki yüksek tuz gradyanlarını kullanan bu formlardan bol miktarda bulunur. Termoasidofilik grup yanardağ ağzı ve sıcak su kaynaklarında bir niş oluşturur. Yellowstone Ulusal Parkının kükürtlü bacaları, düşük pH ve yüksek sıcaklık koşullarında gelişen bu formlar bakımından zengindir.

Öbakteriler, özellikleri bakımından oldukça çok çeşitlidirler ve sınıflandırılmaları çok değişkenlik gösterir. Bilinen önemli gruplar arasında mor ve yeşil bakteriler bulunur. Bunların her ikisi de fotosentetiktirler fakat fotosentez sürecindeki yolaklar ve indirgeyici ekivalen kaynağı olarak su yerine H_2S kullanmaları bakımından diğer bakterilerden farklılık gösterirler. *Siyanobakteriler*, yüksek yapılı bitkilere benzer bir şekilde fotosentez yaparlar. Çeşitli heterotrofik formlar da alemin bir parçasıdır. Sifiliz'den sorumlu patojenleri içeren spiral şekilli *spiroketler* Gram boyamaya negatif reaksiyon vermeleri ile karakterize edilirken, Gram boyası ile pozitif boyanan bakteriler ayrı bir grup içine konmuştur. Bazı öbakteriler, arkebakterilerin aksine, yapısal olarak ökaryotik hücrelerde görülen flagellalardan farklı olsada bir flagellaya sahiptirler.

Bakteriler ve Mavi-Yeşil Algler

Bir zamanlar, moneralar bakteriler ve mavi-yeşil algler olarak ayrılmışlardı. Şimdi ise mavi-yeşil algler bakteri olarak nitelendirilmekte ve öbakteriler içinde Siyanobakteriler grubunda sınıflandırılmaktadırlar. Siyanobakterilerin eskiden alg olarak adlandırılmalarının gerekçesi, alglerdeki ve hatta metafitalardaki (çok hücreli bitkiler) fotosentez sürecinin benzerliği olmuştur. Suyu oksijen üretmek için parçalarlar ve klorofil a ihtiva ederler. Okyanuslardaki siyanofita atmosferik oksijenin önemli bir kaynağıdır. Ancak, özellikle moleküler problarla ortaya çıkarılan diğer özellikleri siyanobakterilerin öbakterilere mensup olduğunu gösterdi.

Siyanobakteriler kendi besinlerini kendileri sentezledikleri için geniş bir alana yayılmışlardır ve ilkel dünyanın birçok bölgesindeki zorlu alanlarda öncü popülasyonları oluşturmuş olabilirler. Siyanobakteri kolonileri onlarla ilişkilendirilmiş olan mavi veya yeşil tonlarının yanı sıra birçok renkte olabilirler. Aşırı derecede üremeleri büyük su kütlelerine karakteristik bir renk verebilir.

Bakteriyel Cüceler

Bir zamanlar, küçücük bir bakteri hücresinden daha küçük olan riketsiyalar ayrı bir kategoriye yerleştirilmişti. Mikrobiyologlar arasındaki şu anki görüş bir virüsten daha büyük olmasalar da bakteri olduklarıdır. Hücresel yapılara sahiptirler ve kendi proteinlerini sentezlerler. Kayalık Dağlar, ateşi kene ile taşınan bir riketsiyanın neden olduğu bir hastalıktır.

Klamidyalar hücre yapısı göstermeleri nedeniyle bakteri olarak sınıflandırılan diğer bir küçük bakteri grubudur. Riketsiyalar gibi hem DNA hem de RNA (moleküler bilginin kodlanması, transkripsiyonu ve translasyonu için eksiksiz bir sistem) taşırlar, bağımsız bir şekilde çoğalma yeteneğine sahiptirler, en azından ribozom seviyesinde organel organizasyonu gösterirler ve metabolik yolakların oluşumuna olanak veren bağlı enzim sistemleri sentezlerler. Klamidyaların bazı formları kronik enfeksiyonlara neden olurlar.

En küçük bakteriler hücre duvarı olmayan moneralar arasında özgün bir grup olan *mikoplazmalar*dır.

Bakteriyel Morfoloji

Bakteriler genellikle üç şekilden birine sahiptirler-- yuvarlak, çomak veya sarmal (Şekil 28.2). *Koklar* tam olarak yuvarlak veya yumurta şeklindedir. Bakteriyel pnömoniye sebep olan pnömokoklar ve romatizmal ateş ve streptokok anjininden sorumlu *Streptokok*lar dahil birçok öbakteri bu şekle sahiptir. Çomak şekilli bakteriler basil olarak bilinirler. Kısa, sarmal iplikler halinde bulunan bakteriler spirilla olarak adlandırılır. Sifilis'e neden olan ajan, *Treponemapallidum*, spiroketler grubuna dahil hafif spiral şekilli bir moneradır.



Şekil 28.2 Bakteriler çeşitli şekillerde görünür.

Hücre bölünme şekilleri, bu morfolojik grupların her birinde farklılık gösterir. Pnömokoklarda, iki yavru hücre diplokok çifti olarak birlikte kalır; diğer koklarda, çok sayıda bölünmenin bir sonucu olarak uzun bir hücre zinciri oluşabilir. Basiller ve Sprillalar genellikle her bölünmeden sonra birbirlerinden ayrılırlar.

28.2 Organellerin önemi ve kökeni (kaynağı)

Yirminci yüzyılın başlarında, biyologlar belirli bakteriler ve çeşitli zarla çevrili organeller arasında bir benzerlik olduğunun farkına vardılar. Özellikle dikkati çeken, klorofil taşıyan siyanobakteriler ile kloroplastlar arasındaki benzerliktir. Birçok biyolog, bakteriler ve mitokondriler arasındaki benzerliği de farkettiler. Hem kloroplastların hem de mitokondrilerin kendi DNA'larına sahip olmaları ve hücrenin diğer elemanlarından bağımsız olarak replike olabilmeleri gerçeği, bunların ve diğer organellerin bir şekilde ilkel hücreleri işgal eden ve bu hücreler içinde kalıcı iç düzen kuran bağımsız bakteriler olduğu görüşünü destekler gibi görünmektedir. İşgalciler tahminen konak hücrenin korunaklı ortamından faydalanan ve yeteneklerini hücreye veren simbiyontlardır. Dolayısıyla, kloroplastlar eskiden hücre içine yerleşmiş hücreye fotosentez yeteneği veren siyanobakteriler olabilirler. Diğer monera hücreleri özellikle çok küçük boyutta olanları, ökaryotik hücrelere özgü olan mevcut başka organellerden sorumlu olabilirler.

Boston Üniversitesinden Lynn Margulis *endosimbiyotik hipotez*, organellerin kökeni teorisi, için etkileyici bir dizi kanıt toplamıştır. Bu teori birçok hücre biyoloğu tarafından kabul edilmiş ve görüşü doğrulamak veya çürütmek için çeşitli deneysel yaklaşımları teşvik etmiştir.

28.3 Bakteriler, Ekosfer ve İnsan Etkileşimleri

Bakteriler, çoğu ekosistemlerin ana ayrıştırıcılarıdır. Sadece büyük organizmaların cansız kalıntılarını parçalamakla kalmaz aynı zamanda diğer topluluk üyelerinin kullanımı için molekül ve atom bileşenlerini de serbest bırakırlar.

ÖRNEK 1 Afrika da çayırlık bir alanda ölmüş bir fil karbon, azot, fosfor ve diğer elementlerin deposudur. Bakteriyel yıkım (ayrışma, bozulma, çürüme) sadece et ve kemik kısımlarının parçalanması değil aynı zamanda karbon ve fosforu, CO_2, NH_3 ve fosfor bileşiklerine çevirir. Bakterilerin bu faaliyeti (mantarların da yardımıyla), doğadaki karbon, azot ve fosfor döngülerinin önemli bir özelliğidir.

Önceki bölümlerde, atmosferdeki azot gazını fikse eden, toprakta serbest yaşayan ve kök nodüllerinde yaşayan bazı belli başlı bakterilerin rollerine değindik. Bu işlem olmadan, toprağın hayati önem taşıyan gübreleri tükenir ve bitkilerin normal gelişimi yavaşlar veya tamamen engellenirdi.

Siyanobakteri üyelerinin çoğunluğunun fotosentez yetenekleri, onları tatlı sularda özellikle de denizlerdeki birincil üretici rolüne çok güzel oturtur. Onlar belki de 2,8 milyar yıl önce biyosfere oksijenli yaşamı getiren oksijen dönüşümünde ana taşıyıcılardır.

Bakteriler tarafından gerçekleştirilen değişik fermentasyon tipleri özellikle insanlara yararlıdır. Alkol, asetik asit (sirke) ve aseton bakteriler tarafından üretilen ürünlerden sadece bazılarıdır. Liflerin işlenmesi, derilerin tabaklanması ve tekstil ürünlerinin hazırlanması genellikle bakterilerin kullanılmasıyla gerçekleştirilir. Bakteriler aynı zamanda bize peynir ve yoğurt sağlarlar. *Escherichia coli* bakterisi moleküler biyolojide en önemli canlı araçtır. Genetik mühendisliği bilim insanlarına bakterilerin içine insan genlerini yerleştirme olanağı da sağlar. Bu bakteriler daha sonra insülin, interferon ve büyüme hormonu gibi yaşamsal proteinlerin çok miktarda üretimi için yerleştirilmiş geni kopyalayarak çoğalırlar.

Bakterilerin çoğunluğu ekosistemde yaşam kalitesini artırmalarına rağmen, insan topluluklarında birçok hastalığın etmeni olarak negatif bir durum sergilerler. Bu hastalıklar lepra ve tüberkülozdan, tifo ateşi ve bakteriyel pnömoniye kadar değişiklik gösterirler. Bakteriler aynı zamanda bakteriyel infestasyona karşı savaşta kullanılan birçok antibiyotiğinde kaynağı olmuştur.

On dokuzuncu yüzyılın son kısmında Fransız bilim adamı Louis Pasteur bakterilerin birçok hastalığa neden olduğu fikri olan hastalıkların *germ (bakteriyel) teorisi*ni geliştirdi. Bu önemli kavram ilk önce reddedildi fakat bir Alman hekim olan Robert Koch konunun öneminin farkına vardı. Önce şarbon daha sonra tüberküloz dahil olmak üzere bakterilerin neden olduğunu düşündüğü bir takım hastalıkları araştırdı. Araştırmalarını geliştirerek, spesifik bir hastalığın etmeninin spesifik bir bakteri (veya başka bir mikroorganizma) olduğunu kanıtlamak için bir takım kriterler ortaya attı. Bu standartlar seti Koch postulatları olarak bilinir. Koch tarafından belirlendiği gibi:

1. Söz konusu mikroorganizma hastalıktan müzdarip olan konukçuların hepsinde bulunmalıdır.
2. Mikroorganizma hasta konukçudan izole edilmeli ve kontamine olmamış, saf kültür olarak laboratuvar şartları (in vitro) altında üretilmelidir.
3. Hastalığa açık sağlıklı konukçuya enjekte edilen saf kültür örnekleri uygun enfeksiyonu oluşturmalıdır.
4. Hastalığı taşıyan bu konukçulardan söz konusu mikroorganizma saf kültür olarak elde edilebilmelidir. Bu ikinci konukçulardan elde edilen saf kültürler yakından karşılaştırıldığında orijinal saf kültüre benzer olmalıdır.

Bu protokolün dikkatle uygulanması yoluyla, mikrobiyologlar bakterilerin neden olduğu uzun bir insan hastalıkları listesi oluşturdular.

Bakteriyel invazyonla ilişkili patolojik değişiklikler, *ekzotoksin*lerin (bakterilerin yaşamları sırasında salgıladıkları toksinler) veya *endotoksinler*in (işgalcilerin ölümü ve parçalanmasından sonra salınan toksinler) üretimi ile direk doku fonksiyonuna müdahaleden kaynaklanabilir. Bazı durumlarda, işgalci tarafından oluşturulan zarar, şok meydana getirebilen veya otoimmün cevabı artırabilen uzamış bir bağışıklık cevaptan dolayıdır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

28.1. Arkebakteriler ve Öbakteriler arasındaki farkları listeleyiniz.

	ARKEBAKTERİLER	ÖBAKTERİLER
Hücre duvarı	Peptidoglikan yok	Peptidoglikan var
Plazma zarı lipiti	Benzersiz bir şekilde dallanmış	Düz zincir şeklinde
Fotosentetik pigment	Bakteriyorodopsin	Bakteriyoklorofil
Ribozomlar	Ökaryotlara benzer	Ökaryotlara benzemez
Flagella (kamçı)	Yok	Var (çoğunlukla)
Habitat	Genellikle ekstrem	Genellikle ılımlı

28.2. *Sporlara* genellikle basiller arasında rastlanır. Oldukça dayanıklı ve geçirgen olmayan bir spor kılıfı ile kaplı bir *endospor* olarak bakteri hücresi içinde ortaya çıkar. Endospor, bakteri hücresinden hayatta kalması için yeterli miktarda madde alır ve yeni bir bakteri hücresine dönüşebilme yeteneğine sahiptir. Sporların işlevi nedir?

Endospor ana hücreden daha sağlamdır ve bu yüzden olumsuz koşullar altında hücrenin hayatta kalması için bir strateji sunar. Sporlar uzun yıllar uyku halinde kalabilirler ve ısı, soğuk, kimyasal etkiler ve kuruluğa karşı son derece dayanıklıdırlar. Spor oluşumu bir bakteri türünün üreme potansiyelini artırır. İnsan popülasyonuna sorun olması bakımından spor oluşumu, bakterinin infektivitesi, virülansı ve parazitliğinin devamlılığını artırır. Buhar uygulaması ve kuvvetli dezenfektanlarla muamele bile sporları yok etmede yetersiz kalabilir.

28.3. Hangi hücresel yapı ve fonksiyonlar Lynn Margulis tarafından ortaya atılan endosimbiyotik teoriyi destekler?

Bir dizi kanıt, çoğu hücresel organelin prokaryotik yapıda olmasından gelmektedir. En azından aşağı yukarı bakteri boyutunda olan bazal yapılar, mitokondriler ve kloroplastların durumunda kendi genetik kodlarını içerirler ve organel içindeki protein sentezine katılan ribozomları taşırlar. Çekirdek zarının olmaması, nükleozomların bulunmaması ve çıplak DNA bulunması hali de prokaryotik özellikler ile tutarlıdır.

Diğer bir dizi kanıt ökaryotik hücreleri işgal eden ve orada sürekli kalma kararı veren mevcut bakteri örneklerinden gelir. Margulis bir çok örnek vermiştir ama en çarpıcı olanı, odunla geçinen termitlerin sindirim kanalında ikamet eden protozoa içindeki selüloz sindiren bakterilerdir.

Kloroplast olayında, bu organelin klorofili ve siyanobakterilerin klorofili arasındaki benzerlikler, siyanobakterilerin kloroplastların atası olduğu görüşünü destekler. Mitokondrilerde, matriksi saran iç membran hem yapı hem de fonksiyon olarak bakteriyel plazma membranına benzerdir.

Endosimbiyotik hipotez deneysel protokollerin düzenlenmesinde hem cazip hem de yararlı olmasına rağmen, hiçbir şekilde dünyaca kabul edilmemiştir. Kuşkusuz, çekirdek zarının ve hatta endoplazmik retikulumun oluşumu kolayca bakterilerin işgali olarak açıklanamaz. Aynı zamanda, çoğu bakteri hareket organeli olarak flagellalara sahipken, bu flagellaların yapısı, neredeyse her durumda, ökaryotik karşılıklarından tamamıyla farklıdır: bazal yapı daha küçüktür, tipik ökaryotik 9+2 mikrotübül düzeni yoktur ve en önemlisi flagella vurmalı hareket yerine dönme hareketi yapar.

28.4. Belli bir hastalıktan belirli bir mikroorganizmanın sorumlu olduğunu kanıtlayan Koch postülatları ayrıntılı ve gereksiz görünebilir. Süreçteki dört basamağın her birini doğrulayın.

Basamak 1'de öngörüldüğü gibi, belirli bir hastalıkta şüphe edilen mikrobun bulunmadığı bazı vakalar varsa, bu mikrop kesin olarak enfeksiyon etkeni olmayabilir. Şüpheli organizmanın izole edilmesi ve tanımlanmasında, basamak 2 bu organizmanın bir sonraki basamakta kullanılan deney hayvanında enfeksiyonu indükleyen tek değişken olduğunu kesinleştirir. Basamak 3, mikroorganizma ve hastalık arasındaki ampirik bağlantıyı kanıtlar. Basamak 4, deney esnasında başka bir organizmanın bir şekilde ortama girmediğinden emin olmak için tekrar kontrol eder. İşlemin her aşamasında mikroorganizmanın teşhisine verilen önem, adli tıpta küçük bir kanıtın olay yerinden mahkeme salonuna kadar kesintisiz bir zincirde koruma altında kalması gerekliliği durumuna benzerdir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

28.5. Bütün moneralar (*a*) bakteridir. (*b*) endoplazmikretikulum yoksunudur. (*c*) DNA ve RNA taşırlar. (*d*) çekirdek zarı ile çevrili olmayan uzun, dairesel bir DNA'ya sahiptirler. (*e*) hepsi,

28.6. Antibiyotikler, bakterilerdeki metabolik reaksiyonları bloke ederler böylelikle üremeleri durur ve bölünme gerçekleşemez. Aşağıdakilerin hangisi bir antibiyotik değildir. (*a*) penisilin. (*b*) streptomisin. (*c*) otomisin. (*d*) sitokrom. (*e*) tetramisin.

28.7. Çoğu antibiyotik bakterilerin kendilerinden türetilmiştir, özellikle ürerken dallı zincirler oluşturan *Actinomycetes* grubundan. Halbuki, penisilin (*a*) küf. (*b*) yuvarlak solucan. (*c*) protozoa (*d*) çiçekli bitki. (*e*) Hiçbiri den/dan türetilmiştir.

28.8. Bakteriler (*a*) serbest yaşayan. (*b*) saprofit. (*c*) parazit. (*d*) azot sabitleyici. (*e*) hepsi olabilir.

28.9. Bazı bakterilerin son zamanlarda hücrelerinde yaklaşık 20 granül demir cevheri (Fe_3O_4) biriktiği bulunmuştur. Bu onların (*a*) yerçekimi. (*b*) manyetik bir alan. (*c*) akan su. (*d*) hepsi. (*e*) hiçbiri ne yönelmesine olanak verir.

28.10. Hangileri daha büyüktür (*a*) mikoplazmalar veya (*b*) siyanobakteriler?

28.11. Hangileri daha karmaşıktır (*a*) virüsler veya (*b*) bakteriler?

28.12. Hangileri daha büyük üreme potansiyeline sahiptir (*a*) bakateriler veya (*b*) insanlar?

28.13. Zorunlu anaeroblar moleküler oksijen tarafından öldürülür.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

28.14. Fakültatif anaeroblar oksijenli veya oksijensiz yaşayabilirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

28.15. Metanojenler, daha yakın zamanda evrimleşmiş moneralar arasındadır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

28.16. Bütün moneraların sitoplazmaları, zarla büyük ölçüde kompartmanlaşmıştır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

28.17. Bir bakterinin jenerasyon süresi 20 dakika ise, 2 saat içinde 64 bakteri olacaktır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

28.18. *E. coli* gibi barsaklarda bulunan enterik bakteriler, göller ve yüzme havuzlarında fekal kirlenmenin göstergesi (indikatörü) olarak kullanılabilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

28.19. Bütün bakteriler heterotroftur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

28.20. Konaklarını (konakçılarını) öldüren patojenik bakteriler bir bakıma öldürücü olmayan hastalıklara neden olmayanlara göre daha az başarılı parazitlerdir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

28.5 (*e*)	**28.9** (*b*)	**28.13** (*a*)	**28.17** (*a*)
28.6 (*d*)	**28.10** (*b*)	**28.14** (*a*)	**28.18** (*a*)
28.7 (*a*)	**28.11** (*b*)	**28.15** (*b*)	**28.19** (*b*)
28.8 (*e*)	**28.12** (*a*)	**28.16** (*b*)	**28.20** (*a*)

BÖLÜM 29

Protista Alemi

Protista aleminin tüm üyeleri bir hücreli canlıların oluşturduğu türlerden oluşmaktadır. Bu organizmalardan bazıları hayvansal (protozoanlar), bazıları bitkisel (algal protistler), bazıları da funguslara benzer özellikler göstermektedir. Bazı taksonomistler koloni oluşturan formlar ve ilkel çok hücreli yaşam formlarını da, diğer çok hücrelilerin oluşturduğu üç büyük alemin üyelerinden daha çok protistlere benzerlik gösterdikleri için bu alem içinde sınıflandırırlar. Böyle bir durumda bu alem *Protoktista (Protoctista)* olarak da adlandırılabilir. Ancak kitabımızda bu alemden bahsederken kullanılan en yaygın terim olan *Protista* kelimesi kullanılacaktır.

Alem içerisindeki bölümler, evrimsel yakınlıktan ziyade daha pratik gruplanmalara olanak sağlayabilecek fonksiyonel karakteristiklere göre düzenlenmiştir. Monera'da olduğu gibi, taksonomi değişkenlik gösterir ve çeşitli biyoloji kaynaklarında bir çok farklı sınıflandırma şeması bulunabilir.

Protistler 1,6 milyar yıl önce evrimleşmiştir. Bu canlılar oldukça karmaşık yapılara sahiptir ve hücreleri çok hücreli canlıları oluşturan üyelerin hücrelerinden bile daha fazla çeşitlilik gösterir. Bu canlıların filogenileri de benzer şekilde karmaşıklık gösterir ve henüz tamamıyla anlaşılabilmiş değildir. Fungusların, yüksek bitkilerin ve çok hücreli hayvanların protist formlarından köken aldığına ancak bu formların günümüzdeki protist örneklerinden çok daha farklı özelliklere sahip olduğuna inanılmaktadır.

29.1 Protozoanlar

Protozoanlar tüm temel habitatlarda bulunan heterotrofik organizmalardır. Bazı örnekleri serbest olarak yaşarken, bazıları da hayvanların vücutlarında parazit olarak yaşar. Bazı protozoanlar ise kommensalizm veya mutualizm şeklinde simbiyotik yaşam birliktelikleri oluşturmaktadır. Parazitik protozoanlar çoğunlukla aşırı bulaşıcı ve konukçuyu zayıf düşüren insan hastalıklarına sebep olmaktadır.

Bu canlılarda üreme genellikle eşeysiz olmasına rağmen karmaşık üreme döngüleri de meydana gelmektedir. Protozoa'yı oluşturan canlılar 5 büyük şube içerisinde sınıflandırılmaktadır. Bu alanda çalışma yapan bazı araştırmacılar ise sınıflandırmada 6 şube olduğunu kabul eder.

Mastigophora

Mastigophora (zooflagellatlar) protozoanların muhtemelen en ilkel grubudur. Bu grubu oluşturan organizmalar diğerlerinden, temel hareket organelleri olan bir ya da daha fazla kamçılarının (flagellum) bulunması ile ayırt edilirler. Bu kamçılar, bakterilerde bulunanlardan farklı olarak, çok hücreli hayvanların sil ve kamçılarının karakteristik 9+2 mikrotübüler yapısına sahiptir. Mastigophora'da genellikle hücre duvarı bulunmaz ve bu durum bazı türlerin hücrelerinde dalgalanma hareketlerinin oluşumuna olanak sağlar. Bazı biyologlar bu organizmaların, çok hücreli hayvanların atasal formlarının bir devamı olduğunu öne sürmektedir.

Günümüzde mevcut olan yaklaşık 2600 türden çok büyük bir kısmı parazitik özelliktedir. Örneğin *Trypanosoma* türleri, Afrika uyku hastalığına sebep olan kamçılılardır. Yine Mastigophora'nın *Trichonymph* cinsi selülozu sindirebilir ve termitlerin bağırsağında yaşar.

Sarcodina

Sarcodina amipler ve bunların kabuklu akrabalarından oluşur. Bu organizmalarda hücre zarının dışını saran bir hücre duvarı bulunmaz. Ancak bazı gruplar yakın çevrelerindeki aşındırıcı materyallerin etkisine karşı etkili koruma sağlayan bir kabuğa sahiptir.



Foraminifera, nesli tükenmiş ya da halen var olan yaklaşık 40.000 tür ile tüm protozoanlar içerisinde en geniş grubu oluşturmaktadır. Bu organizmalar salyangoz benzeri kabukları olan ve hayvanlara özgü ameboid (amipsi) hareketlerle yer değiştiren amiplerdir. Kabukları genellikle oldukça güzel desenler ve çekici renkler ile bezenmiştir. *Foraminifera* türleri denizlerde yaşar ve bu gösterişli kabuklarını yapmak için çevrelerinde bulunan kalsiyum karbonatı toplar. Dover'ın beyaz uçurumları, milyarlarca *Foraminifera* kabuğunun okyanus dibinde birikmesi sonucu ortaya çıkan oluşumlardır.

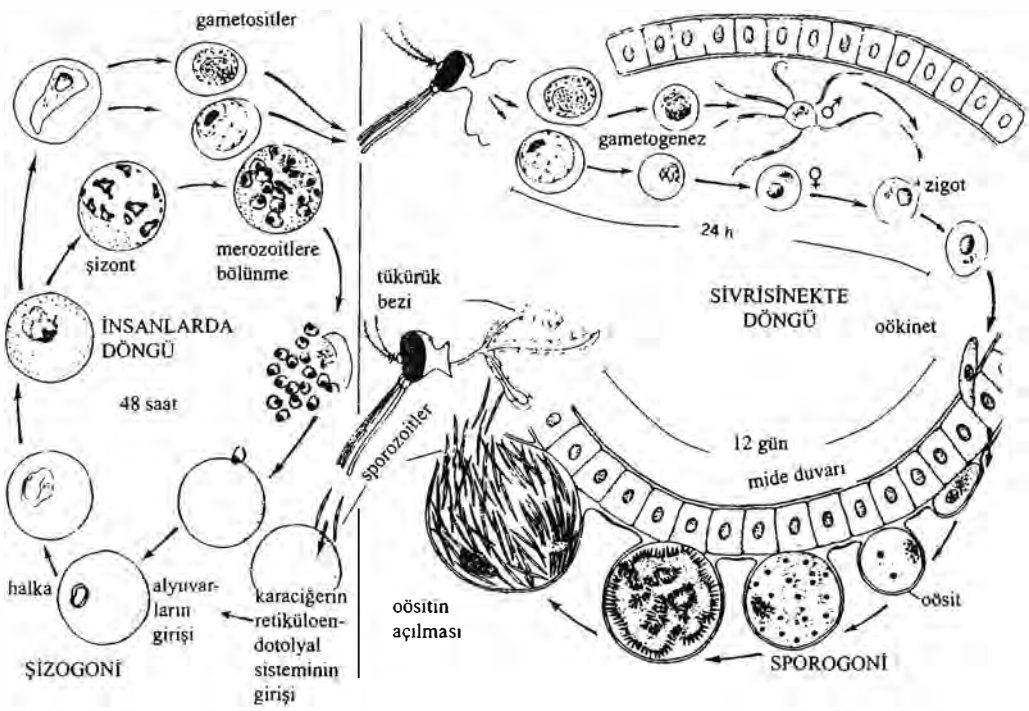
Bir diğer kabuklu grup olan Radiolaria'nın kökeni muhtemelen yer kürenin en erken zamanlarına, prekambriyen çağına kadar uzanmaktadır. Silisli maddeler yönünden zengin olan kabukları, *Foraminifera* türlerininkinden daha dayanıklı ve sert oluşumların ortaya çıkmasına olanak sağlar. Bazı okyanus tabanlarının çok derin noktalarındaki bataklıklar Radiolaria kabuklarından oluşmaktadır. Bunun nedeni, silikatların yüksek basınç ve düşük pH değerlerine birçok maddeden çok daha dayanıklı olmasıdır.

Sporozoa

Sporozoa üyelerinin tamamı parazittir ve neredeyse hiçbir hareket özelliğine sahip değildirler. Bunlar sıklıkla bir konukçudan diğerine geçişlerin oluşturduğu karmaşık yaşam döngülerine sahiptir. Serbest yaşayan formlardaki hareket, av yakalama ve yeni habitatların keşfi ile alakalı özelleşmiş yapılar bu organizmalarda körelmiş ya da tamamen ortadan kalkmıştır. Parazitlerin evrimi sırasında hareket ile ilgili yapılar kaybolabilirken, üreme ile ilgili yapılar daha da belirginleşmektedir. Özellikle metazoan parazitlerde gametler, sporlar veya diğer çeşit üreme hücreleri muazzam sayıda üretilir. Bazı parazitlerde, parazitin konukçudan atılmasını önleyen destek yapıları da gelişmiştir. Enterik parazitlerin konukçunun sindirim sıvıları tarafından sindirilmesini önleyen mekanizmalar, parazit tarafından kaygan, dirençli bir kılıfın üretilmesini veya dayanıklı sporların oluşmasını içerir. Bu konuya Bölüm 32'de daha detaylı değinilecektir.

Bir sporozoan parazit olan *Plasmodium*'un sebep olduğu sıtma, muhtemelen en çok zarar veren ve en yaygın enfeksiyon hastalıklarından birisidir. Özellikle tropik bölgelerde, insan populasyonunun yarısını öldürebilecek veya sakat bırakabilecek potansiyele sahiptir. Burada rol oynayan asıl etken *Plasmodium* olmasına karşın, protozoanın bir konukçudan diğerine geçmesini sağlayan vektör sivrisineklerdir.

ÖRNEK 1 Dişi *Anofel* sivrisinekleri sıtmaya neden olan protozoan türlerinin birinci konukçusudur (Şekil 29.1). Sivrisinek enfekte bir insanı ısırdığında, antikoagülan salgılar ve *Plasmodium*'un gametositlerini emer. Bu



Şekil 29.1 *Plasmodium vivax*'ın hayat döngüsü (Storer vd.).

gametositlerden dişi ve erkek gametler, sivrisineğin sindirim yolunda gelişir. Fertilizasyon mide içerisinde gerçekleşir ve zigot duvarın içerisine doğru oyuk açarak gömülür. Burada zigotik mayoz bölünmenin ardından, birçok mitoz bölünme gerçekleşir ve bunun sonucunda sineğin tükürük bezlerine taşınacak olan çok sayıda sporozoit oluşur. Yeni bir insan ısırıldığında, sporozoitler kan dolaşımına karışır ve eşeysiz üreyecekleri yer olan karaciğere taşınırlar. Yeni bir safha olan merozoitler karaciğerde gelişir. Daha sonra merozoitler kırmızı kan hücrelerine taşınır, burada ürer ve hücrelerde yıkıma neden olur. Bunun sonucunda üşüme ve yüksek ateş ortaya çıkar. Bu semptomların sebebi kırmızı kan hücrelerinin parçalanması sonucu ortama salınan toksinlerdir. Bu sırada bazı merozoitler, gametositlere dönüşür.

Bu yaşam döngüsü göz önüne alındığında, sadece dişi sivrisinekler kanla beslendiği için bunlar, erkeklerden çok daha ölümcül olarak tanımlanabilir.

Sivrisineklerin kontrol altına alınması sıtmaya karşı yürütülen savaşta önemli kollardan birisidir. Yine tedavide kullanılacak kinin gibi bazı ilaçlar ve daha da önemlisi uygun bir aşının geliştirilmesi diğer önemli stratejik başlıklardır. İnsan populasyonunda yarattığı hasardan kaynaklanan büyük kaygıların yanı sıra sıtma; diğer primatları, birçok kemirgeni, hatta sürüngenleri ve kuşları bile enfekte edebilmektedir. *Plasmodium*'un belirli türleri sıtmaya sebep olur. İnsan populasyonlarında en enfektif olan tür *Plasmodium falciparum*'dur. 1940'lı yılların sonuna doğru bu protozoanlar ile mücadelede bazı başarılar elde edilmiş ancak kısa süre sonra hem protozoanlar hem de onların sivrisinek konukçuları direnç kazanmış ve bu olay neticesinde sıtmaya karşı yürütülen uluslar arası programlardaki birçok liderin cesareti kırılmıştır.

Ciliata

Ciliata grubunun üyeleri protozoanların en yüksek düzeyde evrimleşmiş türleri olarak tanımlanmaktadır. Bu şubede görülen karmaşık organel yapıları diğer protozoa türlerinde bulunmaz. 7000'den fazla tür havuzlarda, göllerde ve denizlerde çoğunlukla serbest olarak yaşamaktadır. Ciliata'nın en iyi bilinen örneği *Paramecium* cinsidir (Şekil 29.2*a*). Şubenin adından da anlaşılacağı gibi, Ciliata üyelerinin hücre yüzeyleri 9+2 mikrotübüler yapıdan oluşan kısa sillerle kaplıdır. Neredeyse bütün türlerde genetik bilgiyi depolayan ve transferini sağlayan bir mikronükleus ile genetik materyalin çoklu kopyalarından oluşan bir makronükleus bulunmaktadır. İki *Paramecium* arasında genetik bilginin değiş tokuşu mikronükleuslar aracılığıyla olur ve bu olay konjugasyon olarak tanımlanmaktadır (Şekil 29.2*b*).

Opalinida

Opalinida protozoanların oldukça küçük bir şubesidir. Üyelerinin neredeyse tamamı memeli olmayan omurgalılarda enterik parazittir. Silli olmalarına karşın, Ciliata grubunun üyelerinden çok daha basit yapılanma gösterirler.

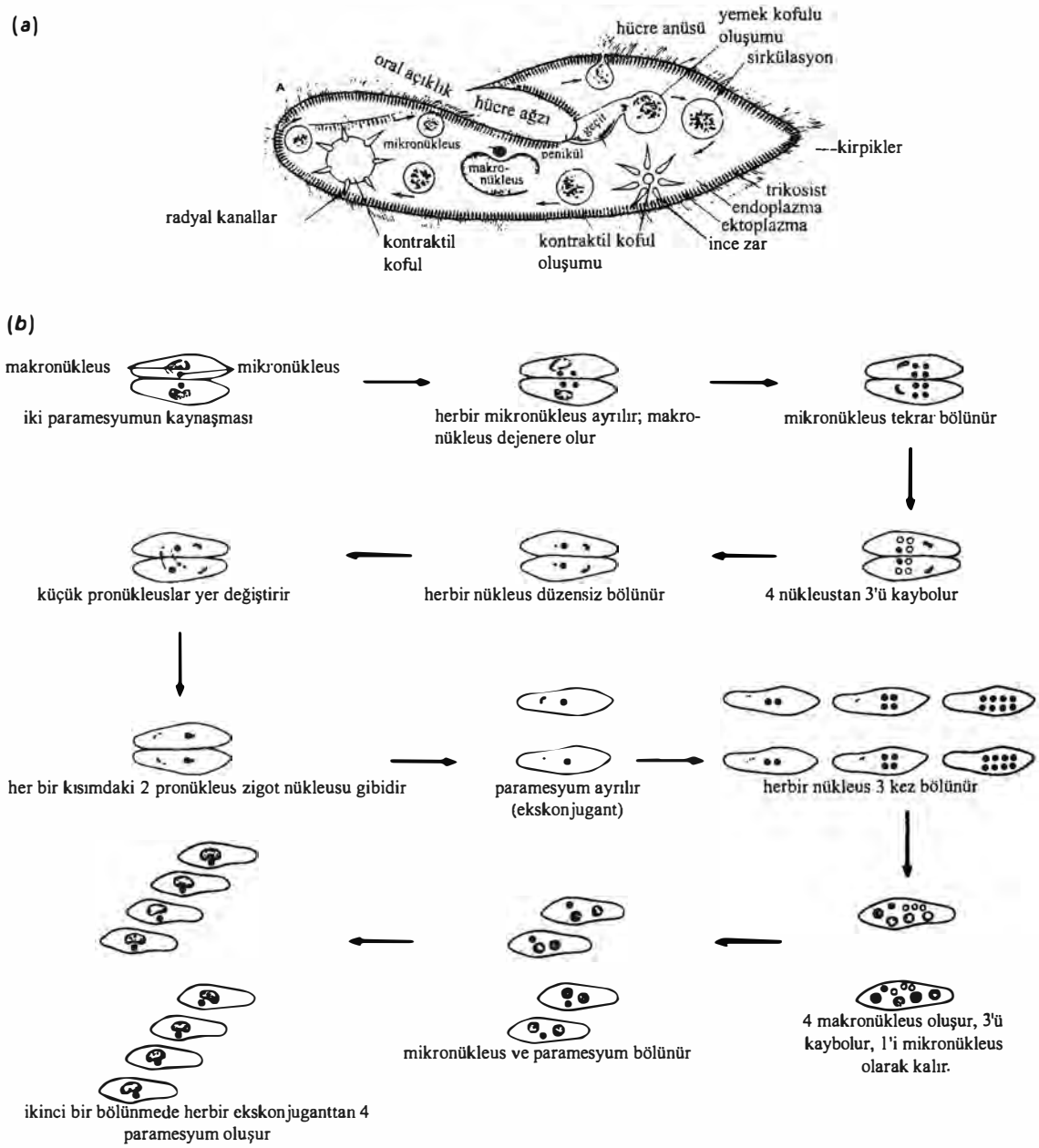
Opalinida'nın neredeyse her türünde iki ya da daha fazla nükleus vardır. Bununla birlikte bu nükleuslar arasında ayrım görülmez. Nükleuslar arasında görülen bu benzerlik, multinükleus farklılaşmasının evrim sürecinde daha ilkel bir safha olduğu izlenimini doğurmaktadır.

29.2 Algsi Protistler

Bitkilere benzeyen 25.000'den fazla protist türü daha önceki sınıflandırmalarda algler olarak adlandırılan 6 alt bölüm içerisinde gruplandırılmaktadır. Burada kullanılan alg terimi önceki sınıflandırma sistemlerinde bitkiler alemi içerisinde yer almış, daha sonraları ayrı bir grup olarak günümüze kadar gelmiştir. Yarım milyar yaşında olan bu grubun hemen her üyesi fotosentetik olup, tatlı veya tuzlu habitatlarında yaşar. Mevcut türlerin büyük çoğunluğu bir hücreli olmasına karşın, kahverengi ve kırmızı algler çok hücreli yaşam formlarından oluşur. Bununla birlikte bu iki grup, yüksek bitkilerin genel özelliklerini taşımamalarından dolayı protistler içerisinde sınıflandırılırlar.

Euglenophyta

Bir hücreli protistlerin bu grubu çok fazla sayıda türden oluşmamasına karşın bir çok heterotrofik formu içermesi yönünden ilgi çekicidir. Sadece bazı türler fotosentetik özellik gösterir ve belirli koşullar altında bu ototrofik formlar bile heterotrofik hücrelere dönüşebilir. *Euglena*'lar oldukça karmaşık organizmalardan

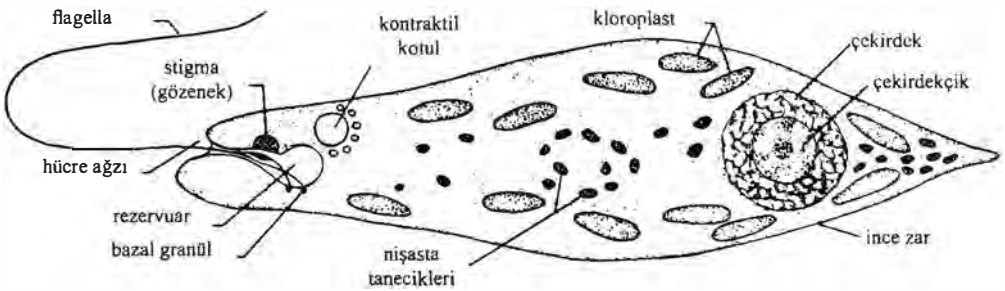


Şekil 29.2 Paremesyum (a) Yapı; (b) Konjugasyon (*Storer vd.*).

oluşan bir gruptur ve bunlardaki kloroplastlar sıklıkla endosimbiyoz hipotezi için kanıt olarak gösterilmektedir. Klorofil a ve b içeren kloroplastının etrafında üçlü bir membran sistemine sahip olan ve bir çift kamçı ile aktif yüzme hareketi yapan *Euglena* cinsi bu grup için prototip örnek olarak kabul edilir (Şekil 29.3). Bu kamçılardan yalnızca bir tanesinin aktif hareketten sorumlu olduğu bilinmektedir. *Euglena* aynı zamanda kendisini, hücresinde bulunan ışığa duyarlı göz lekesi vasıtasıyla ışığa yöneltir.

Pyrrophyta

Bu grubun neredeyse tamamı dinoflagellatlar olarak bilinen bir hücreli deniz formlarından oluşur. İsimlerindeki 'pyrro', ateş anlamına gelir ve bir çok türde görülen kırmızı renk, gruba bu adın verilmesinin sebebidir.



Şekil 29.3 Euglena

Bu pigment aynı zamanda dinoflagellatların aşırı çoğaldığı kıyılarda kırmızı gelgitlerin (*red tide*) görülmesine yol açar. Buralarda salgılanan toksinler toplu balık ve omurgasız türlerinin ölümüne sebep olur.

Dinoflagellatların genelde kalın hücre duvarlarından birbirine yakın iki noktadan çıkan, biri boyuna uzanan ve bir diğeri de hücrenin çevresinde döngü yapan bir çift kamçıları vardır. Bu döngüsel düzenlenmeden dolayı bu gruba dinoflagellat (Yunanca'da *dinos* dönmek anlamına gelmektedir) adı verilmiştir. Fotosentetik formlardaki kahverengi plastidler çeşitli karotinoidleri, klorifil a ve c'yi içerir. Bu canlıların gıda depo molekülleri nişastadır ve hücre duvarları selülozdan oluşur.

Dinoflagellatlarda eşsiz ve karmaşık bir mayoz bölünme çeşidi görülür. Bu olay prokaryotlardan ökaryotların evrimi sırasında çeşitli kromozomal süreçlerin meydana geldiğini düşündürmektedir. Henüz günümüzde tam mekanizma aydınlatılamamış olsa da, diğer bütün organizmalarda görülen iki aşamalı mayoz bölünmeden farklı olarak, dinoflagellatlarda mayoz bölünme tek bir aşamada gerçekleşir.

Yine dinoflagellatlarda, çift katmanlı nükleus zarlarına sahip diğer bütün ökaryotlardan faklı olarak genetik materyal tek bir katmandan oluşan zar ile sitoplazmadan ayrılmıştır. Mitoz sırasında bu zar değişmeden kalır ve bölünme bakteriyel hücre bölünmesine benzer şekilde gerçekleşir. Büyük ve boyanabilir özellikteki kromozomlar sürekli olarak yoğunlaşır ve kromatin granüllerine dönüşmezler. Ayrıca bu kromozomlar bakteri kromozomlarının plazma membranına tutunmasına analog olacak şekilde nüklear membrandaki özel bölgelere tutunurlar.

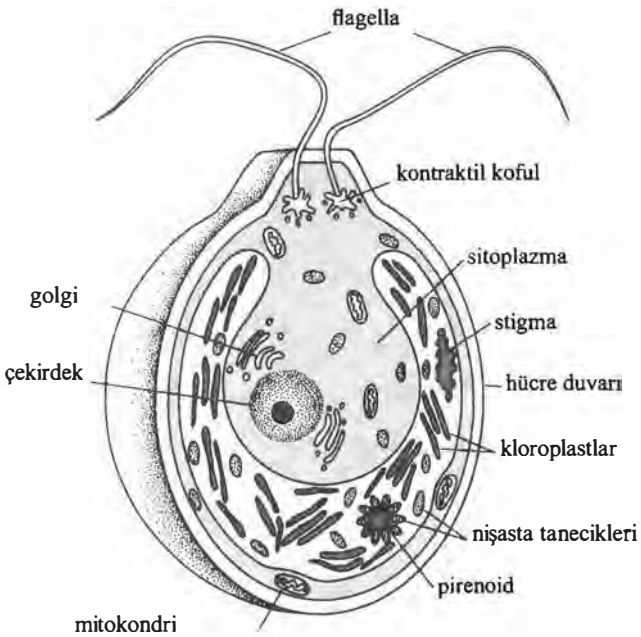
Dinoflagellatların bu ilginç özellikleri bazı sınıflandırmacıların onları Monera ve Protista arasında yer alacak bir alt grup içerisinde sınıflandırmasına sebep olmuştur. Bu konuda bir kesinliğin sağlanması için metazoa grubundaki canlıların evrimsel akrabalık ilişkilerinin belirlenmesinde kullanılan ribozomal RNA baz dizisi analizlerine başvurulması yararlı olacaktır.

Chrysophyta

Algsi protistlerin bu grubu büyük çoğunlukta diatomlardan, nispeten daha az olan *altın-kahverengi* alglerden ve çok daha az sayıdaki *sarı-yeşil* alglerden oluşur. Bazı bilim adamları diatomları *Bacillariophyta* adıyla ayrı bir şube içerisinde sınıflandırmaktadır. Bu grubun bütün üyeleri plastidlerinde klorofil a ve c içerir ve hücrelere rengini veren sarı-kahverengi bir karotenoid (*fucoxanthin*) üretirler. Ayrıca bu organizmalar besinlerini çeşitli yağ türevleri ve eşsiz bir polisakkarit olan *laminarin* olarak depo ederler. Hücre duvarlarında selüloz yerine silis bulunmaktadır. Diatomlar bir çift kabuk ile kaplanmıştır ve her bir parça diğerine bir petri kabının alt ve üst kapağı gibi uyumludur. Özenle işlenmiş camsı kabuklardaki porlar, iç ortam ve dış çevre arasındaki iletişimi sağlar.

Chlorophyta

Chlorophyta 7000'den fazla türüyle oldukça yüksek oranda çeşitlilik gösteren bir gruptur. Kloroplastları yüksek bitkilerdekilere benzer şekilde çeşitli karotenoidler, klorofil a ve b içerir. Bu durum Chlorophyta'nın yüksek bitkilerin atası olduğu izlenimini doğurmaktadır. Büyük çoğunluğu tatlı sularda yaşamasına karşın, denizlerde ve karada yaşayan örnekleri de mevcuttur. Bu organizmalar soğuk iklimlerde bulunan funguslarla sıkı bir mutualistik yaşam birliği olan likenlerin algsi bileşenleridir (Şekil 29.4). Karmaşık eşeyli ve eşeysiz üreme döngülerinin varlığı bu grup için karakteristiktir. Ayrıca bu grup içerisinde bir hücreli veya çok hücreli formlar mevcuttur.



Şekil 29.4

Phaeophyta

Genellikle çok hücreli olan *kahverengi algler* ılık ve soğuk okyanus bölgelerinde deniz yosunlarını oluşturur. Chrysophyta'ya benzer şekilde klorofil *a*, klorofil *c* ve karotenoid fucoxanthin içerirler. Ayrıca besinlerini yağlar ve laminarin olarak depolarlar. Dev esmer su yosunlarında olduğu gibi bazı örneklerinin boyları 50 m'yi aşmaktadır. Üreme döngülerinde döl almaşının görülmesi bu canlılar için karakteristiktir.

Rhodophyta

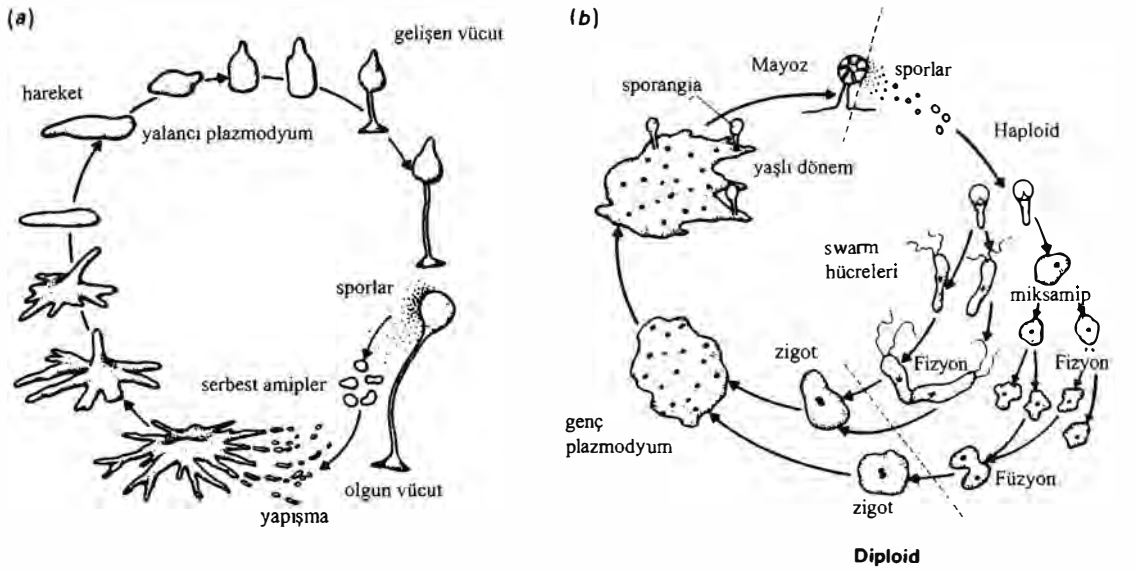
Kırmızı algler genellikle deniz yosunlarından oluşur. Klorofil a içermelerine karşın, bu canlılarda klorofil b ve klorofil c hiçbir zaman bulunmaz. Kırmızı renkleri *fikobilin* grubundan bir pigment olan *fikoeritrinin* varlığından dolayıdır. Rhodophyta'ya ait bütün canlılar çok hücrelidir ve eşeyli olarak ürerler. Günümüze kadar çok az türün detaylı araştırmaları tamamlanmış olmasına rağmen, döl almaşının yaygın olarak görüldüğü bilinmektedir.

29.3 Mantarsı Protistler

Bu grup içindeki protistler iki heterotrofik cıvık mantar grubundan oluşur. *Myxomycota* grubu *plazmodiyal cıvık* mantar türlerinden meydana gelmektedir. Bu organizmalar çok hücreli agregatlar ve bir hücreli yaşam arasında geçişler yapabilen, bol pigmentli amipsi hücrelerden ibarettir. Agregat safhası plazmodyum olarak adlandırılır ve içinde birçok çekirdeğin bulunduğu büyük bir sitoplazma yığınından oluşur. Bu yapı gerçekte çok çekirdekli değildir ve böyle bir düzenlenme *sönosit* olarak adlandırılır.

Acrasiomycota grubu *hücresel cıvık mantarlardan* oluşur. Bu grubun bireyleri Myxomycota'dan, agregat fazında sönositlerden daha ziyade gerçek çok çekirdekli plazmodyumlar oluşturmalarıyla ayrılır. Besin kaynaklarının yetersiz olduğu durumlarda agregat yapı varlığını sürdürür ancak, hücre membranları belirginleşir ve her bir hücre açıkça ayırt edilebilir hale gelir.

Oomycota grubu üyeleri; su küfleri, pas ve mildiyö etkenlerinden oluşmaktadır. Bu organizmalar funguslara çok benzemeleriyle karakterize edilirler. Hücre duvarlarının kitinden ziyade selülozdan yapılmış olmasından dolayı protistler içerisinde sınıflandırılırlar. Ayrıca bu grupta kamçının bulunması da onları gerçek funguslardan ayırır. Yine yaşam döngülerinde diploid fazın baskınlığı ve yumurtanın üretilmesi durumlarında da benzer farklılıklar mevcuttur. 1848 yılında İrlanda tarım ekonomisini sekteye uğratan patates mildiyösünün (patates geç yanıklığı) etkeninin bir Oomiset olduğu bilinmektedir.



Şekil 29.5 Cıvık mantarlar. (a) Hücresel cıvık mantarın yaşam döngüsü; (*b*) plazmodyal cıvık mantar yaşam döngüsü.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

29.1. "Protista hücreleri bitki ve hayvan hücrelerinden daha basittir" ifadesini tartışınız.

Aslında protista hücreleri çok hücreli bitkilerde (Metaphyta) ve hayvanlarda (Metazoa) görülen hücrelerden çok daha karmaşık bir yapıya sahiptir. Bu, bir protista hücresinin, bağımsız yaşayan bir organizmanın ihtiyaç duyabileceği bütün fonksiyonları yerine getirebilmesi gerekliliğinden dolayı beklenmedik bir durum değildir. Bitki ya da hayan hücrelerinin bütün bir organizmanın tüm fonksiyonlarını yerine getirme zorunlulukları yoktur ve bu sayede özelleşebilirler.

En karmaşık hücreler protozoanlar arasında bulunmaktadır. Besin alımı, sindirim, hareket, su dengesinin sağlanması ve üreme için özelleşmiş yapılar vardır. Siliatlar, başka herhangi bir organizmada bulunmayan eşsiz organelleriyle muhtemelen en karmaşık grubu oluşturmaktadır.

Protista hücrelerinin karmaşıklığını gösteren bir diğer önemli özellik ise hücre bölünmelerinde birçok farklılığın görülmesidir. Bu hücrelerde genellikle mitoz gerçekleşir fakat diğer alemlerde görülenden oldukça farklıdır. Bazı algsi protistlerde kromozomların replikasyonu bile eşsiz özellikler göstermektedir. Bütün protistler eşeysiz üreme yeteneğine sahiptir ve bir çoğunda çeşitli eşeyli üreme tipleri de gözlenmektedir. Genetik materyal değişimleri yaygındır ve bunun için genellikle çok hücreli organizmalardakine benzer şekilde mayoz bölünme kullanılır.

29.2. Protista örneklerinin heterojenliğine rağmen bütün üyelerin paylaştığı ortak özellikler var mıdır?

Ortak özellikler belirli habitat ihtiyaçlarına göre şekillenen spesifik yapılarda (organellerde) ve metabolik düzenlenmelerde görülür. Bütün protistler ökaryotik hücrelerden oluşur. Neredeyse tamamının hayat döngülerinin bir kısmında 9+2 mikrotübüler yapıdan oluşan kamçı gözlenir. Ancak çok az bir kısmı amipsi hareket ile yer değiştirir. Dirençli kistler dışında hiç bir formları tamamen kuru ortamda yaşayamaz. Tüm nemli ortamlarda protistlerin aktif formları yaşayabilir.

Alg ve protozoanlarda hem Krebs döngüsü ve pigmentleri hem de elektron taşıma zincirinin enzimlerini içeren aerobik bir metabolik yapı gözlenmektedir. Tüm protistler eşeysiz üreme ile çoğalabilir ancak büyük çoğunluğunda eşeyli rekombinasyonlar da görülebilir.

29.3. Paramecium gibi siliatların amoebadan (Sarcodina) daha fazla gelişmiş veya ileri olduğunu söylemek doğru mudur?

Bunu söylemek tam olarak doğru olmaz. Her iki organizma da evrimleri sürecinde bir birine yakın zaman dilimlerini paylaşmış ve doğal seçilimin baskısını dengelemek için eşit adaptasyonlar geliştirmişlerdir.

Bununla birlikte silli Paramecium daha fazla özelleşmiş ve amiplerden çok daha fazla sayıda organel yapısı

kazanmıştır. Bu canlıdaki organellerden oluşan kalıcı sindirim sistemi, besin vakuollerini oluşturabilen sillerle çevrili bir ağız girintisi ile başlar ve sindirilemeyen materyallerin dışarıya atıldığı bir anal açıklık ile son bulur. Amipler eşeyli rekombinasyon yapmazlar, buna karşın *Paramecium* cinsinde konjugasyon vardır ve bunun sonucunda eşeyli rekombinasyon ortaya çıkar. Bir mikronükleus ve bir makronükleusun bulunması yüksek dereceli farklılaşmanın bir başka kanıtıdır. Ayrıca *Paramecium*'daki siller amipsi harekete kıyasla daha çok yönlü ve hızlı bir hareket şeklinin olmasına olanak sağlar. Her iki organizma da çevrelerinde bulunan zararlı ajanlardan kaçma hareketi gösterir ancak *Paramecium*'un bu hareketi daha hızlı ve kesin bir biçimde yaptığı bilinmektedir.

Bu iki form arasındaki en önemli fark ise çevreye uzanan mızrak şekilli trikokist sisteminin mevcudiyetidir. Bu yapılar savunmada çok küçük bir rol oynar ve temelde *Paramecium*'un substratına bağlanması için bir çapa görevi görürler.

29.4. Parazit formlarda üreme yapılarının, hareket ve çevresel değişimleri algılamakla görevli mekanizmalara kıyasla daha gelişmiş olmasının sebebi nedir?

Başarılı bir parazit konukçusunun içerisinde ya da üzerinde, özellikle de belirli bölgelerde yaşamak zorundadır. Böyle bir ilişki bir kez kurulduğunda parazit, yer değiştirmeye veya rekabet etmeye gerek duymaz. Bunun yerine konukçunun savunma sistemine karşı direnmeli, sıkı bir şekilde tutunmalı ve konukçu tarafından üretilen materyallerle gelişmesini sağlayabilmelidir. Yassı solucanlar ve yuvarlak solucanlar gibi intestinal parazitler çoğunlukla sindirim yeteneklerini kaybederler. Bunun sebebi konukçu tarafından sindirilmiş gıdalarla beslenmeleridir. Aynı zamanda tutunmanın en önemli yaşamsal kriter olduğu bu durumda, hareketli olmak avantajlı bir durum değildir. Böylelikle parazit yaşam formlarının adaptasyon süreçlerinde, parazitin vücudunda ya da sitoplazmasında birçok değişimin olması kaçınılmazdır.

Öte yandan, parazitin kısıtlanmış habitatı ile birlikte üreme faaliyetleri de büyük ölçüde sınırlandırılmıştır. Bulundukları ortamda yalnız başına yaşıyor olmaları durumu, bir çok parazit için eş seçimini engelleyen önemli bir olgudur. Benzer kısıtlamalar fertilizasyon sonrasında zigotların dağılımı için de vardır. Bu durum parazitler arasında yaygın olarak görülen hermafroditliğin (bir canlıda hem dişi hem de erkeğe ait eşey organlarının bulunması) sebebini kısmen de olsa açıklamaktadır. En dikkat çeken özellik ise yoğun üreme faaliyetleridir. Bu faaliyetler büyük üreme yapılarının gelişmesini, çok sayıda yumurtanın üretilmesini ve karmaşık yaşam döngüleri boyunca parazitin gelişmesine olanak sağlayacak ara konukçuların varlığını kapsamaktadır. Üreme imkanlarını kısıtlayan bir çevrede yaşamak zorunda olan başarılı parazitler, yüksek üreme kabiliyetlerinin evrimi ile karakterize edilirler.

29.5. Volvocine serileri, birbiriyle ilişkili Chlorophyta üyelerinin oluşturduğu gruplardan meydana gelir. Bu seriler bir hücreli ya da çok hücreli formlarda bulunabilir. Her iki durumda da bireysel hücreler, birbirilerine etkileyici bir biçimde benzerlik göstermektedir. Tek hücreli grup için bilinen en iyi örnek *Chlamydomonas*'tır. Bu organizmanın hücreleri ile daha ileri düzeyde olan çok hücreli formların hücreleri arasında büyük ölçüde benzerliklerin bulunduğu bilinmektedir.

Pandorina'da, 4-32 hücrenin jelatinimsi bir matriks içerisinde bir araya gelerek küresel koloniler oluşturması görülür. Kolonideki bütün hücreler senkronize olarak eşeyli veya eşeysiz üreme eğilimindedir. Eşeyli üreme sırasında dişi gametlerin büyüdüğü bilinmesine rağmen, formun diğer özellikleri veya fonksiyonları hakkında çok az bilgi mevcuttur.

Pleodorina, Pandorina'dan çok daha fazla sayıdaki hücrelerin oluşturduğu kolonileri ile ayrım gösterir. Dahası, dört ya da daha az hücreden oluşan küçük koloniler sadece vejetatif fonksiyonlardan, bunlardan daha büyük koloniler ise hem vejetatif fonksiyonlardan hem de üremeden sorumludur. Burada hücre boyutlarında ve fonksiyonlarında gerçek bir ayrım söz konusudur.

Bu grubun en kompleks örneği ise *Volvoks*'tur. Küresel bir kolonide binlerce hücre bulunur. Serinin daha az karmaşık yapılanma gösteren üyelerinde, her bir hücrenin kamçıları, bütün koloninin hareketini sağlamak maksadıyla dış yüzeye doru yönelmiştir. Kolonin hücreleri, aralarında iletişime olanak sağlayacak ince sitoplazmik köprülerle bir araya gelmiştir. Çok az sayıda hücre üreme yeteneği gösterir ve mevcut üreme şekli oogami (yumurta üretimi)'dir.

Volvocine serilerinin üyelerinden her biri var olan ayrı bir cinsin üyesidir. Bu serilere dahil edilen diğer cinsler *Gonium* ve *Eudorina*'dır. *Gonium* türleri benzer yapı ve fonksiyona sahip kamçılı gametler oluşturan (izogami) ilkel koloni formlarıdır. *Eudorina* ise koloni içerisinde düşük seviyelerde de olsa farklılaşmaların görülmesiyle karakterize edilirler.

Volvocine serilerinin neden bu kadar önemli olduğunu açıklayınız.

Volvocine serilerinin tek hücreliden çok hücreli formalara kadar geniş bir yelpaze oluşturan cinslere sahip olması, farklılaşma ve uyum sağlama konuları için temel teşkil eder. *Volvoks*'ta ki farklılaşmanın

ileri düzeyde oluşu, önceleri bazı sınıflandırmacıların onu çok hücreli bir bitki olarak tanımlamasına sebep olmuştur. Bu özelliklerden dolayı bir çok alg bilimcisi, bu serileri, çok hücreli bitkilerin tek hücreli organizmaların evriminde bir basamak olarak göstermiştir. Ancak bu grubun çeşitli üyeleri içerisinde gerçek ara formlara çok nadiren rastlanmaktadır ve günümüzde Volvocine serilerinin bu evrim sürecinde gerçek bir role sahip olmadıkları bilinmektedir.

29.6. Rhodophyta türlerinin okyanuslarda diğer alg türlerine göre daha derinlerde yaşamasının sebebini açıklayınız. (*İpucu: Mavi ışık dalgaları su içerisine sarı ve kırmızı ışık dalgalarından daha iyi nüfuz eder.*)

Kırmızı alglerdeki yardımcı pigmentler (fikobilinler, fikoeritrin) özellikle mavi ışığın yakalanmasını sağlar. Bu alglerdeki kırmızı renk, bu pigmentlerin mavi ışığı soğurmasına ve kırmızı ışığı yansıtmasına bağlı olarak ortaya çıkar. Mavi ışık daha küçük dalga boyuna ve daha büyük enerjiye sahip olduğu için, kırmızı ve sarı ışığa kıyasla suyun daha derin noktalarına ulaşabilir. Bu sayede kırmızı algler çok daha derinlerde fotosentez yapmaya devam ederler. Bazı sıcak okyanus bölgelerinde, yaklaşık 300 m derinliklerde bile kırmızı alglerin yaşayabildiği bilinmektedir. Bu şubenin üyelerindeki pigmentasyon ve gelişme durumu derinliğe bağlı olarak çeşitlilik gösterir. Bu yüzden Rhodophyta üyelerinin, en yaygın bulunan deniz yosunları içerisinde yer alması şaşırtıcı değildir.

29.7. Fiziksel görünümleri bakımından mantarlara çok benzeyen cıvık mantarlar ve Oomycota türleri, neden protist olarak sınıflandırılırlar?

Birçok sınıflandırmacı bu benzerliğin nedeninin evrimsel gelişimdeki uyum süreçleri olduğuna inanmaktadır ve buna örnek olarak bir böceğin kanadı (epiteliyel orijinli) ile bir kuşun kanadı (ön üyelerin modifikasyonu orijinli) arasındaki benzerliği göstermektedir. Bu canlılar arasındaki evrimsel ilişkinin açıklanması için hücre duvarının yapısı çok daha iyi bir örnektir. Hemen hemen bütün mantar türlerinde hücre duvarı kitinden yapılmıştır, buna karşın mantarlara benzeyen bu protistlerin hücre duvarları çoğunlukla selülozdandır. Mayalar hariç bütün mantarlar çok hücreli organizmalardır. Cıvık mantarlar ise gerçek anlamda çok hücreli organizmalar değildir. Plazmodiyal cıvık mantarlar, net hücre sınırları olmayan sönositik formlardır. Hücresel cıvık mantarlarda (Acrasiomycota) ise hücreler kümeler oluşturdukları zamanlarda bile kendi bireysel özelliklerini sürdürme eğilimindedir ve hücreler her zaman haploid halde bulunur. Bu durum birçok fungusta görülen diploid ve haploid safhalar arasındaki dönüşümlerden oldukça farklı bir özellik ortaya koymaktadır. Oomycota'nın yaşam döngüsünde göz alıcı özellikteki kamçılı zoospor'lar üretilir. Mantarlarda ise kamçılı hücreler bulunmaz.

Her ne kadar kesin bir ayrım yapmak henüz mümkün olmasa da, mevcut veriler funguslara benzeyen bu üç grubu günümüzde protistler içerisine koymaktadır.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

29.8. A sütunundaki organizmalar ile B sütunundaki ilgili şubeleri eşleştiriniz.

A	B
1. İlkel kamçılılar	(a) Sporozoa
2. *Amoeba proteus*	(b) Sarcodina
3. *Plasmodium falciparum*	(c) Ciliata
4. *Paramecium aureus*	(d) Mastigophora
5. Foraminifera	
6. *Trypanosoma* türleri	

29.9. Protozoanların bir çoğu fotosentetiktir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.10. Mikrotübüllerin 9+2 şeklinde düzenlenmesi yalnızca bakteri sillerinde görülür.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.11. Erkek *Anofel* sivrisineği beslenirken emdiği kanın akışının devamını sağlamak için antikoagülan madde salgılar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.12. Sıtma hastalığı *Plasmodium*'un yalnızca tek bir türü tarafından ortaya çıkarılır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.13. Opalinida türlerinin çoğu ilkel omurgalıların bağırsaklarında parazit olarak yaşar.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.14. Konjugasyon bir eşeysiz üreme çeşididir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.15. *Euglena* daima heterotrofik olarak beslenir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.16. Dinoflagellatlar daima hareketlidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.17. Fukoksantin diyatomlar ve kahverengi alglerde bulunur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

29.18. Yeşil alglerin çoğu (Chlorophyta) kamçılı gametlerle ürer. Ancak bu durumun en iyi bilinen istisnası:
(*a*) *Gonium* (*b*) *Chlamydomonas* (*c*) *Spirogyra* (*d*) *Volvoks* (*e*) Maya

29.19. Tüm fotosentetik protistlerde bulunur:
(*a*) Laminarin (*b*) Klorofil a (*c*) Fukoksantin (*d*) Klorofil d (*e*) Hepsi

29.20. Protoplazmik dalgalanma plazmodiyal cıvık mantarların agregat (küme) fazı içinde olur. Bu olayın yardımcı olduğu hücresel olgu: (*a*) Madde dağılımı (*b*) Hareket (*c*) Avcıyı korkutma (*d*) Hepsi

CEVAPLAR

29.8 1—(*d*); 2—(*b*); 3—(*a*); 4—(*c*); 5—(*b*); 6—(*d*)
29.9 (*b*)
29.10 (*b*)
29.11 (*b*)
29.12 (*b*)
29.13 (*a*)
29.14 (*b*)
29.15 (*b*); *bazen heterotrofik*
29.16 (*a*)
29.17 (*a*)
29.18 (*c*)
29.19 (*b*)
29.20 (*a*)

BÖLÜM 30

Mantarlar Alemi

Mantarlar birçok farklı özelliklerinden dolayı ayrı bir canlılar alemi olarak sınıflandırılırlar. Mantarların tamamı ökaryotik olup heterotrofik'tir. Mayalar hariç çok hücrelidirler (veya çok nükleusludurlar). Besinlerini sindirim yerine absorpsiyon ile elde ederler. Sindirim enzimlerini vücutlarının (gövdelerinin) dışına salgılarlar ve dış ortamda bu enzimler tarafından parçalanma sonucu açığa çıkan ürünleri absorpsiyon ile alırlar. Mantarların çoğu *kitin*'den oluşan bir hücre duvarına sahiptir. Kitin amino grubu içeren bir polisakkarit olup yapısı Bölüm 29'da açıklanmıştır. Mantarların hiçbirinde flagella yoktur ve bundan dolayı da hareketleri oldukça kısıtlıdır.

Mayalar ise tek hücreli mantarlardır ve çok hücreli atasal formlardan geliştiklerine inanılmaktadır. Küfler ve şapkalı mantarlar da mantarlara diğer örneklerdir. Mantarlar en az 400 milyon yaşındadır.

30.1 Mantarların Temel Yapısı

Mantarlar *hif* olarak adlandırılan çok dallanmış iplikçik şeklindeki dolaşık bir yapıdan meydana gelirler (bk. Şekil 30.1). Bu iplikçikler veya filamentler *septa* (ara bölme) olarak adlandırılan hücre duvarları ile kısmen farklı hücrelere ayrılabilirler. Bu septa yapılarının hif ağı boyunca hifin uzun eksenine dik açı yapacak şekilde yerleşerek hif yapılarında bulundukları görülmektedir. Mantarların çoğunda septa yapısı gözeneklidir ve bir hücreden diğerine sitoplazma akışını sağlar. Başka mantar gruplarında ise hif yapıları septumlarla bölünmemiştir ve nükleuslar sürekli bir yapı olan sitoplazma kitlesi içinde dağılmış durumdadır. Bu yapı *sönositik* yapı olarak adlandırılır. Bu filamentli kitlenin tamamına da *miselyum* denir. Parazitik mantarların hızla büyüyen miselyumları içinde *haustoria* olarak adlandırılan özelleşmiş bir hif yapısı da sıklıkla görülebilir. Bitkiler üzerinde parazit olarak yaşayan mantarlardaki bu haustoria yapıları bitki hücrelerinin içine girer ve bitki hücresinde bulunan besinleri hızlı bir şekilde absorplar.

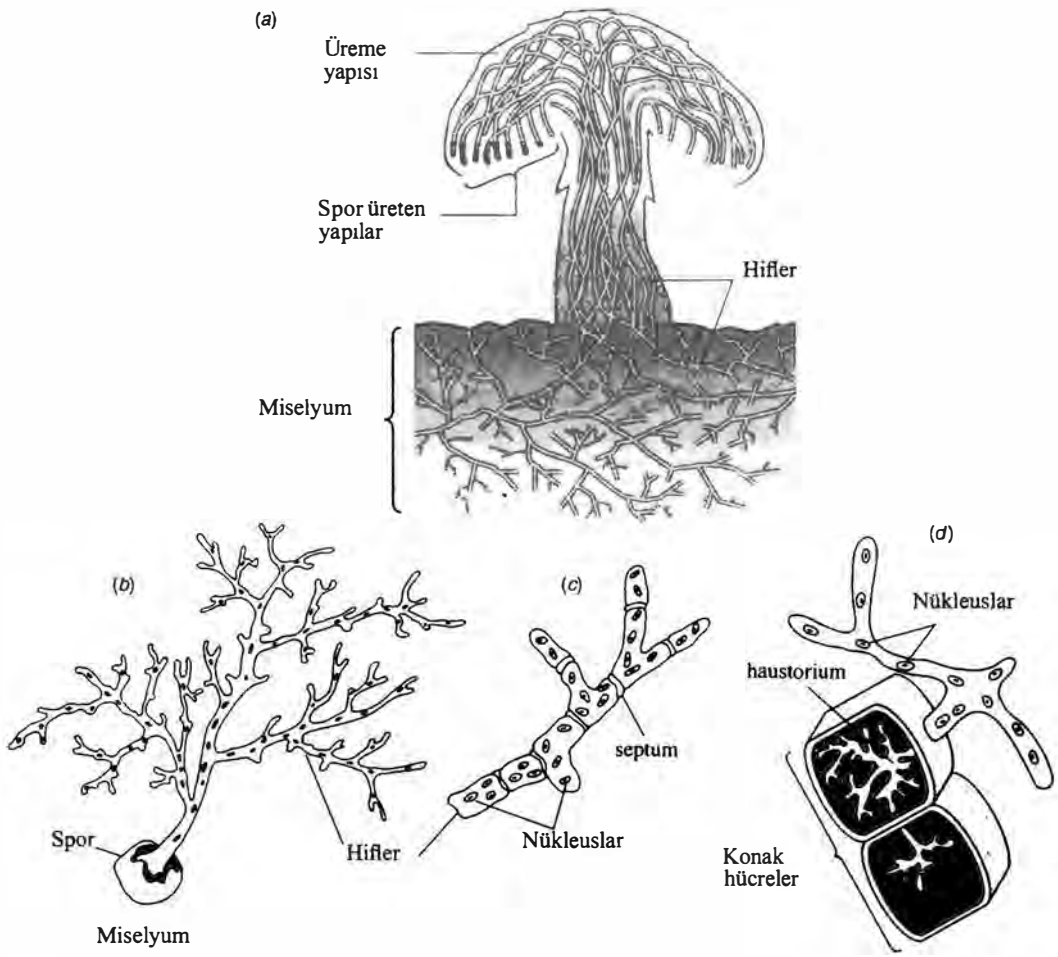
30.2 Mantarların Sınıflandırılması

Tanımlanmış 100.000'den fazla mantar türü temel olarak dört farklı bölüme ayrılır. Bu bölümler hayvanlar alemi için ana gruplar olan filumlara eş değerdir.

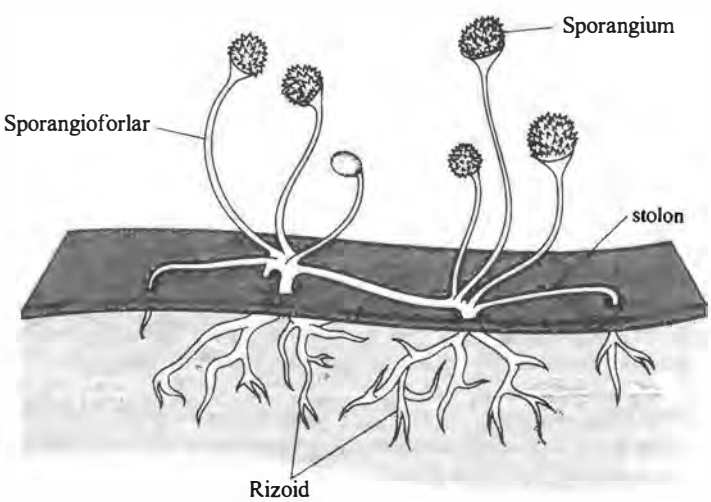
Zygomycota (konjugatif mantarlar) bölümünde yer alan mantarlar karasal habitatlarda bulunurlar. Toprakta veya bozulmakta olan organik maddelerde yer alırlar. Bu bölümdeki mantarlarda havaya doğru uzayan özelleşmiş bir hifin *(sporangiofor)* uç kısmında aseksüel *sporlar* üretilir. Bu sporlar rüzgar ile yeni bölgelere taşınır.

ÖRNEK 1 *Rhizopus* ekmek üzerinde büyüyen bir küftür. Rhizopus'da üç çeşit hif vardır (bk. Şekil 30.2). Birinci tip hif olan *Stolon* (sürünücü gövde) nispeten kalın bir filament olup substrat (küfün büyüdüğü yüzey) boyunca oldukça düzgün bir şekilde büyür. *Rhizoid* (köksü uzantı) tipi hifler incedir ve oldukça dallanmış tüylü yapılar olup, ekmeğin içine nüfuz ederek miselyumu bağlarlar. Rhizoid'ler hem çok ince yapılı olmaları ve hem de çok geniş yüzey alanları dolayısıyla yüzey boyunca oluşan çözünmüş durumdaki maddelerin emiliminde oldukça etkilidirler. Üçüncü tip hifler *Sporangioforlar* olup uç kısımlarında sporangium taşırlar. Her bir sporangium binlerce spor üretir, bu sporlar aseksüel hücreler olup yeni miselyum meydana getirirler. Her bir sporangium içinde o kadar çok sayıda spor üretilebilir ki bir ekmek diliminin tamamı birkaç saat içinde yeni miselyum oluşumu ile tamamen örtülebilir.

Zygomycota bölümü oldukça dayanıklı *Zygospor* oluşturdukları için bu şekilde adlandırılmışlardır. Zygosporlar genellikle olumsuz koşullarda haploid gametlerin birleşmesi ile meydana gelir. Sert bir örtü ile kaplı zigot olan diploid zygospor daha uygun ortam koşullarında mayoz bölünme geçirir ve mayoz sonucu oluşan yapıların bir veya birkaçı yeni haploid miselyumu meydana getirirler. Bu konu gelecek kısımda daha ayrıntılı olarak incelenecektir.



Şekil 30.1 (*a*) Tipik bir mantar yapısı. Çok hücreli mantarlarda tipik olarak miselyum, hif ve üreme yapısı bulunur. Mantar yapısının ana özellikleri: (*b*) miselyum; (*c*) çok nükleuslu hücrelerin bulunduğu bölmeli hif; (*d*) konak hücrenin içene doğru büyümüş haustorium içeren bir sönositik hif yapısı.



Şekil 30.2

Mantarlar aleminin ikinci bölümü *Ascomycota* (keseli mantarlar) olup mayaları, bazı külleme mantarlarını, *ergot* (çavdar enfekte eden küf, çavdar mahmuzu) ve *Penicillium'u* içeren bölümdür. Yağmur ormanlarının zeminini süsleyen, çoğunlukla renkli ve çok kompleks yapıları olan kase mantarları da bu bölümde yer alırlar. Bu bölümdeki mantarlarda genel olarak gözenekli bölme içeren hücreler bulunur. Bu bölümün adı da *ascus* (kese) olarak adlandırılan üreme kesesinin varlığından gelir. Ascus bu bölümde yer alan mantar türlerinin tamamında eşeyli üreme döngüsü sırasında oluşur.

Basidiomycota (çomak mantarlar) bölümünde çok dikkat çekici özellikleri olan şapkalı mantarlar, zehirli mantarlar ve çeşitleri çok fazla olan kurtmantarı (puf mantarı) türleri bulunur. Bu mantar grubunda da hifler septa yapısı ile bölümlere ayrılır.

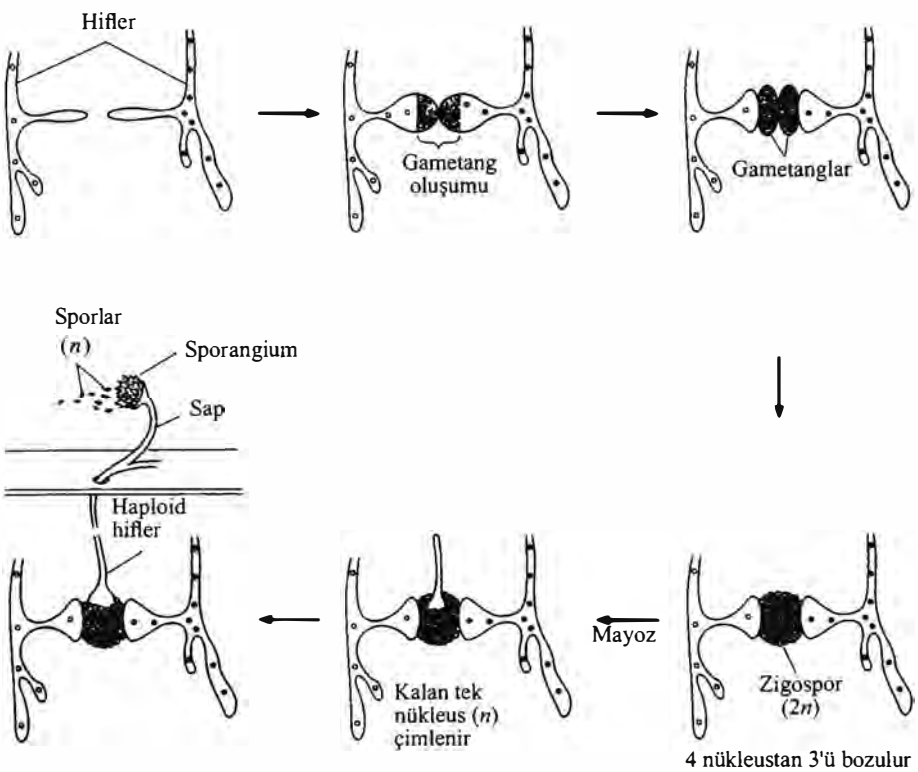
Bu bölümdeki mantarların çoğunda yer altında bulunan çok geniş bir hifsel kitleden toprak üstüne doğru seyrek bir şekilde, dikey konumda bir hif yapısı olarak içlerinde sporların oluştuğu fruiting body gelişir. Fruiting body içinde bulunan üreme yapıları çomak şeklinde olup bu mantar grubuna adını veren özelliktir.

Deuteromycota mantarlar aleminin dördüncü bölümü olup çok geniş grupları kapsar. Bu bölümde yer alan mantar gruplarında eşeyli üreme henüz keşfedilmemiştir.

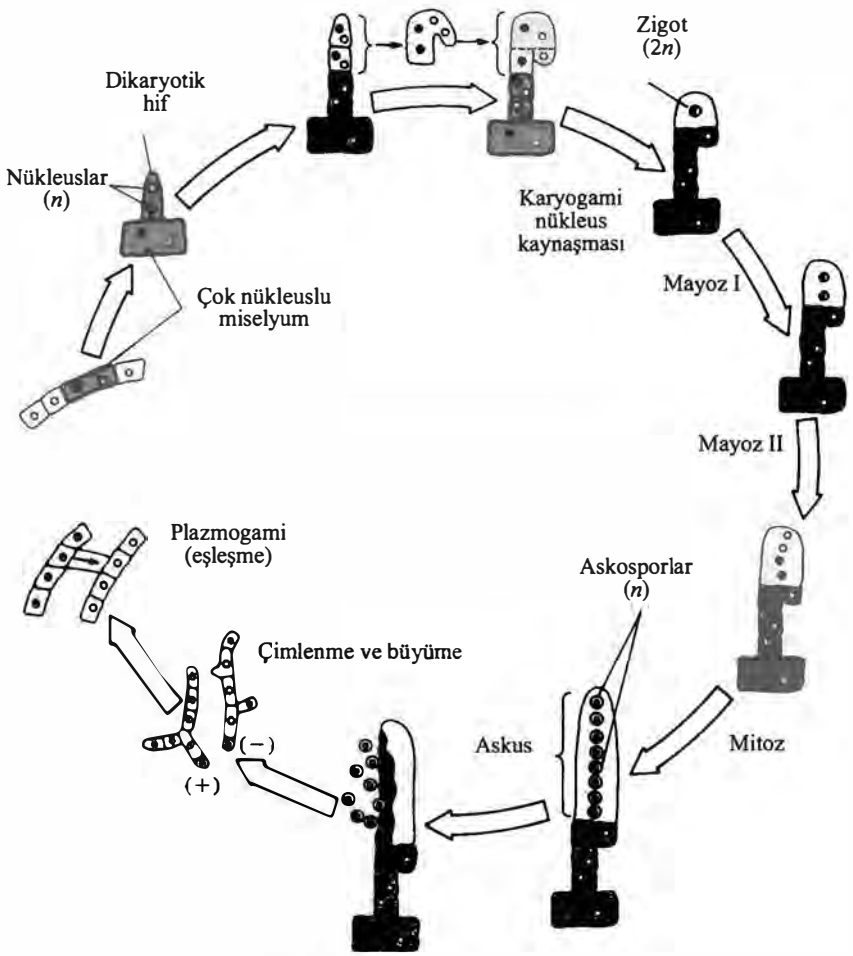
Likenler sıklıkla mantarlardan ayrı bir grup olarak değerlendirilir. Ototrof alg veya siyanobakteri ile mantarların oluşturduğu sıkı bir mutualistik form olan likenlerin çok önemli ekolojik işlevleri vardır. Genellikle ılıman veya kutup kuşağı likenlerinde, likenlerin mantar bileşeni ascomycota bölümü mantarlarından oluşurken, sıcak iklim likenlerinde bu bileşen basidiomycota bölümü mantarıdır.

30.3 Mantarların Üreme Stratejileri

Mantarların çoğu hayat döngülerinin büyük bir bölümü süresince haploittirler. Büyüme şartları uygun olduğu zaman üreme eşeysizdir. Sporangiofordaki sporangia içinde haploid sporlar oluşur. Bu hifler haploid olduğundan sporangia içinde çok sayıda bulunan sporların oluşumu için mayoz bölünme gerekli değildir. Sporangia açıldığı zaman sporlar hava akıntıları, su veya hayvanlar tarafından yakın veya uzak bölgelere taşınırlar. Bu bölgelerde sporlar için büyüme, çimlenme koşullarının uygun olması yeni miselyumun oluşumunu sağlar.



Şekil 30.3 *Rhizopus*'da konjugasyon.

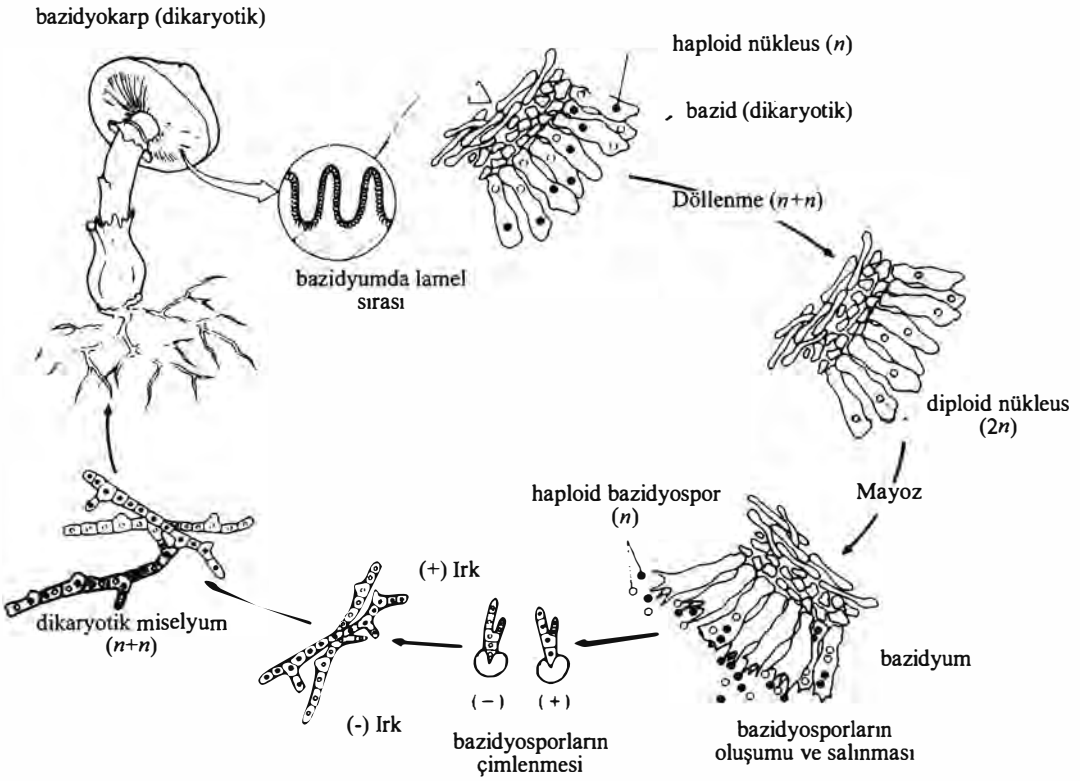


Şekil 30.4 Ascomycota'da eşeyli üreme

Mantarlarda eşeyli üreme genellikle besin kaynaklarının az olduğu veya optimal seviyede nem ve sıcaklık olmadığı zaman gerçekleşir. Zygomycota'da iki farklı eşey tipinin (+ ve −) özelleşmiş hif yapıları birbirine doğru büyüyerek *konjugasyon köprüsü* oluşturur (bk. Şekil 30.3).

Her iki uç gamet üreten hücre (gametangium) olarak ayrılır fakat bu hücreler kendi ana hiflerine bağlı kalırlar. Gametler konjugasyon köprüsünün ortasında zigot (Zygospore) oluşturmak için kaynaşır. Zygosporlar dikenimsi, girintili yapılar içeren kalın örtü ile kaplıdırlar. Zygosporlar genellikle ana miselyumdan ayrılırlar ve bütün bir sezon boyunca inaktif, latent halde kalabilirler. Yeniden canlandıkları zaman bu zigotlar mayoz bölünme geçirirler ve haploid hücrelerden birisi kısa bir hif oluşturur. Bu hifin uç kısmında da hızlı bir şekilde sporangium (spor kesesi) büyür. Sporangium içinde oluşan sporlar da yeni miselyumu meydana getirirler.

Ascomycota'da eşeysiz üreme *conidia* olarak adlandırılan sporların oluşumu aracılığı ile gerçekleşir. Conidia ana bitkideki *conidiaphore* hifinden tomurcuklanarak oluşur ve çimlenerek yeni miselyumu meydana getirir. Eşeyli üremede ise (bk. Şekil 30.4) önce artı (dişi) ve eksi (erkek) ırkların her birisi çok nükleuslu, soğan biçiminde yapılar meydana getirirler (bu yapılar artı ırkta *ascogonium,* eksi ırkta ise *antheridium* olarak adlandırılırlar). Bundan sonra ise ascogoniumdan antheridiuma doğru bir çapraz köprü oluşur. Bu köprü erkek nükleusun dişi organ içine doğru hareket etmesini sağlar. Bunun sonucunda ise dikaryotik (iki farklı nükleus içeren) hif gelişir. Bu hifler her iki eşin haploid hifleri tarafından sarılır, örtülür ve kase şeklinde bir yapı olan *ascocarp* meydana gelir. Ascocarp'ın dikaryotik bileşeni uç kısımda dikaryotik keseler meydana getirir. Bu keseler içinde iki nükleus birleşir ve mayoz bölünme gerçekleşir. Bunu izleyen süreçte ise mitoz bölünme meydana gelir ve sonuçta sekiz haploid nükleus oluşur. Bu aşamada her kese *ascus* olarak adlandırılır. Haploid nükleusların her biri ascospora dönüşür. Sonuçta ascus açıldığı zaman ascosporlar ortama bırakılır ve tekrar eşeyli veya eşeysiz üreme döngüsü başlar.



Şekil 30.5 Şapkalı mantarların hayat döngüsü

Mayalar tek hücreli olmalarına rağmen Ascomycota içinde gruplandırılırlar. Conidia oluşumu yerine mayaların eşeysiz üremesinde tomurcuklanma meydana gelir. Tomurcuklanmada tek ana hücreden daha küçük bir hücre boğumlanarak ayrılır. Tek bir maya hücresi zıt eşey tipindeki diğer bir maya hücresi ile eşleşip kaynaşarak diploid maya hücresi de oluşturabilir. Bu kaynaşan nükleuslar mayoz bölünme de geçirirler ve bunu izleyen mitoz bölünme ile de sekiz ascospor üretilir. Mayalardaki bu yapı diğer ascomycota türlerindeki eşeyli üreme sırasında meydana gelen ve sekiz ascospor içeren ascus yapısına eş değerdir.

Şapkalı mantarlarda ve diğer Basidiomycota türlerinde ise üreme döngüsünde ayrı bir eşeysiz üreme aşaması yoktur (Şekil 30.5). Yeraltındaki yoğun miselyum tabakası şapkalı mantar veya kurtmantarı olarak adlandırdığımız çok sıkı ve yoğun yapılı üreme tabakası olan *fruiting body'i* meydana getirir. Çomak şeklindeki *basidia* üzerinde fruiting body'nin lamel şeklinde veya membranımsı bölmeler şeklindeki yapıları bulunur. Bu bazidyum içinde haploid hücrelerin birleşmesi ile zigot oluşur. Döllenme işleminden kısa bir süre sonra mayoz meydana gelir ve her bir mayoz ürününden de *basidiospore* meydana gelir. Bundan sonra bazidyosporlar bazidium tabakasının özelleşmiş uzantıları aracılığı ile yapıdan ayrılarak yeni miselyumu meydana getirirler.

Deuteromycota bölümündeki mantarların üreme döngülerinde eşeyli üreme fazı görülmez. Bu bölümdeki mantarlar tek grupta sınıflandırılırlar fakat büyük olasılıkla çok heterojen özellikleri olan bir mantar grubudur.

Likenlerde ise karmaşık hif tabakası içine gömülü bir alg hücresi içeren bir mantar sporu liken ana gövdesinden ayrılır. Bu sporlar çimlenerek birbirine yakından bağlı alg ve mantar hücrelerinden oluşan yeni bir tabaka oluştururlar. Likenlerde eşeyli üreme bilinmemektedir.

30.4 Faydalı ve Zararlı Organizmalar olarak Mantarlar

Mantarlar bakterilerle birlikte ekosistemdeki en etkin ayrıştırıcılardır. Mantarlar sadece ölü materyallere saldırmakla kalmazlar aynı zamanda parçalanmadıkları zaman karasal çevredeki madde döngüsünü durduran atık veya işlenmiş maddelerin parçalanması ve yıkımını da sağlarlar.

Mantarların çoğunun bitkilerle çok sıkı mutualistik ilişkileri vardır. Mantarlar bitki köklerine bağlanarak toprağın derinliklerine doğru hif oluşturup suyun ve minerallerin bitki tarafından emilimi için önemli katkı sağlarlar. Bu etkileşimde mantarlar bitkiden karbonhidratları ve diğer besin maddelerini sağlarlar. Mantarların bitki kök korteksi ile oluşturduğu bu ortaklık *mycorrhizae* olarak adlandırılır. Bu yapıların yoğun bir şekilde bulunması ve dağılımı birçok karasal ekosistemde bitki büyümesini arttırır.

Birçok mantar türü antibiyotik üretir. Bu antibiyotikler de saflaştırılarak bakteri enfeksiyonlarına karşı kullanılır.

ÖRNEK 2 *Penicillium chrysogenum, pensilin* antibiyotiğini sentezleyip ortama salgılayan birçok mantar türünden birisidir. İlk kez 1928'de, Alexander Fleming bakterilerin ürediği petride tesadüfen bir *Penicillium* küfünün büyümesi ile küf kolonilerine bitişik olarak bulunan bakterilerin öldüğünü gözlemledi. Penisilin daha sonra bu küften ticari olarak çok miktarda üretildi. Streptomycin, Rutgers Üniversitesindeki Wachsman ve Schatz tarafından farklı küflerden saflaştırılan diğer bir antibiyotiktir.

Mayalar, bira ve bazı şaraplar gibi alkollü içkilerin fermentasyonla üretiminde kullanılan başlıca organizmalardır. Bazı küfler ise fermentasyon işlemi ile birlikte Camembert ve Roquefort gibi peynirlerin üretiminde kullanılırlar.

Ergot küfleri ergonovine (Ergotrate) ve türevlerinin üretiminde kullanılan önemli organizmalardır. Ergonovine ve türevleri kanamaların kontrolünde, uterus kasılmalarını uyarmada ve migren ağrılarının kontrolünde kullanılan bileşiklerdir. Bunlara ek olarak Ergonovine ve türevleri halisünasyon oluşturmak için de kullanılır.

ÖRNEK 3 Bir çeşit ascomycete mantarı olan ergot *(Claviceps)* çavdar bitkisini enfekte eder. Ergot zehiri bulaşmış çavdar unu ile üretilen gıdaları tüketen kişilerde de St. Anthony ateşi olarak bilinen hastalık görülür. Bu toksin insanlarda yanma hissi, aşırı taşkın fiziksel aktiviteler ve korkunç halüsinasyonlar meydana getirir. Orta çağ zamanında bu toksin ile binlerce insanın zehirlendiği salgın hastalıklar görülmüştür. Bu hastalık 1960'ta Fransa'da kısmen bir salgın olarak görülmüştür.

LSD25 gibi halüsinojenik maddeler (psikotomimetik ajanlar olarak da adlandırılır) ergot'dan türevlenir ve St. Anthony ateşi benzeri semptomlar meydana getirirler. Ergot ve türevlerine bağlı olarak oluşan halüsinasyonların ilginç bir özelliği de çok renkli rüyalar oluşturmalarıdır.

Mantarlar cilt üzerinde büyüdüklerinde saçkıran ve ayaklarda mantar hastalığı gibi cilt hastalıklarına yol açarlar. Vajinal yolda maya enfeksiyonu hayatı tehdit eden bir hastalık olmasa da genellikle tedavisi zor ve çok rahatsız edici bir mantar enfeksiyonudur. (Bu tür "mayalar" Ascomycota grubundan değildir, daha çok maya gibi davranan Deuteromycota grubundandırlar). Nadir olarak akciğerleri enfekte edebilen mayalar duyarlı kişilerde ölüme neden olabilir.

Bitkilerde görülen mantar parazitleri büyümekte olan mahsüllerde çok büyük miktarda bozulmaya neden olur. Buğdayda görülen pas hastalığı etmeni Basidiomycota grubundandır ve birçok bitkinin çiçek dokusunu bozarak önemli zararlara yol açar. Buna ek olarak çok sayıda küf de meyve ve sebzelerde hasat sonrası çürümeye yol açar.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

30.1. Mantarların çoğu protista grubu canlılara ve hatta bitkilere benzer. Mantarları taksonomik olarak ayrı bir alem içinde sınıflandırmanın nedenleri nelerdir?

Günümüzde taksonomistler tarafından ayrı bir alem olarak sınıflandırılan mantarlar bir zamanlar bitkiler alemi içinde *gerçek mantarlar* bölümü (filum) olarak sınıflandırılmıştır. Bununla birlikte mantarları hem protista ve hemde bitkilerden ayıran temel özellikler vardır. Bütün mantarlar heterotroftur, besinlerini dış ortamdan absorpsiyon ile sağlarlar. Bazı mantar türleri hücre duvarlarında bir miktar seluloz depo ederler fakat mantarlarda hücre duvarının ana bileşeni daima kitindir ve bu özellik açıkça mantarları bitkilerden ayırt eder. Koloni oluşturan protistlerden ve birçok bitki türünden farklı olarak mantarlarda kamçılı zoospor bulunmaz ve miselyumdaki vejetatif hücreler de hareketli değildir. Miselyumun hızlı bir şekilde büyüyerek yayılması belki de mantarlarda hareket işleminin yerini alan bir özellik olarak değerlendirilebilir.

Mantarlar alemi üyelerinin birçoğu çok nükleusludur. Sitoplazmanın bölmelere ayrılması (septa) genellikle tam değildir, bundan dolayı sitoplazmada devamlılık vardır. Bu özellikten dolayı mantarlarda besin maddeleri absorplandığı yerden hızlı büyümenin yer aldığı hiflerin uç bölgelerine kadar çok hızlı bir şekilde taşınır.

30.2. Bazı taksonomistler su küflerini (Oomycota) mantarlar aleminde sınıflandırırlar. Bu kitapta bu küfler protista grubunda verilmiştir. Neden?

Belki de su küflerini mantarlar alemi dışında sınıflandırmanın en önemli kanıtı bu canlıların hücre duvarı yapılarında kitin olmamasıdır. Kitin bütün diğer mantar türlerinde bulunur. Sıradışı bir özellik olarak da su küflerinin hayat döngüsünde diploid faz baskındır. Mantarların çoğunda ise baskın olan aşama haploidtir.

Mantarlar alemindeki hiç bir grupta kamçılı zoospor bulunmazken su küflerinde bu özellik görülür. Buna ek olarak, su küfleri yumurta da üretir ki bu özellik mantarlarda görülmez. Ayrıca, bunların miselyumunda septal bölme farkedilemez.

Bu özelliklerinden dolayı su küfleri daha çok protista grubunda sınıflandırılırlar. Su küfleri patates ve asmalarda önemli hasarlara yol açarlar. Su küflerinin çok hücreli olarak bulunması da (gerçekte *coenocytic* yapılı) protista olarak sınıflandırılmalarına uygun olmayan bir özelliktir.

30.3. Miselyum, hif, gametangium, zygospore, sporangium, basidium, şapkalı mantar lameli, stolon, sporangiophore, conidium, ascocarp (kese kısmı hariç) ascocarp kesesi yapılarının haploid, diploid veya dikaryotik olup olmadıklarını açıklayınız.

Mycelium	Haploid
Hif	Haploid
Gametangium	Haploid
Zygospore	Diploid
Sporangium	Haploid
Basidium	Diploid
Şapkalı mantar lameli	Dikaryotik
Stolon	Haploid
Sporangiophore	Haploid
Conidium	Haploid
Ascocarp (kese hariç)	Haploid ve dikaryotik
Ascocarp kesesi	Diploid

30.4. Ascomycota grubunun evrimsel olarak hayatta kalmasına conidia veya ascospor'dan hangisi daha çok katkıda bulunmuştur?

Haploid olmalarına rağmen ascosporlar iki farklı cinsiyetteki hiflerin birleşmesi ile eşeyli üreme sonucu oluşur: Conidia ise eşeysiz olarak oluşur. Eşeyli üreme sürecinde doğal olarak genetik rekombinasyon meydana gelir. Bunun sonucunda da ascosporlar. Ascomycota'da çok büyük bir genetik çeşitlilik sağlarlar. Bundan dolayı ascosporlarda çevresel streslere karşı büyük bir adaptasyon (ve hayatta kalabilme) özelliği vardır.

30.5. Dikaryotik olma durumunda aynı hücrede kaynaşmamış durumda iki nükleus bulunur. Bu durum *syngamy*'den (nükleusların veya hücrelerin kaynaşması) hemen önce birçok mantarın üreme dokusunda karşılaşılan tipik bir durumdur. Kaynaşmamış durumdaki iki nükleus genetik olarak farklı ise hücre de heterokaryotiktir. Şayet tek bir haploid nukleus identik iki nükleus oluşturmak üzere bölünürse bu durumdaki kaynaşmamış nükleuslara ne ad verilir?

Bu durumda oluşan hücreye *homokaryotik* denir.

30.6. Mantar hastalıkları ile savaşabilmek için bazı yöntemler öneriniz.

Bazı mantarların, örneğin buğday küfü, iki ara konağı vardır. Bu konaklardan birisi ekonomik olarak önemli diğeri ise ekonomik değeri olmayan bir tür ise ekonomik değeri olmayan konağın yok edilmesi mantarın yayılmasını engellemek için kullanılabilir. Bu tekniğin başarılı olabilmesi için belirli bir türün bütün bireylerinin yok edilmesi gereklidir. Fakat bunu yapmak da çok zordur. Buğdayda pas hastalığı söz konusu olduğunda *Berberis ssp.* bitkisinin tamamının yok edilmesi gerekmektedir.

Ekim yapmadan önce steril toprak kullanmak ve tohumları dezenfekte etmek de mantar hastalıklarının yayılmasını engelleyebilir. Mantar hastalıklarını böceklerin taşıdığı biliniyorsa taşıyıcı böceklere karşı insektisidler veya etkin biyolojik mücadele ajanları uygulanabilir.

Bakır tuzları veya diğer fungusitler ile tozlama da mantar salgınının ürünlerde yayılmasını önleyici teknik olarak uygulanabilir. İnsanlardaki mantar enfeksiyonlarında griseofulvin uygulanması enfeksiyonun yok edilmesinde oldukça etkin bir metottur. Mantarlar büyüme için ılık ve nemli şartları tercih ettiklerinden çevrenin kuru olması ve sıcaklığın düşük tutulması da mantarların büyümesini önleyebilir.

Bitki genetikçileri mantarlara dirençli bitki soyları geliştirmiştir. Fakat mantarlar da genetik yapılarını değiştirerek tekrar direnç kazanabilirler.

30.7. Eşeyli veya eşeysiz üremeyle üretilen mantar sporlarının çoğu rüzgar ile dağıtılır. Alglerdeki zoosporlar ise su ile dağıtılır. Bu neden bu şekilde olmak zorundadır?

Mantar sporlarında kamçı yoktur ve başka türlü hareket yetenekleri de bulunmaz. Bu sporların pasif karakterli olması hızlı bir şekilde dağılmaları için hava akımı gerektirir. Alg zoosporları genellikle kamçılıdır. Etkin ve hızlı bir şekilde suda hareket edebilirler. Ayrıca, alglerin çoğu göl, havuz veya okyanuslarda yaşarken mantarlar genellikle karasal canlılardır.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

30.8. Algler ve mantarlar arasındaki en önemli fark alglerin hangi özelliğe sahip olmalarıdır?
(*a*) kloroplastlar (*b*) hücre duvarında seluloz (*c*) yalancı ayak (*d*) *a* ve *b*, (*e*) haustoria.

30.9. Basidiomycota'da (şapkalı mantarlarda) toprak üstündeki kısım: (*a*) diploidtir. (*b*) ototrofiktir. (*c*) eşey yapısıdır. (*d*) *a* ve *b* (*e*) *a* ve *c*.

30.10. Miselyumu meydana getiren sarmal yapılar (*a*) hifa. (*b*) yalancı ayak. (*c*) hücre duvarı. (*d*) sporangia. (*e*) bunların hiç birisi.

30.11. Kitin yapısal olarak seluloza benzer fakat -OH gruplarından birisi yerine N- içeren grup gelir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış.

30.12. Miselyum genellikle yavaş büyüme eğilimindedir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış.

30.13. Eşeyli veya eşeysiz üreme ile oluşan mantar sporları sert bir örtü ile kaplıdırlar ve farklı renklidirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış.

30.14. LSD seratoninin etkisini antagonize etme eğilimindedir. Seratonin bilinen bir nörotransmitter olduğundan bu da bir ergot türevi olan LSD'nin psikedilik etkisini açıklayabilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış.

30.15. Eşeysiz spor olarak bilinen *conidia* çok büyüktür.

(*a*) Doğru (*b*) Yanlış.

30.16. Aşağıda verilenlerden hangisi olmadan mayalanmamış ekmek (matzoh) yapılır. (*a*) un. (*b*) su. (*c*) tuz. (*d*) maya. (*e*) mantar.

BÖLÜM 31

Bitkiler Alemi

Bitkiler, karasal ortamlarda başarılı bir şekilde yayılış gösteren çok hücreli, ototrof organizmalardır. Muhtemelen algsel bir şube olan Chlorophyta'dan gelişmişlerdir. Kendilerini karasal yaşama adapte etmeleri ile aktif fotosentez için fırsatlar oldukça arttırılmıştır.

ÖRNEK 1 Işık karalarda daha kullanılabilirdir, sadece atmosfer boyunca filtrelenerek karalara ulaşır ve daha sonrasında çoğunlukla göllerin ve denizlerin hareketli ve karanlık sularına geçer. Fotosentezin diğer bir önemli bileşeni, CO_2, karada sudakinden daha yoğun ve kolay özümsenebilir durumdadır. Bu sebepler açısından ve özellikle karasal yaşam alanlarını tutmuş az sayıdaki yeşil yapraklı bitki düşmanının olduğu zamanlarda, karalardaki ilk yayılmalar muhtemelen oldukça başarılı olmuştur.

Sudan karaya geçiş aşamaları büyük ihtimalle kıyı şeridi yakınında ya da kıyı şeridinde gerçekleşmiştir. Bu kısımlarda olması, buharlaşmanın mineralleri yoğunlaştırıp gerisinde zengin kaynaklar bırakmasındandır. Nehir kıyılarındaki alüvyonlu birikintiler de yeni bitki formlarının gelişmesi için zengin matrisler sunmuştur.

Karalar üzerindeki yaşam, üreme ile ilgili aktivitenin yeni şekillerine ihtiyaç duymuştur. Su tabakaları kimi bitkilerin eski sucul üreme stratejilerine sıkı sıkıya bağlı kalmalarına müsaade ederken, daha kuru bölgelere göç eden bitkiler bu stratejileri yenilemek durumunda kalmıştır (bk. Bölüm 11).

Bitkinin kara üzerindeki devamlılığı kurumaya karşı korunmayı gerektirmektedir.

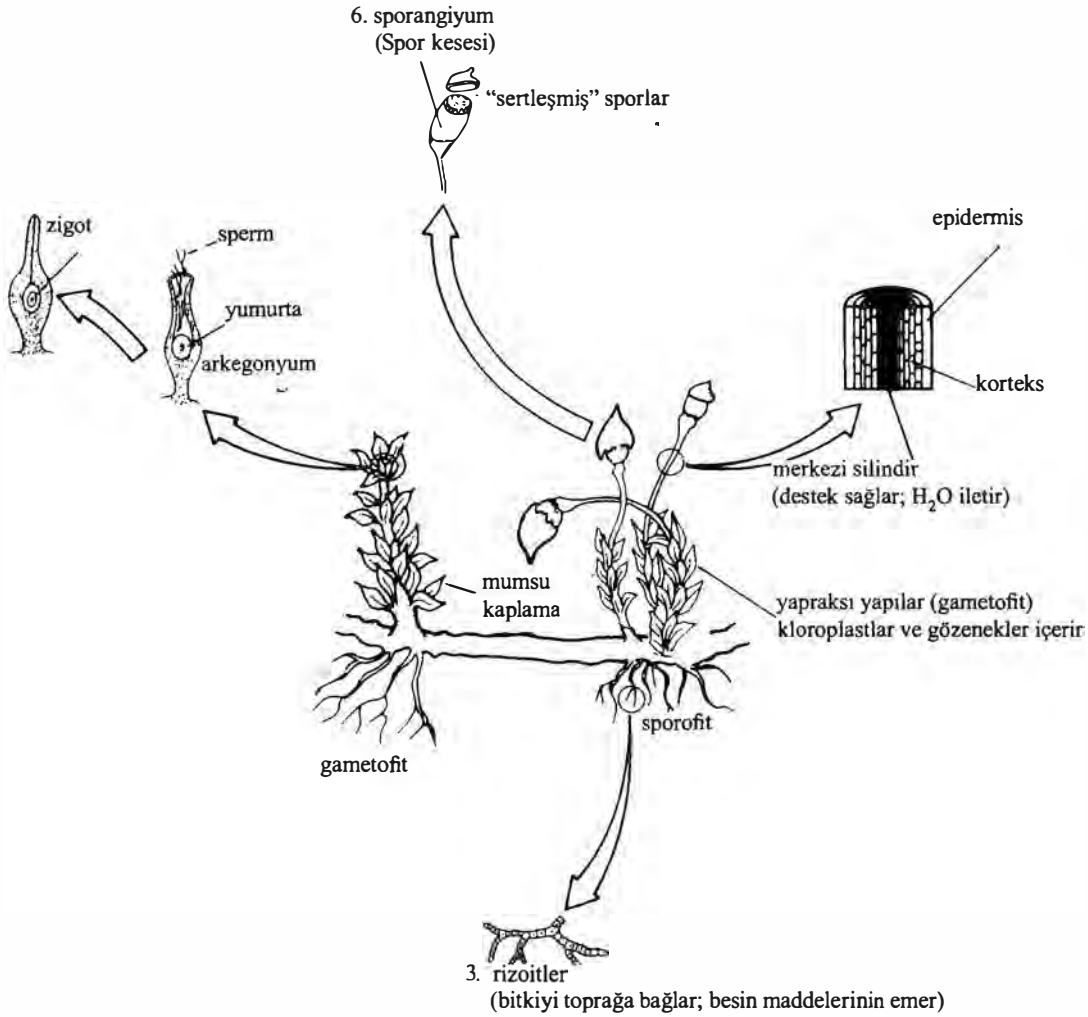
ÖRNEK 2 Tüm bitki gövdelerinin dış hücre tabakası (epidermis) tamamıyla mumsu bir tabaka olan kütin ile kaplıdır. Kütin her bir epidermal hücre tarafından ayrı ayrı salgılanmasına rağmen, kütikül bölümler halinde değil devamlı bir mumsu tabaka halinde bulunmaktadır. Suya dayanıklı kütikül, maruz kalınan bölgelerde, örneğin yaprağın üst yüzeyi, daha az maruz kalınan yerlere göre, örneğin yaprağın alt yüzeyi, daha kalındır.

400 milyon yıldan daha eski bir süreçte, günümüz kara bitkilerinin ata formları karasal ortamlara yayılmaya başladılar. Onlar temel kara bölgelerinin içlerine doğru ilerledikçe, devamlılıklarını sağlayan adaptasyonlar geliştirdiler. Temel şube, karaların kolonizasyonunun ilk zamanlarında iki farklı soya ayrıldı. Gruplardan biri biryofitler ve diğeri modern çağda (Senozoik) sayıca çok daha fazla olan *trakeofitler* (vasküler bitkiler) idi.

31.1 Biryofitler ve Karasal Ortamın Meydan Okuması

Biryofitler üç ayrı gruptan meydana gelmektedir: karayosunları, ciğerotları ve boynuzsu ciğerotları. Biryofitlerin tüm türlerinin yaklaşık üçte ikisini karayosunları oluşturmaktadır. Bazı korunma yapıları geliştirmelerine karşın (bk. Şekil 31.1), karasal yaşama çok da uygun değildirler. Özellikle üreme döngüleri için nemli çevrelere ihtiyaç duyarlar. Yüksek bitkilerin köklerine benzeyen yapılara sahip olmalarına ve hatta klorofil yüklü birimler ihtiva etmelerine karşın, açık bir şekilde yüksek karasal bitkilerin evriminde sadece bir basamaktırlar. Biryofitler, sıcak iklimlerde, soğuk ya da ılıman bölgelere göre daha yaygındırlar.

Karayosunları hem sayıca çoklardır hem de diğer biryofitlere göre daha gözlemlenebilirlerdir (*bryo* "yosun" anlamına gelmektedir). Yüksek bitkilerdeki iç destek yapısına sahip olmadıklarından, geniş alanlara yayılmaya eğilimlidirler ancak yere çok yakın büyürler. Diğer biryofitler gibi baskın gametofit (haploit) nesil ve bağımsız bir sporofit (diploit) nesil olmak üzere iki farklı yaşam evresi sergilerler (bk. Şekil 31.1). Pek çok karayosunu çift evciklidir (farklı cinslere sahiptir) fakat bazıları tek evciklidir (iki cinsi de aynı tallus ya da bitki bünyesinde taşır).



Şekil 31.1 Biryofitlerin karasal ortamlardaki bazı adaptasyonları

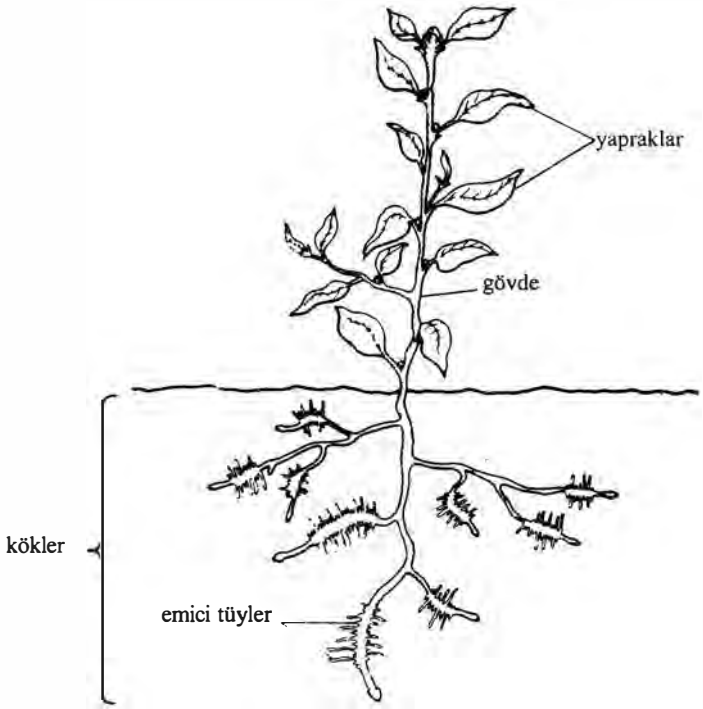
Ciğerotları karaciğerin loblarını anımsatan düzgün, loblu görünüşleri nedeniyle isimlendirilirler. *Marchantia* bir ciğerotudur ve açık bir şekilde biryofitlerin karasal yaşamına kısmi bir uyum sağlamıştır.

ÖRNEK 3 Rizoitler, saç benzeri tek hücreler, *Marchantia*'nın fiyonk şekilli tallusundan suyu emdikleri toprağa doğru uzarlar. Bir su tabakası boyunca yumurtaya doğru yüzmek zorunda olan hareketli sperm üretilir, böylece nem döllenme işleminin önemli bir unsurunu haline gelmiştir. Hem sperm hem de yumurta özel koruyucu bir kap içerisinde üretilir, bu algler üzerindeki temel bir üstünlüktür. Sperm anteridyumlar (*antheridia*) içerisinde ve yumurta da arkegonyumlar (*archegonia*) içerisinde üretilir.

Yüksek bitkilerin bazı özelliklerine sahip atkuyrukları, biryofitlerin küçük bir grubudur. İsimlerini atkuyruğu şeklindeki düz gametofitten büyüyen sporofitten almaktadır.

31.2 Vasküler Bitkiler

Vasküler bitkiler karasal ortama yüksek uyumları ile biryofitlerden farklılaşmaktadırlar. Bir karayosunu ve ciğerotunun tallusundan farklı olarak, vasküler bitkilerin gövdeleri hem yapı hem de görevce özelleşmiş farklı parçalara veya organlara ayrılmıştır: kökler, gövdeler ve yapraklar (bk. Şekil 31.2). Tohumla üreyen bitkilerde, kozalaklar veya çiçekler özel üreme yapıları ihtiva ederler.



Şekil 31.2 Vasküler bitkilerde dokuların temel farklılaşması

ÖRNEK 4 Kökler, bitkileri sıkıca toprağa bağlayan kapsamlı dallanmış bir ağ sistemidir. Genç köklerin uç kısımlarından uzayan kılcal tüyler suyu ve mineralleri emer ve bu hayati öneme sahip materyalleri bitkinin geri kalan kısmına taşır. Bu özelleşmiş kök sistemi, bitkinin toprak üstü yapılarına fotosentezi gerçekleştirmek için su sağlar. Gövde, bitkiye yukarı yönlü büyümesi için fırsat vermektedir ki, bu bazen, ağaçlarda olduğu gibi muazzam yüksekliklere ulaşabilir. Gövde içindeki vasküler doku, önemli ham maddeleri köklerden uç bölgelere yönlendirir ve sentezlenmiş besini yapraklardan aşağıya taşır; ayrıca vasküler bitkinin dik durması için destek sağlamaktadır. Trakeofit yaprakları, tüm bitki adına temel fotosentetik rolleri gerçekleştirebilmek için gerekli güneş ışınlarını maksimum seviyede almak üzere ideal bir şekilde organize edilmiştir.

Vasküler bitkilerin çok hücreli alglerden evrimindeki olası geçiş formları, Psilophyta şubesine aittir. Bu bitkiler, bir zamanlar dünya üzerinde oldukça yaygınken şimdi sadece birkaç cins olarak mevcutturlar. Bunlar, odunlu bitkilerin sadece birkaç özelliğine sahiptirler fakat ilkel bir iletim sistemi ile ayırt edilebilirler. Bazı botanikçiler, Psilophyta şubesini diğer vasküler türlere kaynak olan formlar olarak ele alırken bazıları da eğrelti otları gibi daha üst düzey türlerin dejenerasyona uğramış nesilleri olarak düşünürler.

ÖRNEK 5 Nesli tükenmiş tropikal bir cins olan *Psilotum*, kökeni 350 milyon yıl önce tükenen fosil Psilophyta şubesine dayanan, göreceli olarak basit bir formdur. Gerçek kök sistemleri yoktur; alt kısmı yatay bir gövde olan ve toprak boyunca uzanarak, toprağın içine doğru küçük rizoitler uzatan bir *rizom*dur. Sürgün üzerindeki pul çiftleri yalancı yapraklar olarak algılanabilir. Bununla beraber iletim demetlerinin varlığı, cinsin vasküler bir bitki olduğuna işaret etmektedir.

Kibrit Otları ve Atkuyrukları

Kibrit otları, *Lycophyta* şubesine aittir. Psilophyta şubesi ile olağandışı bir özellik paylaşırlar. Gametofit nesil fotosentetik değildir ve besin için simbiyotik mantar ilişkisine ihtiyaç duymaktadır. Lycophyta, 200 milyon yıl öncesinde dünya yüzeyini kaplayan bataklıklardaki baskın bitki grubuydu. Fosil kalıntılarından başka bir

şey kalmamış eski lycopodların bazı grupları, uzun ağaçlardı. 900'den fazla tür içeren günümüz kibrit otları ise boyut olarak küçüktürler. Tropikal temsilcileri genellikle *epifitik*tir - yapısal destek aracılığıyla diğer bitkiler üzerinde büyüyen bitkiler.

Kibrit otları hem gerçek kök hem de gerçek yapraklara sahiptir. Diğer trakeofitlerde de olduğu gibi sporofit nesil baskındır. Gametofite gelişen sporlar, sporofiller adı verilen özel yapraklarda oluşturulurlar.

Tohumsuz bitkilerin diğer şubesi *Sphenofitler* (atkuyrukları)'dır. Onlar da eski zamanlarda gelişmişlerdir fakat günümüzde sadece tek bir türle temsil edilirler-*Equisetum*. Genelde küçük, otsu (odunsu olmayan), çok ender olarak 70 cm boyutuna çıkan bitkilerdir. Gövdeler genellikle içi boş, birbirine eklemlidir. Yapraklar tipik olarak sarmal şeklindedir ve her bir eklem yerinde oluşur. Sporangiyumlar bir merkez gövdenin uçlarında gruplar halinde taşınırlar. Sporangiyumların oluşturduğu gruplar, kibrit otlarının sporofillerinden oldukça farklı olan bir *strobilus* veya *kozalak* oluştururlar. Şubeye adını veren işte bu atkuyruğuna benzeyen kozalaklardır. Atkuyruklarının küçük gametofitleri fotosentetiktir ve sporofitten bağımsız olarak yaşarlar. Her bir gametofit hem arkegonyumları hem de anteridyumları içerir ve tek evciklidir.

Eğreltiler

Eğreltiler (*Pterophyta*), 12.000'den fazla farklı türüyle tohumsuz bitkilerin en geniş ve çeşitli bitki grubudur. Yapraklar kibrit otları ve atkuyruklarına kıyasla hem geniş hem de daha damarlanmıştır. Eğrelti anatomisi ve yaşam döngüsü hakkındaki ayrıntılı bilgi Bölüm 11 ve 13'te bulunmaktadır.

Büyük bir kısmı 300 milyon yıldan daha eski bir dönemde oluşan tohumsuz bitkiler, derin kömür yataklarında kalıntı bırakmışlardı. Kömür, yerkabuğu altındaki bitkisel artıkların sıkışmasının bir sonucudur ki o zamanlar gelişen geniş orman alanları günümüz modern endüstrisinin ocağı için fosil yakıtları oluşturmuştur. Kömürün, bu geniş tohumsuz bitkiler orman arazilerinden oluşma zamanı jeologlarca *Karbonifer Periyot* olarak isimlendirilmektedir.

31.3 Tohumlu Bitkiler

Bir tohumun gelişimi, bitkiler aleminde karasal çevreye uyumun yüksekliğini temsil etmiştir. Sadece sporofit baskınlarda değil, tüm tohumlu bitkilerde, sporofitin arkegonyumu içerisinde muhafaza edilen bağımlı bir yapıya indirgenir. Dahası, alt bitkilerdeki kamçılı sperm, tozlaşma sürecinin yerini almaktadır. Tozlaşmada, bitki bir dölleme aracı olan sudan bağımsızdır. Yeni bir sporofit olacak zigot ve gelişen embriyo da suya bağımlılığından kurtulmuştur ki tohum, dayanıklı bir kabuk içerisinde embriyoya ev sahipliği yapmakta ve onun korunumu için başka kaynaklar da sağlamaktadır.

ÖRNEK 6 Tohum, gelişimi sabitlenmiş, kısmi olarak büyümüş bir sporofit içerir. Depolanmış besin materyali ile çevrelenmiştir ve kalın bir integümen (tabaka) ile çeşitli çevresel streslere karşı korunur durumdadır. Tohum ve onun embriyonik sporofiti oldukça uzun bir süre uyku halinde kalabilir ve daha sonrasında uygun koşullar oluştuğunda çimlenebilir (tekrar büyüyebilir). Bir üreme yapısındaki bu özellikler, bazı zorlu karasal yaşam alanlarında hayatta kalma olasılığını arttırmaktadır.

Tohum, bitkilerin evriminde, büyük olasılıkla bağımsız olarak farklı zamanlarda ortaya çıkmıştır. Bazı fosil "eğreltiler", *spermatofit* (tohum taşıyan bitkiler) tohumlarını andıran yapılarla bulunmuşlardır. Günümüz tohumlu bitkileri *gimnospermler* ve *angiospermler* olarak gruplandırılmaktadırlar.

Gimnospermler (Açık Tohumlular)

Gimnospermler (Yunanca "çıplak tohumlar") dört şube içermektedir. İlk gimnospermler büyük olasılıkla 400 milyon yıldan biraz daha az bir süre öncesinde oluşmuşlardır. Dört şubesi de birbirlerinden oldukça farklıdır ve bazı botanikçiler bunların tek bir gruba dahil edilmesini yanıltıcı olarak değerlendirirler. Nesli tükenmiş eğrelti benzeri yaprakları olan tohumlu bitkiler (*pteridospermler*) bu geniş taksonun beşinci bir şubesi olarak da düşünülmektedir. Pek çok taksonomist bu şubelerin her birini bir sınıf olarak değerlendirir: *Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta ve Coniferophyta.*

Cycadophyta, özellikle dinozorlar devri (Mezozoik Çağ) süresince bol miktardaydılar. Eski tohumlu eğreltilerden ortaya çıkmış olabilirler. Günümüzde de görülen sikatlar, ilgi çekici bir şekilde palmiyelere benzerler; yaygın isimleri sago palmiyesidir. Genellikle sıcak iklimlerde büyürler.

Ginkgophyta, günümüzde tek bir tür olarak varlığını devam ettirmektedir, ginkgo ya da mabet ağacı. Şehir süs ağacı olarak oldukça yaygın kullanılırlar çünkü hava kirliliğine büyük oranda dayanıklıdır (hem hava hem de suyun oldukça kirlenmiş olabileceği büyük şehirler için önemli bir zenginliktir). Ginko çift evciklidir. Ne yazık ki dişi ginko, üreme döngüsüyle alakalı olarak ilkbaharda çevreye oldukça kötü bir koku salar. Bu özellik bahçeler için seçimine büyük oranda engel olmaktadır.

Gnetophyta, tropikal ve çöl bitkilerinin üç farklı grubunu içermektedir. *Gnetum* kalın, uzayıcı bir sarmaşıkken; *Ephedra* ve *Welwitschia* çöl çalılıklarıdır.

Coniferophyta (koniferler), özellikle daha soğuk kuzey iklimlerinde, gimnospermlerin en dikkat çekicileridir. Özellikle Mezozoik Çağ boyunca belirgin olsalar da, koniferler pek çok ormana egemen olmaya devam etmektedirler.

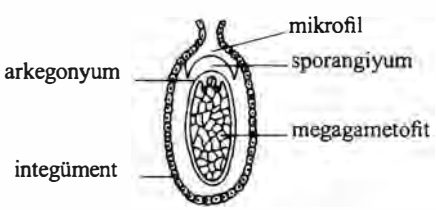
ÖRNEK 7 Amerika Birleşik Devletlerinin batı kıyılarında kızılağaç olarak bilinen bir grup ağaç mevcuttur. Boyları 100 metreye ulaşabilir ve gövdeleri de 4 metre çapında olabilir. Bazı kızılağaçlar 1500 yıllık olmaları ile ünlüdürler. Kızılağaçlar, *Sequoia* cinsine ait gimnospermlerdir. Dev sekoyalar bu cinsin diğer bir türüdür. Çamlar, ladinler, köknarlar ve baldıranlar benzer türler arasındadır. Hemen hemen tüm durumlarda, yapraklar, belirgin bir şekilde ibreler veya yassı pulcuklar oluşturmak üzere önce daralmıştır.

Koniferlerin en göze çarpan özelliği kozalak olarak bilinen üreme yapılarıdır. Dişi kozalaklar erkek kozalaklara göre daha büyük olma eğilimindedir. Tipik bir konifer olan çam, genellikle hem dişi hem de erkek kozalakları aynı ağaç üzerinde bulundurur. Çamların yaşam döngüsü pek çok açıdan Bölüm 11'de bahsedilen angiospermlerin yaşam döngüsüne benzemektedir.

ÖRNEK 8 Çam kozalaklarının her bir pulu sporangiyuma (dişilerde aynı zamanda nusellus olarak da isimlendirilmektedir) dönüşecek birer sporofildir. Erkek kozalağın sporangiyumu, mayotik olarak her biri sert kabuklu ve kanatlı polen keseleri olacak pek çok sayıda mikrospor üretir. Bu polen keseleri içerisinde haploit çekirdek mitotik olarak bölünerek dört adet hücre üretir. Bu haploit dört hücre, hep birlikte erkek gametofitlerden (*mikrogametofit* olarak adlandırılır) bir tanesini oluşturur ve hatta hücrelerden iki tanesi yapısal olarak bozulmaya uğrar. Kalan iki hücre *bozulan hücre* ve *tüp hücresi* olarak isimlendirilir. Bunların işlevleri kısa bir süre içinde anlatılacaktır.

Dişi kozalağın her bir sporangiyumu, bir ucunda (bk. Şekil 31.3) *mikrofil* (küçük açıklık) olan bir integüment tabakası ile kaplı durumdadır. Sporangiyum içerisinde, üç tanesi yapısal olarak bozulacak dört adet haploit *megaspor* üretilir. Sporangiyum içerisindeki tekrarlayan mitotik bölünmeler ile dördüncü megaspor, *megagametofit* olarak adlandırılan haploit, çok çekirdekli bir yığın olan dişi gametofiti oluşturur. Bu dişi gametofit mikrofile bakan uç kısımda birkaç arkegonya oluşturur. Bunlardan her birisi yumurta hücresine gelişir. İntegüment, sporangiyum ve megagametofitin tümüne *ovül* adı verilir.

Bir polen tanesi dişi mikrofiline girip sporangiyum ile temasa geçtiği zaman, sporangiyum içerisine girecek bir polen tüpü geliştirir. İki polen çekirdeği tüpün içerisine girer ve bozulmuş çekirdek bölünür (Tüp hücresi polen tüpünün gelişimi ile ilişkilidir ve bölünmez). Oluşan yeni çekirdek tekrar bölünerek iki sperm hücresi meydana getirir. Polen tüpü arkegonyumun içerisine girdiğinde bu sperm hücrelerinden bir tanesi mevcut yumurtayı döller.



Şekil 31.3

Zigot hala sporangiyumda bulunan megagametofit içerisindeki embriyoya gelişir. Sonuç olarak ovül tohum olarak serbest bırakılır (integümentten gelişen bir tohum taslağı, megagametofitten depolanmış besin ve embriyodan oluşmaktadır).

Angiospermler

Tohumları bir kase (ovaryum) içerisinde kapalı olarak muhafaza edilen çiçekli bitkiler (angiospermler), tüm bitkilerin en başarılı ve yaygın olanlarıdır. 100 milyon yıldan daha öncesinde Mezozoik Çağın Kretase Döneminde ortaya çıkmışlardır ve Senozoik veya Modern Çağın baskın bitkileri haline gelmişlerdir. Gimnospermlerin üreme yapıları korunmasız olarak bulunan ovül veya gelecekteki tohumların bulunduğu kozalaklarken, angiospermlerin üreme yapıları gelecekteki tohumları tamamen örten çiçeklerden oluşur. Pistilin (dişi üreme organını içeren çiçeğin en iç kısmı) boylamsal alt bölümleri *karpel* olarak adlandırılır. Karpeller ovaryum, stilus ve stigmayı oluşturmak üzere sprofillerin içeriye doğru katlanmasıyla oluşmaktadır (bk. Bölüm 11).

175.000 türe yakın çiçekli bitki mevcuttur. Böceklerle döllenenleri büyük, etkileyici renkli petallere sahip ve genellikle hoş kokulu olma eğilimindedir. Her olası karasal çevrede, göl ve gölet habitattında son derece başarılıdırlar fakat denizlerde oldukça az olarak bulunurlar. Bazıları parazit halindedirler.

Angiospermlerden tek bir mevsim boyunca yetişenleri tek yıllık olarak bilinir. *Havuç* gibi iki büyüme mevsimi boyunca yetişenler ise çift yıllık olarak ifade edilir. *Çok yıllıklar* ise uzun süreler boyunca yaşarlar.

31.4 Bitkilerin Ekonomik Önemi

Bitkiler görünüşe göre insanlara sonsuz kaynak sunmaktadır. Angiospermlerin 250.000 türü kök, gövde, yaprak ve hatta çiçekleri ile dünyadaki birçok hayvana yiyecek sağlamaktadır.

ÖRNEK 9 *Çift çeneklilerden Rosaceae* (gülgiller) : gül, çilek, vişne ve badem. Birçok ortak meyve ve süs bitkilerinden bazılarını içerirler. Alfalfa, fasülye, yonca, bezelye, vb. *Leguminasae* familyasını oluştururlar. Bu bitkilerin çoğunun köklerinde bakteriyel nitrojen fiksasyonu gözlenmesi, bunları tarımda önemli hale getirmiştir. Bu familya ayrıca gelişmiş ülkelerin tarımsal geçim kaynağı olan sebze ve hayvan yemlerini içerir. Turunçgil meyveleri *Rutaceae* ailesindendir. *Cruciferae* ise hardal, lahana, karnabahar ve brokoliyi içermektedir. Su kabağı, bal kabağı, kabak, salatalık ve turunç *Cucurbitaceae*'ye aittir.

5000'in üzerinde türle temsil edilen *tek çenekliler* den en önemlisi *Graminae* familyası yani çayırlardır. Bu familya bambu, buğday, pirinç, mısır, arpa ve çayır otu içerir. Besin olarak tüketilen bitkiler arasındaki tek en önemli gruptur. Diğer tek çenekliler ananas (*Bromeliaceae*) ve hurma ağacını (*Palmales*) içermektedir.

Çoğu besin olarak tüketilen çiçekli bitki, kısmen küçük, yumuşak gövdeli *otsu* bitkilerdir. Birçok otsu bitki tek yıllıktır fakat iki yıllık veya çok yıllıkları da mevcuttur.

Birçok ilaç bitkilerden yapılmaktadır. Örneğin, kinin kınakına ağacının dış kabuğundan, dijital yüksükotundan gelmektedir.

Sentetikler fabrika üretiminde büyük ölçüde etkin olmalarına rağmen, keten (*Linaceae* ailesinden) ve pamuk gibi doğal fiberler bugün yaygın olarak giyim, perde, döşeme vb. için kullanılmaktadır.

Bitkilerin dekoratif kullanımı ağaçlar, çiçekler ve çalıların büyük ölçüde kullanıldığı geniş mekan düzenlemelerinden başlayarak, vazoda basit çiçek süslemelerine kadar değişmektedir.

Mobilya yapımı ve inşası için kereste kullanılmaktadır ve kerestenin alternatif enerji kaynağı olarak kullanımı yeni on yılda dengesiz benzin fiyatlarına bağlı olarak Amerika'da tekrar başlamıştır. Birçok ülkedeki tek enerji kaynağıdır (geniş ölçekli ormansızlaştırmaya sebep olan bu durum aslında tahrip edici erozyon ve sele de neden olmaktadır). Kömürün kendisi bir bitki ürünüdür- antik ağaçlar ve ilkel vasküler bitkilerden (trakeofitler) elde edilir.

Binlerce endüstriyel kimyasal, bitki dünyasından elde edilmektedir- birkaç örnek vermek gerekirse plastikler, terebentin, tanen ve lastik (Genelde sentetik olarak üretilmesine rağmen, kauçuk, orijinal olarak kauçuk ağacından elde edilmektedir).

31.5 Yeşil Devrim

İkinci Dünya Savaşının sonuna doğru, Rockefeller Vakfı tarafından desteklenen Norman Borlaug, yüksek ürün sağlayan bodur varyetelerden çeşitli çayır otu bitki tanelerinin gelişiini için birçok genetik çalışma dizisine başlamıştır. Sonuç olarak bu çalışma Birleşmiş Milletlerin Gıda ve Tarım Organizasyonu sayesinde genişlemiştir. Buğday ve pirincin özel varyeteleri kıtlık tehdidi altındaki gelişmekte olan ülkelere gönderilmiştir. Bu tarımsal ürün suşlarının yoğun bir biçimde kültüre alınması, bu bölgelerdeki gıda üretimini büyük ölçüde artırmıştır. Böylece bu başarılı program *yeşil devrim* olarak adlandırılmıştır. Yeşil devrimin ardından Asya'nın bir kısmında gıda üretimi dörde katlanmıştır.

Büyük taneler ihtiva eden suşların yetiştirilmesi için gübrenin çokça uygulanması ve gelişiminin desteklenmesi gerekmektedir. Bu gübreler genel olarak petrolün işlenmesinden elde edilmektedir. Pestisitler de büyük ölçüde kullanılmaktadır. Çiftçiler aşırı miktarda DDT ve benzer klorlu hidrokarbon pestisitleri kullanmaz ise, ürünler büyüme veya hasat sonrası, silo ve saklama alanlarında depo halindeyken böcekten çok miktarda zarar görmektedir. Yeşil devrimin başarıya ulaşması makine, kimya ve insan kaynaklarının hepsinin seferber olmasını içermektedir (bk. Problem 31.7'e yeşil devrim ile oluşan eksiklikler için).

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

31.1. Bütün bitkilerin Chlorophyta (yeşil algler)'dan gelmesinin kanıtı nedir?

Tüm bitkiler ve yeşil algler klorofil *a* ve klorofil *b*'nin her ikisine de sahiptirler. Ayrıca önemli bir yardımcı fotosentetik pigment olan β –karoten içerirler. Hemen hemen birçok durumda, nişasta birincil depo karbonhidratıdır. Mantarlardan farklı olarak yeşil algler ve bitkilerin, diğer bazı bitkilerde hücre duvarında farklı maddeler bulunmasına rağmen, hücre duvarları selülozdan oluşmaktadır.

Biyokimyasal benzerliklerin tamamlanması sitokinezin ortak özelliğidir. Hücre plakası, bölünen hücrenin ortasında oluşur ve sonunda sitoplazmayı iki bölmeye ayırır. Bunun gibi önemli özellikler farklı nesiller arasında bağımsız olarak oluşmaya meyilli değildir. Ayrıca ikisinin de kloroplastı ortak olarak yığın grana yapısı gösterir.

31.2. Karasal habitatlara geçişte, bütün bitkiler, yüzeylerinde su geçirmeyen mumsu kütikül geliştirmiştir. Bu durum ardından bitkiler, çevre ile su buharı veya diğer gazların değişimini nasıl sağlarlar?

Bütün bitkilerin yüzeyleri etrafı saran çevreye açılacak şekilde konumlanmış porlardan oluşmaktadır ve bu, gaz alışverişine izin verir. Biryofitlerde bu porlar kuruma tehlikesine sebep olacak şekilde daima açıktır. Onların bu özelliği, kamçılı spermlerin arkegonyumda yumurtaya doğru yüzmeleri ve sadece nemli çevrelerde büyümelerini gerektirir.

Vasküler bitkilerde (trakeofitlerde) porlar, periyodik olarak açılıp kapanan bekçi hücreler tarafından çevrelenen *stoma* lardır. Fotosentetik aktivitenin yüksek olduğu zamanlarda, bekçi hücreleri şekerin birikimi sonucu gergin hale gelir ve stomalar açık kalmaya devam eder. Bu da oksijen (bitkinin ihtiyacından daha fazla olduğunda) dışarıya salınırken, CO_2 ve diğer gazların girişini sağlar. Geceleri, çok az fotosentetik aktivite olduğunda, bekçi hücreleri gevşek hale geçer ve stoma açıklığı kapanır. Açılan ve kapanan stomaların bu esnekliği, eğreltiler ve tohumlu bitkilerde kurak karasal koşullara adapte olmak için önemli bir faktördür.

31.3. Biryofitler trakeofitlere (vasküler bitkiler) kıyasla birçok özelliklerini kaybetmiş olmalarına rağmen kurak koşullarda hayatta kalmayı nasıl başarmaktadırlar?

Kara yosunları sadece nemli bölgelerde yaşayabilirler ve yeryüzünün kurak alanlarında yayılış gösteremezler. Genellikle oldukça kısadırlar dolayısıyla havada kuruma ihtimalini en aza indirgerler. Diğer bitkiler gibi, su kaybını azaltan suda çözünmeyen kütiküle sahiptirler. Ancak yüzeyde dağınık halde bulunan porlar açıktır ve havada bulunan nemden suyun

emilimi sağlamak için bir araç olarak görev yaparlar. Birçok kara yosununda baskın gametofit, suyun emilimi ve suya tutunmada sünger benzeri bir özellik göstermektedir.

Biryofitler gerçek kök, gövde ve yapraklardan yoksun olmalarına rağmen, bu organların (vasküler bitkilerde bulunan) fonksiyonunu sağlayacak gelişmemiş yapılara sahiptirler. Rizoitler tüy benzeri, tek hücreli, gametofitleri toprağa bağlayan yapılardır. Su emiliminde de küçük de olsa rol oynayabilirler.

Karayosunlarındaki yaprak benzeri yapılar ve ciğerotlarındaki loblar klorofil içermektedir ve bunlar yüksek yapılı bitkilerde görülen bağımsızlığın bir kısmını sağlayan temel fotosentetik kısımlardır. Biryofitlerin bu kalın vücudu (tallus) bitkiye destek sağlamaktadır ve besin depolama bölgeleri de olabilirler. Sporofitler yukarıya doğru büyüme eğilimi gösterirler fakat gametofit üzerinde veya içinde bağımlı bir yapı olarak kaldıkları için besin, su ve korunaklı büyüme bölgesi gibi ayrı ihtiyaçları yoktur.

31.4. Adaptasyon ve karasal çevre açısından gimnospermleri ve eğreltileri karşılaştırınız.

Eğreltiler ve gimnospermler vasküler bitkilerin *(Trakeofitler)* üyeleridir. Su, mineral ve organik bileşenlerin kök, gövde ve yapraklardan taşınma kapasitesine sahip vasküler bitkilerdir. Bu tabii ki sadece eğrelti sporofitleri için geçerlidir. Serbest halde bulunan gametofitler, bir biryofitin olabileceği kadar karasal uyumlarında sınırlanmışlardır. Gimnospermlerde serbest yaşayan gametofit yoktur. Bunun yerine, gametofit sporofitler içerisinde korunmuş olarak kalır. Sert dış kabuğu ve iç besin kaynağı ile kanatlı tohum yapısının oluşumu karasal varoluşa adaptasyonda gimnospermlere eğreltiler üzerinde başka bir avantaj daha sağlamaktadır. Koniferler arasında, iğne benzeri yaprakların oluşumu su kaybını önlemede büyük avantaj sağlar.

31.5. Angiospermler Gimnospermlerden nasıl ayrılmaktadırlar?

Öncelikle, angiosperm tohumları çok yeni evrimleşmiştir ve vasküler bitkilerin son derece başarılı bir bölümüdür ki, *ovaryum* denilen bir koruma halkası ile çevrilidir. Tohum içeren olgunlaşmış ovaryuma *meyve* adı verilir. Meyve sadece tohum taslağını örtmekle görevli değildir aynı zamanda tohumun yayılmasına da yardımcı olur. Meyve, uzun mesafelere göç eden ve tohumlar taşıyan hayvanlar tarafından ya yenilir ya da taşınırlar; tohumlar sonuç olarak düşürülür veya hayvanın sindirim sisteminden dışarıya atılır.

Tohum angiospermlerde biraz daha farklı oluşur. Polen tüpünden bir sperm çekirdeği diğer bir yumurta çekirdeği ile birleşerek zigotu oluşturur. İkinci sperm çekirdeği, mısır tohumlarındaki gibi önemli bir besin deposu olan triploid endospermi oluşturmak üzere iki haploit çekirdek ile gametofitlerde (embriyo kesesi) birleşir.

Gimnospermlerde, döllenme (polenin dişi üreme yapısına transferi) sadece rüzgar kaynaklı olmaktadır. Çiçekli bitkilerde ise rüzgar veya hayvanlar ile taşınabilmektedir. Döllenmede böcekler başlıca aracı olarak kabul edilmesine rağmen, son dönemdeki çalışmalar fare ve diğer küçük memelilerin özellikle tropikal bitkiler üzerinde etkili olduğunu göstermiştir.

Angiospermlerin esas modifikasyonu trakeite ek olarak odun hücresi ve lif demeti gibi özel ksilem hücrelerinin gelişmiş olmasıdır. Odun hücreleri büyük delikli uç uca eklenen sütunsal yapıda oldukları için biraz daha özellikli hücrelerdir. Bu hücrelerin iç hücresel içerikleri bozulduğu zaman, birlikte bitkide suyun akışını büyük ölçüde kolaylaştıran uzun tüpler oluşturmaktadırlar. Diğer taraftan lif demetleri destek sağlamak için tek başına işlevini yerine getirmektedir. Koniferlerde, yalnızca ksilem elemanları, trakeitler daha ilkel bir durumu temsil eder.

31.6. Tam çiçeklerde (tek bir bitkide stamen ve pistilin her ikisini de içeren çiçekler) pistil boyunun yüksek olması veya pistil ve stamenin farklı zamanlarda olgunlaşması kendi kendini döllemeyi engellemektedir. Böyle bir engelleyici mekanizmanın evrimleşmesinin nedeni sizce nedir?

Bu tarz adaptasyonlar kendi kendine döllenmenin oluşturacağı çeşitliliğin azalmasını önleyebilir.

31.7. Yeşil devrimin zayıf noktalarının bazıları nelerdir?

Öncelikle, tek bir pirinç ve buğday suşunun büyük ölçekte yetiştiriliyor olması ürünlerin belirli hastalık ve haşerelere karşı savunmasızlığını artırmaktadır. Asya ve Afrika'da geniş bölgelerde binlerce çiftçi tarafından özel bodur pirinç ve buğday varyeteleri sıkça ekilmekteydi. Belli bir suşun ortadan kalkması ile bütün milletler başlıca ürünlerinin tamamını kaybedebilirler.

Olası hayal kırıklıklarının ilk faktörü, bodur ırkların büyük tanelerinin karbonhidratça zengin fakat orantılı olarak yüksek protein ihtiva etmemesidir. Hala birçok fakir bölgede protein yoksunluğu hayatta kalmak için büyük sorundur. Kwashiorkor gibi hastalıklar genel bir kalori eksikliğinden çok özellikle protein yoksunluğunda ortaya çıkmaktadır. Daha sonraki çalışmalar protein içeriğini yükseltmiştir; özellikle lizin gibi önemli olan temel amino asitlerin araştırılmasını sağlamıştır.

Yeşil devrimin başarısı tarımın makineleşmesi ve sentetik gübre ve pestisitlerin büyük ölçüde hazırlanmasına bağlıdır. Bu tarz mekanikleşme, gelişmekte olan ülkeleri, gelişmiş ülkelerin endüstriyel kapasitesine ve bu ülkelere yaptıkları ba-

ğışlara bağlı kılmaktadır. "Sahip" olmayanların, "sahip" olan milletlere devamlı bağlılığı zorunlu ilişkilerde zaman zaman tansiyon yükseltmektedir.

1970'lerde, yakıt fiyatları keskin bir şekilde arttığında, gübre üretimindeki petrol türevi kimyasalların ulaşabilirliği kısıtlanmıştır. Birçok belli başlı petrol üreticisi politik olarak yeşil devrime bağımlı ülkeler ile birlik olmasına rağmen, etkili bir düzenleme yapılmamış ve gübreler verimli bir yetiştirme programı açısından az bulunan materyal durumunu almıştır.

Yeşil devrimin diğer bir zayıf noktası ise DDT gibi pestisitlerin tehlikeli olması ve biyosfer boyunca çok hızlı bir şekilde yayılmasının artan farkındalığıyla daha görünür hale gelmiştir. İnsanlar üzerindeki etkisi tam olarak anlaşılmamıştır fakat ekosistem üzerinde zararı oldukça açıktır. Balık kartalı gibi bazı kuş türleri, DDT'nin yumurta kabuklarının oluşumundaki etkileri sebebiyle yok olma tehlikesi altındadır. Üreme sistemindeki kalsiyum metabolizmasının engellenmesi sonucu yumurtalar kuluçkadayken kırılmaktadır. Amerika'da iç satışta DDT yasaklanmasına rağmen halen ihracat için imal edilmektedir.

Yeşil devrim, tahıl verimindeki belirgin artışta başarılı olmasına rağmen, populasyon yoğunluğu düzenlenmedikçe sadece geçici bir çözüm olarak kalır ve böylece besin kaynakları ve aç karınların ortaya çıkmasında uygun denge var olmaya devam eder. İktidardaki hükümetler daha fazla istikrar için bu tarz populasyon kontrolü programlarını ön koşul haline getirmelidirler.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

31.8. Vasküler bitkilerin hücre duvarlarını bütünleştiren, yapısal destek için gerekli olan sertliği veren madde; (*a*) tanin (*b*) kitin (*c*) lignin (*d*) nektar (*e*) hiçbiri

31.9. Chlorophyta ve bitkilerin her ikisinde de ortak olan aşağıdakilerden hangisidir? (*a*) Hücre plakası (*b*) Kloroplasttaki grana (*c*) Depo maddesi olarak nişasta (*d*) Hücre duvarlarındaki selüloz (*e*) hepsi

31.10. Arkegonyumlar .....' da (de) en az belirgindir. (*a*) karayosunları (*b*) ciğerotları (*c*) eğreltiler (*d*) koniferler (*e*) angiospermler

31.11. Hareketli, kamçılı spermler .....' de (da) bulunur. (*a*) eğreltiler (*b*) biryofitler (*c*) koniferler (*d*) *a* ve *b* (*e*) *c* ve *d*

31.12. *Marchantia*'nın tomurcuk çanaklarında bulunan tomurcuk genelde (*a*) erkek gamettir (*b*) dişi gammettir (*c*) aseksüel spordur (*d*) pollen taneleridir (*e*) indirgenmiş gametofittir

31.13. Rizoitler trakeit içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.14. Heterospori birinin erkek gametofiti, diğerinin ise dişiyi oluşturduğu iki farklı spor sınıfı üretimini (bitki ve algal türler tarafından) ifade eder.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.15. Bir eğreltinin her bir tohum kümesi birçok sporangiyum içerir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.16. Ginko'lar tek evciklidir (hermafrodit).
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31. 17. Çam yumuşak odun iken akçaağaç ve meşe sert odundur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.18. Odun hücreleri ve lif demetleri gimnospermlerde bulunan ksilem elemanlarıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.19. Çift çeneklilerin yapraklarında ağsı damarlanma varken, tek çeneklilerde paralel damarlanma vardır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.20. Angiospermlerdeki ikincil kalınlaşma genelde çift çeneklilerde görülür.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.21. Bazı çiçeklerin petallerindeki noktalı pigment yapısının özelliği böcekleri etkilemek ve hatta onları üreme yapılarına yönlendirmek işlev görebilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.22. Hem pirinç hem de buğday çift çeneklidir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.23. DDT'yi Norman Borlaug bulmuştur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.24. Biryofitlerden eğreltilere ve gimnospermlerden angiospermlere gidildikçe sporofit oluşumunun artışında baskınlık görülebilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.25. Ksilem hücreleri su taşıma işlevlerini en iyi şekilde öldükten sonra yerine getirirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

31.26. Gnetofitler (gimnospermlerin bir grubu) odunsu gövdelerinde damarlanma gösterdikleri ve dişi gametofitlerde belirli bir düşüş gösterdikleri için, angiospermlere olası bir bağlantı olarak değerlendirilirler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

31.8 *(c)*
31.9 *(e)*
31.10 *(e)*
31.11 *(d)*
31.12 *(c)*
31.13 *(b)* bunlar damarsızlardır.
31.14 *(a)*
31.15 *(a)*
31.16 *(b)*
31.17 *(a)*
31.18 *(b)* angiospermlerde evrilmiştir.
31.19 *(a)*
31.20 *(a)*
31.21 *(a)*
31.22 *(b)* her ikisi de tek çenekli otlaklardır.
31.23 *(b)*
31.24 *(a)*
31.25 *(a)*
31.26 *(a)*

BÖLÜM 32

Hayvanlar Alemi

Hayvanlar beslenme alışkanlıklarıyla nitelenen - diğer canlılarla beslenen- çok hücreli, ökaryotik organizmalardır. Hayvanların bir kısmı diğer hayvanları avlayarak beslenir ve etçil (karnivor) olarak bilinir. Diğerleri bitkilerle beslenir ve otçul (herbivor) olarak sınıflandırılır.

ÖRNEK 1 İmpala sürüsünü takip eden bir dişi aslan, sürünün en yavaş bireyini öldürür. Avını grubun diğer üyeleriyle paylaşır. Bu durumda, dişi aslan avcı, impala av olur. İmpaladan arta kalanlar akbabalar gibi leşciller tarafından tüketilebilir (bk. Bölüm 26). İmpala ot yediği için otçuldur.

İnsanlar, Omurgalılar olarak bilinen Kordalılar şubesinin bir altşubesine girer. Omurgalı hayvanlar, hayvanlar aleminin yaklaşık yüzde 5'ini oluşturur fakat insanların yaşamında belirgin bir rol oynar. Diğer tüm hayvanlar omurgasızlar olarak sınıflandırılır.

32.1 Alt Alem Parazoa: Süngerler

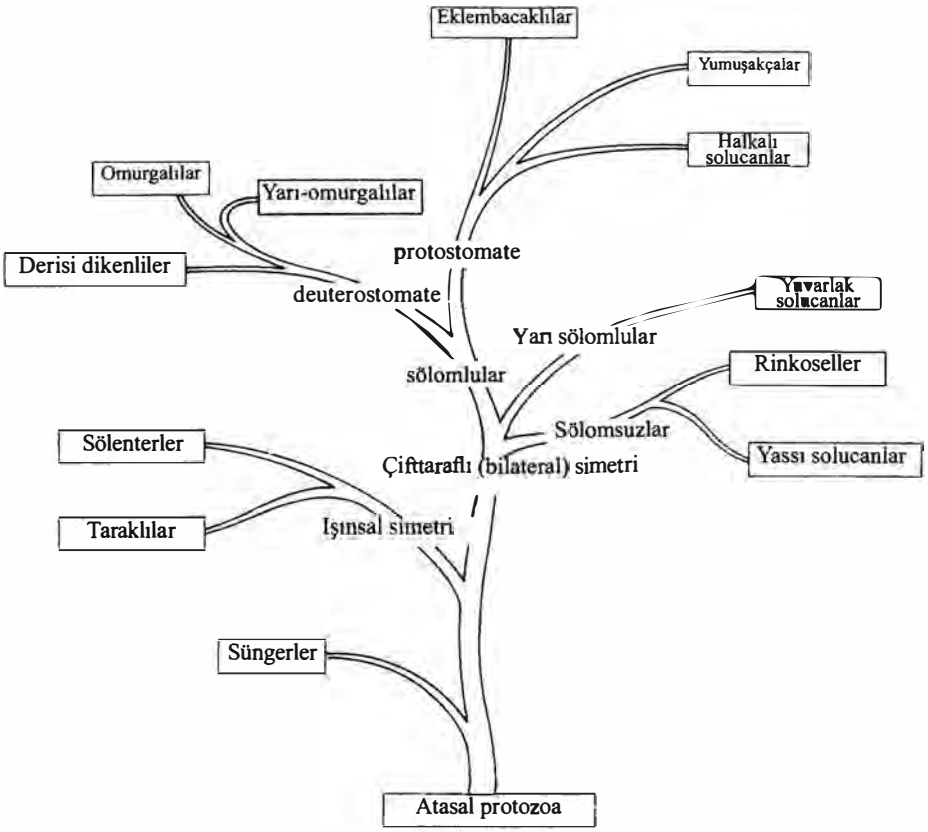
Hayvanlar alemi genellikle temel soyların evrimsel ilişkilerini yansıtacak şekilde gruplara ayrılır (Şekil 32.1). Süngerler genellike *Parazoa* olarak bilinen ayrı bir alt-aleme girerken, ayrı bir tek hücrelinin değişimiyle ortaya çıktığı düşünülen diğer bütün hayvanlar Ömetazoa alt-alemini oluşturur.

Süngerler, *Porifera* şubesine giren, yapışık (kalıcı olarak tutunmuş, bu yüzden hareketsiz), kese biçiminde canlılardır. Bu şubenin ismi, süngerlerin anatomik yapısından türetilmiştir (Şekil 32.2). Sünger yüzeyi delikli bir yapıya sahiptir. Su bu deliklerden emilir, süngerin iç boşluğunda (*spongocoel*) ilerler ve çıkış açıklığından (*osculum*) atılır. Suyun içindeki besin parçacıkları, yakalı kamçılı hücre veya *koanosit* olarak bilinen özel hücreler tarafında filtrelenir.

Süngerler çok hücreli hayvanlar olarak sınıflandırılmasına rağmen, diğer hayvan gruplarına göre daha az tümleme ve işlevsel özelleşme gösterirler. Doku organizasyonlarında eksiklikler vardır, hücreleri işlev ve yapının temel birimidir. Gövdeleri iki katmanlıdır. Bunlar, dış epidermis ve temel olarak koanositlerden oluşan iç tabakadır. *Mezohil* adı verilen jelatinimsi bölüm, bu iki tabakayı birbirinden ayırır.

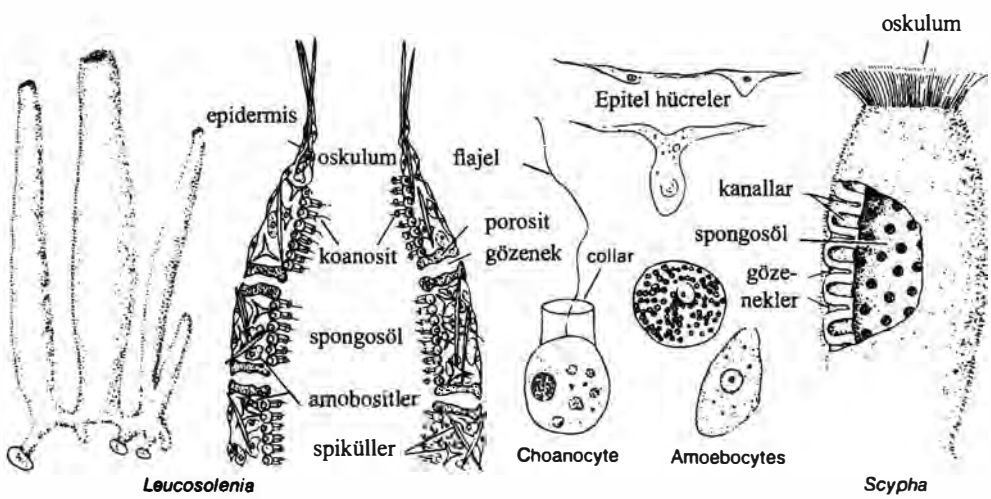
Çoğu sünger denizel olmakla beraber az sayıda türü de tatlı sularda yaşar. Boyut ve şekil olarak çok değişkenlik gösteren 10.00 türden fazla sünger türü bulunur. Bir kısmı parlak renklidir ve deniz dibinin görünümünü zenginleştirir. Etkili temizlik ürünü olarak kullanımının yanında, süngerler antibiyotik ve modifiye edildiğinde kanser kemoterapilerinde kullanılabilen bir kimyasal da üretirler. Bir ağın içerisinden geçirilerek ayrışabilirler; bireysel hücrelerin yeniden birleşip bir bütün sünger oluşturma kapasiteleri de vardır. Bu durum her bir hücrenin sahip olduğu otonominin-bağımsızlığın kanıtır.

Porifera şubesinin 4 sınıfı vardır. Bu sınıflar, *mesohil* içinde biriken inorganik spiküllerin (iğne içeren yapılar) doğası gibi özelliklere bağlı olarak ayrılır.



Şekil 32.1. Hayvanlar aleminin filogenisi.

ÖRNEK 2 *Calcerae* sınıfı kalsiyum karbonat spiküllerinden oluşan bir iskelete sahiptir. Sünger türlerinin yüzde 90'ından fazlasını kapsayan *Demospogiae*, genellikle spiküllerinde silikonlu bileşikler içerir. Sıklıkla bu spiküller spongin (sert kollajen lifler) ile de birleşebilir. Cam süngerleri (*Hexantinellida*), altı ışınlı, silisyumlu (silika içeren), cam benzeri spikülleri ile isimlendirilir. *Sclarospongiae*, yoğun bir kalsiyum karbonat ağının üzerinde silisyumlu iğneler bulundurur.



Şekil 32.2 Basit bir süngerin yapısı (Storer vd., Hyman'dan uyarlama)

32.2 Radiata: Sölenterler ve Taraklılar

Sünger seviyesinin üstünde, hayvanlar genel olarak vücut simetrisine göre ışınsal ve bilateral olmak üzere iki şekilde sınıflandırılmıştır. Işınsal simetriye sahip şubeler, Radiata, çevresinde diğer organların ışınsal bir şekilde dizildiği merkezi bir ağızdan oluşmuştur.

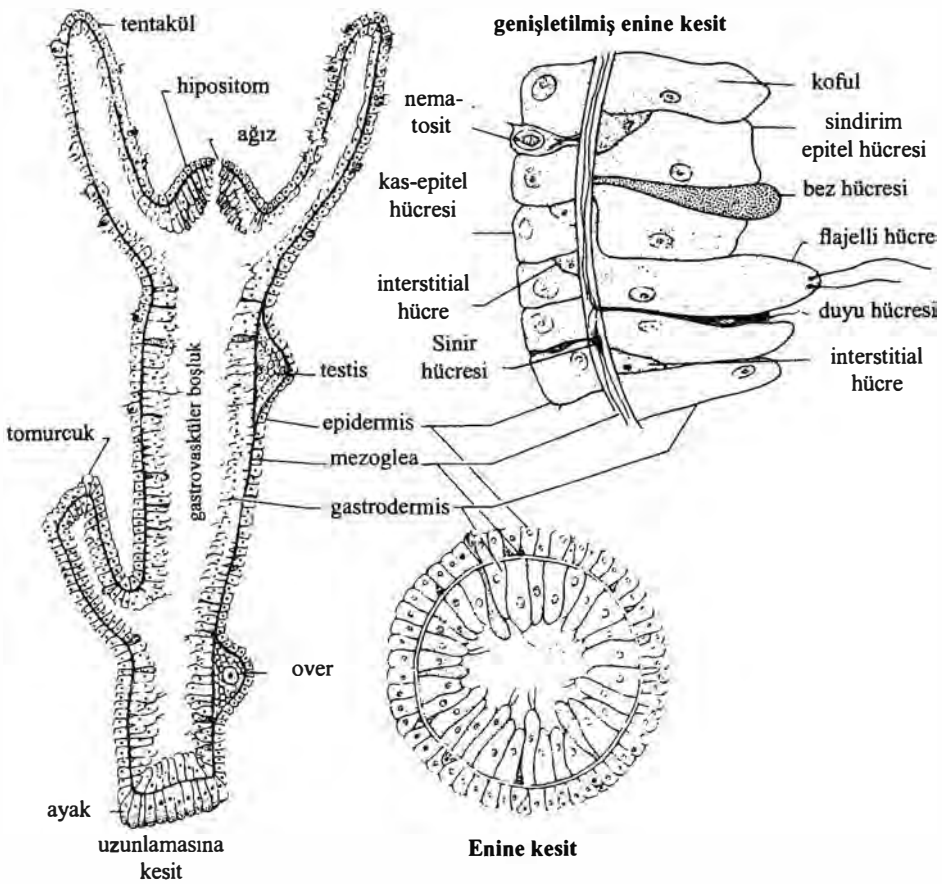
Radiata 2 şubeden oluşmuştur: *Knidara* (Sölenterler) ve *Ktenofor* (Taraklılar). Bu şubeler, her biri iki hücre tabakalı, ışınsal simetrili ve sölenteron adı verilen iç gastrovasküler boşluğa sahip bireylerden oluşur. Gastrovasküler boşluk sindirimle ilgili birim olarak görev yapar. Besin ağız yoluyla alınır ve sindirilmeyen atıklar yine ağız yoluyla atılır. Süngerler süzerek beslenen canlılardan olmakla birlikte, sölenterler ve taraklılar büyük yemek parçacıklarını içine çekebilir ve sindirilen besinleri vücutlarından atabilir.

Radiatalar doku seviyesinde organizasyon gösterir. Özelleşmiş sinir hücreleri oraganizmanın bütününe yayılabilecek bir sinir ağı oluşturur. İmpulslar sinapsların her iki hattı boyunca yolculuk ettiğinden sinir bağlantıları ve sinapslar arasındaki kutuplaşma belirgin değildir. *Epitheliomuskular* hücreler, esasen dış (ektorderm) katmandaki hücreleden türeyen, kontraktil –kasılabilen dokuları oluşturur.

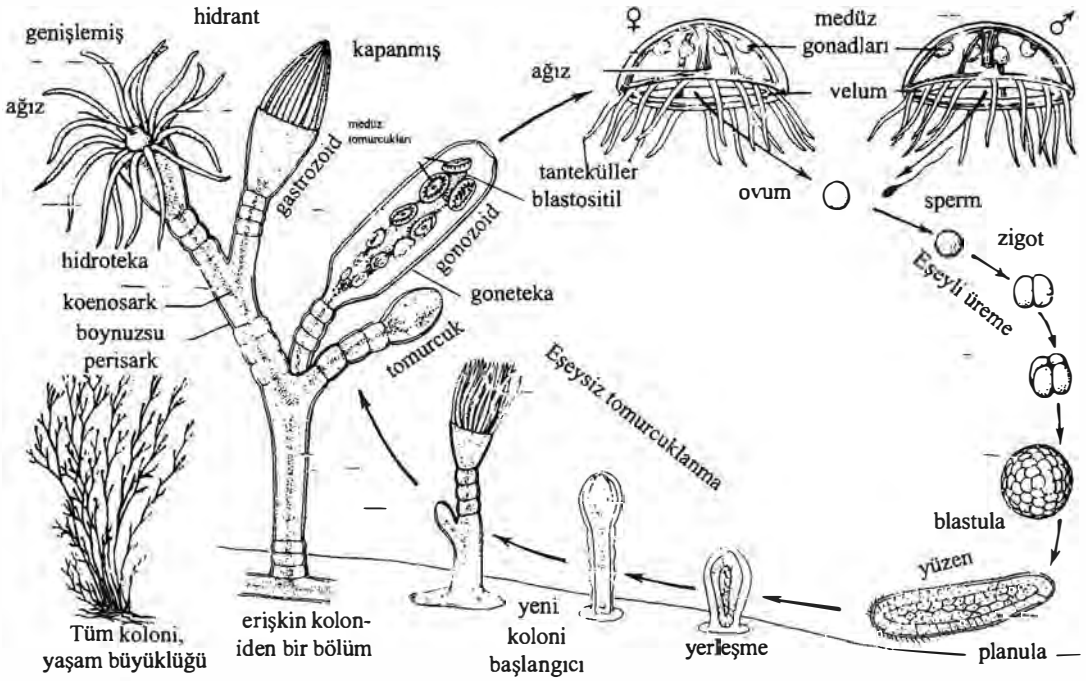
Sölenterler

Sölenterlerin çarpıcı bir özelliği, şubeye ismini veren *knidosit*lerdir. Dokunaçlardaki bu özelleşmiş hücreler ve sarılı tüp, nematosit içeren ana vücut duvarındaki bölümler bir kapsülün içine sıkışmıştır (bk. Şekil 32.3). Doğru bir şekilde uyarıldığında, *knidosit* olası avını sokacak ve kementle yakalayacak olan *nematositler*i "patlatır". Nematositler aynı zamanda sabitleme aleti olarak da fonksiyon görebilir.

Yaklaşık 10.000 *sölenter* türü 3 ana ve 1 yan sınıfa ayrılır: Hidrozoa (ör. hidralar), *Skyfozoa* (deniz anaları) ve *Antoza* (mercanlar ve deniz anemonları) ana sınıflardır, Kubozalar (deniz arıları) yan sınıftır. Hidrozoa



Şekil 32.3 Bir sölenter olan Hidra'nın vücut şeması (Strorer vd.)



Şekil 32.4 Bir Hidrozoa olan Obelia'nın *polip* ve *medüz* evreleri arasındaki döl almaşı (Storer vd., Wolcott'dan değiştirilmiştir)

hayat döngüsünün çoğu, açık biçimde tanımlanmış polip ve medüz evrelerinin dönüşümüdür (bk. Şekil 32.4). *Skfozoan* larda, medüz evresi açık şekilde ağır basar, *mezoglea* (ektoderın ve endoderm arasındaki ağsı boşluk) kalındır ve nadiren hücresel-gözeneklidir; tamamı denizde yaşar. *Antozoalar* (çiçek hayvanlar), sölenterlerin 3 sınıfının en geniş ve en çok çeşitliliğe sahip olanıdır. Tamamen medüz evresi eksiktir ve geniş, etli silindirik gövdeden oluşmuştur. llık okyanuslarda bulunan mercan resiflerinden sorumludur.

ÖRNEK 3 Çok sayıda mercan resifi, antozoanların kalkerli iskeletlerinden meydana gelmiştir. Bu sölenterler genellikle yoğun koloniler oluşturur, küçük bir bölümü ise yalnız organizmalar olarak var olur. Geçmiş yapılar yüksek ihtimalle medüz evresine girmesine karşın, tamamı poliptir. Bu poliplerden her jenerasyon öldüğünde, diğer polipler üzerlerine yeni kalker-(kalsiyum içeren) bir madde inşaat ederler. Genellikle bu iskelet kalıntıları parlak bir şekilde kaplı olup karmaşık birmotife sahiptir.

Mercan yapılanmalarının pek çoğunda, sölenter iskeletleri sadece çerçeveyi oluşturur. Resif oluşumunun önemli bir bölümü, resifin kalker bölümlerinde yaşayıp ölen diğer omurgasızlardan oluşur. Resif kominiteleri için önemli bir özellik de sölenterlerin dokularına geçen ve aynı zamanda resifin kafesi içinde bağımsız yaşayabilen alglerdir (besin kaynağı ve besin üreticileri).

3 temel resif çeşidi bulunmaktadır:

1. Kıyı resifleri, kıyışeridini çerçeveler
2. Set resifi kalınca ve kıyıdan geniş bir kanal ile ayrılmıştır
3. Atoller (mercanada) halka biçimindedir. Mercan adalarını ayırır, her biri merkezi bir lagünü çevreler

Taraklılar

Taraklılar, sölenterlere radyal simetri ve *diploblastic* (çift katmanlı) vücut planı açılarından benzerdir; ancak knidositleri eksiktir ve hayat döngüleri boyunca vücut formlarında bir değişim göstermezler (polipten medüze). *Mesoglea,* bağımsız kasılma özelliği gösteren kas hücreleri içerebilir. Şube ismini (Yunanca "taraktaşıyıcı"), gövdelerini uzunlamasına dolanan, sekiz sıra kaynaşmış kirpiksi plakalardan alır. Bu plakaların (taraklar) içindeki kirpikler, hayvanı suyun içinde ileri doğru itmek için senkronik olarak atar. Genellikle bu *deniz cevizleri* (başka bir yaygın isim) okyanus dalgalarının ve daha güçlü akıntıların pasif yolcularıdır.

Türün çoğunluğu ışık saçan canlılardır ve tamamı besinlerini dokunaçları çevreleyen yapışkan hücreler vasıtası ile yakalar.

32.3 Bilateraller: *Döterostomlar* ve *Protostomlar*

Hayvanlar aleminin kalan tüm bireyleri muhtemelen ilk olarak bilateral simetri gösteren ortak atadan gelmiştir. Bu tip simetri boy ekseninin her iki tarafında dış görünüşte (şekil ve form olarak) benzerlik içerir. Bilateral simetrili hayvanlar genellikle bir baş ya da *anterior* uç ile kuyruk ya da *posterior* uça sahiptir. Baş tarafı, yeni bir çevreye giren ilk bölüm, yakın geçmişte evrilen gruplarda duyumsal yapılanmada artan bir karmaşıklık gösterir. Tüm bilateral formlar triploplastiktir, mesoderm denilen üçüncü bir *jerm* katmanına sahiptir (bk. Bölüm 11).

Radiata seviyesinin üzerindeki tüm Ömetazoalar, gerçek sölomun varlığı ve yokluğuna göre ayrılır.

ÖRNEK 4 Yassı solucanların (*Plathyhelmintler*) ve hortumlu solucanların (*Rhynchocoela*) herhangi bir sölomları yoktur. İç jerm tabakası (endoderm) ile çevrili sindirim boşluğu tek vücut içi boşluğudur. Bu iki grup sölomsuz (acoelomates) olarak bilinir. Psödö-sölomlar endoderm ve mezoderm arasında çizgisiz bir boşluğa sahiptirler. Bunlar, Rotiferler ve Nematodları (yuvarlak solucanlar) içerir. Sölomlular gerçek sölom boşluğuna sahiptir, bu boşluk tamamen örtü dokusu (epitelyum) kaplı olan mezoderm içinde sıvı kaplı boşluktur. Yuvarlak solucanlardan daha kompleks yapıya sahip tüm hayvanlar söloma sahiptir.

Sölomlu Bilateraller hayvanlar aleminde, embriyo gelişimi bakımından yakın zamanda iki ana kola ayrılmıştır (bk. Şekil 32.1). *Deuterostomes*'larda *(İkincil ağızlılar)* blastofor anüsü oluşturur ve ağız ikincil olarak oluşturulur. İkincil ağızlı canlılar yine ışınsal simetri, belirsiz bölünme gösterirken ilkin ağızlı canlılar sipral, belirli bölünmeye yatkındır. İkincil ağızlı canlı gelişim kalıplarını gösteren ana şubeler ekinodermler ve kordatalardır; ana ilkin ağızlı canlı şubeleri yassı solucanlar, nematodlar, mollusklar, annelidler ve artropodlardır.

İkincil ağızlı canlılar ve ilkin ağızlı canlılar aynı zamanda mezodermin kökeni ve sölom boşluğunun yapılanması bakımından da ayrılır. İkincil ağızlı canlılarda, mesoderm *arkerteron(ilk bağırsak çatısı)daki* endodermden meydana gelir; ilkin ağızlı canlılarda ise mesoderm gelişimin başlangıcında belirlenen tek bir hücreden ortaya çıkmıştır. Aynı zamanda ikincil ağızlı canlılarda, sölom bağırsağın dışa doğru cepleşmesinden oluşmuştur. Mesoderm hücrelerinin yaptığı bu çıkıntı blastosele doğru genişler ve sıkıştırır, çukur merkezi sölom boşluğu olan ayrı bir mezoderm "iç tübü" oluşturur. İlkin ağızlı canlılarda, tek bir mesoderm hücresi mide etrafında tek parça bir hücre çemberini meydana getirir. Bu tek parça kümedeki içsel bir bölünüş sölomu meydana getirir. Bu iki sölom üretme yöntemi aynı sonucu verir.

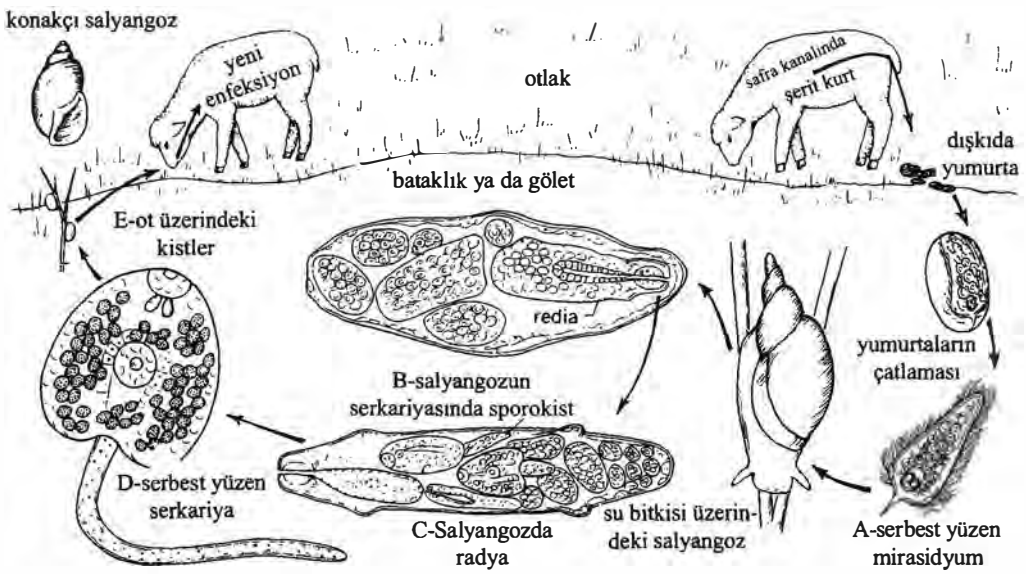
Sölom bir organizmaya pek çok fayda sağlar. Mide ile diğer iç organları vücut duvarından ayırarak vücudun bu iki kesiminin bağımsız hareketine izin verir. Böylece, sölom içine doğru olan peristaltik-sağınımlı hareketler vücut duvarındaki kasların lokomotif kasılmalarıyla birbirini engellemez. Sölom sıvısı aynı zamanda vücut duvarında hareket sağlayan kaslara karşı hidrostatik iskelet olarak hizmet edebilir. En son olarak, *peritoneum* gibi sölom zarları iç organlar için çift katmanlı plaka desteği sağlar.

32.4 Sölomsuz Canlılar

Yassı Solucanlar (Plathelmintler)

Yasslı solucanlar triploblastik hayvanların en basitleridir ancak doku seviyesinde kompleksik/yapılanma içeren sölenter ve taraklılara kıyasla organ seviyesinde yapılanma gösterir. Kökenleri açık değildir. 15.000 civarında tür, 4 ayrı sınıfa dahil edilmiştir.

Turburella tek bağımsız yaşayan yassı solucan sınıfıdır. İsmi güçlü bir şekilde atan sillerinin sucul habitatlarında bulanıklık (türbulans) yaratmasından gelir. Küçük, yaşayan organizmalarla beslenir ya da büyük ölü hayvanları yakalar. Sindirim boşlukları dallanmıştır ve yassı solucanın vücudu boyunca uzanır. Hatırı sayılır



Şekil 32.5 Fasciota hepatica, koyun karaciğer emici kurdunun, hayat döngüsü

bir miktarda besin depoladıkları için *turbellarianlar* uzun açlık-kıtlık dönemleri boyunca hayatta kalabilir. Gaz ve çözünen dolaşımı oldukça sınırlıdır.

ÖRNEK 5 Planarya tipik bir turbellariandır. "Sınıf arkadaşlarının" çoğu denizelken, yassı solucanlar tatlısuda yaşar. Dolaşım sistemi eksik olduğundan, planaryalar görece uzun ve yassıdır. Bu morfoloji yassı solucanın çoğu hücresine çevresi ile iletişim kurması olanağını sağlar ve böylece gaz ve çözünen değişimi rahatlıkla gerçekleşir. Planaryalar vücutlarındaki kirpiksi yapıların- atması ve kayma hareketlerini üretilebilmesi için vücudun dalgalanması ile hareket eder

Yassı solucanların diğer üç sınıfının tamamı parazitiktir. *Monojen*ler hayat döngülerinde basit evrelere sahiptir. Hermafroditlerdir ancak nadiren kendilerini döllerler. *Trematodlar* (yaprak solucanları) yüksek karmaşıklık seviyesine sahip parazitlerdir. Genelde bir tanesi mollusk olmak üzere 4 ara konağa kadar sahip olabilirler (bk. Şekil 32.5).

ÖRNEK 6 Çin karaciğer yaprak solucanı-emici kurdu, *Clonorchis sinensis*, pek çok Asya ülkesindeki temel parazitlerdendir. Erişkin solucanlar insanların ve diğer memeli konakların karaciğerinde ve safra kanallarında yaşar. Çok sayıda yumurta konağın dışına çıkar ve tatlı su salyongozu tarafından yenilmelidir. Biçim değiştirdikten sonra, aktif yüzücü *cercaria*, tatlı su balığı veya kabuklu hayvana yuva yapar ve orada *metacercia* olarak var olur. Bu ikinci ara konak, daha büyük bir etçil tarafından yenildiğinde, etçile kapsüllü *metacercatia* olarak geçer. *Metacercaria* erişkin solucanlar olur ve döngüsünü tamamlar.

200 milyondan fazla Asyalı *schistosome* adı verilen bir kan solucanından muzdariptir. *Schistosomiasis* denilen parazitik hastalık insan ve salyongoz olarak sadece 2 konağı içerir. Bu parazitik hastalığın etkileri kronik yorgunluk, diğer hastalıklara karşı düşen direnç ve genel kırgınlıktır.

Tenyalar (Cestoda) yassı solucanların dördüncü sınıfıdır. *Scoleks* isimli, çengel veya erişkin hayatının büyük bölümünü geçireceği incebağırsağa tutunacak benzer bir tutunma aracına sahip, bir kafadan oluşur. Kafanın gerisinde *proglottid* adı verilen tekrarlanan sektörler vardır. Her proglottid dişi ve erkek üreme yapıları içerir. Tenyalar sindirim sistemine sahip olmadıkları için ve ancak sinir sistemine benzeyen az gelişmişlikte yapılara sahip olduğu için proglotidlerde başka yapı çok azdır. Tenyalar, uzun proglottin şeritleri ile parazit yapıya son derece uygundurlar.

Rhynchocoela (şeritli kurtlar) şubesi elemanları *yassı solucanlara* benzer ancak avlarını yakalamaya yarayan uzayabilir *proboskisleri* (burun) vardır; bu yüzden hortumlu solucanlar adı verilir. Bazı durumlarda

burun ucunda zehir enjekte edecek iğne gibi davranan stiletler (küçük mızrak) bulunur. Yassı solucanlardan daha karmaşıklardır, anüs ve kısmen gelişmiş dolaşım sistemleri bulunur.

32.5 Yalancı-sölomlular: Rotiferler ve Nematodlar

Rotifer ve Nematodlar yalancı-söloma sahiptir. Rotiferler ince yapılıdır ve çok hücreliliğine rağmen büyük amiplerden küçük olabilirler. İsimleri ("çarklılar") ağızlarını çevreleyen *korona* adı verilen atan kirpik kabartısından gelir. Rotiferler, erişkin bireylerin tamamı sabit sayıda zigotik hücre bölünmesi sonucu sabit sayıda hücre içerdiği için embriyologların özel ilgi alanına girer. Aynı zamanda döllenmemiş ancak diploid, yumurtaların düzenli olarak yeni nesil ürettiği, kendiliğinden üremeninin (partenojenez), pek çok çeşidini gösterirler. Bazı durumlarda popülasyon, sadece dişileri içerir. Diğer gruplar karınca ve arılardakine benzer bir işlemle kendiliğinden üreme yoluyla haploid erkekler geliştiren haploid yumurtalar üretir. Sperm ve yumurta zigotu oluşturmak için birleştiğinde, döllenmiş yumurtalar genellikle kalın kabuklu olup kötü dış koşullara dayanıklıdır. Sulama kanallarında ya da boşalma deliklerinde yaşayan Rotiferler, ortamları kuruduğunda kuraklığa uzun süre dayanıklı, aktif olmayan hale geçer ve su tekrar kullanılabilir olana kadar yıllarca yaşayabilir.

Pek çok küçük yalancı-sölomlular şubesi mevcuttur. Hermafrodit Silli karınlılar (*Gastrotricha)* ve üst derinin dış tabakasına esas itibariyle sıkışmış iğneli Hareketli burunlular (Kinorhyncha) içerir.

Nematodlar (yuvarlak solucanlar) tüm şubelerin içinde birey sayısı açısından en kalabalığıdır. Bu solucanların büyük bölümü, karakteristik konik uçlarıyla, serbest yaşayan canlılardır; ancak çengelsolucan, *trikinosis* ve *elephantiasis* gibi hastalıklar parazit halkalı solucanlardan kaynaklanmaktadır.

32.6 Protostom (İlkin Ağızlı) Sölomlular

Annelid, *mollusk* ve *artropodlar* 3 ana protostom şubesidir ve ortak evrimsel ayrılmaya sahip olması muhtemeldir. Artropodlar ve mollusklarn büyük bölümü arterler ve damarlar arasında kalan büyük boşlukların (*hemosöller*) olduğu açık dolaşım sistemine sahiptir. Annelidler taşınım sistemi boyunca çevrelenmiş damarların (arter, kılcal damar, toplar damar) kollara ayrıldığı kapalı dolaşım sistemi gösterirler.

Annelidler (Halkalı solucanlar)

Annelid şubesi (Latince "halkalılar") gövdesi segmentlere (metamerler) bölünen solucanlardan oluşur. Bu bölümleme dışarıdan belirgin olmakla birlikte solucanın içerisinde de zar (septa) şeklinde mevcuttur. Artropodlarda ve kordalılarda bulunan metamerizmin annelidlerle ilişkili olduğu düşünülmektedir.

ÖRNEK 7 Tipik bir karasal halkalı solucan olan toprak solucanlarında, vücudun tümü birbirlerine benzeyen segmentlere (bölümlere) ayrılmıştır. Her segment, solucanı bağlayan ve hareket ettiren dört çift dış uzantıya (kıl) sahiptir. Solucan içerisinde segmentasyon boşaltım tüplerinin ve açıklıklarının her bölümde tekrar etmesiyle devam eder. Ancak sindirim sistemi segmentli değildir.

Yaklaşık olarak 12.000 annelid türü karasal, denizel ve tatlısu habitatlarında yaşar. Üç sınıf vardır:

- *Poliket*ler (çok sayıda kıl) kıllı solucanlardır, genellikle sahil kenarlarında bulunur. Genellikle ayrı cinsiyetler bulunur. Her segmentten, hareketi ve solunum yüzeyi sağlayan *parapodia* adı verilen etli yüzgeç çifti çıkar.
- *Oligoket* (az kıllı) ağırlıklı olarak karasaldır ancak az miktarda denizel ve tatlısu formu bulunmaktadır. Hermafroditlerdir ve genellikle bir çift solucan iki dölleme olayının gerçekleşmesi için çiftleşir. Nemli ortamlarda yaşarlar, gaz alış-verişi vücut yüzeyinden gerçekleştiği için gazların çözünmüş olmasına ihtiyaç duyar. Yer solucanı (Lumbricus) sınıfının temel örneğidir.
- *Hirundinea* sülüklerdir. Her iki ucunda emme organı bulunan nispeten küçük, basık, konik solucanlardır. Pek çoğu

omurgasız ve omurgalı hayvanlar üzerinde parazit olarak yaşar. Canlılara ön emici organı ile yapışır ve kan veya diğer vücut sıvılarını emerler. Hermafroditlerdir.

Mollusklar (Yumuşakçalar)

Mollusca ("yumuşak gövdeli") şubesi yedi değişik sınıftan oluşur. Bu sınıfları tanımlayan şekil ve yaşam tarzında büyük çeşitlilik vardır. Çoğunluğu kabuklu olmakla birlikte, bazıları evrimleri sırasında kireçli kabuklarını kaybetmişlerdir. Bivalvia (midye ve istiridye) hariç tüm sınıflar, *radula* adı verilen uzanabilir kaba bir dile sahiptir. Genelde bu yassı yapının yanında dizili güçlü dişler, radula besin yüklü bölgeye uzanıp geri geldiğinde testere görevi görür. Radulası olan başka şube olmaması, yumuşakcaların ortak ataya sahip olduğunu açıkca göstermektedir. Mevcut yedi sınıftan dördünü inceleyeğiz.

Adını sırt yüzeyindeki çok sayıda (aslında sekiz) kabuktan alan *Polyplacophora*, *kitonlarla* temsil edilmektedir. Çitonlar, mollusklar arasında küçük bir grup olsalar da, tüm mollusklarının öngörülen atasına güçlü bir benzerlik gösterir. Neredeyse tüm yumuşakçalarda bulunan üç ana bölge: yassı ve güçlü kaslı ayak, kabuk ve ayağın yanısıra iç organların sırtını kapatan manto şeklindedir (bk. Şekil 32.6). Kabuklu yumuşakçalarda manto, kabuğu oluşturmaktadır. Mantoyla ayak arasında yer alan manto boşluğu, çoğunlukla ayaktan çıkan yaprakvari kapakçıklar olan solungaçları muhafaza eder.

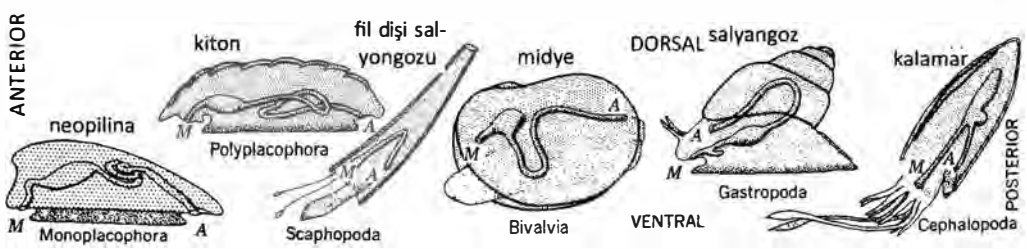
Gastropoda; salyangoz, deniz salyangozu, büyük deniz kabuğu ve sümüklü böceklerdir (kabuksuz gastropoda). 75 bin türle, en büyük ve çeşitli yumuşakça grubunu oluştururlar. Kabukları sıklıkla kompleks, hatta süslüdür ve normalde hayvan bütünüyle kabuğun korumasına çekilebilir.

Bivalvia sınıfına midye, deniz tarağı, istridye gibi deniz ürünlerini kapsamaktadır. Orta sırt çizgisinde birleşen birbirini tamamlayıcı iki kabuktan oluşurlar. Güçlü kaslar (addüktör) kabukları sıkıca birleştirir. Bu kaslar gevşediğinde takoz şeklindeki ayak çıkabilir ve çift kabuklu yumuşakça hareket edebilir veya zemine tutunabilir. Hemen hemen tüm çift kabuklu yumuşakçalar süzücülerdir (süzerek beslenici) ve irileşen solungaçlarını hem solunum hem beslenme için kullanırlar. Ayrı cinsiyet vardır; yumurtalar genelde döllenir ve hatta ilk aşamalarında dişinin dokularında gelişebilir.

Tüm mollusklar arasında en özelleşmiş ve gelişmişleri *Cephalopoda* (Kafadan bacaklılar) olabilir. Hemen hemen hiç bir örnekte tam bir kabuk yoktur.

Örnek 8: Mevcut kafadan bacaklılar arasında sadece odalı nautilus'un bütün bir kabuğu vardır. Bedeni temelde kalamar veya ahtapotu andırır; ancak çok süslü, çizgili bir kabukta ikamet eder. Kabuğun büyük kısmının işlevi bütün hayvanı yüzer durumda tutmaktır ve bazı zoologlara göre bu, evrimde kabuğunu kaybeden diğer kafadan bacaklı soylarınca da izlenen süreçtir.

Cephalopodların sinir sistemleri çok gelişmiştir ve kalamarlar başta olmak üzere, çok hızlı hareket etme yetenekleri bulunmaktadır. Genelde etobur olup, çok hassas görüntü veren kamera tipi gözler dahil, avlanmaya yönelik çok sayıda adaptasyon mevuttur. Kapalı dolaşım sistemleri nedeniyle yumuşakçalar arasında istisnai konumdadırlar. Bazı dev kalamarların ağırlığı 500 kg'a ulaşmaktadır.



Şekil 32.6 Çeşitli yumuşakça vücut şemaları M=ağız, A=anüs (Storer *vd.*)

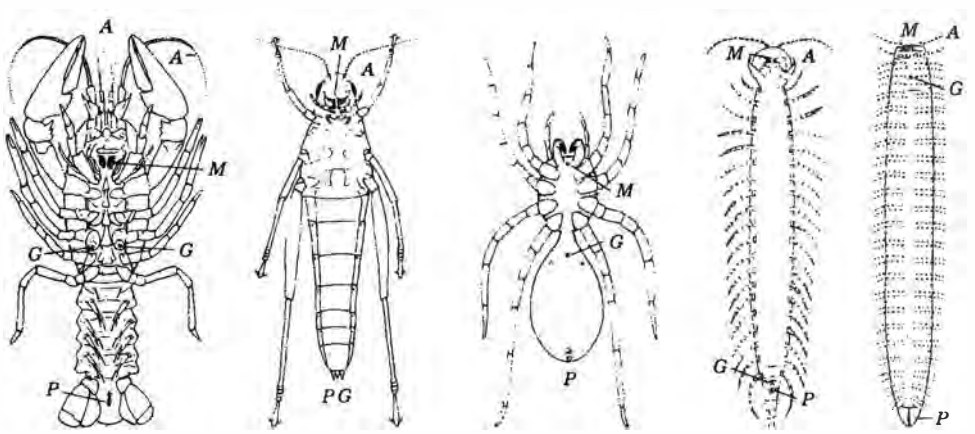
Eklembacaklılar (Arthropoda)

Eklembecaklılar, sayı, tür çeşitliliği ve biyosfer üzerindeki dağılımları düşünüldüğünde tüm hayvan şubelerinden daha başarılıdır. Eklembacaklıların 5 sınıfı bir milyonun üzerinde tür barındırır ve birçok yeni tür keşfedilmeye devam etmektedir. Eklembacaklıların vücudu, genellikle kitin içeren kütikilden oluşan kalın ve koruyucu bir *dış iskelet*le (exoskeleton) kaplanmıştır. Vücut genellikle halkalı solucanlarda (annelids) olduğu gibi segmentlidir ve bu segmentler çeşitli tiplerde vücut uzantılarına dönüşür.

ÖRNEK 9 Kabuklular ve böcekler arasında en uç vücut uzantısı anteni (hassas duyumsal kıllar) oluşturur ve bunu yanlamasına hareket edebilen *çeneler* takip eder (mandible). Bu gruplar *mandibulatlar* (mandibulates) olarak sınıflandırılır. Araknidlerde ve atnalı yengeçlerinde anten ve mandibullar gelişmemiştir. Bunun yerine, en uç vücut uzantısı çifti keliser (chelicerae) olarak bilinen *etli kıskaçlar* gelişmiştir. Bu eklembacaklılar *keliserliler* (chelicerates) olarak bilinir ve dört çift bacakları vardır.

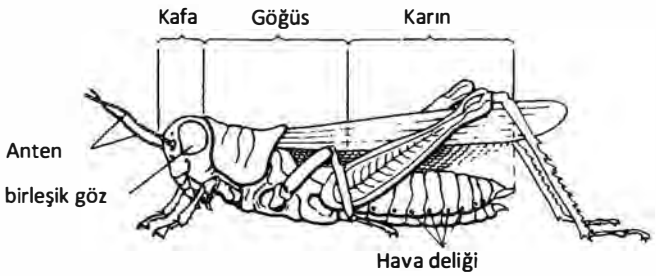
Çoğu eklembacaklının, sıkıca dizilmiş *ommatid* olarak bilinen birimlerden oluşan güçlü birleşik gözleri vardır. Her birimin, görüntü elde etmek için kendi lensi ve retinal ekranı vardır. Eklembacaklılarda sölom oldukça azalmıştır. Bu durum yumuşakçalar için de geçerlidir fakat çoğu zoolog eklembacaklıların halkalı solucanlara, yumuşakçalardan daha yakın akraba olduğunu düşünür. Eklembacaklıların beş büyük sınıfı vardır.

- *Araknidler* (Arachinida) örümcekleri, akarları, keneleri, akrepleri ve çayırsineklerini içerir (bk. Şekil 32.7). Çoğunlukla karasal olduklarından, trake (bk. Bölüm 20) veya kitap akciğeri olarak bilinen yaprak görünümlü hassas levhalar aracılığıyla solunum yaparlar. Bazıları avlarını zehirler. Örümcekler avlarını yakalamak için ağ örer. Ağ oluşturmak türe özgüdür ve genetik olarak kontrol edilir.
- *Kabuklular* (Crustacea) çoğunlukla denizel veya sucul formları içerir, solunum için solungaçlarını kullanırlar. Bu sınıf ıstakozları, karidesleri, yengeçleri ve midyeleri içerir; hepsinin kafalarının üzerinde iki çift anten (duyu uzantıları) vardır. Bazı kabuklularda ikinci anten çifti savunma için veya hatta besin elde etmek için bile kullanılabilir. Istakoz ve karides gibi bazı büyük kabuklular *dekapodlar* (decapods) olarak bilinir. Daha küçük kabuklular *izopodları* (isopods) oluşturur ve çok küçük *kopepodlar* (copepods) göllerdeki ve okyanuslardaki plankton komunitelerinin içerisinde yer alır.
- *Binayaklılar* (Diplopoda) çoğunlukla belirgin olarak segmentli milipedlerden (milipedes) oluşur. Bu sınıf herbivordur ve tamamen karasaldır. Her vücut segmentinde bir çift bacak vardır ve vücuda büyük oranda destek sağlar.
- *Çıyangiller* (Chilopoda) *sentipedleri* (centipedes) içerir. Bu sınıf tamamen karnivordur ve özellikle hızlı hareket etmeye adapte olmuşlardır. Bununla beraber, kurumaya karşı çok hassastırlar. Çıyangiller ve binayaklılar kırkayakgilleri (Myriopoda) oluşturur.



Kerevit Kabuklular | Çekirge Böcekler | Örümcek Araknidler | Çıyan Çıyangiller | Kırkayak Binayaklılar

Şekil 32.7 Eklembacaklıların beş temel sınıfının temsili gösterimi (Stroer vd.).



Şekil 32.8 Bir çekirgenin 3 kısımı.

- *Böcekler* (Insecta) sınıfı diğer tüm hayvan ların toplamından daha fazla tür barındırır. Denizlerde nadir olarak bulunmalarına rağmen, karasal ekosistemlerde bulunan en başarılı canlılardır. Ayrıca sulak bölgelerde ve havada da bolca bulunurlar. 25 böcek takımından fazlası büyük olasılıkla adaptasyon yeteneğini göreceli olarak boyutlarının küçük olmasına, kanatlarının olmasına, keskin birleşik gözlerine, metamorfoz geçirme özelliklerine ve bazı durumlarda karmaşık bir sosyal sistemlerinin olmasına borçludur.

Çoğu böceğin vücudu, Gaul gibi açıkça kafa, göğüs ve karın olmak üzere üç bölmelidir (bk. Şekil 32.8). Kafa kısmı özellikle karmaşıktır, hassasça duyusal ve mekanik parçalarla bütünleşik halde birçok ayrı kısımdan oluşur.

Cinsiyetler ayrıdır ve döllenme hemen her zaman çiftleşme sırasında, erkek organın dişi organa yerleşmesiyle gerçekleşir. Böcekler, bitkiler için çok değerli polinatörlerdir ancak ekinlere de zarar verirler ve hastalıkların yayılmasına da aracı olabilirler. Böcekler konusunda uzmanlaşmış biyologlara *entomolog* denir.

32.7 Deuterostom (İkincil Ağızlı) Sölomlular

Kordalılar (Choredata) ve *Derisidikenliler* (Echinodermata) deuterostom grubunun iki büyük şubesidir. İki şubede de sölom bulunur.

Derisidikenliler

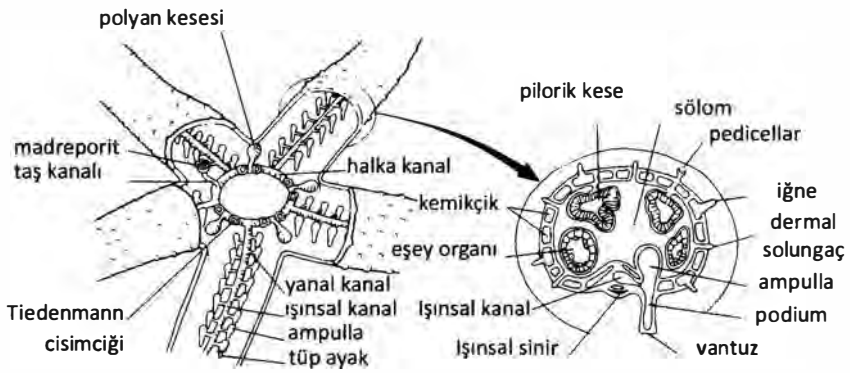
Ergin derisidikenliler genellikle ikincil ışınsal simetri gösterirler ancak bu şubenin embriyoları veya larva formları, bilateral simetri gösteren kordalılara benzer şekilde metamorfoza uğrar. Altı derisidikenli sınıfı mevcuttur. Hepsi denizeldir ve yaygın bir temel yapıyı paylaşırlar (bk. Şekil 32.9). Beş ışınsal kol tarafından çevrili *merkezi diskler*i vardır. Bir tüp ayak sistemi, ışınsal kanallardan her bir kola yayılır. Diskin içinde bulunan bir halka kanal, bu kapalı *su-damar sistemi*nin göbeğindedir. Bu sistem, hareket, boşaltım ve solunum işlemlerini yerine getirir.

Kordalılar

Omurgasız kordalılar iki altşubeden oluşur: Okyanus diplerinde yaşayan *Gömlekliler* (Urochordata) ve *Kafası Kordalılar* (Cephalochordata).
Omurgalılarla beraber, tüm kordalılarda bulunan üç temel özelliği paylaşırlar:

1. Notokord veya esnek ama sağlam lifli doku içeren yapı;
2. Ektodermden oluşan boş bir sırt sinir şeridi; ve
3. Yutaktaki solungaç yarıkları.

Altşube omurgalıların belirli özellikleri, omuriliği ve beyini koruyan iskelet bir omurga ve kafatasının olması; ileri düzeyde sefalizasyon (sinir sisteminin ön ucunun özelleşmiş duyu organlarıyla beraber karmaşık bir beyin olarak özelleşmesi); ve gelişme sırasında kasların somitler şeklinde segmentleşmesidir.



Şekil 32.9 Bir derisidikenlinin yapısı.

Yaşayan yedi omurgalı sınıfının üçünü balıklar oluşturur. Kalan dört grup, iki çift bacağa sahip olduklarından, tetrapodlar (Yunaca "dört bacaklı") olarak gruplanmıştır. Bir dönem çokça bulunan ama günümüzde sadece sülük balığı (hagfish) ve bofa balığının (lamprey) oluşturduğu Agnatha sınıfı, çenesiz balıklardan oluşur. Günümüz çenesiz balıklarının büyük bir kısmı diğer balıkların dış yüzeyine yapışarak avlanır ve sivri dilleriyle iç organlarına kadar delip, ulaşabilirler. Çenesiz balıklar gibi kıkırdaklı balıkların (*Chondrichtyes*) iskeleti kıkırdaktan oluşur. Büyük olasılıkla iki grupta kemikli atalardan evrimleşmiştir. Günümüze ulaşan kıkırdaklı balıklardan bazıları köpekbalıkları, vatozlar ve keler balıklarıdır. Kıkırdaklı yapılarına rağmen, köpekbalıklarının çeneleri korkutucu bir görüntüye sahiptir. *Osteichthyes* sınıfı tuzlu ve tatlı sularda yaşayan kemikli balıklardan oluşur.

ÖRNEK 10 Somon balığı türlerinden yedi tanesi, yemek ve spor balıkçılığının en popüler balıkları arasındadır ve en göze çarpan tür de *büyük kızıl somon*dur (sockeye salmon). Genellikle somon balıkları tatlı sularda doğarlar ve ebeveynleri hızlı akan akarsuları tercih eder. Yumurtlama süresince döllenme (üreme aktivitesi), bir erkeğin spermlerini yumurtaların üzerine yerleştirmesiyle ve bunların dişiler tarafından sığ akarsu diplerinde biriktirilmesiyle dış ortamda gerçekleşir. Çeşitlilik gösteren bir süre sonra, genç somon balıkları okyanusa doğru yüzer ama bu riskli yolculuğu sadece birkaçı tamamlayabilir. Somon balıkları okyanusta geçirdikleri birkaç yıl veya daha kısa bir süre sonra genellikle yumurtlamak için aynı akarsuya geri dönerler.

Kurbağalar, kara kurbağaları ve semenderlerden oluşan çiftyaşarlar (Amphibia), karasal hayata kısmen uyum sağlamışlardır. Birçok çiftyaşar (hem suda hem karada yaşayan anlamında) üreme aktivitesi için suya ihtiyaç duyar. Kurbağalarda, balık benzeri *iribaşlar* (larva formu) metamorfoza uğrayarak akciğerli, toprağı kazabilen erginlere dönüşürler. Ancak çoğu çiftyaşar, temel olarak akciğerlerinden ziyade nemli deri yüzeyleri aracılığıyla solunum yapar.

Sürüngenlerin (Reptilia) tamamı, kurumaya karşı koruma sağlayan, su geçirmez, pullarla kaplı bir deriye sahiptir. Karasal yaşama başarılı bir şekilde uyum sağlamalarına katkıda bulunan diğer modifikasyonları; işlevsel bir akciğeri, embriyonun ihtiyaçlarını karşılayabileceği yumurta sarısı ve içinde korunaklı bir şekilde gelişebileceği amniyon sıvısı barındıran kapalı bir yumurtayı (*cleidoic*), iyi bir şekilde korunabileceği bir deri kabuğunu, iç döllenmeyi ve aşırı sıcağa ve besin azlığına karşı hayatta kalmalarına olanak sağlayan çeşitli davranış biçimlerini içerir.

Sürüngenler, 65 milyon yıl önce sona eren Mezozik çağ sırasında baskın kara formuydular. Bu dönem sürüngenlerinin çoğu, muazzam ebatlardaki dinazorlardı (Yunanca "korkunç kertenkele"). Uzun zaman önce varolan yirmiden fazla sürüngen şubesi, bugün dört veya beşe düşmüştür; kertenkeleler, yılanlar, timsahlar ve deniz timsahları, su ve kara kaplumbağaları.

Aves, kuşlar, "uçan kertenkeleler" olarak tanılanır. Kuşların büyük olasılıkla dinazorların soyundan gelmesine ek olarak, sürüngenlerle ortak olan birtakım özellikleri vardır.

ÖRNEK 11 Pullu deri, kuşlar ve sürüngenler için karakteristiktir, özellikle kuşların tüyle kaplı olmayan bacaklarında görünür. Telolesit yumurtaları, kuşların derimsi kabuğa göre daha kırılgan kabuklu yumurta üretmesi dışında oldukça benzerdir. Oldukça benzer azotlu atık (ürik asit) üretimi, bu iki grubun ilişkisini gösteren bir biyokimyasal ipucudur.

Kuşlar uçmak için değişime uğramışlardır. İskeletleri oldukça hafiftir ve çoğu kemiklerinin içi boştur. Ağır sürüngen dişlerinin yerini sağlam ama daha hafif gaga almıştır. Tüyler büyük olasılıkla sürüngen pulla-

rından evrimleşmiştir ve uçuş için ideal bir yüzey sağlamıştır. Dört odacıklı kalp ve endotermik yaşam, uçuş için gerekli olan yoğun fiziksel efora destek sağlamıştır.

Memeliler (Mammalia) sınıfı böceklerle beraber karasal habitatlara hükmeder. Memelilerin etkili bir izolasyon sağlayan tüyleri (postları) vardır, özellikle piloereksiyon (tüylerin diken diken olması) sırasında bu izolasyon katmanı kalınlaşır. Memeli kalbi dört odacıklıdır. Akciğerlerin verimliliğini artırmak için bir diyaframları vardır (bk. Bölüm 20). Endotermi süreklidir. Tüm memelilerin göze çarpan özelliği, annenin yavrular için meme bezlerinden besleyici süt üretebilmesidir. En ilkel memeli olarak bilinen *monotremler* (monotremes) göğüse veya göğüs ucuna sahip değildir ancak süt üretebilirler ve kıllı karın bölgesinden akan süt yavrular tarafından emilir. Çoğu memeli karmaşık bir beyine sahiptir ve oyun oynamak gibi oldukça ileri düzeyde davranış biçimleri gösterirler. Memelilerin 3 alt sınıfı vardır: *Yumurtlayan memeliler* (Protheria), *Keseli memeliler* (Metatheria) ve *Gerçek memeliler* (Eutheria).

Ördek gagalı palitipus ve dikenli karıncayiyen gibi yumurtlayan memeliler karakter bakımından kuşlara benzer ve Avustralya'da yaşarlar. Yumurtlarlar, dişleri yoktur ve gagaları vardır. Yumurtalar göreceli olarak erken dönemlerde çatlar ve yavru annenin tüylerine tutunur.

Alt sınıf *Metatheira, marsupial*lerden veya keseli hayvanlardan oluşur. Bu grup Avustralya'nın baskın memelileridir ancak Amerika'da yoğun bir şekilde kuzey keseli sıçanı (oposum) ile temsil edilir. Gaga yerine dişe sahip olmaları ve canlı doğum yapmaları nedeniyle memeliler sınıfına girerler. Yavrular gelişmenin erken dönemlerinde doğar fakat cenin hayatının devamını annenin alt kısmına asılı kalarak bitirir. Her bir yavru bir meme ucuna yapışır ve beslenme sürekli devam eder.

Eutheria gerçek veya plasentalı memelilerdir, en bilindik memeliler kuzey yarımkürede temsil edilir. Göze çarpan büyük hayvanlardır, yumurtlayan ve keseli memelilere göre daha uzun süren gebelik dönemleriyle yavrular daha gelişmiş doğarlar. Uterus içerisinde oluşan plasenta, anne ve yavru arasındaki besin, oksijen ve atık alışverişini sağlayan temel metabolik yapıdır.

Yaklaşık olarak 12 büyük plasentalı memeli takımı vardır, bunların bazıları karadan okyanus ve göllere geri dönmüştür.

ÖRNEK 12 Balinalar, yunuslar ve domuz balıkları *Cetacea* takımını oluşturur. Vücutları okyanuslarda yüzebilecek şekilde biçimlenmiştir ve kalın yağ tabakaları soğuk sularda izolasyon ve koruma sağlar. Ön ayakları kürek gibi işlev görür ve arka ayakları tamamen yok olmuştur. Diğer plasentalı memeliler gibi canlı doğum yaparlar ve yavrularını erken gelişme dönemlerinde beslerler.

Etçiller (Carnivora) çok çeşitli bir memeli takımıdır, köpeklerden kurtlara ve büyük kedilerden su samurları ve foklara kadar geniş bir grubu içine alır. Hemen hemen tüm etçiller etkili birer avcıdır, Tennyson'un deyimiyle açıklamak gerekirse "doğa dişlerde ve pençelerde kırmızıdır". *Kemiriciler* (Rodentia) takımı sincapları, kunduzları, sıçanları ve fareleri içeren bir diğer geniş dağılımlı gruptur. Sıçanlar genellikle tüm şehirlerde bulunur ve insanların ürettiği atıkları kullanırlar. Yarasalar, *Yarasagiller* (Chiroptera) takımında bulunur. Yarasaların sebep olduğu zararlar üzerine anlatılan çoğu folklorik bilgi doğru değildir. Koyunlar ve keçiler, her bir ayakta çift toynak olması yüzünden *Artiodactyla* (Çift toynaklılar) takımına, diğer taraftan atlar, zebralar ve gergedanlar tek toynaklı olduklarından *Perissodactyla* (Tek toynaklılar) takımına dahildir. Bu iki otçul takımı insanlarla yakın ilişkili türleri barındırır.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

32.1. Daha gelişmiş hayvanların en ayırt edici özellikleri beslenme şeklinden anlaşılabilir. Açıklayınız.

Hayvanlar yaşayan ya da ölü organizmaları kullanabilir. Avlarını aramaları, muhtemelen öldürmeleri ve son olarak da sindirmeleri gerekir. Bu beslenme işini başarıyla tamamlayabilmek için av ya da yenilebilir bitki malzemelerini bulma konusunda dikkatli olmalıdırlar. Yaşayan hayvanlarla beslenen hayvanlar, avlarını izleyerek bulmak ve onları yenmek zorundadır. Bu durum, yüksek derecede gelişmiş duyu organlarına ve hızlı ve keskin hareket için nörö-müsküler donanıma ihtiyaç duyulmasına neden olur.

Pek çok hayvan, neyin işe yaradığını anlayabilmek için göz ve kulak gibi gelişmiş duyu organlarına sahiptir. Hayvanlar pek çok ortama yayıldığı için, bu organlar çevresel zorluklara uyum sağlamaya yarar.

Beyne ve sinir kanalına ulaşan duyumsal uyarılar hızlıca işlenir ve genellikle süratle keskin-hassas motor tepkileri oluşur. Fırlatma, vurma ve sıçrama hareketleri omurgalılardaki kas tepkilerinin seviyesindeki gelişmişliğini kanıtlar. Sefalizasyon sinir gelişimi işleminin bir parçasıdır. Sölenterler seviyesinden daha gelişmiş pek çok hayvan bilateral simetriye sahip olduğu için, sefalizasyon kolaylıkla gerçekleşir (bir boy ekseni ön ve arka uçlara sahiptir). Dişler ve güçlü çene avı etkisiz hale getirmek için kullanılır.

32.2. Süngerler hangi omurgasız grubundan türemiştir?

Hiçbir. Süngerler ana omurgasız grubunun bir dalıdır. Süngerlerin 4 sınıfa ayrılmasının ötesinde herhangi bir evrimsel ayrışma gerçekleşmemiştir. Süngerlerin, hücreleri ayrıldıktan sonra yeniden birleşme yetenekleri, hücrelerin fonksiyonel özelliklere dönüşümünün ötesinde az miktarda özelleşmenin olduğunu gösterir.

Süngerler choanoflagellate adı verilen bir protozoadan türemiştir. Bu protozoa, süngerlerdeki koanosit (yakalı kamçılı hücre) yapısına benzer şekilde kamçısını çevreleyen bir yakaya sahiptir. Diğer omurgasızlar muhtemelen başka bir protista atadan türemiştir. Süngerler, daha sonra,özgün bir atadan türemiş ve evrimsel tür veya alttür üretmemiş ve böylece ayrı bir alt-aleme, Parazoa, girdiği kanıtlanmıştır.

32.3. Hangi olası süreçler çok hücreli hayvanlarda protistalardan süngerler ve ömetazoaların türemesine neden olmuştur?

Tek hücrelerin ***kümeleşip*** çok hücreli yığınını oluşturması çok hücreli organizmaları üretebilir. Hücre salgısı yapıları ve böylece bir kısım protozoan bu şekilde ilerler. Ayrıca, hücrelerin kümelenip plakalar veya uzun şeritler oluşturması sıklıkla omurgasızlarda embriyojenez sırasında meydana gelir. Ancak pek çok biyolog, kümeleşmenin çok hücreliliğin kaynağı olduğunu kabul etmez. Çünkü neredeyse tüm hayvanlar, hayata bağımsız hücrelerin birleşmesinden değil, tek hücre olarak başlar.

İkinci bir teori de *koloni hipotezi*dir. Bu hipotez hayvanların koloni halindeki protistalardan türediği düşüncesidir. Hayvanlar aleminin sıklıkla atası olarak aktarılan koloni tipi *Volvoks*tur. Diğer kolonisel protistalar choanoflagellalar ve pek çok amip çeşidini içerir. Botanikçilerin bir bölümünün Volvoks'un çok hücreli bir bitki olduğunu iddia etmesi dikkat çekicidir.

Bir üçüncü görüş ise *sinsisyal hipotez*idir. İsminin de işaret ettiği gibi, bu kavram protista organizamalarının septanın gelişimi ile bölümlere ayrılan büyük bir sitoplazma ve dağınık halde bulunan bir çekirdekten oluştuğunu vurgular. Bu yığın, şimdi açıkça hücreseldir, daha büyük, daha gelişmiş ve daha mükemmel bir şekilde bütünleşmiş olabilir.

Hayvanların evriminde, gerçekte bu yolların hangisinin gerçekleştiğinin bilinmesinin bir yolu yoktur. Bugüne kadar varolmuş tüm organizmalarının yüzde 95'i tükendiği için, çok hücreliliğe neden olan özel adımların bilinmesi mümkün olmayabilir.

32.4. Süngerler ve sölenterleri beslenme alışkanlıklarını karşılaştırınız.

Süngerler süzülerek beslenen canlılardır. Su, süngerin dışarı açılan deliklerinden (por) girer. Dalgalar yakalı kamçılı hücrelerin (koanosit) kamçıları veya gövdenin iç tabakasını çeviren yakalı hücreler aracılığı ile hareket ederler. En kolay düzenlemede ya da *ascon* vücut tipinde ince bir vücut duvarı ve iç boşluk (spongosöl) çok sayıda koanosit ile çevrelenmiştir. Daha gelişmiş düzenlemelerde, çok sayıda koanosit ile çevrelenmiş dışa doğru uzantılar içeren kalın bir duvar bulunur. Bu, dalgalara maruz kalan yüzey alanını arttıran bir stratejidir. Yemek parçacıkları yakalar aracılığı ile süzülür ve yakalanan yemek parçacıkları yaka hücrelerinin tabanları tarafından içe çekilir; deliklerden gelen su gövdenin üstündeki oscolum'dan çıkar. Aynı zamanda vücudun orta bölgesinden hareket eden özel hücreler de, amoebocytes, besin parçacıklarını sindirebilir. Besin getiren dalgaların süngerlerde vücut boyunca tek doğrultuda hareket ettiği düşünülmektedir. Bu daha gelişmiş metazoalardaki tek yönlü sindirim borusuna paraleldir.

Hidralarda ve diğer sölenterlerde, gastrovasküler boşluk tek açıklık olan ağzı oluşturur. Bu, besinin ve sindirilmemiş maddelerin aynı açıklıktan giriş çıkış yaptığı 2 yönlü sindirim kanalından daha ilkeldir. Ağzı çevreleyen ve uzanabilen dokunaçlar avı yakalamada ve ağza taşımada önemli rol oynar.

Dokunaçlar avı kementle yakalayabilen ve zehirleyebilen çok çeşitli zengin nematositlerle (knidositlerde üretilen) donatılmıştır. Hidralarda, avın varlığı dokunaçların ve hatta vücut saplarının hızlı beslenme davranışları göstermesine neden olur. Bu hareketler hidrayı çevreleyen suyun içinde çözünmüş potansiyel besin kaynaklarının içindeki özel moleküller tarafından tetiklenmiş olabilir. Yaralanmış pek çok hayvanda ve onların salgılarında bulunan bir tripeptit olan glutatyon, hayvanlarda belirgin bir beslenme tepkimesine neden olur.

Sölenterlerdeki sindirim, gastrovasküler boşlukta, iç tabakada yer alan salgı bezi hücrelerin salgıladığı enzimler aracılığı ile meydana gelir. Sölenterler büyük maddeleri ve hatta bazen organizmanın tamamını sindirebildiği için bu hücre içi sindirimleri üzerinde ayırt edicidir. Büyük parçanın bölünme işleri gerçekleştiğinde beslenmede görevlia-

moeboid hücreleri daha küçük parçaları yutar ve sindirimin son aşamaları hücre içinde tamamlanır.

32.5. Sölenterler ve taraklılar ışınsal simetriye sahipken sonraki hayvan şubeleri temel olarak bilateral simetri göstermektedir. Işınsal simetrinin olası avantajları nelerdir?

Işınsal simetriye sahip bir organizma uyandırılmamış durumundan her tarafa ulaşabilir ya da hareket edebilir. Bir sölenterin dokunaçları vücudun ortaya çıkardığı sağ-sol kısıtlaması olmadığı için her yöne uzanabilir. Hidralarda örneğin, savunma yapıları (nematositler) tekdüze bir şekilde tüm çevre boyunca mevcuttur, böylece savunmalar kolayca kırılamaz. Bu yetenek, saldırılara daha hassas sesil (durağan), yüzen ve yavaş hareket eden formlar için özellikle önemlidir. Işınsal düzenleme aynı zamanda besin elde etme olasılığını da arttırır. Bu, ışınsal simetriye sahip hayvanların yapışık ya da yavaş hareket eden, bu nedenle besinin onlara gelmesine bağımlı canlılar olması nedeniyle önemli bir yarardır.

Polipler medüzlerden (deniz anası) genellikle daha az hareketli olmakla birlikte çevrede hareket eden poliplere bir örnektir, hidra dokunaçları ile takla atma yeteneğine de sahiptir.

32.6. Yassı solucanlarla (platihelmintler) ve yuvarlak solucanlar (nematodlar) arasındaki temel farklar nelerdir?

Nematodlar yalancı söloma sahipken yassı solucanlar söloma sahip değildir. Yassı solucanlar yuvarlak solucanlardan çok daha önce ortaya çıkmıştır ve sölenterlerdeki duruma benzer olarak sindirim tüpleri çift yollu kanaldır. Diğer taraftan, nematodlar hem bir ağız hemde bir anüse sahiptir, böylece sindirim kanalları büyük oranda ağız ve anüs bölgelerinde özelleşmiş tek yönlü bir sistemdir. Vücut boşluğuna (yalancı sölom) sahip oldukları için, nematodlar yekpare değildir ancak yassı solucanlar öyledir. Aynı zamanda, nematodlar sert kütikile sahiptir. Planarya gibi kendiliğinden hareketli yassı solucanlar, büyük oranda yüzey sillerinin atması ile hareket ederler. Nematodlar sadece vücutlarında bulunan boylamasına kasların kasılmasıyla oluşan kamçıya benzeyen hareketle hareket eder.

Pek çok nematod dioik (ayrı cinsiyetlere sahip) ancak yassı solucanlar genellikle hermafrodittir. Daha gelişmiş bir sinir sistemi nematodların tipik özelliğidir.

32.7. Halkalı solucanlarındaki bölümlenme, yassı solucanlarda kendini tekrar eden birimlerden nasıl ayrılır?

Yassı solucanlarda her bölüm neredeyse aynıdır, temel olarak boyutta değişiklik gösterir. Her bölüm proglottid ya da yassı solucanın kafasından (scolex) türemiştir. Daha yaşlı proglottidler scoleksin ucundan ve en yakın bölmeden çıkan yeni proglottidlerce itilir. Yassı solucanlardaki bu oluşma işlemi bir çeşit eşeysiz üremeye benzemektedir. Proglottidler fiilen tomurcuktur. Ergin proglottidler, kendiliğinden döllenen yumurtalarla şiştiğinde yassı solucanın sonuna ilerler, kırılır ve hayatta kalan yumurtalar en sonunda yeni bir konağa ulaşır.

Halkalı solucanlarda, bölümleşme tek parça vücut planının bir parçasıdır ve bölmeler kendi başına üremeye uygun değildir. Nefridia (salgı organları) ve seta (tüy) gibi yapılar yeniden oluşur ancak pek çok diğer yapı, solucanın tüm vücudu boyunca uzanır ve her bölmede ayrı yapılar olarak bulunmaz. Bazı örnekler dolaşım sistemi ve üreme sistemidir. Aynı zamanda, sindirim yolu bölmeli değildir ancak sürekli, uzunluğu boyunca çeşitli özelleşmeli tek yönlü tüp şeklindedir. Annelidlerdeki bölmeleşme bu durumda gelişmeyi sağlar. Artropodlarda da morfogenetik (dış görünüşte kalıtsal bir şablon gösterir) bir özellik şeklinde devam eder.

32.8. Trokofor larvası annelidlerin, molluskların ve birkaç küçük şubenin tipik bir gelişim basamağıdır. Kirpikli, serbest yüzen, baş aşağı biçimdedir. Sizce neden trokofor larvası değerli bir taksonomik araç olarak kabul edilmektedir?

Genellikle, erişkin organizmalar atalara ilişkin formlardan oldukça farklıdır, bu yüzden gerçek doğal tarihlerini belirsizleştirirler. Trokofor larvası gibi erken gelişim aşamasının incelenmesi, bu tarih için önemli ipuçları sunabilir ve şubedeki ergin örneklerde görülmeyen ilişkileri gösterebilir. Benzer sonuçlar sürüngen, kuş ve memeli embriyolarındaki geçici işlevsel olmayan solungaç yarıklarından çıkarılabilir.

32.9. Yumuşakçalar genellikle örtenek –manto- tarafından salgılanan bir kabuk taşır. Ancak bazı yumuşakçaların, çok sayıda kafadan bacaklıda olduğu gibi, kabuklarını kaybedecek şekilde evrildikleri görünmüştür. Kabuğun avantajları ve dezavantajları nelerdir?

Midye ve sümüklü böcek gibi yavaş hareket eden hayvanlar avcılara karşı hayli açıktır. Kabuk düşmanlara karşı savunma yapabilmeyi sağlayan bir koruma donanımıdır. Zırhlı bir ceket olarak görev yapmanın yanında, yumuşakçayı kamufle edecek ayrıntılı desen ve renk şeması gösterir. Scallops gibi çift kabuklularda, kabuğun hızlı açılıp

kapanması hareket etmeye yarar.

Kabuğun dezavantajı ise organizmayı yavaşlatan fazladan yüküdür. Kabuğu taşımak için gerekli olan ekstra enerji, salyangozda olduğu gibi, olumsuz bir etken olarak sayılmalıdır.

Mürekkep balığı gibi Sefalopodlarda, hızlı hareket etme hem avlanırken hem düşmanlardan kaçarken bir güven oluşturur. Bu sefalopodlarda birkaç durumda kalıntılar dışında kabuk mevcut değildir. Vücuttaki bir sifon deniz ortamında hayvanı ileri itmek için bir fıskiye gibi kullanılır. Bunun yanında, mürekkep balığı kamuflaj sağlamak için mürekkebimsi bir maddeyi anüsünden (suya doğru bacası olan bir yapı tarafından zorlanmış) fışkırtır.

32.10. Eklembacaklılar (ve özellikle böcekler) pek çok biyolog tarafından hayvan grupları arasındaki en başarılısı olarak addedilir. Sizce bunun nedeni nedir?

Sayısal olarak en fazla türe ve en fazla bireye sahip olan grupların yaşama oranları, daha az tür ve birey içeren gruplara oranla daha fazladır. Eklembacaklılar, yaşayan hayvan türlerinin yaklaşık % 80'ini oluşturmakta ve sadece böcekler bir milyona yakın tür içermektedir. Sadece nematodlar (yuvarlak solucanlar) eklembacaklılarla yaşayan birey sayısı olarak rekabet etmektedir.

İkinci olarak; bütün olası habitatlarda yaşayan türlerin büyük çeşitliliği başarılı evrimsel gelişimi göstermektedir. Eklembacaklılar hemem hemen bütün mikroçevreye yayılmış ve küresel dağılım göstermişlerdir. Böcekler ve örümcekler yeryüzünde memelileri belkide safdışı bırakacaklardır. Eklembacaklıların kitin yapısında ve birleştirilmiş dış iskeleti, kuruma ve avcılara karşı maksimum koruma sağlarken aynı zamanda büyük ölçüde hareket ve özgürlük sağlamaktadır. Dışarıya açılan penisleri ve iç döllenme yeteneklerinin gelişmesi ile sağlanan üreme yöntemleri, kuru habitatlarda bile yaşama şansı vermektedir.

Eklembacaklıların; özellikle böceklerin biyolojik başarı yollarının üçüncü göstergesi ise bitkiler ve diğer hayvanlarla birlikte evrimleşmeleridir. Bu durum mutualistik etkileşimlerle hayatta kalmayı sağlamaktadır. Çiçeklerin polenlerinin böcekler tarafından dağılması böylesi uyumsal değişimlerin birçok örneğinden birisidir. Belkide başka hiç bir grup insanlar tarafından oluşturulan mikroçevrelerde bu kadar büyük bir dağılım gösterme şansı bulamayacaktır. Örneğin hamam böcekleri ve tahta kuruları modernleşmenin oluşturduğu zevk ve zenginliğin bütün avantajlarından faydalanmaktadır. Arılar, arıcılar tarafından çeşitli amaçlarla yetiştirilmekte, çekirgeler (sınıf Orthoptera) ve karaböcekler (sınıf Coleoptera) tarımsal ürünler üzerinde yıkıcı etkiler göstermektedir.

32.11. Kitin dış iskeletin (kütikil) olası dezavantajları nelerdir?

Bir organizmanın ürettiği her yapı, enerji harcamasına neden olur ve kaynaklar bu yapıya ayrılır. Diğer taraftan, bu koruyucu dış kabuktan elde edilen yarar, açıkçası az miktarda metabolik kaynağın kullanılmasıyla ayarlanır.

İkinci problem ise esnekliğin azalması olabilir. Yeterli sayıda eklem, eklem yerleri arasındaki iskeletin sertliğini telafi eder. Kafa ve göğüs, göğüs ve karın arasındaki sınır alanları ve bacakların bağlandığı noktalardaki kısımlar, iyice bükülebilmeleri için sıkıca bağlanmıştır.

Dış iskeletin en büyük dezavantajı, bir eklembacaklının kitin zırhın duvarları içerisinde büyüme gereksiniminden kaynaklanır. Çoğu eklembacaklıda, sert dış kütikilin çatlaması ve bu kabuktan kurtulup daha yumuşak iç kütikilin eski kabuğun yerini almasıyla gerçekleşen bir dizi kabuk değiştirme olayı meydana gelir. Ortaya çıkan çıplak ve hassas birey daha sonra çevresine yeni bir kütikil salgılar. Bu kabuk değiştirmeler, eklembacaklının büyümesine kütikilinin tekrarlanarak değiştirilmesinin devamlılığıyla gerçekleşir. Kabuk değiştirme, her türde bulunan belirli kısmi veya bütünsel başkalaşım kalıbına bütünleşmiş halde gerçekleşir. Böceklerdeki başkalaşım özellikle göz alıcıdır.

32.12. Kafadanbacaklılarda, çoğu eklembacaklıda ve omurgalılarda görülen çarpıcı yakınlaştırıcı evrim (convergent evolution) örneği nedir?

Üç grupta da ışığa oldukça duyarlı olan ve çevrelerini görüntülemelerini sağlayan bir duyu organı olan karmaşık ve etkili göz evrimleşmiştir. İnsan (omurgalı) ve ahtapot (kafadanbacaklı) gibi örneklerde gözler çarpıcı bir şekilde birbirine benzer ve kameraya benzerliğinden dolayı *kamera gözler* olarak adlandırılır. Küçük bir gözbebeği ışığı, odaklayıcı lensin olduğu odacığa aktarır. Daha sonra, ışığa duyarlı bir tabakada- retina, görüntü oluşur. Bu göz yapısı bu iki grupta da oldukça benzer olmasına rağmen, evrim sürecinde bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Eklembacaklıların birleşik gözleri vardır. Üç durumda da bağımsız olarak ortaya çıkan gözler, benzer ve etkili biçimde işlev görür.

32.13. Omurgalı ve eklembacaklıların ikisinde de, ağzın etrafındaki hareketli parça olan çene birleşiktir. Hem yakalama hem de avı veya besini parçalama sürecinin başlangıcında kullanılır. Çene ciddi bir güçle aniden kapanabilir ve bu da ayrıca savunma görevi görebilir. Omurgalıların çenesiyle çoğu eklem bacaklının çenesi arasında nasıl bir farklılık vardır?

Omurgalıların çeneleri, solungaç bölgesinde bulunan iskelet kemiklerinden ortaya çıkar. Çoğu eklembacaklıda

bulunanan çeneler, uç uzantıların değişime uğramış halidir. Omurgalıların çeneleri bağlantılıdır ve yukarı ve aşağı hareket edebilir. Eklembacaklı çenesi yana hareket eder.

32.14. Sürüngenlerin ve kuşların amniyotik yumurtalarındaki yumurta kesesi (yolk sac), allontoyis, amniyon, koryon ve kabuk yapılarının görevleri nelerdir?

Yumurta kesesi: Gelişen embriyonun besin kaynağıdır, özellikle yüksek kalorili yağlar bakımından zengindir.
Allontoyis: Gaz değişimini sağlayan odacıktır ve azotlu atıkların atılmasını sağlar.
Amniyon: Embriyonun mekanik darbelere karşı en az zarar alarak gelişmesini sağlayan ve su kaynağı olarak kullanılan, bir su yastığı gibi görev alan bölmedir.
Koryon: Embriyoyu ve yaşamsal keseleri koruyan ve çevreleyen dış zardır.
Kabuk: Koruma ve gaz değişimi sağlayan derisel veya kırılgan dış yumurta örtüsüdür.

32.15. Memeliler ve sürüngenler arasındaki temel farklılıklar nelerdir?

Farklılıkların çoğu, memelilerin karasal habitata artan uyumu çerçevesinde ortaya çıkar. Memeliler sıcakkanlıdır, sürüngenler ise vücut sıcaklıklarını kısmen düzenleyebilir. Bu memelilerin, çevresel sıcaklık değişimlerinden bağımsız olarak göreceli olarak yüksek ve sabit metabolik aktivitelerinin sürekliliğini sağlar. Sürüngenlerin pullu derisini, memelilerde tüyle kaplı, düz bir deri alır. Tüy veya post, daha etkili bir yalıtım sistemi sağlar.

Memelilerin kalp karıncığı tamamen parçalıdır, bu yüzden kalp dört odacıktan oluşur. Sürüngen karıncığı ise kısmen parçalıdır. Sonuç olarak memeli kalbi, yüksek metabolizmalı organizmalar için yararlı bir özellik olan oksijenli ve oksijensiz kanın ayrılmasında çok daha etkilidir. Memelilerde beyinin gelişimi, sürüngenlere göre çok daha ileri düzeydedir ve hissetme, bütünlük ve detaylı motor aktiviteleri gibi daha özelleşmiş sinirsel tepkiler vermesini sağlar. Ayaklar daha doğrudan vücudun aşağı kısmındadır ve koşmayı kolaylaştırır. Memeliler, akciğere hava akışını iyileştiren ve aktif organizmaların ihtiyaç duyduğu kaslı bir diyaframa sahiptir.

Belki de temel farklılık memelilerin çiftleşme özelliklerinde yatmaktadır. Sadece döllenmenin vücut içinde gerçekleşmesi değil, embriyo ve sonraki fetüs gelişimi de dişinin uterusu içerisinde gerçekleşir. Hemen hemen tüm memelilerde, bir plasenta anne ve yavru arasındaki metabolik alışverişi sağlayan yapıdır. Doğumu takip eden süreçte, yavru, annenin meme bezlerinden salgılanan ve meme uçlarından yavrunun emmesi için çıkan sütle beslenir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

32.16. Temelde ilkin ağızlılar (protostomes) ve ikincil ağızlılar (deuterostomes) arasındaki ayrımdan kaynaklanan geniş hayvanlar alemi sınıflandırmasına alternatif, özel bir (*a*) antenin (*b*) sölomun (*c*) deri örtüsünün (*d*) başkalaşımın (*e*) kan pigmentlerinin varlığı ya da yokluğunu temel alır.

32.17. Çoğu hayvan (*a*) diploittir (*b*) haploittir (*c*) heterotrofiktir (*d*) *a* ve *c* (*e*) *b* ve *c*.

32.18. Bir süngerin vücut kesesi (*a*) deliklidir (*b*) su geçirmezdir (*c*) kitinden yapılmıştır (*d*) *a* ve *c* (*e*) *b* ve *c*.

32.19. B sütunundaki terimleri A sütunundaki en uygun, açıklayıcı terimle eşleştirin.

A	B
1. Süngerler ve Sölenterler	(a) Diplastik
2. Yassı solucanların ayırt edici özelliği	(b) Triploplastik
3. Kordalılar değil Eklembacaklılar ve Halkalı solucanlar	(c) İlkin ağızlılar (protostomes)
4. Yumuşakçalar değil, Derisidikenliler	(d) İkincil ağızlılar (Deuterostomes)
5. Yuvarlak solucanlar değil, Halkalı solucanlar	(e) Gerçek sölom
6. Mezoderm tarafından çevrelenen boşluk	

32.20. Hangisi daha fazla tür barındırır? (*a*) Sölenterler. (*b*) Yumuşakçalar.

32.21. Hangisinin kabuk boyutu daha fazladır? (*a*) Karındanbacaklılar (*b*) Kafadanbacaklılar

32.22. Hangisi daha büyüktür? (*a*) ikinci kabuk değişiminden sonra larva (*b*) asıl larva

32.23. Hangisinin daha fazla bacağı vardır? (*a*) böcekler. (*b*) örümcekler.

32.24. Hangisinin daha fazla kanat çifti vardır? (*a*) Lepidoptera (kelebekler) (*b*) Diptera (sinekler)

32.25. Hangisinin daha fazla kolu vardır? (*a*) denizyıldızı (*b*) ahtapot

32.26. Hangisi daha uzundur? (*a*) fillerde gebelik süresi (*b*) insanlarda gebelik süresi

32.27. Balıkların akciğeri kesinlikle yoktur.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

32.28. Kemikli balıklar her zaman kıkırdaklı balıklardan daha büyüktür.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

32.29. Akciğer ve solungaçları olan et yüzgeçliler (lobe-finned fishes) karasal omurgalıların oluşmasına neden olmuş olabilir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

32.30. Kurbağalar iç döllenme özelliğine sahiptir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

32.31. Yaklaşık olarak 65-70 milyon yıl önceki kitlesel yok oluştan sonra memeliler alanlarını genişletmeye başlamıştır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

32.32. Sucul memeliler süt üretmezler.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

CEVAPLAR

32.16 (*b*)
32.17 (*d*)
32.18 (*a*)
32.19 1—(*a*); 2—(*b*); 3—(*c*); 4—(*d*); 5—(*e*); 6—(*e*)
32.20 (*b*)
32.21 (*a*)
32.22 (*a*)
32.23 (*b*)
32.24 (*a*)
32.25 (*b*)
32.26 (*a*)
32.27 (*b*)
32.28 (*b*)
32.29 (*a*)
32.30 (*b*)
32.31 (*a*)
32.32 (*b*)

BÖLÜM 33

Primatlar

Günümüz primatlarının yakın ataları muhtemelen (insanoğlunun gözünde) nispeten sıradan sivri sincapçıklara benzer bir grup böcekçildi. Primat (en üst seviye), memeliler sıralamasında kendilerini en önemli seviyede gören insanlar tarafından konulmuş bir isimdir.
Primatlar, en azından ilk zamanlarında, ağaçlarda yaşayacak şekilde evrim geçirmişlerdir. Parmaklar özelleşmemiştir ve en iyi yaptığı iş ağaçların yapraklarını ve dallarını kavramaktır.

ÖRNEK 1 Balinalar gibi çoğu memeli ön kollarının bitiminde yer alan orjinal beş-parmaklı yapıyı yüzgeç gibi özelleşmiş yapılara dönüştürmüşlerdir. Atlarda beş-parmak, tek-parmak toynak haline gelmiştir (aslında toynak o tek-parmağın tırnağıdır). Primatlarda ise parmaklar ilkel sürüngenlerdeki gibi eklemli yapısını korumuştur.

Görme yetisindeki değişimler, kalça kemiğinin dik durabilmeyi sağlayacak şekilde değişmesi, davranışsal farklılıklar ve en nihayetinde beyin merkezindeki büyük genişleme de primatların evriminin basamakları arasındadır. Daha gelişmiş maymunlarda ve insanlarda gözlemlenen ağaçlardan inmeye yönelim ve yere bağlı bir hayat düzeni filogenetik gelişimi karakterize eder.

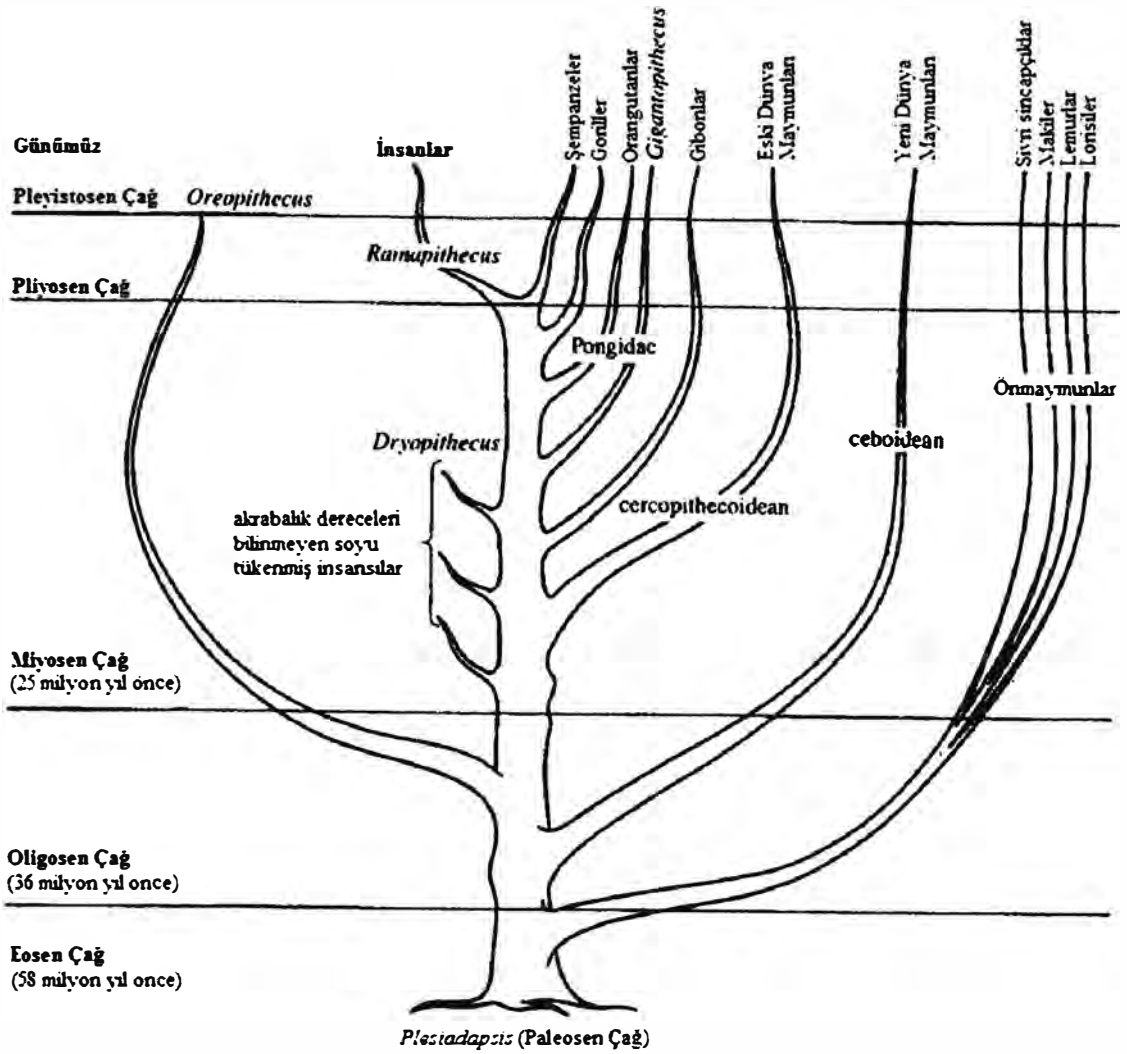
33.1 Primat Soyları

Primatlar 65 milyon yıl önce var olmuştur (bk. Şekil 33.1). Günümüz primatları (Memeliler sınıfı) iki alt takımdan oluşur: *prosimianlar* (önmaymunlar) (lemurlar, makiler, vb.) ve *antropoidler* (maymunlar, insansı maymunlar ve insanlar). Primatların evriminin erken zamanlarında önmaymunlar daha yaygındı ancak şimdilerde sayıca daha azlar ve Madagaskar gibi bir kaç bölgede sıkışmış durumdalar. Eskinin önmaymun kalabalığı büyük olasılıkla günümüz modern önmaymunlarını ve antropoidlerini oluşturdu.
İlkel doğaları nedeniyle *Tupaiidae* (sivri sincapçıkgiller) zoologlar tarafından *Böcekçiller* takımına yerleştirilmiş olsalar da altı önmaymun ailesi vardır. En çok bilinen modern önmaymunlar lemurlar, makiler ve (galagoları da içine alan) lorisilerdir. Önmaymunlar karakteristik özellikleri nedeniyle maymunlar ile böcekçiller arasında bir yerdedir.

ÖRNEK 2 Makiler büyükçe bir farenin boyutlarındadır ve kanguru gibi hareket ederler. Başlarını boyunlarının çevresinde serbestçe çevirebilir ve bu şekilde tam arkalarını dahi görebilirler. Beyinlerinin oransal büyüklükleri ve burunlarının şekilleri dikkate alınırsa maymunlara benzemektedirler.

Önmaymunlara ait dalın ayrılmasıyla birlikte, filogenetik ağacın kalanı (antropoidler) maymunlar, insansı maymunlar ve insansılara (hominidler-insanlar) ait soylardan oluşur. Maymunlar ilk olarak 50 milyon yıl önce ortaya çıkmışlardır. İlk olarak, eski dönem maymunlarının soyundan yeni dünya maymunları ayrılmıştır. Daha sonra ise eski dünya maymunları farklı bir soy oluşturacak şekilde evrilmiştir.

ÖRNEK 3 Yeni dünya maymunları Güney Amerikaya özgüdür. Tümü ağaçlarda yaşamayı tercih eder ancak yalnızca yarıya yakınının kavrayıcı kuyrukları vardır. Çoğu, ileri primatların ayırıcı niteliklerinden biri olan, kavrayıcı başparmaklara sahip değildir. *Ceboidae* (yeni dünya maymunları) üst ailesine dahildirler. Burun delikleri, burna yassı bir görünüm kazandıracak şekilde geniş ve yanlara doğru kabarıktır ve bundan dolayı *platyrrhini* (yassı/geniş



Şekil 33.1 Primat evrimi

burunlu maymunlar) olarak adlandırılmışlardır. Laternacıların favorisi kapuçini maymunları yeni dünya maymunlarına bir örnektir.

Eski dünya maymunları *Cercopithecoidea* (kuyruklu eski dünya maymunları) üst ailesinin üyeleridir. Burunları, bir zamanlar *catarrhini* (dar burunlu maymunlar) olarak adlandırılmalarına neden olacak şekilde, çoğunlukla uzun ve dar ve burun delikleri birbirlerine yakındır. Kuyrukları genellikle kısadır ve dallarda sallanmak için kullanmazlar. Başparmakları kavrayıcı şekildedir ve alışılmış üç küçük azı dişinin yerine yalnızca iki taneye sahiptirler. Soyu tükenmiş olan bazı insansı maymun türlerini doğurmuş olabilirler ancak nesiller arasında açık bir bağ yoktur. Babunlar bu gruptaki maymunlara bir örnektir.

Maymunların ayrılmasından sonra kalan soya *hominidler* (insansılar) denilmektedir. Paleoanatomist George Gaylord Simpson bu soyun *Hominoidea* üst ailesi içerisinde gruplanması gerekteğini savunmuştur. Bu büyük grup (1) küçük insansı mayunları (*Hylobatidae*), (2) büyük insansı maymunları (*Pongidae*) ve (3) insanları (*Hominidae*) içerir. Bazı taksonomistler artık küçük insansı maymunlar ve büyük insansı maymunlar ayrımını kabul etmemektedirler. Gibon küçük insansı maymunlara örnektir. Büyük insansı maymunlar orangutan (*Pongo*), şempanze (*Pan*) ve gorillerden (*Gorilla*) oluşur. İki şempanze türü vardır ancak goriller ve orangutanlar tek türe sahiptir. Günümüz insanı da tek bir türdür (*Homo sapiens*).

İlkel insansı maymunlara ait en eski fosiller yaklaşık 35 milyon yıl yaşındadır. Bu maymunlar *Aegyptopithecus*, Mısır Maymunu, adını alırlar. Soyları insansıların nesline dayandığı için bu ilkel insansı maymunlar modern insansı maymunların ve insanların ortak atasıdır. İnsansı maymunlar ile insanlar arasındaki ayrılmanın 10 milyon yıl önce gerçekleştiği düşünülmektedir. En son teoriler ise bu ayrılmanın 6 milyon yıl önce meydana geldiğini öne sürmektedir.

ÖRNEK 4 İnsansı maymunları insanlardan oldukça ayrı tek bir grup içerisinde toplamak genel bir uygulamadır. Bu, morfolojik özelliklerin analizi ile doğrulanmaya çalışılmaktadır. Ancak, gelişmiş primatların evrimine kladistik (evrimsel dallanma) bir bakış gibonların insansılardan yaklaşık 12 milyon yıl önce, orangutanların ise hemen hemen 10 milyon yıl önce ayrıldığını öne sürer. Bu ayrılmaya dair kanıt ise günümüz insansı maymunlarının protein yapılarının incelenmesinden gelir. Bu kanıt iki grubun ayrılış zamanı için bir ölçü olarak herkesçe kabul edilmemektedir. Ancak eğer bu "tarihleme" kabul edilirse, insanlar, gibonlara ve orangutanlara göre, insansı maymunların iki grubu goril ve şempanzelere daha yakındır. Şu an bu zayıf bir iddia ama bu kladistik analize destek gün geçtikçe artmaktadır.

İnsansıların soyunun belirlenmesi ve takibi son derece zordur ama bu kanıt eksikliğinden dolayı değildir. Tam tersine, fosil bulgularının zenginliğinin yarattığı şaşkınlık resmi daha karmaşık bir hale getiriyor ve rakip paleoantropologlar (fosilleri analiz ederek insanoğlunu araştıran bilim insanları) arasındaki çekişmeyi de büyütüyor. Bir zamanlar, *prokonsül* olarak bilinen fosilin insansı maymunlarla insanların ortak atası olduğu varsayıldı. Bugün *Prokonsül*'ün insansı maymunların soyuna çok daha uygun olduğu üzerinde görüş birliği mevcuttur.

33.2 Primat Özellikleri

İlk ön maymunların dağılımı ağaçlara doğru olmuştur. Bu kadim prosimian ataların devam eden modifikasyonları torunlarını ağaca bağlı yaşama daha uygun hale getirdi.

Çoğu maymunun ve insansı maymunun oldukça esnek omuz eklemleri bir daldan diğerine geçmelerini sağlar. Bu "hareketli sarkaç" şeklindeki yer değiştirme, bunun ormanlık arazide ne kadar kullanışlı olduğunu farkeden Sir Arthur Keith tarafından *brachiation* (Latincede *brachium* "kol" demektir) olarak adlandırılmıştır. Diğer modifikasyonlar gözlerin yüzün merkezine doğru "göç"ünü kapsar. Bu, primatların, yüksek yerlerde yaşamak için hayati öneme sahip derinlik algısının oluşturulabilmesini sağlayacak şekilde her iki gözlerinden gelen görüntüleri üst üste bindirebilmelerini sağladı. Bir veya birkaç yavru için tamamlanan uzun ve dikkatli bir bakım dönemi, ağaç dalları arasındaki o çok tehlikeli yaşamda yüksek bir hayatta kalma oranı için gereklidir. İnsanlar gibi, artık ağaçlardan ayrılmış olan primatlar dahi yavrularına büyük bir ilgiyle bakmaya devam etmektedir.

Çoğu primat objeleri büyük, güçlü ve esnek ayak baş parmaklarıyla kavrayabilir ama bu yetenek iki ayakları üzerinde dik duran insanlar gibi primatlarda kaybolmuştur. Ancak, neredeyse tüm primatların, özellikle yakın zamanda evrilmiş olanların, yalnızca tutunmak değil çevresini değiştirip kullanmak gibi çok farklı işlere olanak sağlayan kavrayıcı bir başparmağa sahip elleri bulunur. Neokorteks (serebrum)'deki dikkat çekici bir değişimle birlikte bu yeti insansı maymunlara ama özellikle insanlara hayatta kalma açısından muhtemelen en büyük yeteneğini sağlamıştır. Dik duran primatlarda, alet yapımından kur yapmaya kadar pek çok faaliyet için ellerin serbest kalması karmaşık grup ilişkilerinin ve en nihayetinde bir kültürün yaratılmasına olanak tanımıştır. İnsansıların büyük ve kıvrımlı beyinleri bu tür sosyal özelliklerin gelişimini teşvik etmektedir. İnsansılarda işbirliği, konuşma ve hassas motor hareketlerinin kapasitelerinde dikkat çekici bir artış gerçekleşti.

33.3 İnsanoğlu ve Kaderi

Afrika'da ve sonrasında Avrupa ve Asya'da, maymuna benzer yaratıklara ait çok sayıda fosil bulundu. Bu canlılar milyonlarca yıl boyunca geliştiler ve, kendileri veya torunları modern insansı maymunlara ve insanlara evrildiler. Bu grup, Dryopithecine (ağaç maymunları), sonuçta bir kaç farklı cinse ayrıldı. Bunlardan biri, *Ramapithecus*, 10 milyon yıl önce yaşadı. İnsana benzer bazı özelliklerinden dolayı çoğu antropolog onun insanların atasını temsil ettiğine inanıyor. Diğer bazıları ise bu savı reddetmekte ve insanlarla insansı maymunların 5 milyon yıl önce ayrıldıklarını ve bu nedenle *Ramapithecus*'un hem insanların hem de insansı maymunların ortak atası olduğunu ileri sürmekteler.

ÖRNEK 5 *Ramapithecus* insansı maymunlara oranla daha küçük ama çok daha geniş bir diş arkına sahipti. Bu yapı insan dental arkının şekline benzemekteydi. İnsanlarda, sert yiyeceklerin kırılmasında ve küçük parçalara ayrılmasında daha çok eller iş görürken, insansı maymunlarda bu tür işler için hemen hemen sadece dişler kullanılır. *Ramapithecus* bireylerinin dişlerindeki aşınma motifleri besinlerin parçalanmasında dişlerinin yanı sıra ellerini de kullandıklarını göstermektedir.

İlk kez 1924 yılında Güney Afrika'daki bir taş ocağında keşfedildikleri için *Australopitesin* ("güneyli insansı maymunlar") olarak adlandırılan ilk insanlar küçük yapılı ve modern insandan oldukça farklıydılar. Raymond Dart tarafından tanımlanmışlardı. *Australopitesin*'lerle ilgili özellikle ilginç olan bir durum, açık şekilde dik yürüyen varlıklar olmalarına rağmen beyinlerinin bilhassa büyük olmamasıdır.

ÖRNEK 6 İlk *Australopitesin*'ler muhtemelen 3,5 milyon yıl önce yaşadılar. *Australopitesin*'lere ait en tanınmış fosillerden biri Etopya'nın Afar bölgesinde bulunmuş ve paleoantropolog Donald Johanson tarafından 1974 senesinde isimlendirilmiş bütünüyle eksiksiz bir iskelet olan *Lucy*'dir. Johanson böylesine önemli bir örneğin ayrı bir tür ismini, *Australopithecus afarensis*, hak ettiğini düşünmüştür. Diğerleri, Lucy'nin (ve daha sonra keşfedilen aynı aileden üyelerin) daha yaygın olan *Australopithecus africanus*'un farklı biçimleri olduğu görüşündedir.

Erken dönem *A. africanus* (*A.aferensis*)'lardan çok daha dirençli ve daha kaslı, yeni dönem *Australopitesin*'ler bulunmuştur. *A. robustus* ve *A. boisei* olarak adlandırılmışlardır. Çoğu paleoantropolog daha zarif ve daha küçük *Australopitesin*'lerin (*narin* formlar) ise en nihayetinde *homo* cinsini ve modern insanı oluşturduğuna inanmaktadır. Bir senaryo, *A. aferensis*'in *Homo habilis*'i, *H. habilis*'in de modern insanı oluşturduğu üzerinedir. 450 mL'lik beyin kapasitesiyle bu *Australopitesin*'ler modern insandan (1400 mL) daha çok modern şempanzelere (yaklaşık 400 mL kafatası kapasitesi) benziyorlardı.

İnsan cinsi *Homo*'ya ait ilk fosiller yaklaşık 650 mL'lik beyin hacmine sahip *H. habilis*'e aittir. *H. habilis* ("usta adam") Güney Afrika'nın Olduvai Gorge bölgesinde, basit taş aletlerle birlikte bulunmuştur. Muhtemelen 2 milyon yıl önce ortaya çıkmışlar ve *Australopitesin*'lerle aynı anda var olmuşlardır.

İlk olarak 1.5 milyon yıldan daha evvel evrilmiş olan *H. erectus*'un çeşitli örnekleri modern insana çok daha yakındır. Bu "dik insanlar" 250.000 yıl öncesine dek yaşamış olmalılar.

H. erectus modern algıya göre gerçek insanın ilk örneğidir. *H. erectus* kendinden önceki formlardan çok daha büyüktü ve hatta kendi türümüzün boyutlarına ulaşmaktaydı. Yaklaşık 1000 mL'lik kafatası kapasitesi de modern insanınkinden çok da uzak değildi.

İskelet kalıntıları *H.erectus*'un bizimkine benzer adımlarla yürüdüğünü akla getirmektedir. Yalnızca Afrika içerisinde bulunmuş *Australopitesin*'lerin tersine Avrupa ve Asya'da da yaşamış olan *H.erectus* oldukça uzun bir yürüyüş yapmış olmalı. Muhtemelen, daha soğuk olan kuzey bölgelere yaptıkları göçle de ilişkili olarak bazı *H.erectus* grupları (Çin'de ve İspanya'da keşfedilenler) ateşi ehlileştirmiş ve içlerinde ikamet edip avlandıkları mağaraları ısıtmak için kullanmışlardır. Avlanırken ateşi büyük hayvanları bataklıklara ve diğer bazı tekinsiz bölgelere sürerek buralarda avcı grupları tarafından daha kolay şekilde öldürülebilmeleri için kullanmış olabilirler.

H.erectus'la ilgili şaşırtıcı bulgulardan bir diğeri de yüksek kalite taş aletlerdir. Taşlar öylesine tek tarafı keskin olacak şekilde kesilmemiş, ayrı kulpları olan çok yönlü *el baltaları* halinde tasarlanmıştır. *H.erectus*'a ait daha da detaylı taş aletler bazen antropologlar tarafından *aşölyen* stilde olarak tanımlanmaktadır. *H.erectus* kabileleri genelde büyük-parti avcıları olduklarından, bu aletler eti gövdeden ayırmak için kullanılmış olmalı.

H.erectus muhtemelen *H.habilis ve H.sapiens* ("bilge insan") yani bizim türümüzle aynı zaman diliminde bulundu. 1891 yılında, Java'da Eugene Dubois tarafından keşfedilen *Java Adamı* ve sonrasında orta Çin'den *Pekin Adamı* şimdi *H.erectus* olarak sınıflandırılıyor. Başlarda *Pithecanthropus erectus* olarak tasnif edilmişlerdi. Avrupa ve Asya'da bulunan ilk fosil grupları arasındadırlar.

O dönem modern insanları İngiltere'de Swanscomb'da ve Almanya'da Neander bölgesindeki mağaralarda bulunan fosil parçalarıyla temsil edilmiştir. Neandertal örnekleri 200.000 ile yalnızca 35.000 yıl öncesinde yaşamış bir topluluğu, *H.sapiens neanderthalensis*'i göstermektedir. Dev bir çene, geniş kaş çıkıntısı, belirgin şekilde geriye yatık alınları ile karakterize edilen ve, cahil ve kaba varlıklar olarak tanımlanan bu modern insanlar aslında cenaze törenleri ve diğer başka sosyal faaliyetler içeren sofistike bir kültür geliştirmişlerdi. Çakmaktaşından toplar, delgi aletleri, ilkel bıçaklar ve mineral pigmentleri üretmişlerdi. Aslında, bizim türümüzün oluşturduğu kendi çağdaşı olan gruplara karışmış ve *H.sapiens* olarak tanımlanmış ya da

tamamen yok olup gitmiş olmalılar. O zamanın insan topluluklarıyla eş zamanlı olarak varolmuş bulunan Kro-Magnon'lar ilk olarak 35.000 yıl evvel batı Avrupa'da ortaya çıkmışlar ve 10.000 yıl kadar önce yok olmuşlardır. Fiziksel açıdan modern insan ırklarından hiç bir farkları yoktu ve kültür seviyeleri de o dönem insanlarının sahip olduğuyla eşitti. Beyin büyüklüğü ve yüzlerinin yapısı günümüz insanıyla hemen hemen aynıydı. Gerçekten şok edici olanı ise, yüksek derecede teknik uzmanlığa sahip oldukları ve birlik duygu büyüsü ayinleri yaptıkları olasılığını akla getiren inanılmaz muhteşemlikte mağara resimleri yaratmış olmalarıdır (bk. Bölüm 1).

Günümüz insanının evrimi kendini-bilme ve kendini-yönetme ile karakterize edilmektedir. Karmaşık bir sembolik kültür, modern uygarlıklara, çevreyi uyarlayarak, çoğalmayı kontrol altına alarak, hastalıkları yenerek ve hatta istenilen sonuçları verecek şekilde gen mühendisliğini gerçekleştirerek insan evrimini yönlendirme yetisini vermiştir. Uygarlığın, istemeden diğer türlere zarar verme ve nükleer silahlar gibi insan sağlığına ve yaşamına zarar verecek nitelikte bazı istenmeyen sonuçları da vardır.

33.4 İnsanlar ve İnsansı Maymunlar arasındaki Evrimsel Bağlantıya Ait Kavramsal Yanılgılar

İnsanların günümüz insansı maymunlarına benzer veya onlarla aynı özellikte bir canlıdan geliştiğini farz etmek yanlıştır. Aslında insanlar ve insansı maymunlar muhtemelen günümüz insansı maymunlarının özel niteliklerine sahip olmayan ortak bir atadan gelişmişlerdir. İnsanlar ve insansı maymunlar kendi uyumsal yollarını takip ederek 8 milyon yıl önce ayrılmışlardır. Pek çok evrim karşıtı, evrimin günümüz gorillerine benzer bir insansı maymunun nispeten kısa bir süreç içerisinde (bin yıllar) insanı oluşturduğu görüşünü ileri sürdüğünü var sayar. Bu görüşler tüm organizmalar arasındaki çeşitliliği açıklamakta evrim teorisinin değerinin açık şekilde değerlendirilmesini engellemektedir.

Bu bakış açısıyla yakından ilintili olmak üzere aynı derecede yanlış bir diğer fikir de evrimin her zaman bir atadan, daha iyi adapte olmuş ve nispeten daha kalıcı bir organizmayı teşkil edecek, bir seri oğul formlara doğru ilerliyor (ortojenik evrim) olmasıdır. Evrim sürekli olarak devam eder ve yeni soylar bir ağaçtan çok çalı benzeri bir yapıda gelişirler. Tek bir soyun sahip olduğu çok arzu edilen özel formlar yoktur; tersine, dallara ayrılma sürekli olarak gerçekleşir ve nadiren değişikliğe uğramayan formlar ortaya çıkar. İnsanları düşünürsek, insansılar soyu pek çok cins yaratmış ve türler oldukça uzun bir zaman boyunca birlikte varolmuştur. Aynı zamanda, insansı maymunlara ait pek çok grup o dönemin insansı maymunlarını oluşturmuş, diğerleri ise yok olmuştur. Soyu tükenmiş olan bu formların çoğu bir insansı maymun soyuna ait dallardır ve günümüz insansı maymunlarının doğrudan ataları değildir. Buradan çıkarılacak önemli ders, bu ana grupların her biri üzerinde ayrı seçilim mekanizmaları işleyecek şekilde, primat evriminde, hominid (insan) ve pongid (insansı maymun) kitleleri arasındaki ayrımın çok uzun zaman önce gerçekleştiğidir.

Üçüncü önemli kavram yanılgısı insansılarla ilgili özelliklerin tümünün bir kerede mi oluştuğu yoksa en azından gelişimlerine aynı anda mı başladıklarıdır. Bu açıkça yanlıştır. Dik bir duruş gibi özellikler insansılara ait bazı ayırt edici niteliklerden çok daha önce ortaya çıkmıştır.

Yaratılışçı görüşün yanlıları tarafından uzun zaman destek bulan dördüncü inanış insanların evrimsel kökeninin kabul edilmesinin Yahudi-Hristiyan tanrı inancıyla veya genel manada dine bağlılıkla uyuşmayacağıdır. Bu doğru değildir ve yanlışlığı bizzat Peder Teilhard de Chardin gibi dini liderlerin evrim teorisi ve çalışma alanı üzerindeki aktif katılımlarıyla gösterilmiştir. Bazı aşırı tutucu tarikatların evrimin çalışma alanı ile Kutsal Kitap'ın aslına uygun meallerinin birbirleriyle çatışabileceğini tartışmasız şekilde savunmalarına rağmen, dindar insanların büyük çoğunluğu zihinsel ve ruhsal bağlılıklarını çözümleyebilmektedirler.

ÇÖZÜMLÜ PROBLEMLER

33.1. Primatların hangi karakterleri onları omurgalılar alt şubesine yerleştirir?

Tüm omurgalılar omurilik kanalını saran bir omurgaya ve kafatası tarafından çevrelenmiş gerçek kompleks bir beyine sahiptirler. Bu mevcut tüm primatlar için geçerlidir. Omurgalılar ayrıca anüs arkasına doğru uzanan bir kuyruğa sahiptir. Bütün primatlar ya böyle bir kuyruğa sahiptir [esasında bazı ön maymunlarda ve maymunlarda bir

kavrayıcı (prehensil) olarak hizmet eder] ya da böyle kuyruğu olan bir atadan türediklerine dair kanıtlar vardır ve kuyruk sokumu şeklinde o yapının arta kalanını taşırlar. Odacıkları olan kalp diğer omurgalılarla paylaştıkları ortak bir özelliktir ama bu alt-şubeye özgü değildir.

33.2. Primat evriminde "koku" beyni ile "görme" beyni arasındaki önemli fark nedir?

Primat evriminin dikkat çeken pek çok özelliği ağaçtaki yaşama adaptasyonla ilgilidir. Kol eklemlerinin esnekliği, kavrayıcı kuyruk, çevresini uyarlamaya ve tutmaya elverişli şekillenmiş kavrayıcı başparmak, uzun yapılı burnun kısalması, özelleşmiş pençelerin daha narin ve uzun parmaklara sıkıca yerleşmiş yassılaşmış tırnaklara dönüşmesi bunlar arasındadır.

Ağaçlarda yaşamak için görme koklamaktan çok daha önemli olduğu için, beynin ön bölgesinde bulunan ve burnun içine doğru büyüyen koku merkezlerinin (koku beyni-rinenkefal) tersine beyindeki (büyük oranda beynin arka tarafındaki oksipital bölgede toplanmış) görme alanının genişlemesi ve baskın hale gelmesi primat evrimindeki eğilimlerden biridir.

Yaşayan primatların en ilkeli irice bir sıçandan daha büyük olmayan lemurlardır. Çoğunlukla ağaçlarda yaşarlar ancak karasal ataları olan böcekçillerden çok da farklı olmayan bir koku beynine sahiptirler. Diğer taraftan, yine ağaçlarda yaşayan ancak daha yakın zamanda evrilmiş olan makiler sadece bir görme beynine değil aynı zamanda lemurlarınkine kıyasla yüzlerinin daha merkezi bir bölgesinde bulunan gözlere sahiptirler. Böyle bir yeniden konumlandırma görüş alanlarının üst üste bindirilmesini ve böylece derinliğin algılanabileceği bir kapasiteye ulaşılmasını sağlamıştır.

Maymunların ve insansı maymunların yalnızca bazıları ağaçlarda yaşar ancak yine de bir görme beynine sahiptirler. Büyük insansı maymunlar ve tabii ki insanlar karasal hayata evrilmişlerdir ama beyinleri esasen görme beyni olarak kalmıştır – bu da yaşam şekillerindeki değişimler ile morfolojilerindeki evrimsel modifikasyonun gerçekleşmesi arasındaki gecikmenin bir örneğidir. Neredeyse bütün primatlarda görme beyninde gerçekleşen gelişime paralel olarak koklama yetisinde bir gerileme vardır. Burun koklama duyusunun genişleyebileceği bir uç görevi yaptığından, primatlardaki bu evrimsel eğilim tahminlere uygundur.

33.3. İnsanlarla insansı maymunlar arasındaki temel farklılıklar nelerdir?

1. *Australopitesin*'in ilk formlarında dahi açıkça gözlemlenen ilk farklılık insanlarda bulunan dik bir duruş ve etkili bir bipedalizmdir (arka ayaklar üzerinde yürüyebilme). Dik duruşa bağlı olarak kafatası omurga üzerine merkezi bir şekilde yerleşmiştir. İnsansı maymunlarda omurga kafatasının arka tarafına bağlanır. Dik durabilen insanda kafatasının bu yerleşimi ona daha iyi bir dayanak sağlar ve tüm vücudun düz dikey bir pozisyon almasını destekler.
2. İnsansı maymunlarda ayak başparmağı uzundur ve diğer parmaklardan farklı bir açıda uzanır. *Homo*'nun tüm üyelerinde ise ayak başparmağı daha ufaktır ve diğerleriyle aynı sırada yer alır. İnsan ayağı artık kavrayıcı niteliğini yitirmiş olsa da aynı sırada bulunan beş ayak parmağı yere basmada daha iyi destek sağlar.
3. İnsanoğlunda dişler ve çene oldukça ufalmıştır. Bu da burnun daralmasına neden olmuştur. Dudaklar son derece hareketli ve konuşma ve öpme gibi sosyal fonksiyonları yerine getirmeye oldukça yatkındır.
4. İnsansı maymunların belirgin kaş çıkıntısı insanlarda ufalmıştır. Onun yerine, düzgün ve yüksek bir alın oluşmuş ve ön beyin için ekstra bir hacim sağlamıştır.
5. İnsanları ve insansı maymunları ayıran belki de en önemli farklılık son dönem insansılarında gözlemlenen beyindeki büyük genişlemedir. Bu, en iyi, iki soyun temsilcilerinin kafatası hacimlerinin karşılaştırılmasıyla ölçülebilir:

TÜR	KAFATASI KAPASİTESİ, mL
Şempanze	400
Goril	550
Australopithecus africanus	500
Homo habilis	650
Homo erectus	1000
Homo sapiens	1400

6. Özellikle *Homo sapiens*'de artan beyin büyüklüğü ile yakından ilintili olarak karmaşık sembolik bir kültür yaratılmıştır. Ayrıntılı aletler yapabilme yeteneği bu kültürün özellikleri arasındadır.

33.4. *H. sapiens neanderthalensis* ile Cro-Magnon'u (*H. sapiens sapiens*) karşılaştırınız.

Her iki grup da modern insan olarak sınıflandırılır ama muhtemelen günümüzün pek çok Avrupa popülasyonuna dönüşmüş olan Cro-Magnon modern forma daha yakındır. Neandertaller ilk olarak 300.000 yıl önce ortaya çıkmışlardır ve yaklaşık 35.000 yıl önce yok olmuşlardır. Cro-Magnon'lar ise yaklaşık 30.000 yıl önce ortaya çıkıp 10.000 yıl öncesine kadar yaşamışlardır.

Neandertallerin yüzü, nispeten büyük kaş çıkıntıları ve oldukça belirgin çeneleri nedeniyle kabaydı. Cro-Magnonlar Neandertallerden daha uzun ancak daha az kuvvetliydiler; modern çıkıntılı bir burunları, belirgin bir çeneleri vardı ve kaş çıkıntıları bulunmuyordu. Eğimli alınları nedeniyle Neandertallerin günümüz insanından daha az zeki olduğu yönünde bir yanılsama mevcuttur. Oysa beyinleri biraz daha büyük dahi olabilir. Her iki grup da *H. erectus*'dan daha büyük beyinlere sahiptir. Her iki grup için de nispeten gelişmiş bir uygarlığın emareleri mevcuttur ancak Cro-Magnonlar çok daha ileriydi. Neandertaller çakıltaşından toplar, delici aletler, ilkel bıçaklar ve mineral boyalar yaptılar. Bazı kanıtlar ölülerini cenaze törenleriyle gömdüklerini göstermektedir. Cro-Magnonlar ise taştan ve kemikten aletler kullandılar ve muhteşem mağara resimleriyle bilinmekteler.

33.5. Cro-Magnon uygarlığının en bilinen eserleri Lascaux (Fransa) ve Altamira'da(İspanya) bulunmuş, ustalık gerektiren mağara çizimleridir. Bunlar genelde mağaraların derinliklerinde bulunur ve yaralı hayvanları resmeder. Bu çizimlerin bulundukları yerlerin ve konularının ne gibi bir önemi olabilir?

Bazı antropologlar bu çizimler mağaraların derinliklerinde bulundukları için bazı büyü ayinlerinin bir parçası olduklarını düşünmektedirler. Yaralı hayvanları tasvir etmeleri iyi bir av yakalamak için yapılan bir çeşit birlik duygu büyüsü anlamına geliyor olabilir. Bu çizimler sadece yaratıcı bir dürtüyü değil, ama aynı zamanda bir din algısını da gösteriyor olabilir.

33.6. Modern insanın süregelen evrimi sembolik bir kültürün oluşturulmasıyla bağıntılıdır. Sembol ve işaret arasındaki fark nedir?

Bir işaret bir sembolden daha dolaysız ve daha az soyuttur. Bir işaret arzulanan bir karşılığı belirten veya özel bir hisse hitap eden görüntü veya harekettir. Yani belirli bir yönü işaret eden ok yapılması istenilen bir eylemi gösteren bir işarettir. Aynı şekilde, homurdanma veya havaya kaldırılmış bir yumruk düşmanlığı işaret eder. İşaret bir şekilde mesajı içerir.

Bir sembol çok daha gizlidir ve hakiki olarak o sembolü yaratanın arzusunu göstermez. Sembol herhangi bir şeyin özet formülasyonudur. İşaretten çok daha esnektir. Sembolik yapıya en uygun örnek lisandır. Yazılı veya sözlü kelimeler aslında o kelimenin özünde bulunmayan kavramları temsil eder. Yüzünde nasıl bir ifade olursa olsun, sembolik olarak, "seni seviyorum" diyen birisinin ilgisini ve bağlılığını iletir.

Semboller üzerine inşa edilmiş fikirler ve eylemlerin oluşturduğu bir kompleks olan sembolik kültürün bir avantajı saklanabilmesi ve bir nesilden bir diğerine aktarılabilmesidir. Kitaplar enzimlerin ve DNA'nın biyolojik taslaklarında somutlaştırılamayacak kavramları, inançları ve üretimde kullanılan tarifleri içerebilirler. Sembolik kültür insanlara çevre karşısında inanılmaz bir güç verir. Üretken dönemini tamamlamış insanlara işlev kazandırır ve bu şekilde uzatılmış olan ömürleri gençlerin yetiştirilmesine adanabilir. Evrimin insan amaçları doğrultusunda yönlendirilmesi bilgisayarların ve endüstriyel ve tıbbi cihazların geliştirilmesiyle gerçekleştirilir. Hepsinden daha önemlisi, sembolik kültür her neslin tüm geçmiş başarıları organize edebilmesi ve geçmişinkilere yeni iç görüler ekleyebilmesidir.

TAMAMLAYICI PROBLEMLER

33.7. Primatlar ... sahiptir.
(*a*) söloma (*b*) üç temel çekirdek tabakasına (*c*) kavrayıcı baş parmağa (*d*) hepsi (*e*) hiçbiri

33.8. Tüm primatlar muhtemelen ilkel ...'den evrilmiştir. (*a*) ön maymun (*b*) annelid (halkalı solucan) (*c*) eski dünya maymunları (*d*) yeni dünya maymunları (*e*) *Ramapithecus*

33.9. Çoğu primatta ... bulunmaz. (*a*) ön beyin (*b*) ince bağırsak (*c*) saç (*d*) kuyruk (*e*) çekirdeksiz kırmızı kan hücreleri

33.10. Primatlar muhtemelen .... ortaya çıkmışlardır. (*a*) 1 milyar yıl önce (*b*) 200 milyon yıl önce (*c*) 60 milyon yıl önce (*d*) 2 milyon yıl önce (*e*) 100.000 yıl önce

33.11. Babun ...'a bir örnektir. (*a*) bir primat (*b*) bir maymun (*c*) bir insansı maymun (*d*) a ve b (*e*) a ve c

33.12. Keskin görüş ... yaşayan hayvanlar için önemlidir. (*a*) yerde (*b*) suda (*c*) ağaçlarda (*d*) birbirine bağlı toplumlarda (*e*) hiçbiri

33.13. İnsan soyuna en uzak olan insansı maymun ... dır. (*a*) gibon (*b*) orangutan (*c*) şempanze (*d*) goril (*e*) tümü aynı uzaklıktadır

33.14. İnsansı maymunlarda kaş çıkıntısına asla rastlanılmaz.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

33.15. En gelişmiş primatlar yalnız yaşayanlardır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

33.16. Dryopithecine'ler insanların ve insansı maymunların atalarıdır.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

33.17. *Australopitesin*'ler modern insandan daha büyüktü.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

33.18. *Homo erectus* ateşi ve el aletlerini kullandı.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

33.19. Neandertaller *Homo erectus*'un üyeleridir.
(*a*) Doğru (*b*) Yanlış

33.20. Tüm insanlar muhtemelen ...'den türemiştir. (*a*) Afrikalı kitle (*b*) bir Kuzey Amerika *Australopitesin*'i (*c*) Kuzey kutbunun eskimoları (*d*) Avustralyalı atalar (*e*) hiçbiri

33.21. Bilgilerin bir insan neslinden bir diğerine aktarılmasında önemli araç ...'dır. (*a*) genom (*b*) kan (*c*) lisan (*d*) ağaç yetiştirmek (*e*) hiçbiri

CEVAPLAR

33.7 (*d*)	**33.11** (*d*)	**33.15** (*b*)	**33.19** (*b*)
33.8 (*a*)	**33.12** (*c*)	**33.16** (*a*)	**33.20** (*a*)
33.9 (*d*)	**33.13** (*a*)	**33.17** (*b*)	**33.21** (*c*)
33.10 (*c*)	**33.14** (*b*)	**33.18** (*a*)	

SÖZLÜK

Açık tohumlular: Çiçeksiz tohumlu bitkilerdir.

Aglütinasyon: Hücrelerin veya partiküllerin bir sıvı içersinde topaklaşmasıdır. Örneğin; uyumsuz kan gruplarından olan kan hücrelerinin karıştırıldığında meydana gelen durumdur.

Akrozom: Spermin ön ucunda bulunan ve yumurtanın içerisine girebilmesini sağlayan enzimleri bulunduran çanak şeklindeki kısımdır.

Akson: Hücre gövdesinden çıkan uzunca çıkıntı olan bir nöron parçasıdır. Genellikle sinir uyartılarını (impuls) hücre gövdesinden uzağa taşır.

Aktin: Kaslardaki ince filamentlerin yapısında bulunan bir proteindir. Büyük protein olan Aktin ve Miyozin kasılmanın esas yapısal birimleridir.

Aldosteron: Böbrekler tarafından sodyumun yeniden absorbe edilmesini uyaran ve dolasıyla idrar içerisindeki sodyum miktarını düşüren bir böbrek üstü bezi kortikal hormonudur.

Alel: İki veya daha fazla zıt özelliğin birinden sorumlu olan bir gen formudur.

Alveol: Etrafı kan damarı ağı ile çevrili, oksijen ve karbondioksit gaz değişiminin gerçekleştiği, küçük, ince duvarlı akciğer hava kesesidir.

Amniyon: Sürüngenlerin kuşların ve memelilerin embriyo dışında gelişmiş olan özel zarlarından biri; embriyonun içinde yüzdüğü sıvı ile dolu kesedir.

Anafaz: Kromozomların hücrenin ekvatorundan kutuplarda bulunan iğlere hareket ettiği, mitoz ya da mayozda bulunan bölünme safhasıdır.

Anemi: Kanda eritrosit konsantrasyonunun azalmasından ya da eritrositlerde hemoglobin konsantrasyonunun düşmesinden kaynaklanan durumdur.

Anter: Çiçeğin polen üreten organıdır.

Anterozoit: Yosunlar ve eğreltiotlarında bulunan, spermi üreten çok hücreli, oval erkek üreme organıdır.

Antidiüretik hormon (ADH): Böbreklerde suyun yeniden absorbe edilmesini düzenleyerek idrarın boşaltımını azaltan ve hipotalamus tarafından üretilen bir hormondur.

Antijen: Bir bağışıklık tepkisi ortaya çıkaran ve antikor sentezlenmesine sebep olan yabancı materyaldir.

Antikodon: Mesajcı RNA üzerindeki 3 nükleotid sekansını tanıyan ve tamamlayıcı bir şekilde eşleşen taşıyıcı RNA üzerindeki 3 nükleotid sekansıdır.

Antikor: Vücut içerisindeki yabancı bir materyalin (antijen) varlığına doğrudan tepki olarak sentezlenen özel proteinlerdir.

Antropomorfizm: İnsani özellikleri hayvanlara uygulanmasıdır.

Arazi (mıntıka): Hayvan davranışında, aynı türün başka bireyleri tarafından zorla girilmesine karşın korunan özel bölgedir.

Arkegon: Yosunlar, eğreltiotları ve kozalaklı ağaçlarda bulunan, yumurtanın üretildiği dişi üreme organıdır.

Asit: Çözelti içerisinde (H^+) hidrojen iyon konsantrasyonunu arttıran bileşiklerdir.

Atardamar: Kanı kalpten uzağa taşıyan elastik ve kalın duvarlı damardır.

Atriyum: Toplardamardan gelen kanı alarak diğer odacığa pompalayan kalbin bir odacığı yani karıncık bölümüdür.

Ayrılma (klevaj): Embriyonik gelişimin göstergesi olan, çiftleşmenin hemen ardından başlayan hücre bölünmeleridir.

Ayrılma (segregasyon) kanunu: Her özelliği kontrol eden bir partikül faktörün olduğunu ve gamet oluşumu sırasında ayrılması gerektiğini ve daha sonra döllenme sırasında gelişigüzel bir biçimde bir araya gelmesi gerektiğini söyleyen Mendel'in ilk kanunudur.

Bağ doku: İki ya da daha fazla kemiği ya da kıkırdağı birleştiren kuvvetli (sert) lifli doku tabakasıdır.

Bağımsız dağılış kanunu: Eşeyli üreme sırasında, bir alel çiftinin dağılış şeklinin, ikinci bir alel çiftinin dağılış şeklini etkilemeyeceğini belirten Mendel'in kanunudur.

Baz: Çözelti içerisinde (OH^-) hidroksil iyon konsantrasyonunu arttıran bileşiklerdir.

Beyaz kan hücreleri (lökositler): Temizleyici ve bağışıklık sağlayıcı ajanlar olarak hizmet veren kan hücreleridir.

Bileşik: Farklı türde atomları içeren moleküllerden oluşan maddedir. Bir bileşiğin her molekülü ağırlık olarak aynı oranlarda birleşmiş aynı elementleri içerir.

Biyokütle: Ekosistem içerisinde bulunan organizmaların toplam ağırlığıdır.

Biyom: Çoğunlukla iklime göre belirlenen fakat bitkilerin ve hayvanların yerleşimlerine göre nitelendirilen Dünya yüzeyinin büyük bir bölümüdür.

Blastula: Embriyonik gelişimde başlangıç hücre bölünmeleri sonucunda oluşan içi boş hücre küresine verilen addır.

Bohr etkisi: Kanda yüksek miktarda bulunan karbondioksitin, hemoglobinden daha fazla oksijenin bırakılmasına neden olması durumudur.

Boşalma: Doruk esnasında penise gelen seminal sıvının şiddetli bir şekilde boşaltılması.

Böbrek: Omurgalılara özgü, ana boşaltım birimi olan organdır.

Bronş: Havanın ciğerlere geçişini sağlayan soluk borusunun iki arka kolundan biridir.

Calvin Döngüsü: Fotosentez sırasında karbondioksidin karbonhidratlara indirgenmesi sürecidir.

Cenin: Hamileliğin 3. ayından doğuma kadar olan süreçteki son derece gelişmiş insan embriyosudur.

Cinsiyete bağlı: Dişi ve erkekler arasında farklı bir şekilde kalıtımı olan genetik özelliklerdir.

Çekirdek: Metabolik süreçler ve kendini yinelemeden (bölünme) sorumlu olan, hücrenin ortalarına yakın bir yerde bulunan, yuvarlak veya oval organeldir.

Çift çenekli bitki: İki çenek yaprak ile karakterize edilmiş, çiçekli bitkilerin iki büyük sınıfından biridir.

Damgalama (iç güdü): Sosyal tercihlerin hızlı bir şekilde sabitlenmesidir. Örneğin; yeni yumurtadan çıkmış kaz yavruları anneleri olarak izleyebilecekleri ilk varlığa bağlılık oluşturmasıdır.

Dendrit: Nöronun gövdesinde bulunan küçük ipliksi çıkıntılardır. Dendritler hücre gövdesi boyunca sinir uyartılarını (impulsları) taşırlar.

Deoksiribonükleik asit (DNA): Kromozomların yapısında bulunan çift sarmal yapıdaki moleküldür. Nükleotidlerindeki spesifik sekanslardan kodlanan genetik bilgileri içerir.

Dış iskelet: Eklembacaklılar için yapısal destek ve koruma sağlayan dış veya harici iskelettir.

Difüzyon: Moleküllerin çok yoğun ortamdan az yoğun ortama doğru yayılma eğilimlerine verilen addır.

Dihibrit çapraz: İki farklı kalıtmsal özellikteki iki bireyin çaprazlanması ya da bir deneycinin önemsediği iki farklı özellikteki iki bireyin çaprazlanmasıdır.

Dişli dil: Bazı yumuşakçalarda besinlerin mekanik olarak öğütülmesine ve işlenmesine yardım eden yapıdır.

Diyabet: İnsülinin yetersiz üretiminden kaynaklanan katılımsal metabolik hastalıktır. Bu hastalıkta vücuttan idrar içerisinde atılan glikoz hücreler tarafından kullanılamaz.

Diyafram: Karın ve göğüs boşluğunu birbirinden ayıran, solunuma yardımcı bir kastır.

Diyastol: Kalp döngüsü sırasında, atriyoventriküler kapakların açılması ve karıncıkların kanla dolma evresidir.

Doğal seçilim: Çevrelerine en iyi uyum sağlayacak özellikleri olan organizmaların hayatta kalmasının tercih edileceği Charles Darwin tarafından ileri sürülen evrim mekanizmasıdır.

Down Sendromu (Mongolizm, Trizomi 21): Bir kromozom fazlalığında kaynaklanan genetik bozukluktur. Etkilenen kişi zihinsel engellidir.

Doymamış yağ: Karbon atomları arasında ikili veya üçlü bağlar içeren yağ asitleridir.

Doymuş yağ: Karbon zincirleri en yüksek sayıda H atomu içeren yağ asitleridir. Karbon atomları arasında sadece tek bağ bulunur.

Döllenme: Çiftlenmiş kromozom sayısı ile sonuçlanan, gametlerin birleşmesi olayıdır.

Ekoloji: Organizmaları ve onlara etki eden tüm kuvvetlerle ilişkilini araştıran bilim dalıdır.

Ekzergonik: Enerji açığa çıkaran aktivite ya da reaksiyonlardır.

Ekzokrin bezi: Ayrı bir kanal veya açıklık ile salgısını dışarı veren ve içsalgıbezi ile tezat gösteren bezlerdir. Örneğin; ter bezi ve tükürük bezi.

Elektro Ensefalo Gram (EEG): Beynin elektriksel aktivite kaydıdır.

Elektrokardiyogram (EKG): Kalbin elektriksel aktivite kaydıdır.

Elektron taşıyıcı sistem (ETS): Elektronları indirgenmiş koenzimlerden oksijene taşıyan (bir yerden bir başka yere bir maddeyi taşıyabilmek için oluşturulan) mitokondrinin zincir şeklinde bulundurduğu solunum elemanlarına verilen addır.

Element: Atomları aynı atom numarasına (proton sayısı) sahip olan moleküllerden oluşan maddelerdir.

Endergonik: Enerjiye ihtiyaç duyan aktiviteler veya reaksiyonlardır.

Endoderm: Hayvan embriyolarında arkenteronu kaplayan iç katmandır. Pankreas, akciğer, karaciğer ve sindirim kanalının kaplanmasına yol açar.

Endokrin bezi: Bir boşaltma tüpüne ihtiyaç duymaksızın ürettikleri maddeleri kan dolaşımına salgılayan iç salgı bezleridir.

Endometriyum: Rahim duvarının besleyici iç tabakasıdır.

Endoplazmik retikulum: Hücrenin sitoplazmasında bulunan, çeşitli materyallerin hareket ettiği iç kanallar sistemi olarak işlev gören, çift zarlı komplekstir.

Endotermik: Enerji veya sıcaklığın absorbe eden reaksiyonlardır. Endergonik; ekzotermik veya ekzergonik teriminin karşıtıdır.

Enerji: Bir işi yapabilme kapasitesine verilen addır.

Enzim: Bir biyokimyasal reaksiyonu, değişime uğramadan hızlandıran veya katalizleyen protienlerdir.

Epiglotis: Yutma esnasında nefes borusu veya gırtlağı kapatarak yemek kaçmasını önleyen kapakçıktır.

Epinefrin(adrenalin): Acil durumlarda vücudun seri ve güçlü bir şekilde tepki göstermesini sağlayan, "savaş ya da kaç" koşulunu meydana getiren, adrenal medulla tarafından sentezlenen bir nörohormondur.

Eritroblast: Kemik iliğinde kırmızı kan hücresine dönüşene kadar çekirdekli halde bulunan hücrelerdir.

Eritrosit: Kırmızı kan hücresidir.

Evrim: İlerleyen (kademeli) değişimdir.

Fagositoz: Protozoanlar ya da beyaz kan hücreleri tarafından bakterinin alınması gibi, büyük yapıların hücre içerisine alınmasıdır.

Fitokrom: Antosiyanin sentezi, tohum çimlenmesi, çiçeklenme ve morfojenezinde yer alan ışığa duyarlı bir pigmentdir.

Floem: Bitkinin damar dokusu boyunca karbonhidratların, amino asitlerin, oligopeptidlerin ve bazı yağların taşınmasında görevli yapıdır.

Fotoperyodizm: Bir oganizmanın gün uzunluğundaki farklılıklara göre metabolik olarak tepki vermesidir.

Fotosentez: Işık enerjisi varlığında, yeşil bitkiler ve diğer ototrofik organizmalar tarafından daha basit yapıtaşlarından yüksek enerjili kompleks moleküllerinin üretilmesi sürecidir.

Gamet: Eşeyli üreme hücresidir; yumurta veya sperm.

Gastrulasyon: Blastulanın gastrulayı oluşturabilmek için içe katlandığı embriyonik gelişim safhasıdır.

Gen havuzu: Yakın akrabalar arasında çiftleşmenin görüldüğü popülasyonlardaki (türlerdeki) bütün bireylerin toplam genetik materyalidir.

Gen: Başka bir genin aktivitesini düzenleyerek ya da bir polipeptit kodlayarak belirli bir hücresel işlevi kontrol eden DNA'nın belirli bir bölümüne verilen addır.

Genetik kod: Belirli bir amino asiti temsil eden üç nükleotid bazın doğrusal sekansıdır.

Genom: Bir organizmada bulunan genlerin bütünüdür. Bir haploid organizma; 1 genoma, diploid organizma ise 2 genoma sahiptir.

Genotip: Bir bireyin genetik yapısıdır.

Glikoliz: Hücre sitoplazmasında meydana gelen, glikozun ara bileşiklere anaerobik yıkım reaksiyonlarıdır.

Glomerül: Kanı duvarlarından Bowman kapsülü içine filtreleyen sıkı kılcal damar yumağıdır.

Glukagon: Pankreasın Langerhans adacıklarındaki alfa hücreleri tarafından sentezlenen bir hormondır. Glikojeni glikoza çevirmesi için karaciğeri uyararak kandaki glikoz konsantrasyonunu arttırır.

Glukokortikoidler: Kandaki glikoz-glikojen dengesiyle ilgili olan bir grup hormondur.

Golgi: En büyük görevi salgılma için üretilen materyallerin paketlenmesi, modifikasyonu ve depolanması olan ve kesecik yığını olarak bulunan hücre organelidir.

Gonad: Gametleri üreten organ, ya yumurtalık ya da testis.

Habitat: Bir organizmanın lokal fiziksel ikamet ettiği yerdir. Örneğin; çıplak kaya, nem, soğuk, yaprak dökmeyen orman, ya da tropikal bir akarsu ağzı.

Hardy-Weinberg prensibi: Tüm popülasyonun bir temsili örneğinde fenotip frekansının (sıklığının) ölçülmesinin ardından, popülasyondaki farklı alellerin yaklaşık frekansını hesaplamakta kullanılan matematik formülüdür.

Hemofili: Kanın pıhtılaşmaması hastalığı olarak da bilinen, insanlarda gerekli kan pıhtılaşma bileşenlerinin eksikliğinden kaynaklanan kontrolsüz kanamadır. Cinsiyet kromozomlarında bulunan ve çekinik alellerden kaynaklanan genetik hastalıktır.

Hemoglobin: Kırmızı kan hücrelerinde oksijen taşınmasında yer alan en önemli taşıma proteinidir.

Hepatik portal sistem: Bağırsaklardan gelen kanın ana toplardamara gitmeden önce karaciğere geldiği damarlar sistemidir.

Hepçil (hem etçil hem otçul): Hem bitki hem de hayvan materyallerini yiyebilen organizmalardır.

Heterozigot: Genetik bir özellik için farklı alel çiftine sahip olma durumudur.

Hibernasyon: Düşük vücut metabolizması ile birlikte hayvanlardaki uyku durumudur.

Hidrofilik: Suyun çok olduğu yerlerde yaşayan yani suyu seven organizmalardır.

Hidroliz: Bir molekülün su moleküllerinin eklenmesiyle bileşenlerine ayrılması ya da ayrışmasıdır.

Hif: Karışık, çokça dalanmış iplikler kitlesi ya da mantar filamentleridir.

Hipertansiyon: Yüksek kan basıncıdır.

Hipertiroidizm: TSH (tiroid uyarıcı hormon) hormonun hipofiz ya da bir tiroid tümörü tarafından aşırı salgılanmasından kaynaklanan durumdur. Ayrıca Graves hastalığı da denir.

Hipofiz bezi: Endokrin bezlerinin birçoğunu kontrol eden, aynı zamanda "mastır bez" olarak da adlandırılıran endokrin bezdir. Ön taraftaki hipofizin salgıları hipotalamusdan salgılanan hormonlar tarafından kontrol edilir.

Hipoglisemi: İnsülinin fazla salgılanmasından kaynaklanan düşük kan şekeri durumudur.

Hipotalamus: Birçok fizyolojik ve endokrin aktiviteyi kontrol eden, talamusun aşağısında bulunan beynin bir bölümüdür.

Hipotiroidizm (guatr): Beslenme düzenindeki yetersiz iyottan kaynaklanan, tiroid bezinin büyümesi ile karakterize bir durumdur.

Hipotiroidizm: Tiroid bezinin az çalışmasıdır. İyot yetmezliğine bağlı olarak ortaya çıkan boyunda şişme durumudur.

Histoloji: Biyolojik dokuları inceleyen bilim dalıdır.

Histon: Kromozomlarda, DNA ile bağlantılı olan proteindir.

Homeostasi: Çevresel değişimlere karşın, fizyolojik dengenin korunmasıdır.

Homolog: Kuşlardaki kanat ve balinaların yüzgeci gibi ortak yapı ve gelişimden doğan farklı türlerde benzer vücut kısımlarıyla ilgili organlardır.

Homozigot: Genetik bir özellik için aynı alel çiftine sahip olma durumudur.

Hormon: Fonksiyon ve davranışla ilgili derin metabolik etkilere sahip, canlı organizmanın bir bölümünden sentezlenen maddelerdir.

Hücre zarı: Başlıca fosfolipid ve protein içeren, hücrenin en dışındaki tabakadır.

İç güdü: Sabitlenmiş eylem ya da kalıplaşmış davranış; genel olarak öğrencilerin davranışları için kabul edilmemiş, tartışmalı ve yetersiz tanımlanmış bir terimdir.

İç iskelet: Vücuda destek ve sertlik sağlayan yapıdır, omurgalılarda bulunur.

İmmunoloji: Organizmaların polen, virüsler ya da bakteriler gibi yabancı bir maddeye veya bunların antijenine karşı oluşturulan kimyasal direnç veya antikor geliştirmesi sürecini inceleyen bilim dalıdır.

İmplantasyon: Blastosistin memeli rahminin dölyatağı iç zarına (endometriyum) tutunmasıdır.

İndüksiyon: Bir dokunun, diğer bir dokunun gelişimsel yapısı üzerindeki etkisidir.

İnsülin: Pankreasın Langerhans adacıklarındaki beta hücreleri tarafından sentezlenen bir hormondur. Hücre zarları arasında glikoz geçişini kolaylaştırır. Glikojenin glikoza çevrilmesini hızlandırır.

İntron: Hiçbir amino asit kodlamayan, nükleotid parçaları tarafından oluşmuş DNA bölümüdür.

Kamçı: Hücre yüzeyinde bulunan uzun kırbaçımsı lokomotor organeldir.

Kanser: Kontrolsüz ve anormal büyüme olarak nitelendirilen kötü niyetli hücre bölünmesidir.

Kapalı tohumlu bitki: Yumurta hücreleri, bitkinin yumurtalığı içerisinde kapalı olan çiçekli bitkilerdir.

Karaciğer: Diğerlerinin yanında besin depolama, safra tuzu üretme, glikojenin glikoza çevrilmesi, amino asitlerin deaminasyonu ve hemoglobinlerin yıkılmasını da içeren bir çok fonksiyonu olan organdır.

Karbonhidratlar: Şeker, nişasta ve selüloz gibi hücrelerin enerji kaynağı olarak kullanılan, karbon hidrojen ve oksijenden oluşan organik moleküllerdir.

Karyotip: Bir türün veya bir bireyin metafaz kromozom setinin şekli ve görüntüsüdür.

Katalizatör: Reaksiyon sırasında değişime uğramadan reaksiyonu hızlandırabilen maddelerdir.

Kemoreseptör: Koku ve tat alma gibi kimyasal uyarıyı algılayabilen organ ya da algılayıcı hücrelerdir.

Kılcal damar: Atardamarlar ile toplardamarlar arasındaki bağlantıyı sağlayan, dokular ve kan arasında besin, oksijen ve karbondioksit geçişine imkan sağlayan, küçük, ince duvarlı kan damarlarıdır.

Kırmızı kan hücreleri: Oksijen ve karbondioksitin taşınmasından sorumlu kan hücreleridir (bk. eritrosit)

Kiriş: Anatomide, hareket eden kemiğe kasın bağlandığı noktadır.

Kitin: Eklembacaklıların sert dış iskeletini oluşturan, çözünmez güçlü bir polimerdir.

Klitoris: Vajinal açıklığın hemen ön tarafında bulunan erektil kısımdır; erkek penisinin homoloğudur.

Klon: Tek bir atadan eşeysiz türeyen, genetik olarak tıpatıp aynı hücre popülasyonu ya da organizmalardır.

Kloroplast: Klorofil içeren bir plastiddir. Fotosentez; ışık kloroplasta geldiğinde başlar.

Koaservat: Biyolojik hücrelerin bir anda oluşumuna olanak sağlayabilecek, organik bileşiklerden oluşan prebiyotik kümelerdir.

Kodon: Tek bir amino asidi kodlayan, mesajcı RNA'da bulunan üç nükleotitden oluşan bir sekanstır.

Koful: Hücresel sitoplazmada tuzlar, proteinler, kristaller ve pigmentlerle çoğunlukla su bulunduran,zarla çevrili kesedir.

Kolesterol: İnsan diyetinin önemli bir parçası olan bir lipiddir. Dokunun sürdürülebilirliğine yardımcı olması ve genel enerji kaynağı olarak kullanılabilmesinin yanında, safra asidi ve cinsiyet hormonu üretiminde de gereklidir.

Kolon: Sindirilmemiş maddelerden suyun yeniden emilmesinden sorumlu, kalın bağırsağın bir bölümüdür.

Kondansasyon: Küçük, basit moleküllerin birleşimi sonucu bir veya birden fazla suyun ayrılmasıyla büyük ve kompleks yapılara dönme reaksiyonuna verilen addır.

Koni hücresi: Renk görmede kullanılan ve retinada bulunan ışığa karşı duyarlı hücrelerdir.

Konjugasyon: Protozoa, bakteri ve bazı alglerde görülen, benzer hücrelerin genetik alış verişidir.

Korpus Luteum: Memelilerde progesteron hormonunu salgılayan yumurtalık folikülü kalıntılarından oluşan bezdir.

Koryon: Embriyo etrafını sarak ve embriyo dışında gelişmiş bir dış zardır. Memelilerde plasentanın birçoğu koryondan oluşur.

Koşullandırma: Bir hayvanı verilen uyarıya karşı reaksiyonuna bağlı olarak ödüllendirerek veya cezalandırarak öğrenme biçimidir.

Kozalak: Çam ağaçları gibi çiçeksiz bitkilerde spor taşıyan yapılardır.

Krebs döngüsü: Oksidatif yıkım ürünlerinin glikolizi için gerekli başlıca aerobik yolaktır. Ayrıca trikarboksilik asit (TCA) döngüsü olarak da bilinir.

Kromozom: Kalıtım birimlerini ve genleri içeren nükleo-protein yapısıdır.

Kross over: Mayozun profaz-1 evresindeki kardeş olmayan kromatidlerin parça değişiminin gerçekleştiği sürece ve aynı zamanda böyle bir genetik değişimin sonucuna verilen addır.

Ksilem: Suyun ve çözünmüş maddelerin bitkilerin damarlı dokusu boyunca başlıca yukarıya doğru geçişi için devamlı bir yol sağlayan birimdir.

Kütikula: Bitkilerdeki epitel hücrelerin dış tarafını kaplayan mum ve kütin tabakasıdır.

Lenfosit (akyuvar): Bağışıklıkta yer alan çok sayıdaki beyaz kan hücrelerinin bir çeşididir.

Lipitler: Su ya da diğer polar çözücülerde çözünmeyen fakat toluen ya da eter gibi organik çözücülerde çözünme eğilimde olan organik bileşik sınıfıdır.

Lizogenik: Canlı bakteri hücresi içerisinde virüsün etkin olmayan durumudur.

Lizozom: Hidrolitik enzimlerce zengin sitoplazma organelidir.

Lökosit: Beyaz kan hücresidir.

Malpighi kanalcığı: Örümceklerin ve böceklerin boşaltım sistemidir.

Marazın: Yetersiz kalitededen farklı olarak yetersiz miktarda yiyecekten kaynaklanan bir hastalıkdır. Genel zayıflık ve kas tonusu (elastikiyet) eksikliği ile sonuçlanır.

Mayoz: Gametlerin oluşmasıyla sonuçlanan bir dizi hücre bölünmesidir.

Mekanoreseptör: Duyma ve dokunmanın mekanik uyaranları gibi değişen mekanik uyaranları algılama yeteneği olan duyusal hücre ya da organdır.

Menopoz: Bir kadında menstrüel periyodun (adet dönemi) kalıcı olarak sonlanmasıdır.

Menstrüel siklus (adet döngüsü): İnsanlarda ve ileri primatlarda dişi üreme yolunu belirli aralıklarla değiştiren bir dizi olaydır.

Merkezi sinir sistemi: Beyin ve omuriliği içeren sinir sistemi bölümüdür.

Mezoderm: Kas, kemik, dolaşım sistemi, bağ dokusu, sölom tabakası ve ürogenital sistemi meydana getiren, endoderm ve ektoderm arasında bulunan embriyonun orta germ tabakasıdır.

Mikoriza: Konak bitkiden beslenen ve mineral alımında konak bitkiye yardım eden ileri bitkilerin köklerinde yaşayan mantarlardır.

Mikrotübül: Kamçı ve sillerin hareketlerini kolaylaştıran, uzun, içi boş, silindirik yapılardır.

Mitokondri: Krebs döngüsü faaliyetlerinin ve sitokrom sisteminin olduğu "hücrenin güç merkezi" olarak adlandırılan, kendi kendine bölünebilen sitoplazmik organeldir. Hücresel solunumda kullanılabilmesi için ATP üretmek bu organelin asıl görevidir.

Mitoz: Vücut hücrelerinin bölünme sürecidir.

Miyelin: Bazı sinir aksonlarının etrafını saran ve elektrik uyarılarının iletilmesine yardım eden yağlı protein kılıftır.

Miyofibril: Kas lifini oluştuan alt bölümdür.

Miyozin: Kasların kalın filamentlerini oluşturan, 100 A° (angstrom) kalınlığında bir proteindir. Miyozin ve aktin, kasların en küçük esas yapısal kasılma birimleridir.

Motor birimi: Aynı sinir lifi ile aktive edilen bir grup iskelet kas lifidir.

Mutajen: Genetik mutasyon meydana getiren ajanlardır.

Nefridyum: Solucanlarda boşaltımdan sorumlu organdır.

Nefronlar: İdrarın asıl üretiminde yardımcı olan böbreğin fonksyonel birimidir.

Niş: Belirli bir türün fiziksel ve davranışsal hareketlerine göre belirlenen, belirli bir habitatta yaşayabilmesine olanak sağlayan organizmanın fiziksel davranışsal ve besinsel özellikleridir.

Nöron: Sinir sisteminin temel birimidir. Üç bölümden oluşmaktadır; hücre gövdesi, dendiritler ve akson.

Nükleotid: Bir fosfat grubu ve bir deoksiriboz olarak da adlandırılan 5-karbon şekeri ve pürin (adenin, guanin) veya primidin (timin, sitozin) ile dolu bir havuzdan seçilmiş bir azotlu bazdan oluşan moleküldür.

Oksidasyon: Oksitlenmiş maddeden elektronların uzaklaştırıldığı kimyasal reaksiyondur.

Oksin: Bitki büyümesi düzenlenmesinde yer alan bir hormondur.

Omurilik: Vücudun her tarafına dallanan 31 spinal sinir çiftin geçtiği, koruyucu omurgadan oluşan merkezi sinir sisteminin bir parçasıdır. Vücudun büyük bir bölümü ve beyin arasındaki birleştirici yapıdır.

Organel: Vücut organlarına benzetilebilecek, hücrenin özelleşmiş yapılarıdır.

Osmoz: Bir çözücünün seçici geçirgen bir zardan en basit hareketidir.

Otonom sinir sistemi: Nefes almak, glandüler salgılanması gibi istemsiz aktiviteleri kontrol eden omurgalı sinir siteminin bir bölümüdür.

Ototrof: İnorganik kaynakları kullanarak kendi besinini sentezleyebilen organizmalardır.

Öğrenme: Deneysel psikolojide, bireyin tecrübesinin bir sonucu olarak ortaya çıkan davranışındaki değişiklikdir.

Ökaryot: Mitokondri, plastidler, kamçı ve başka organellere de sahip olan, çekirdeği zarla kaplı hücredir.

Östrojen: Rahim iç duvarının glandülar kaplamasının ve düz kaslarının kalınlaşmasını sağlayan, yumurtalık folikülleri tarafından salgılanan, dişi cinsiyet hormonlarından birisidir. Aynı zamanda ikincil cinsiyet özelliklerini geliştirir.

Ötrifikasyon: Nehir veya göllerin suyunda fitoplankton ya da alglerin aşırı büyümesini uyaran besinlerin aşırı miktarda bulunmasıdır. Bu floral popülasyon, hayati gazların ve besinlerin tükendiği bir yoğunluğa ulaştığında aşırı büyümüş (yosun patlaması) olur ve toksinler üretirek nahoş köklenmiş kütle olarak ölür.

Paleontoloji: Fosillerle ilgilenen bilim dalıdır.

Parasempatik sinir sistemi: Vücut görevlerini düzenlemede yardımcı olan, otonom sinir sisteminin bir parçasıdır. Başlıca etkisi baskılamadır.

Paratiroid bezleri: Kandaki fosfat miktarını arttırmak ve kalsiyum miktarını düşürmekle sorumlu bir hormon olan parathormonu (PTH) salgılayan ve trioid bezine gömülmüş halde bulunan dört küçük salgı bezidir.

Parazit: Genellikle konakçı ile iletişim halinde kalarak, başka bir organizmadan besinlerini elde eden organizmalardır.

Peristalsis: Yiyecekleri ağızdan anüse doğru sindirim kanalı boyunca ileriye iten bir dizi kasılma sürecidir.

pH ölçeği: Hidrojen iyon konsantrosyonunun negatif logaritması olarak belirtilmiştir. Nötral solüsyonlar pH:7'ye sahiptirler. Asidik çözeltiler 7'den düşük, alkali ya da bazik çzeltiler ise 7'den yüksek pH değerine sahiptir.

Pinositoz: Küçük moleküllerin hücre zarı tarafından hücre içerisine alınmasıdır.

Plasenta: Memelilerde gelişen embriyo için içinden atıkların ve besinlerin geçtiği, bir kısmı rahim duvarında ve bir kısmı da embriyo dışındaki zarlardan oluşan dokudur. Bitkilerde, tohum taslağının bağlandığı (tutunduğu) yer çiçeklerdir.

Progesteron: Korpus luteum tarafından üretilen, dişi cinsiyet hormonlarından biridir. Östrojen ile birlikte adet döngüsünü düzenler ve hamileliği sürdürür.

Prokaryot: Zarlarla çevrili organeli olmayan hücrelerdir. Kromozomları saf (yalın) DNA dır (bk. ökaryot).

Prostaglandin: Kan basıncını düşürme, korpus luteumdan salgılanan progesteronu inhibe etme ve rahim kasılması gibi etkileri bulunan yağ-asidi hormon gruplarından biridir.

Prostat bezi: Spermin taşıması için gerekli sıvıyı hazırlayan, erkek memelilerde bulunan salgı bezidir.

Protein: Neredeyse tamamen karbon, hidrojen, oksijen ve nitrojen içeren organik bileşik sınıfıdır.

Rahim: Kaslı duvarlarında gelişen fetüsü koruyan, besleyen, ona ev sahipliği yapan döl yatağıdır. Ayva şeklinde olan bu organ, vajinanın hemen altında yer alır.

Refleks arkı (yayı): Beynin bilinçli katılımı olmadan oldukça basit bir vücut hareketinin 2 ya da 3 nöron grubu tarafından düzenlenmesidir.

Releaser: Hayvan davranışında tat, koku, hareket gibi öğrenilmemiş özel bir tepkiye neden olan sinyaldir.

Represör: İlgili operatör gen ile birleşen ve faaliyetini durduran proteinlerdir.

Rh faktörü: Kırmızı kan hücreleri üzerinde bulunan antijen grubudur. Yeni doğan bebeklerde kan hücrelerinin parçalanmasına neden olduğu (eritroblastosis) için klinik olarak önemlidir.

Ribonükleik asit (RNA): Sitoplazma ve çekirdekte bulunan tek zincirli nükleik asit olan RNA, DNA'ya şu istisnalar dışında benzeyen bir yapıdır; 5 Karbonlu şekeri deoksiriboz yerine riboz şekeridir. Sitozin ve timin yerine urasil içeren azotlu baz havuzudur.

Rod: Gözün retinasında bulunan, ışığa duyarlı pigmentleri (rodopsin) içeren fotoreseptörlerdir.

Sarkomer: Bir Z çizgisinden diğerine uzanan kas birimidir.

Sempatik sinir sitemi: Metabolik faaliyetleri kontrol eden, otonom sinir sisteminin bir parçası. Faaliyeti başlıca uyarıcılıktır.

Sentriol: Hücre bölünmesi sırasında mitotik ve mayotik iğ iplikçiklerinin organizasyonuyla ilgili sitoplazmada bulunan küçük, eşleşmiş organeldir.

Serebrum: Her bir yarım kürenin daha sonrasında loblara ayrıldığı iki yarıküreye bölünen, beyinin bir parçasıdır. Her lob konuşma, görme, hareket, öğrenme ve hafıza alanlarını da içeren birçok fonksiyonel bölge içerir.

Serviks: Vajinal kanala açılan rahmin boyun kısmıdır.

Siklik AMP: (3'-5'-siklik adenozin monofosfat)- Hayvanlar, bakteriler ve cıvık mantarlarda hücresel aktivitelerin düzenlenmesinde önemli görevleri olan kimyasal maddedir.

Sil: Hücrenin yüzeylerinde bulunan kısa kıl benzeri lokomotor organeldir.

Sinaps: Bir nöronun aksonunun sonu ile bir diğer nöronun dendiriti ya da hücre gövdesi arasındaki boşluktur.

Sindirim: Besin moleküllerinin hücreler tarafından kullanılabilmesi için, kompleks yapıdaki besinleri moleküllerine ve kimyasal bileşenlerine yıkması olayıdır.

Sinir düğümü (ganglion): Merkezi sinir sistemi dışında bulunan nöron hücre gövdeleri kümesidir.

Sinir sinyali: Bir sinir lifi boyunca ilerleyen elektrokimyasal sinyaldir.

Sinir: Otonom sinir sisteminden uyaranların (sinyallerin) periferik sinir sistemine (ya da tam tersinin) iletildiği bağ dokusu kılıfı içinde yer alan sinir demetidir.

Sirkadiyen ritim: Davranışın günlük döngüsüdür.

Skrotum: Spermatik kord parçaları ve testisleri içeren erkek uyluğu arasında bulunan harici bir kesedir.

Solungaç: Suda yaşayan veya bazı karasal organizmaların solunum organıdır. Solungaçlar oksijeni alır ve karbondioksiti bırakır.

Solunum: Metabolitlerin bağlarında bulunan enerjiyi kullanabilmek için organizmanın oksijen varlığında metabolitleri (ara ürün) oksitlenmesi sürecidir.

Somatotropin (STH): Hipofiz bezinin ön tarafından salgılanan ve iskelet büyümesini kontrol eden hormondur.

Sölom: Hayvan vücudunda vücut duvarı ile içorganlar arasında yer alan boşluktur.

Sperma kesesi: Spermler için besleyici sıvıyı salgılayan erkek üreme sisteminin parçasıdır.

Spor: Bitkilerde üreme hücresi; genellikle eşeysiz üreyen hücredir.

Sporofit: Spor taşıyan yapraktır.

Steroid: Birçok hormonun yapısında bulunan ve karbondan oluşan 4 halkasal yapıdan meydana gelen yağda çözünen bileşiklerdir.

Taksonomi: Organizmaların kronolojik ve morfolojik sınıflandırılmasıdır.

Tampon: pH değişimine karşı dayanıklı, ayrışmış iyonlar içeren çözeltilerdir.

Tek çenekli bitki: Embriyonik çenekleri (kotiledon) ile karakterize edilmiş kapalı tohumlu bitkilerin en önemli sınıflarından biridir.

Tendon: Kası kemiğe bağlayan lif şeridi.

Termodinamik: Enerjinin dönüşebileceği her forma dönüşmesi ile ilgili bilim dalıdır.

Termoreseptör: Sıcaklığın değişmesine duyarlı, duyusal hücre ya da duyu organıdır.

Test çaprazlaması: Bilinmeyen genotipin belirlenebilmesi için, bilinmeyen genotipe sahip deneysel organizma ile çekinik fenotipe sahip bir organizmanın çaprazlanmasıdır.

Testis: Sperm hücrelerini oluşturan erkek erbezleridir.

Testosteron: Spermlerin üretilmesi, üreme organlarının gelişmesi ve ikincil cinsiyet karakterlerinin gelişmesini etkileyen ana androjenik hormondur.

Tiroid: Kandaki kalsiyum miktarını düşüren tirokalsitonini ve metabolizma hızını ve büyümeyi kontrol eden tiroksin hormonunu salgılayan ve boyunda bulunan salgı bezidir.

Tiroksin: Metabolizma hızını ve büyümeyi kontrol eden ve tiroid bezi tarafından salgılanan hormondur.

Topluluk: Organize olmuş gruplar halinde yaşayan organizmalardır.

Totipotensi: Bir hücrenin (ya da çekirdeğin) her çeşit farklılaşmış hücreye olgunlaşabilmesi (ya da gelişimini kontrol edebilmesi) için tüm genetik yeteneğe sahip olmasıdır.

Trake: Genel olarak soluk borusu olarak bilinen, gırtlağı ve bronşları birbirine bağlayan ve hava akımını içeri alan yapıdır.

Tür: Doğurgan yavrular (döl) üretebilen bireylerden oluşan gruptur. Biyolojik sınıflandırmada uzmana yeterli olduğu düşünülen taksonomik birimdir.

Türleşme: Yeni türlerin gelişmesidir.

Üreter: İdrarın taşınması için böbrekten idrar kesesine uzanan geçiş yolu ya da kanaldır.

Üretra: İdrarın içinden aktığı ve vücuttan atıldığı, idrar kesesinden oluşmuş tüptür.

Vajina: Doğum sırasında fetüsün rahimden aşağıya doğru geçmesine olanak sağlayan ve cinsel birliktelik sırasında penisden gelen spermi alan kaslı yapıdır.

Vitamin: Yaşamı sürdürebilmek için az miktarlarda gereken özel organik maddelerdir.

Ya hep ya hiç ilkesi: Bir olayın tamamen kendi mümkünatıyla gerçekleşmesi ya da katiyen gerçekleşmemesi durumudur. Genellikle sinir uyartılarının oluşması ya da oluşmaması durumunda bu durumdan bahsedilir.

Yumurtalık: Yumurta üreten organdır.

Zigot: Sperm ve yumurtanın birleşmesinden oluşmuş hücredir.

Zygospore: Bazı alglerde ve mantarlarda eşeyli birleşmiş hücrelerden gelişen kalın duvarlı sporlardır.

İSİM DİZİNİ

Aristotle, 125, 340
Avery, Oswald, 104

Bacon, Francis, 1
Banting, Fred, 288
Barr, Murray, 131
Bateson, William, 132
Bayliss, W. M., 288
Beadle, George, 104
Bernard, Claude, 37, 206, 211, 252
Best, Charles, 288
Blackman, F. E, 87
Boveri, Theodor, 94, 129
Bridges, C. B., 94,131
Brown, Robert, 41, 52
Buffon, Comte Georges de, 7, 340

Calvin, Melvin, 87, 89
Cannon, Walter B., 206–207
Chailakhian, M. H., 204–205
Chargaff, Erwin, 95–96
Chase, Martha, 104
Crick, Francis Harry Compton, 95–96, 98, 101
Cuvier, Georges, 340–341

Dale, Henry, 313
Danielli, J. F, 53
Darwin, Charles, 3, 7, 8, 125, 201, 337, 340–344, 347–349, 354
Darwin, Erasmus, 7, 340
Dubois, Eugene, 427
Duve, Christian de, 55

Einstein, Albert, 17, 23
Eldredge, Niles, 344

Fleming, Alexander, 392–393
Flemming, Walther, 94
Franklin, Rosalind, 95

Gamow, George, 98
Gause, G. F, 358
Golgi, Camillo, 55
Gould, Stephen J., 344

Haekel, Ernst, 348–349
Haldane, J. B. S., 366–368
Hamilton, W. D., 333
Hardy, G. H., 342–343
Harvey, William, 165, 247
Hatch, M. D., 83
Hershey, Alfred, 104
Hippocrates, 206
His, Wilhelm, 165
Hooke, Robert, 41
Horowitz, N. H., 367–368
Huxley, Julian, 343

Ingenhousz, Jan, 86

Jacob, Francois, 141
Johanson, Donald, 427
Johnson, Virginia, 178

Kamen, Martin, 89
Keith, Sir Arthur, 426
Kinsey, Alfred, 177
Koch, Robert, 373
Kornberg, Arthur, 107
Koshland, Daniel, 33
Krebs, Sir Hans, 74

Lamarck, Jean Baptiste, 3, 7, 41, 52, 340–341, 349
Lavoisier, Antoine, 60
Leeuwenhoek, Anton van, 41, 52
Lerner, I. Michael, 133
Letham, D. S., 198
Levene, P. A., 94–95
Linnaeus, Carolus, 340
Loewi, Otto, 313
Lorenz, Konrad, 329–330, 336
Lucretius, 340
Lyell, Charles, 342
Lyon, Mary, 131–132, 138

McClintock, Barbara, 102
Malpighi, Marcello, 161, 249
Malthus, Thomas R., 347, 359
Mangold, Hilde, 161
Margulis, Lynn, 57, 381, 383

Masters, William, 174
Maxwell, James Clerk, 85
Mayer, Jean, 230
Mayr, Ernst, 348, 352
Mendel, Gregor, 76, 124–129, 130–131, 133–137, 347
Mendeleev, Dmitri, 21
Meselson, Matthew, 106
Miescher, Friedrich, 94
Miller, Stanley, 371
Monod, Jacques, 139
Morgan, Thomas Hunt, 129–132

Nicholson, G. L., 44, 55

Odum, Eugene P., 363
Oparin, A. I., 371–374

Pasteur, Louis, 372, 382
Pauling, Linus, 229
Pearson, Karl, 127
Plato, 345
Porter, Keith, 56
Priestley, Joseph, 85

Robertson, J. D., 55
Rous, Peyton, 145
Rubin, Samuel, 87
Rutherford, Ernest, 370

Saussure, Nicholas Theodore de, 85
Schleiden, Matthias, 43, 54
Schwann, Theodor, 43, 54
Selye, Hans, 292
Simpson, George Gaylord, 431
Skinner, B. F, 333
Skoog, Folke, 197
Spemann, Hans, 161
Stahl, Franklin, 106
Starling, E. H., 288
Steward, Fred, 103–104
Sturtevant, A. H., 129–130
Sutton, William, 131

Tatum, Edward, 104
Tinbergen, Nikolaas, 322, 339, 354

Urey, Harold, 371

van Baer, Karl Ernst, 162
van Niel, C. B., 86
Virchow, Rudolph, 43, 53
Vogt, Wilhelm, 163
von Frisch, Karl, 337, 339

Wallace, Henry, 355
Watson, James Dewey, 96, 98, 101
Weinberg, W, 350–354
Went, Fritz, 197, 201
Wilson, E. O., 338, 357
Wolff, Friedrich, 162
Wynne–Edwards, V. C, 340

DİZİN

Açık tohumlular, 160, 181, 406–408, 410
açık tohumlular, 160, 181, 406–408, 410
açıklanmış, 141
Açlık, 230
Adenozin monofosfat (AMP), 296
Adenozin trifosfat(ATP), 61
Adet döngüsü, 170–171, 175
Adrenalbez, 291–292, 316
Aegyptopithecus, 432
aglomerular, 245
Ağaç uru, bitki200
AIDS(Kazanılmış bağışıklık yetersizliği sendromu), 269, 273
Akciğer, 277
Akciğerembolizması, 261
Akrozom reaksiyonu, 150
Akrozom, 56, 116
aksesuar yapıları, 244
Akson, 51, 55, 304–309, 327, 328
Aksonom, 57
Aktif ve pasif bağışıklık, 271
Aktin:
Aldesteron, görevi, 291
Aleller, 104, 126
Alemler, 6, 7, 10
Alev hücre sistemi, 237
Algler, gelişimi ve üremesi, 157
Algsi protista, 385, 387–390
Alkalosiz, 255
Allantois, 155–156
Altruizm, 336, 340
Amino asitler, 30, 32
Amipsi hareket, 324, 329, 386
Amniyon, 154
Amniyosentez, 132
AMP (adenozin mofosfat), 296
Ampleksus, 167
Anabolizma, 75
Anemi, pernicious, 228
Angiosperm, 181, 406, 407, 408, 410
Annelida, 417, 419–420
Anoreksianervosa, 230
Antheridia:
Anthropomorfizm, 339
Antidiuretikhormon(ADH), 213, 293, 299
Antijen, 265–273
Antikodon, 100, 106
Antikor, 265–273, 298
Anyon, 13
Apoenzim, 37
Appendiks, vermiform, 224
Archegonia, birofit, 157, 404
Arkebakteria, 379, 380, 382
Arkenteron, 161, 162
Asidosis, 255
asimilasyonu, 223–224
Asit yağmuru, 368
Askogonyum, 398
Askokarp, 398, 401
Askospor, 398, 399
Askus, 397–399
Aşılama161
aşırı, 229, 233
At kuyruğu, 405
Atar damar, 229, 249–250
Atom, 12–14, 20–23
ATP(Adenozintrifosfat), 18, 61
Australopitesin, 433
Avitaminosis, 231
Avogadro sayısı, 23
Ayrılmama, hastalığı, 121
Ayrışma eğrisi oksihemoglobin, 261-262
Ayrışma, 182
Azot bağlayıcı bakteriler, 182, 191
Azotlu bazlar(N-bazlar), 94
azotun, 236-238, 241, 244–245
Bağ doku, 51, 58
Bağırsakların yutma hareketleri, 218, 327
Bağışıklık sistemleri, 265–267
Bağışıklık yanıtı, 265, 268–269
bağlanması (Ayrıca bk. Kalıtım)
Bakteri, 379–383
bakteriyel, 145
balıklarda, 238, 241, 245
Barr cisimciği, 130–131
Basınç akışı teorisi, 190
Basınç, algısı, 311
Basidiospor, 399
Baskın ve çekinik özellikler, 125–126
Başlangıç çizgisi, 154
Başlatıcı, 140, 144, 146, 161
Bazalcisimcik, 48, 57
Bazalmetabolikhız(BMR), 292
Bazidiyum, 399, 401
Belirli elementler, 182, 191
Belirli sinir enerjilerinin Muller doktrini, 309
Bernoulli prensibi, 259, 260
Besin (bk. Beslenme, hayvanlar)
Besin piramidi, 362
Besin zinciri, 60, 357–358, 361–365
Besinler, 217
Beslenme, hayvan, 217–235
Beyaz kan hücreleri, 255–256
Beyin dalgaları, 318
Beyin epifizi, 294–295
Beyin, 312–314
Beyin, 313–314, 318, 432, 435
Beyincik, 312, 318
Bezler, 220, 286–294 (ayrıca bk. endokrin sistemler; spesifik bezler)
Bhücreleri, 270, 271
Bikiler:
Bilateria, 417
Bileşikler, 12, 28
Bilim, biyoloji olarak, 5
Bilimsel metot, 3–4
Birim zar hipotezi, 44, 55
Birincil bakteri katmanları, 152
birincil ve ikincil, 271
Birofit ve eğrelti otları, 164
Bitkiler dünyası, 403
Biyoenerjetik, 67-69
Biyokütle, 362–363, 365
Biyoloji:
Biyolojik karar verme, 338
Biyom, 360
Biyosentez, 66–67
Blastodisk, 154, 162, 163
Blastopor, 162, 163
Blastula, 153, 154
Bohretkisi, 262
Bolting, 202
Boşalma, 169
Boşaltım, 236–247
Böbrek:
Böcekler, 422, 427
Bölünme yolakları, gelişimsel, 151–154
bölünme, 142, 147
Brachiation, 432
Bronşiyol, 278
Buhar basıncı, 17
Bulimiya (yeme bozukluğu), 230
Bundle-sheath(demet kını) hücreleri, 82–83
Burkittlenfoma, 145
Burun delikleri, iç l, 283
Büyük patlama teorisi. 370
C vitamini, 226
C_4 fotosentez Hatch-Slack yolu, 82–84, 88
Calvin-Bensondöngüsü, 81–85
cAMP (siklikAMP), 295
Chlamydomonas, 389, 390, 392
Chlorosis, 200
Cıvık mantarlar, 390–391
Cinsel işlev bozukluğu, 173-174, 176

Cinsel tercih, 173
cinsel, 334–335
Cinsel-bağlantı, 130–131, 136–137
Cinsellik, 166
Crassulacean asit metabolizması (CAM), 193
Cro-Magnon, 433, 436
Çalışma, tanımlı, 17
Çapraz test, 133
Çekirdek, hücresel, 49
Çekum, 220, 224
Çiçek soğanı, 188
Çiçek(ler), 58, 374, 408
Çiçekli bitkiler (bk. Anjiospermler)
çift taraflı, 338
Çoklu doymamış yağ, 34sağlık etkileri, 37
Çubuklar, retina, 310
Çürükçül, 217
Çürüme, dişlerle ilgili, 219
Dalton'un kısmi basınç teoremi, 262, 282
Damak, 278
Damar tıkanıklığı(embolizma), 260–261
Damarlar, ksilem, 189
Damarlar, 249, 253
Darwinve doğal seleksiyon, 346–347
Davranış, 331
Davranışçılık, 339
DDT(Dikloro-difenil-trikloro-etan), 364, 367, 409, 411
Deaminasyon, 74, 236
Dendiritler, 304
Deney grubu, 4
deneyler, 200–201
Deneysel formüller, 16
Denge sabiti, 16, 22
Deoksiribonükleik asit (DNA):
Derepresör, 140
Deri değiştirenler, eklem bacaklılar, 286, 427
Derisi dikenliler, 417
Deuterostome, 417, 422
amfibi hayvan, 151–153
başkalaşımın kontrolü, 160–161
bitki, 156–160
denizyıldızlarında, 151–152
Gelişim, 150
hayvan, 150–156
iç, 167
insan, 156
kuşlarda, 154–155
Dış beslenme, 190
ototrofi, 372–374
Dış iskelet, 321
dezavantajları, 427
Dış reseptör, 310
Dışkılama, 224, 225, 236
Diabetesmellitus, 211, 212
sebepleri, 298
Difüzyon, 23
dirofit, 164, 403–404
Disakkarit, 28, 29
Dişler, 219–220, 231
Diüretik, 246, 255
Diyafram, anatomik, 279, 280
Diyafram, kontraseptif(koruyucu), 172
Diyastol, 250, 254
Diyet (bk. Beslenme, hayvan)
Diz kapağı refleksi, 309
DNA(bk. Deoksiribonükleik asit)Baskınlık, hiyerarşi, 336
Doğal seleksiyon yoluyla türlerin kökeni, üzerine (Darwin), 5, 346
Doğal seleksiyon, 5, 8, 346, 348–349
çeşitlilik, 10
modeller, 351
modern sentezi, 348–349
orak hücre anemisi için, 137, 348355
Doğum kontrolü, 172–173, 176
Dokunma, algı, 311
Dolaşım, 249, 258
omurgalıların, 249–250, 258
ozmoregülasyonu, 258
dolaşımı(bk. Dolaşım)
içerdikleri, 255–258
Dormansi(uyku hali), 197, 202
Down sendromu, 112, 121
Doymamış yağ, 34
Doymuş yağ, 34
sağlığa etkileri, 38
Döllenme, 111, 150–151
döngüsel şekil, 334
döngüsü, 358
Dryopithecines, 432
Egzergonik reaksiyonlar, 18, 24, 60, 69–71
Eğrelti otları, 111, 181, 406
resmedilmiş, 162
sınırlandırılması, arazi bitkisi olarak, 190
üreme ve gelişmesi, 157–158
Eklem bacaklılar, 417, 419, 421–422
başarısı, 421–422
Eklem iltihabı, 272
Ekoloji, 357, 360, 365
ekonomik önemi, 408–409
Ekosistemler:
anatomisi, 357–360
besin döngüsü, 358
birbirini takip etme, 362
devirmek, 363–365
eksikliği hastalıkları, 226, 230–231
ekspresyonunda varyasyonları, 131
enerji akışı, 357, 358, 365
marin, 360, 361, 388
popülasyon büyüklüğü düzenlenmesi, 358–359
stabilitesi, 363–365
tipleri, 360–361
türlerin dağılımı, 362
Ektoderm, 155, 156, 162
Ekzokrin bezleri, 225
Ekzon, 100, 104–105, 142, 147
Ekzositoz, 54, 56
Elektroensefalogram (EEG), 318
Elektrokardiyografi (EKG), 252, 256
Elektron taşıma zinciri (ETC), 64–65
Elementler, 12, 20, 21
periyodiktablo15–16, 21
Elementlerin periyodik tablosu, 15–16, 21
Embden-Meyerhof yolağı(bk. Glikoliz)
Embriyoloji, önemli katılımları, 161–162
Embriyon dışında gelişmiş membranlar, 154–155, 163–164
Embryogenez, 155, 161, 163, 164
en küçüğü, 381
Endergonik reaksiyonlar, 18, 24, 60, 69
Endoderm, 152–155
Endokrin sistemler, 286–288, 331
erken, 286–287
omurgalılara, 288–289(ayrıca bk. Hormonlar: belirli bezler)
zarar görmüş dokularda, 295
Endometriyum, 156, 170, 171
Endoplazmikretikulum (ER), 46, 56, 57
Endorfinler, 293, 299
Endosimbiyotik hipotez, 57, 381, 387
Endositoz, 53
endosperm çekirdek, 164
Endotermi, 67–68, 75, 209, 424
avantajları75–76
enerji dönüşümünde, 69
Enerji, 17–18, 60
ilk kaynakları, 374
kinetik, 17, 18
korunumu kanunu, 18, 22
serbest ve entropi eşitliği, 24, 60, 61
Enkefalin, 293, 299
Entropi, 18, 23, 60
Enzimler:
aktif bölgesi, 32
sindirim, 221–223, 232
Epifiz, 406
Epigenez, 155
Epiglotis(küçük dil), 278, 283
Epinefrin, 36, 208, 212, 292
Epistazi, 131
Epizom, 145
Ereksiyon, 173
Ergo, 200, 397, 400
Eritroblastozis fetalis, 270
Eritropoietin, 256, 322
Eritrosit(ler), 255–257, 260, 262, 271

Esterifikasyon, 75, 211, 224
Eş gametler, 110, 166
eşeyli üreme ve çeşitliliği, 118–119
Eşitlikler, kimyasal, 21–23
Etilen, 198, 202
Etiyolman, 200
Etkileyiciler, 309–310
Etoloji (davranış bilimleri), 174, 331, 339
bulunuşu, 339
Evren, 370
Evrim, 3, 6, 8, 9, 345–355
alternatifleri, 5, 8, 370–371, 373
Darwin'den önce, 345–346
evrimi, 316, 318
kabulü, 352
kanıtları, 353
teorisinin tarihi, 345
Fagositoz, 53, 267
Fallopi tüpleri, 172, 173
Fenotipik oran, 126, 135
Fenotipler, 125
belirlenmesi, 134–135, 136
oluşum olasılıkları, 136
Fetüs, 156
Fibrilasyon, 252
Fibrinolizin, 170, 257
Filtre besleyicileri, 220, 425
Fitokrom, 199
Floem, 50, 181, 192–193
besin hareketi yolu, 189–190
fonksiyonları ve pozisyonu, 58
sekonder, 186, 192
Fosfolipitler, 33–35
Fosiller, 9
Fotofosforilasyon, 80
döngülü ve döngülü olmayan, 86
Fotoindüksiyon, 202
Fotokimyasal sis, 368
Fotoperiyodizm, 198–200, 203
Fotorespirasyon, 82, 88
Fotosentez, 79
(ayrıca bk. Calvin-Benson döngüsü)denklemi, 86
C_3 ve C_4 yapraklarında, 83
C_4 yolu, 82–84, 88
fotosistem I ve II, 79–81, 86
hareket ve absorpsiyon spektrumları, 87
ışık kullanımı, 79, 87
ışık reaksiyonu, 79–80
karanlık reaksiyonlar seçenekleri, 81
tablo, 80
teorisinin evrimi, 85–86
Fototropizma, 196
fungal, 396
Gamet kesesi, mantarsı, 398
Gametler, 110
Gametogenez, 116, 117
Gammaglobulinler(IgG), 266
Gastrula, 152–154
Gause prensibi, 363
Gause'un (rekabetçi dışlama) ilkesi, 363
Gaz değişimi, 275
dolaşım sisteminde 275, 282
Henry'ninyasası, 282
insan sistemi, resmedilen, 279
kanda, 281
kuşlarda, 283
marin, 284
mekanizması, 275–278kısmi basınçları, 284 ve fotosentez, 282
memeli, 278–280
trake sistemi, 276, 282
Gaz(lar)soy, 13, 16, 21
kısmi basınç ve çözünürlük katsayısı, 262, 282
Gebelik, 156
Geçici toplama, 308, 317
Gen ekleme, 103
Gen havuzu, 347, 350
Gen(ler), 93, 104, 126
Genel adaptasyon sendromu, 292
Genetik faktörler
Hardy-Weinbergdenklemi, 347–348, 350, 354
kontrolü350
Genetik hastalıklar, 102, 103, 131, 132
tedavisi, 132
Genetik mühendisliği, 103, 104
Genetik rehberlik, 132
Genetik, 124
bir sapma olarak kanser, 144–145
klasik olarak, 124, 129, 131, 348
kontrol mekanizması, 141
Genetik kod, 98
tablo, 99
Genotipik oranı, 126
Genotipler:
belirlenmesi, 133, 136
tahmini, 136
Geri besleme kontrolü, 208–209
Geri çaprazlama, 133
Gıda depolama kapasitesi, 231 Formüller:
deneysel, 16, 28, 35
gıda tedariği, 217
yapısal, 28, 35
Gırtlak, 219, 220
Giberellinler, 197–198, 202
Glikojen, 29, 35–36
keşfi, 212
kontrol düzeyleri, 36
Glikoliz, 61–63, 69–74, 75
diyagram, 72
glikoliz, 69–75, 82
glikozun fosforilasyonu, 70, 75
hücresel rolü, 69
Glomerulus, 239
Glukagon, 36, 212, 290, 291
Glukokortikoidler, 212, 291
Golgi aygıtı, 46, 47, 56
Gonadlar, 293
dişi, 169
erkek, 168
Görsel algı, 310
Gözler, 313
bileşik, 421
kamera, 427
Gözyaşları, 244
Gram eş değer ağırlığı, 23
Granüllü endoplazmik retikulum (RER), 46, 56
Granülositler, 255–257, 259, 270
Granülsüz endoplazmik retikulum (SER), 46, 56
Gri madde, 309, 313, 314
Guatr, 299
Güçlü olanın hayatta kalması, 9
Habitüasyon (alışma-tepkisizleşme), 333
yorulma, 339
Hafıza, 314
Halofit, 192
Haptenler, 272
haritalaması, 314
Hastalığın germ teorisi, 382
hastalıkları, 200
Haustoria, 395
Hayatın kökeni, 370
hayati, 32–33, 37, 226
Hayvanlar alemi, 413–429
Hayvanlar:
böcekler ve memelilerin ortak özellikleri, 174–175
diferansiyel, 9
eşeysiz, 174
evrimsel çalışma, 166–167
HeLa hücreleri, 144
Hem etçil hem otçullar, 217
Hem, 256–257
Hemofili, 130
Hemoglobin, 256, 260
pekişimi, 267
Henry yasası, 262–263, 282
Hepatit, 233
Hermafrodit, 392
Herring-Breuer refleksi, 280
Heterogamet, 110, 150
Heterogami, fonksiyonel, 166
Heterozigot birey, 126
HIV (insan bağışıklık yetersizliği virüsü), 269
Hibridomalar, 269
Hibrit çarpazlama, 127, 129, 134–137
Hibrit gücü, 137, 355
Hidralar, 415–416
Hidrojen bağı, 14
Hidrojenlenmiş yağ, 38
Hidrokarbonlar, 28
Hidroliz, 29

Hifler, 395
Hiperplazi, 229
Hipertansiyon:
başlıca, 255
tedavisi, 226
Hipertiroidizm, belirtileri, 299
Hipertrofi, 230
Hipofiz bezi, 293–294, 300
hormonlar, 293
Hipofiz-adrenal eksen, 292
Hipotalamus, 294, 313
Hipotez, 3, 4, 5, 6
Histamin, 295
Histonlar, 97, 111, 147
Holoenzim, 37
Homeostatik devre, resmedilmiş, 209
Homeostaz, 36, 67, 207–208
Geribesleme kontrolü, 208–209
Kan şekeri kontrolü, 211–212, 215, 224
Sıcaklık ayarı, 209–211, 213
Sıvı ve elektrolit, 237
Homeotik kutusu, 161
homestatik, 237, 243–244
Hominoidea, 431
Homo erectus, 435
Homo habilis, 435
Homolog, 225
Homo sapiens, 431, 435
Homo sapiens neanderthalensis, 433, 435
Homozigot birey, 128
Hormonlar, 196, 286
bağırsağın, 288
bitki, 196–198
entegrasyonu, 299
gen aktivasyonu, 297
hareketi, 295–297
hipotalamusun, 294, 300
ikincil haberci, 296, 300
kontroldüzeyi, 300
midenin, 289
pankreasın, 289–290
tablo, 295
tropik, 294, 300
ve enzimler, 297
Hücre gövdesi, 304, 308
Hücre plağı, 114
Hücre zarı, 44, 46, 47, 53, 54, 57, 58
Akıcı mozaik modeli, 44, 46, 55
Hücre(ler), 43
[ayrıca bk. Gen(ler)]
bağlanmasının baskılanması, 144
bilgi işleyişi, 93
bitki, 49–51
doktrin, 43, 54
doku organizasyonu, 49–51
döngüsü, 110
en erken, 374
engellenme, 51
hayvan, 49–51
organellerin (bk. Organeller)organizasyonu, 43–44
orijini, 373
taşıma, 46, 53
üremesi, 119 (bk. Mayoz, Mitoz)
ve yaşam döngüsü, 110–111
hücre-aracılı, 265, 267
hücresel, 49
IgG (gama globülinler), 266
IL-1 (interleukin1), 268
IL-2 (interleukin2), 269
İç iskelet, 322–324
gelişimi, 322
hareketi, 322–324
ve homeostazi, 322
İç kabuk187
içeriği, 332–334
İçgüdüler, 331
İçsel, 167
İdrar torbası, 238–239
İdrarda glikoz, 243
İki yıllık, 186, 408
İletişim:
modları, 337–338
rolü, 337
İlgili kaygılar, 107
İltihap, 272
İmmünoglobulinler, 265–266
İmmünoloji, 265
İnflamatuar yanıt, 267
İnhibe edici post sinaptik potansiyeller (ipsp), 308
İnsan böbrek fonksiyonunun iki-çözünen modeli
fonksiyonu, 243, 246
İnsan(lar):
insan, 238–240, 241–243
kaderi, 432–434
maymunlar ve, 435
İnsanlarda cinsel tepki, 171–172
İnsanlarda üreme sistemi: dişi, 169–171
adet döngüsü, 170–171, 175
anatomisi, 169
erkek, 168–169
insanlarla olan ilişkileri ve ekolojikgörevleri, 381–382
İnsersiyonel tümör oluşumu, 144
İnsülin, 38, 211, 287–288, 290
hormanal zıtlıkta etkiler, 214–215
yönetimi, 298
İnterferonlar, 265
İnterleukin1(IL-1), 268
İnterleukin2(IL-2), 269
İnteroseptör, 310
İntronlar, 100, 106, 142, 147
İrkilebilirlik, 7, 196, 303
İskelet:
hidrostatik, 321
iç (bk. İç iskelet)
insan, 322–323
işlevi:
İştah, 230
İzotoplar, 12, 20
Java Adamı, 433
Kafadan bacaklılar, 430
Kalıtım, 124
çift sarmalın keşfi, 96–97
kazanılmış özellikleri, 5, 9, 354
kimyasal temeli arama, 94–97, 104–105
kromozomlarda ve DNA, 94–95
mekanizmalar (bk. Genetik)parçacık teorisi, 124
pre-Mendelian kavramları, 124
Kalluslar, bitki, 200
Kalp atışı, 255
Kalp kasılması, 250, 254
sitotoksik, 267
süpresör, 269
T hücreleri, 265, 271
yardımcı, 268–269
Kalp krizi, 252
Kalp pili, 252
Kalp, 249–253, 258–259
cenin l, 258
insan, 250–252
vanaları, 250
Kalp üfürümü, 259
Kambiyum, 181
damarlı187
kabuk, 187
Kamçı, 47–48, 57
Kan basıncı, 254–255
ölçümü, 260
yüksek (bk. Hipertansiyon)
Kan damarları, 254, 258
Kan grupları, 269
babalık, 267, 273
Kan şeker düzenlenmesi, 211–212
Kan (devam ediyor) hücresel, 255–258
menstural, 170, 257
güç vuruşu, 252, 255
kan hareketiyle, akış şeması, 245
Kanser:
çoklu adım hipotezi, 147
genetik aberasyonu, 144–145
indüksyonu: minimize etme, 147
Kanserojen, 144
nötürleşmesi, 148
Kapsayıcı elverişlilik, 336
Karaciğer portal sistemi, 214–215
karaciğer, 225, 233
Karaciğer, 225, 233
karasal adaptasyonları, 403, 404
Karbonhidratlar, 28–29
Karbonifer periyot, 406
Kardiak çıkış, 252
Karnivor, 217, 413
Karyotip, 112
hastalıkları (bk. Genetik hastalıklar)

Kas zarı, 308, 325, 328
kas, 325, 326
anatomisi ve fizyolojisi, 324–328
düz, 253, 327–328
iskelet, 325–327
kalbi uyaran, 327
kasılmanın kayan iplikler teorisi, 326–327
kas-iskelet sistemi (Ayrıca bk. iç iskelet; kas), 321
sinir demetleri, 325
sinirle donatma, 328
Kaspari şeridi, 191, 192
Katabolizm, 60
Katastrofizm, teori, 346
Katı, 219
Katyon, 13
Kazık kök, 184
Kemoreseptörler, 311
keşfedilmesi, 85, 87
Kılcal damarlar, 253
Kırmızı gelgitler, 389
Kırmızı kan hücreleri (RBC), 255–256, 270
Kış uykusu, 69
Ki-kare (x^2) analizi, 127–128, 136
Kimyasal bağ, 12, 13
iyonik, 13
kovalent, 13–14
Kimyasal reaksiyonlar:
gösteren eşitlikler, 16
ve denge, 16–17, 22
Kinetik moleküler hipotez, 22
Kirlenme, 364–365, 368, 407
kitapsı, 421
Kitin, 29, 36, 55, 276, 390, 395
kompozisyonu, 36
Kitle hareket, kanunu, 16
kleidoik, 428
kleidoik, 428
Klimaks, 173
Klitoris, 170, 171
Kloak, 167, 238
klonal seleksiyon teorisi, 268–269
Klonlama, 103, 107, 164
genlerin, 107
Klor değişimi, 281
Klorofita, 389, 403
Kloroplast, yapısı ve görevleri, 84–85, 88
ve mitokondri, 88
Koch postülatları, 382–383
Koch postulatı, 382–383
kodlama bilgisi, 98
Kodonlar, 98, 141
Kofullar, 49
kasılabilen, 237
Koklama, 311
Koku hafızası318
Koleoptil, 160, 200, 201
deneyleri, 200–203
Kolesterol, 34, 35, 224–225
Kolon, 224
Koni, bitki, 404
Koni, retina, 310
Konidia, 398, 399, 401
Konidiofor, 398
Konjugasyon:
mantarlarda, 396
protozoalarda, 385–387
Kontrol grubu, 4
Korepresör, 141, 146
Kormlar, 188
Koroner damarlar, 252
Koroner tromboz, 260
Korpus luteum, 171, 175, 176
Koruma hücreleri, 188, 193
Koryon, 156
kleidoik, 423, 428
Koryonvillus, 156
Koservatlar, 371, 372
Kozmoz, 370
Kök tüyleri, 183, 184, 189
Kök(ler), 183–186, 192, 405
fibrovasküler demet, 185
kesitte, 184
Kökler, 186–188, 192
kesitte, 187–188
Kranialsinir, 312
Kranz anatomisi, işlevi, 88
Krebs döngüsü, 65–66
oksidatif fosforilasyon, 65–66, 74
Krebs siklüsü, 63–64, 74–76
Kriptorşidizm, 175
Krisofita, 389
Kritik periyod, 333
Kromozomlar, 49
anormallikler, 121–122
diyagram, 121
haritalama, 129–130
migrasyon (göç) mekanizması, 120
paketlenmiş genler olarak, 111–112
Philadelphia, 131
tetrad, 114
ve gen ekspresyonu, 131
yer değiştirmesi, 131, 145
Krosover, 115–116, 118–122, 129
Ksilem, 50, 181
içerisinde su ve mineral hareketi, 189, 193–194
ikincil, 185, 187
Kulaklar, yapısı ve işlevi, 310–311
Kullan-bırak teorisi, 9, 346
Kupfer bezleri, 168
Kur yapma, 334–335
Kurtayağı, 405–406
Kusma, 232
Kuşlar, 423, 426, 428
Küçük tomurcuk, 124
Küf, mantar, 200, 400
Kültür, 337
sembolik, 434–436
Kümelenme, antijenik, 266–267
Kürtaj, 172
Kütikül, eklembacaklılar, 421–422
Kütikül, yaprak, 83, 188
Kütin, 403
Kwashiorkor, 37, 230
Labia Major ve minor, 170
Laktaz, 223, 226
Lamarck'ın teorisi, 5, 8, 9, 346, 354
insan ve maymun ilişkisinde yanlış kanılar, 434
moleküler biyolojisi, 349–350
Sıçramalı denge, 349 (Ayrıca bk. doğal seleksiyon)
süreç olarak, 345
temel kusur, 354
Laterizasyon, 367
Lenf bağlantıları, 258
Lenf, 255, 258
Lenfositler:
B, 265, 270–271
Lizojeni, 141
Lizozomlar, 47, 56–57
T(bk. T hücreleri)
Lifli kök sistemleri, 184
Ligamanlar, 170, 324
Likenler, 389, 397, 399
Lipidler, 33–35, 44–46
Lipogenez, 75, 211
Lökositler, 255–258
Lupus erithematosus, 272
Makroevrim, 351, 352
Malpigi tüpü, 238
Mantar, 389, 390
arkadaş ve düşman gibi, 399–400
bölümleri, 395–397
çoğalması, 397–399
mücadele, 400
sebep olduğu hastalıklar, 400
sınıflandırılması, 393
yapısı, 395
Mantarsı protistler, 390–391
sınıflandırılması, 393
Mantık, tümdengelim ve tümevarım, 3, 4
Marasmus, 37, 230
Mastigofora, 385
Mayoz, 114, 115–116
bölünmesi:
ilk(azalmalı), 114–116, 120
ikinci(eşlemeli), 116, 121–12
vemitoz, 120–121
rekombinasyon sırasında, 122
Medyaneminens, 170, 300
Mekanizma, algısı, 310
Mekanoreseptörler, 311
Mekansal toplama, 308, 317
Mendel'in yasaları, 124–128, 133, 136
birinci yasası (Ayırma), 125–126, 136
ikinci yasası (Bağımsız çeşitler arasında), 126–127, 133–134
istatistiksel doğrulama, 127–128
kromzomlarına bağlanma, 128
Meni, 168

Menopoz, 171
Merkezi sinir sistemi (CNS), 303
Metabolik hız ve vücut büyüklüğü, 68, 76
Metabolik yol, 65, 73
aerobik, 65, 66
anaerobik, 61–63
elektron taşıma zinciri ve oksidatif fosforilasyon, 65, 66, 74
glikoliz(bk. Glikoliz)
glikoneojenik, 63
Krebsdögüsü, 63–64, 74, 76
Metabolizma, 7, 61–67
Metamorfoz, 163
Metastaz, 144
Mezoderm, 156, 162, 417
Mezofil, 83, 188–189
Mide, 220
Mikoriza, 183, 400
Mikroevrim, 350, 352, 354
Mikroskop, 43, 54–55
Mikrotübüller, 48, 49
Mikrovili, 56, 220
Miselyum, 395
Mitokondri, 47
Mitoz, 48, 112–114, 120
hayvanlar:
ve bitki, 120
ve mayoz, 121–122
Miyelin kılıf, 304
Miyofibril, 325–327
Miyozin, 49, 326–327
Mol(mol), 16, 23
Moleküler biyoloji, 8, 94
moleküler, 93
Moleküller, 12–14, 21
Monera (bk. Bakteriler)
Monoklonal antikor tekniği, 269
Monokotlar, 192, 408
Monosakkaritler, 28–29
Morfogenez, 151–163
morfolojisi, 381
Morula, 152
Motor uç plağı, 308
Motor ünitesi, 310, 328
Mozaik hastalığı, 200
Mumlar, 33–35
Mutajenler, 103, 148
mutasyonları, 9, 93, 103, 349
Muton, 142, 146
Mutualizm, 183, 191, 367
Nabız basıncı, 255
Nefes almak, 277–279
düzenlenmesi, 280–281
Nefridyum, 237–238
Nefronlar, 239
Niş, 352–353
basitleştirme ve büzülme, 358–359
Norepinefrin, 208, 292, 308
Nörohumoral sistem, 286
Nöronlar, 49, 301–303, 306, 314
bağlayıcı, 301
motor, örneklendirilmiş, 302
Nörotransmiterler, 308
Nükleotidler, 94–95
Nükleozom, 97, 112
Obezite, 229–230, 232–233
obezite ve yeme bozuklukları, 229–230
Odun gövdeği, 187
Odun soymuk demeti, 185, 192
Oksidasyon, tanımlaması, 71
Oksin, 197, 201–202
Olasılık, yasaları, 127
Oligopeptidler, 50, 224
Oligosakkaritler, 150
omurgalı, 241
Omurgalılar, 422–424
omurgasızlarda, 237–238
Omurilik, 314
Onkogenler, tümörojenik rolü, 145
Oparin hipotezi, 371
Oparin-Horowitz teorisi, 372
Operon(lar), 140, 146
lac, 140–142, 146
transkripsiyon kontrol mekanizması, 146
Operon hipotezi, 139–141
Orak hücre anemisi, 137, 348–349, 355
Organeller, 6, 44–48, 56
(ayrıca bk. çekirdek, hücresel)
organik, 28
ökaryotik, resmedilmiş, 42
önemi ve kökeni, 372
Organik kimya, 28, 35
Organizma, 6
Organofosfatlar, hareketli, 317
Osmokonformer canlılar, 245
Osmoz düzenleyicisi, 245
Osmoz, 17, 23
Osteoporoz, tedavisi, 226
Otçul, 217, 357, 413
Otoimmün hastalık, 272, 298
Otokataliz, 223
Otomatiklik, 252
Otonom sinir sistemi(ANS), 315–316
Ototrofi, 190
Ototroflar, 217
Öbakteri, 379–382
Ödem, 258
Öfenik, 132
Öglena, 388, 389
Öğrenme, 314
öğretim teorisi, 268
Ökaryot, 6, 44
ökaryotlarda düzenlenmesi, 142–144
Ölü doku, 252
Örnekleme hatası. 7
Östradiol, 175, 293
Östrojenler, 293, 299
Östrus döngüsü (siklusu), 170, 175
Ötenik, 132
Ötrifikasyon, 364–365
Paleontoloji, 346
Pangenez, 124
Parasempatik sinir sistemi (PNS), 208, 223, 315–316, 318
Paratiroid bezleri, 292–293
Parazitizm, 217, 367
Parazitler, 367
Parazitler, 418
Parazoa, 413–414, 425
Pekin insanı, 433
Penisilin, 400
Peptit bağı, 30
Peritonit, 232
Permeaz, 140
Peroksizomlar, 47, 57
pH:
değer aralığı, 19, 26
istikrarın sağlanması, 19, 26
Phaeofita, 390
Pıhtılaşma, 231, 253, 257, 293
Piloereksiyon, 210–211, 424
Pinositoz, 53
Plasenta, 155–156, 167
Plazmitler, 103, 112, 145
Plazmodyum, yaşam döngüsü, 386–387
Pleiotropi, 131
Poliandri, 335
Polijini, 335
Polimorfizm, dengeli, 355
Polisakkaritler, 29–30, 35–36
Polispermi, 151
Popülasyon büyüklüğü:
düzenlenmesi, 359–360, 366
istikrar, 359–360
üstel büyüme eğrisi, 359, 366
Pozisyon etkisi, 131
Preformasyon doktirini, 155, 162
Previtelin boşluk, 151, 153
Primatlar, 430, 431, 434–435
"koku" beyin ile "görme" beyin karşılaştırma, 435
evrimleri:
karakteristikleri, 432
kökeni, 430–432
Profaj, 141
Progesteron, 170–171, 293
Prokaryotlar, 6, 10
Prokonsül, 432
Prolaktin, 170, 293
Promotor, genetik, 99, 139, 146
Pronüklei, 150
Proprioseptörler, 310
Prosimian, 430
Prostaglandinler, 295
Prostat bezi, 168
Protallus, 157–158
Protein(ler), 30–33, 288
beslenme eksikliği, 37enzim ola-

rak, 32
konformasyon, 32, 37
konjuge, 32, 37
sentezi, 98–101
türleri, 32, 36
yapısı, 31, 36–37
Proteinoidler, 372
Protista, 385
hücreleri, 391
ortak özellikleri, 391
Protoonkogenler, 144–145
Protostomlar, 417
Protozoalar, 385–387
Pseudogenler, 142–143
Pseudosölomlular, 417, 419
Punnettkaresi, 125–127, 132–133
Pusula, 340
Pyrrofita, 388–389
Radial simetrili canlılar, 415–417
Radula (Dişli dil), 219, 420
Radyal simetri, 415, 422
Radyoaktif saat, 370
Rahim, 167
Raşitizm, 231
Refleks arkı, 308–309
Refrakter dönem, 306
Regülatör gen, 139
Rekabet, 335–336
rekombinant, 103
Rekon, 141–142, 146
Renin-anjiotensin sistemi, 291
replikasyonu, 98, 101–102, 106
Represör, 139, 146
Reseptörler, 208, 309–310
Resifler, 416
resmedilmiş, 95
Retiküler formasyon, 313, 318
Retrovirüsler, 101, 144, 145
Rh faktörü, 270
Rhodofita, 390
Ribonükleik Asit (RNA), 93, 98, 100–101
çeşitleri, 106
Ribozomlar, 44, 47, 56
Ritüeller, rekabetçi, 335
Rizoidler:
biryofit, 404, 410
eğreltiotu, 159
mantar, 396
Rizom, 181, 187, 405
RNA (bk. Ribonükleik asit),
Rotiferler, 417, 419
Rous sarcoma virüsü, 145
Sabit hareket desenleri (FAP), 332
Salgılayıcı, 332
Saptama duygusu, 340
Sarkodina, 385–386
Sarkomer, 325–326, 328
sebepleri, 107
Seçim:
doğal (bk. Doğal seleksiyon)
eşeyli, 334
soydaş, 336
yapay, 347, 353
Sefalizasyon, 304, 316, 422, 425
Sempatik sinir sistemi, 208, 315–316, 318–319
Sentrifügasyon, 54
Sentrioller, 44, 48, 57, 112, 114
Sera etkisi, 368
Serebral damar kazası, 255
Serviks, 170, 173
Servomekanizmalar, 209
Ses, algısı, 310–311
Sfinkter, 218
Sıcaklık ayarı, 209–211, 213
Sıcaklık:
algısı, 314
kaybı, 213
Sıfır (boş) hipotezi, 128
Sığ su kesintisi, 284
Sıtma, 386–387
sıvısal, 265–267, 271
Siklik AMP (cAMP) bağlanma proteini (CAP), 141
Silia, 44, 47, 48, 57
Silliler, 387
Simbiyoz, 183
çeşitleri, 367
Sinaps, 307–308
Sinaptonemal kompleks, 118
Sindirim kanalı, 218–219
geviş getiren memeli, 220, 222
insan, resmedilen, 220
sindirim ve emilim (bk. Sindirim ve emilim)
Sindirim ve emilme, 218–225
alınım(yeme), 219–221
salgılama, 224–225, 236
selülozun, 231–232
Singami, 153, 401
Sinir ağı, 303
Sinir düğümü, 304, 315, 316
Sinir sistemi, 285, 301, 314
(Aycıca bk. Sinir sistemleri; nöronlar)
dış, 303
filo genetik gelişim, 301–302
Sinir uyarıları, 303, 305–307, 314–315
sıçramalı iletkenlik, 304, 315
Sinir(ler), 303, 311, 313
Sirkadyen ritim, 295, 334
Sistron, 142, 146
Sitogenetik, 131
Sitokinler, 110, 114, 119-121
Siyanobakteri, 182, 380–383
Skrotum ve keseler, 168
Soğuk, algılama, 312
Soğukkanlılık, 67–68
Solungaçlar, balık, 276–278, 283
Solungaçlar, mantar, 401
Solunum, 275, 278
Solüsyonlar, kolligatif özellikleri, 17
Somatotropin (STH), 212
Somitler, 155, 322, 422
Son ürün engellemesi, 141
Sosyal organizasyon, 335–337
Soyarıtımı, 132
Sölenterler, 415–416, 425
Sölom, 321, 417
Sölomlular, 417–419
deuterostome, 417, 422
protostome, 419–422
Sölomsuzlar, 417–419
Sperm kanalı, 168
Sperm kesesi, 168
Sperm, 110, 116, 150, 166
yumurta ile birleşme, 151
Spermatik tübüller, 168
Spermatogenez, 116
Sporofiller, 158, 406
Sporokarp, 399
Sporozoa, 386–387
Starling hipotezi, 252
Steroidler, 34–35, 291
sınıflandırılması, 37
Stoma, yaprak, 82, 188, 193, 409
Su:
Özgün özellikleri, 18–19, 25
sunuş, 335
yapışması, 189
Süngerler, 413–414, 425
bakterisel, 383
beslenme davranışı, 425–426
mantarsal, 395–397
sporanjiofor, mantar, 395, 397, 401
Sporlar:
yayılması, 402
Sürüş, 331
Şartlanma, 333
Şavaş-ya da-kaç reaksiyonu, 208
Şok, 258
Taksonomi, 6
erken gelişim evreleri aracı olarak, 426
Talus, 157, 403
Tamamlayıcı sistem, 267
Tamponlar, 19
Tanımlama, 333
Taraklılar, 415–417
Taşıma sistemleri, hücresel, 53
Tat alma, 311
tecrübe doğrultusunda modifikasyonu, 333–334
tehlike, 232
Temel histo-uyumluluk kompleksi (MHC), 56, 267
sistemleri, 272
Tendonlar, 324
Teori, 5
Ter bezleri, 210, 244
Teritoriyal, 336

Terliksi, 387–388, 392
Termodinamik, 17, 60–61
kanunları, 17–18, 23–24, 60
ve yaşam sistemleri, 69
Termoreseptörler, 312
Ters akım teorisi: böbrekler, 241–244
damar, 213–214
testi, 137
Testisler, 168, 293
kökeni, 175
Testosterone, 168, 293
Tilakoid zar sistemleri, 84
Tilakoid zar, resmedilmiş, 84
Timüs, 293
Tiroid bezi, 292
uzaklaştırılması, 299
Tiroksin:
sentezi, 298
tirozinler, 298
Tirozin ve tiroksin, 298
Titreme refleksi, 211
tohum, 406
Tomurcuk, birofit, 157
Tomurcuklanma, üreme, 174, 399
Toplumlar, hayvanlar, 336–337
Totipotensi (hücrenin farklılaşabilme yeteneği), 160
Trake solunumu, 278
Trakeler, 50–51, 189
Trakeofit (bk. damarlı-vasküler bitkiler)
Trans asetilaz, 140
transkripsyonu, 93, 98–100, 146
translasyonu, 93, 100–101
Trigliseridler, 33–34, 38
Trizomi, 112
Trombositler, 255–256
Trombositler, 257–258
Trombüs, 260
Tropizm, 196
Tükürük bezleri, 220
Türler, 4, 10, 350–351
Türleşme, 5, 350–351
Uyarıcı (stimuli), 7, 196, 208, 303
belirti, 332
Uyarıcı organlar, 310–312, 317
Uyarıcı postsinaptik potansiyel (epsp), 308
Uyarıcı-tepki reaksiyonları, 303
Uzun ömürlü bitkiler, 186, 408
Üreme kapasitesi, 392
üreme ve gelişimi, 157
üreme ve gelişimi, 158–160
Üreme, 7
Üreter, 238–239
Üretici potansiyelleri, 310, 311
Üretimi, spontan, 372
Üretra, 168–170, 238–239
Vajina terleme olayı, 171
Vajina, 170
Valans, moleküler, 16–17, 23
van der waals kuvvetleri, 14
Varisli damarlar, 260
Vasküler (damarlı) bitkiler, 181, 404–406
azot döngüsü, 182–183, 191
beslenmesi, 182–189
bölümleri, 181
çevresel etkileşimleri, 196
dokularda farklılaşma, 405
gövdesi, 186–188
hastalıkları, 200
inhibitörler, 198
kökleri, 183–186
makro ve mikro besinler, 182
yapraklar, 188–189
Vazodilatasyon, 169
ve glikoliz, 87
ve organ oluşumu, 155–156
ve sağlık, 225–226, 233
ve kooperativite, 281
ve mavi-yeşil algler, 380
ve vitaminler [bk. Vitamin(ler)]
Virüsler, 101, 145, 374
ölçülü, 141
Vitamin eksikliği hastalığı, 230–231
Vitamin eksikliği, 226, 231
Vitamin(ler), 226–229
Vitellüs kesesi, 154, 155
kleidoik, 428
Volvosin serisi, 392
Vulva, 170
Xerofitler (Kurakçıl bitki), 192
Ya hep ya da hiç prensibi, 307
Yağ doku, resmedilen, 229
Yağlar, 33–34, 37–38
Yapısal formül, 28–29, 35
Yapısı, resmedilen, 422
yapısı, 238–240
yapısı, 96
Yapraklar, 188, 189–190, 399
Yaratılışçıhareket, 5
Yaratılışçılık, 8, 370, 373
Yasalar, Bilimsel, 7
Yassı solucanlar, 417–419, 426
Yaz uykusu, 278
Yeme bozuklukları, 229–230
Yer çekimi, algı, 311
Yeraltı filizi, 188, 395
Yeşil devrim, 197, 409
zayıflıkları, 410
Yetersiz beslenme, 226
Yıllık halkalar, 192, 193
Yıllık(lar), 186, 408
Yoğunlaşma, kimyasal, 29, 30
yönü, 105, 107
Yumru kök, 188
Yumurtalar, 116, 150–153
izolesital, 152, 162
kleidoik, 163, 423, 428
telolesital, 152, 153, 162
Yumurtalıklar, insan, 170
Yumuşakçalar, 417, 419, 420
Yuvarlak solucanlar, 417, 419
Yüzme kesesi, 278
Zeatin, 197
Zigospor, mantar, 395, 401
Zigot, 110, 150
Zonapellusida, 150–151

Biyoloji

Dördüncü Basımdan Çeviri

Biology

Fourth Edition

George H. Fried, Ph.D. • George J. Hademenos, PhD

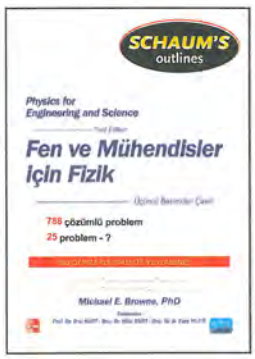
Çeviri Editörleri: Prof. Dr. Mehmet KARATAŞ - Yrd. Doç. Dr. Gökhan SADİ

Sınav Soruları mı Zor? Dersleri mi Kaçırdın? Yeterli Zamanın mı Yok?

SCHAUM'S outlines

Neyse ki sizin için Schaum Serisi var.

40 milyondan fazla öğrenci derslerde ve sınavlarda başarılı olmak için yardımcı olarak Schaum'a güvendi. Schaum, her konuda yüksek başarının ve daha hızlı öğrenmenin anahtarıdır. Her kitapta bütün konu bilgileri konuya göre kolay takip edilir bir şekilde verilir. Ayrıca yüzlerce örnek, çözümlü problem ve uygulamalı alıştırma da edinirsiniz.



Bu Schaum kitabı size

- Biyoloji kavramlarıyla ilgili yüzlerce açıklamalı örnek verir,
- Biyolojiye olan hâkimiyetinizi test etmeye yardımcı uygulamaları içerir,
- Biyolojiye moleküler ve biyokimyasal yaklaşımları verir, hayatı DNA, RNA ve protein gibi makromoleküllerin özellikleri açısından anlamanıza yardımcı olur.

Ders kitaplarınızla tamamen uyumludur, bilmeniz gereken tüm önemli kavramları vurgular. Çalışma sürenizi kısaltmak ve sınavlarda yüksek puan almak için Schaum Serisi kullanın!

Schaum Serisi – Problem Çözümlü

Mc Graw Hill

nobel

NOBEL AKADEMİK YAYINCILIK EĞİTİM DANIŞMANLIK TİC. LTD ŞTİ.
Ankara Büro: Mithatpaşa Cad. No.: 74/4 Kızılay / ANKARA
Tel: 0312 418 20 10 **Faks:** 0312 418 30 20
Rasimpaşa Mah. Söğütlüçayır Sok. No.: 16/21 Kat: 5
Kadıköy / İSTANBUL **Tel / Faks:** +90 (216) 449 20 01
nobel@nobelyayin.com - www.nobelyayin.com

Okuyucu önen ve eleştirileri için
okuyucu@nobelyayin.com
facebook.com/nobelyayin
twitter.com/nobelyayin
twitter.com/nobelkitap

BİLİME VE EMEĞE EVET
FOTOKOPİ VE KORSANA HAYIR

ISBN 978-605-320-142-7

www.nobelkitap.com