

# Mavi-Yeşil Alglerin (Cyanobacteria) Evolusyonu ve Stromatolitler

Beyhan TAŞ & Erol TAŞ

## ÖZET

Cyanobacteria (Siyanobakteriler), 16S rRNA ve klorofil-*a* içeren, karbondioksit ve atmosferik azotu fiske edebilen, fotosentez yapma kabiliyeti olan, organik karbon ve oksijen üretebilen tek prokaryot organizma grubudur. Mavi-yeşil algler olarak da adlandırılırlar ve çoğunlukla sucul habitatlarda yaşarlar. Siyanobakteriler ekolojik, evrimsel ve ekonomik önemi olan fotosentetik organizmalardır. Azot tespiti ve fotosentezin tam olarak gerçekleşmesi heterosistli siyanobakterilerin evrimiyle başarılmıştır. Siyanobakterilerin evolusyonu sonucunda yerkürede ve ilkin atmosferde değişimler meydana gelmiştir. Prekambriyen devirde ilkin okyanuslarda yaygın olarak bulunan fotosentetik siyanobakteriler, geliştirdikleri fotosentez sonucu dışarı saldıkları oksijen ile ilkin atmosferin yapısını değiştirmiş, karmaşık yapıları organizmaların evrimleşmesi ve karasal hayata geçişi olanaklı kılmışlardır. Yeryüzü atmosferindeki oksijenin de en az %50'si siyanobakteriler ve algler tarafından, geri kalanı ise alglerden evrimleşmiş olan kara bitkileri tarafından sağlanmaktadır.

Yerkürede bilinen en yaşlı fotosentetik fosiller siyanobakterilere aittir. Bu durum 3,5 milyar yıl yaşındaki stromatolitlerde bulunan mikrofossilere anlaşılmaktadır. Batı Avustralya sahillerindeki söz konusu kayalar, Dünya'daki mikrobiyolojik yaşamın en eski kanıtını teşkil etmektedir. Stromatolit, fosilleşmiş canlı kalıntılarından oluşmuştur. Prekambriyede oluşmaya başlayan stromatolitler, deniz suyu aracılığıyla taşınan kalsiyum karbonat (kireç taşı) parçacıklarının, mavi-yeşil alglerin oluşturduğu iplikli yapılar üzerinde tutularak oluşturduğu katmanlı çökellerdir. Bu yapılar zengin klorofil içeriğine sahiptir. Jeolojik devirler boyunca deniz yüzeyinin hemen altında çeşitli büyüklüklerde küre ya da kubbe şeklinde yapılar meydana getirmişlerdir. Stromatolitlerle yapılan araştırmalarda milyarlarca yıl öncesine ışık tutulmuş, ilkin dönemin iklimi, jeolojisi, canlı çeşitliliği, coğrafyasına ilişkin veriler elde edilmiştir.

**Anahtar kelimeler:** Mavi-yeşil alg, Siyanobakteriler, Azot fiksasyonu, Fotosentez, Stromatolit, Evolusyon, Fosil

## ABSTRACT: The Evolution of the Blue-Green Algae (Cyanobacteria) and Stromatolites

Cyanobacteria are only organisms group that has 16S rRNA, chlorophyll and capacity of photosynthesis. These living things can produce organic carbon and oxygen and also capture atmospheric N<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub>. They are called as blue-green algae and mostly inhabit aquatic environments. Cyanobacteria is photosynthetic forms having evolutionary and economic importance. In cyanobacteria, nitrogen fixation and photosynthesis had been accomplished with the evolution heterocystous cyanobacteria. The earth's primary atmosphere and climate has started to change after the evolution of the cyanobacteria. In Precambrian, photosynthetic cyanobacteria have quietly spread in primary oceans and they have developed photosynthetic mechanism. Thus, they have change the body of the primary atmosphere and provided convenient environments in order to evolution of complex organisms and transition to terrestrial life. Also, cyanobacteria and algae produce about 50% of atmospheric oxygen. On the other hand, the remaining oxygen is produced by terrestrial forms via algal evolution.

In earth, the oldest photosynthetic fossils belong to stromatolites. It is understood from microfossils found in stromatolites that are about 3,5 billion years old. They are found in Western Australia Shores and compose the oldest evidences of microbiologic life in the world. They consist of fossilized living residues. Stromatolites that started to comprise in Precambrian age are stratified precipitates and constitute through enduring on the filamentous masses of blue-green algae and calcium carbonate pieces carried by means of marine water. These structures have rich chlorophyll contents. They have consisted of masses resembling globe or sphere in the bottom of certain marine basins during geological ages. In the light of made investigation, stromatolites have contributed to be given a lot of findings about primary climate, living diversity, geology and geography in geological ages.

**Keywords:** Blue-Green Algae, Cyanobacteria, Nitrogen fixation, Photosynthesis, Stromatolites, Evolution, Fosil

---

Yrd. Doç. Dr. Beyhan TAŞ, Ordu Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 52750, Perşembe, ORDU

Tel: (+90452)5174441/144, Fax: (+90452)5174368, e-mail: [beyhant@omu.edu.tr](mailto:beyhant@omu.edu.tr)

Yrd. Doç. Dr. Erol TAŞ, Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Eğitim Fakültesi, İlköğretim Bölümü, Fen Bilgisi Eğitimi Anabilim Dalı, 55139, Atakum, SAMSUN

Tel: (+90362)4450118/7326, e-mail: [eroltas@omu.edu.tr](mailto:eroltas@omu.edu.tr)

---

## GİRİŞ

Fosil; jeolojik devirlerde denizel ve karasal ortamlarda yaşamış olan bitki ve hayvanların daha çok kumtaşı, kireçtaşı, çamur taşı ve şeyl gibi tortul kayalar içinde taşlanmış olarak bulunan her çeşit kalıntı ve izleridir. Fosillerin dünya coğrafyası üzerindeki geniş dağılımı, yerküre yüzeyinin jeolojik zamanlar boyunca sürekli değiştiğini kanıtlar. Fosiller, bugün yaşayan birçok canlı grubunu temsil ettiği gibi, soyları tümüyle ortadan kalkmış grupları da tanımamıza yardımcı olan önemli materyallerdir. Paleontolojik bilgiler kullanılarak fosillerin yapısı, içerdiği canlı grupları, ne zaman yaşadıkları gibi bilgiler saptanabilmektedir.

Paleontologlar ve jeologlar kayaların yaşlarını, oluşumlarını ve yapısında barındırdıkları fosilleri incelemek suretiyle dünya tarihini jeolojik devirlere ayırmışlardır. İki büyük devir Prekambriyen (Kambriyen öncesi) [4,6 milyar – 543 milyon yıl] ve Fanerozoik devirdir [543 milyon yıl – Günümüz]. Son zamanlarda kabul gören sistemde, Prekambriyen, Fanerozoik devirle denk Arkeyan [3,8 milyar yıl – 2,5 milyar yıl] ve Proterozoik devire [2,5 milyar yıl – 543 milyon yıl] ayrılır.

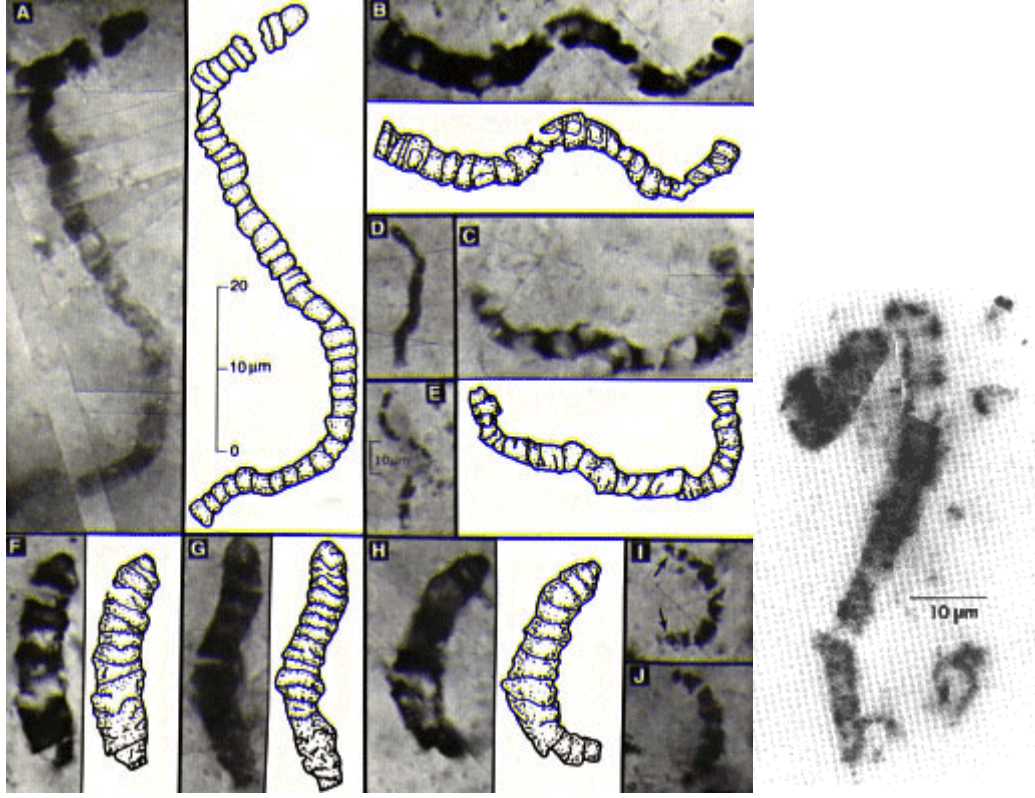
Prekambriyen devir, Dünya'nın oluşumundan Kambriyen dönemine kadar geçen 4 milyar yıllık zaman dilimidir ve yeryüzü tarihinin en eski ve en uzun devridir. Yeryüzü tarihinin 7/8'lik bölümü bu devirde geçer. Dünyanın yüzeyinin soğuyup, katılaşması, kıtasal levhaların, atmosferin ve okyanusların oluşması, yaşamın jeobiyokimyasal süreçler sonucu ortaya çıkması, bakterilerin evrimi, atmosferin oksijence zenginleşmesi, ökaryotların evrimi ve ilk hayvanların ortaya çıkması Prekambriyen devirde gerçekleşir. Arkeyan döneminden önceki [Hadeyan dönemi: 4,6 milyar yıl – 3,8 milyar yıl] kayalar jeolojik olaylar sırasında aşınarak ya da yeniden magmaya karışarak yok olmuştur. Arkeyan döneminde, ilkin okyanuslarda prokaryotik yaşam yaygındır ve fotosentetik bakteriler olan siyanobakteriler (mavi-yeşil algler) ortaya çıkıp, o zamana kadar oksijensiz olan okyanuslara oksijen salmaya başlamıştır. Salınan oksijen, artık serbest halde okyanuslarda ve atmosferde bol miktarda bulunmaya başlayınca, Arkeyan prokaryotik canlılarının büyük bir kısmını yok etmiştir. Oksijenin artması ve canlılarca kullanılmaya başlamasıyla, ilk ökaryotik canlılar, Proterozoik'in sonlarına doğru da ilk çok hücreli canlılar (algler ve ilkin hayvanlar) ortaya çıkmıştır. Arkeyan dönemde ortaya çıkan "stromatolitler" ise Proterozoik dönemde yaygınlaşmıştır (<http://www.biltek.tubitak.gov.tr>).

### Mavi-Yeşil Alglerin (Siyanobakteriler) Evolusyonu

Dünya'nın yaşının yaklaşık 4,6 milyar yıl olduğu kabul edilmektedir. Yerküredeki yaşamın da, ilk olarak 3,7 ile 3,85 milyar yıl öncesinde ortaya çıktığı anlaşılmaktadır. Bu dönemdeki bilinen en eski organizmalara ait doğrudan kanıtlar, günümüzden 3,5 milyar yıl önce denizlerde yaşayan, fotosentez yapabilen ve prokaryotik hücre yapısına sahip olan fotosentetik siyanobakteriler yani mavi-yeşil alglerdir (*Cyanobacteria: Cyanophyta*). En eski oksijen üreten, fotosentez yapan organizmalardır; kl *a* ve kl *b* yanında birçok yardımcı fotosentetik pigmentlerle birlikte birincil üretimi gerçekleştirirler. Prekambriyen boyunca sığ sularda olağanüstü miktarda karbonatlı bileşikler sentezlemişlerdir. İlk karasal ototroflardır (Graham ve ark., 2004).

Siyanobakterilere ait en eski fosiller, Batı Avustralya'da 3,5 milyar yıl yaşındaki jeolojik bir tortu olan apeks bazaltında bulunmuştur (Schopf, 1993). Prekambriyen devirde yaşamın ilk şahitleri olan "stromatolitler" halen Avustralya'da mevcuttur. Günümüz mavi-yeşil alglerine çok benzeyen mikrop fosilleri bu yaştaki deniz tortul kayalarından toplanmıştır (Şekil 1). Bu kaya parçacıklarının içerisi ölüdür. Siyanobakterilerin oluşturduğu filamentlerin salgıladığı köpüksü sıvı stromatolitlerin süngerimsi yapısında sürekli hareket eder. Bu mucus sonradan sertleşerek kayaların birbirlerine tutunup dev yığınlar oluşturmasını sağlar. Bu da

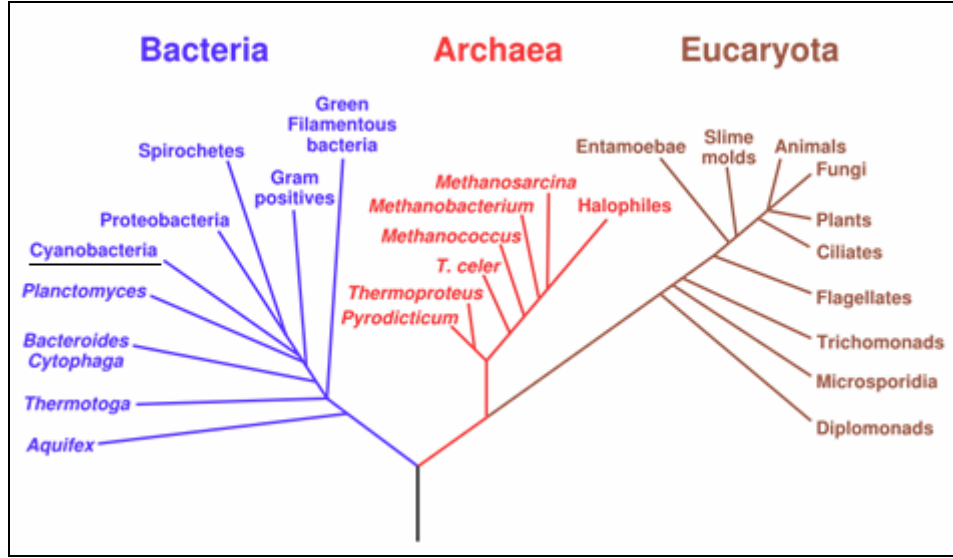
birçok elementin, besin maddesinin paylaşıldığı milyonlarca yılda gelişen mutasyonlar için ortam sağlar. Siyanobakteriler zamanla fotosentezi geliştirmişler ve dışarı verdikleri oksijenle de atmosferi değiştirmeye başlamışlardır (Schopf, 1978; Horodyski ve Knauth, 1994; Monastesky, 1998; Graham ve ark., 2004). Mavi-yeşil alglerin bakteri benzeri canlılar kadar eski olması, hücresel yaşamın ortaya çıkmasından kısa bir süre ortaya çıktığını gösterir (Demirsoy, 1991).



Şekil 1. Filamentli siyanobakterilere benzeyen 3,5 milyar yıl yaşındaki mikrofosiller, Batı Avustralya

Cyanophyta divizyonu, Procaryota'yı oluşturan Archaeobacteria ile birlikte Eubacteria kingdomuna dâhildir (Şekil 2). Prokaryotlar hücrelerinde çekirdekleri, golgi aygıtı, mitokondri, endoplazmik retikulum ve plastitleri olmayan organizmalardır. DNA hücrenin merkezinde serbest olarak uzanır ve nükleer bir zar içinde bulunmaz. Tilakoidler sitoplazmada serbest şekilde bulunurlar (fotosentetik olan prokaryotlarda). Prokaryota Cyanophyta (mavi-yeşil algler ya da Cyanobacteria) ve diğer bakterileri kapsar (Van den Hoek ve ark., 1995).

Siyanobakterilerle ilgili en büyük tartışma bakteriler (Stanier ve ark., 1978) veya ökaryotik algler (Lewin, 1976) gibi sınıflandırılıp sınıflandırılmayacağıdır. Siyanobakteriler alg ve bakteri özelliği gösteren ototrof prokaryot organizmalardır. Botanistler fotosentez yaptıkları için mikroalgler olarak değerlendirirler ve siyanofitler olarak adlandırılırlar. Mikrobiyologlar için de bakteridirler. Cyanobacteria (siyanobakteriler, mavi-yeşil algler), 16S rRNA taşınmaları ve moleküler biyolojisi nedeniyle bakteri özelliği gösterirler. Sirküler yapıda süper sarmal gene sahip olan en basit organizmalardır. Klorofil *a* içermeleri, fotosentez yapabilme yeteneğine sahip olmaları ve alglere benzer ekolojilerinin olması nedeniyle de alg özelliği gösterirler. Fotosentez kapasitelerinin yanında biyosferdeki diğer önemli işlevleri, atmosferik azotu asimile ederek diğer organizmaların kullanabileceği mineral azota dönüştürebilmeleridir (Ishiura ve ark., 1998; Graham ve ark., 2004, Keeton ve ark., 2004).

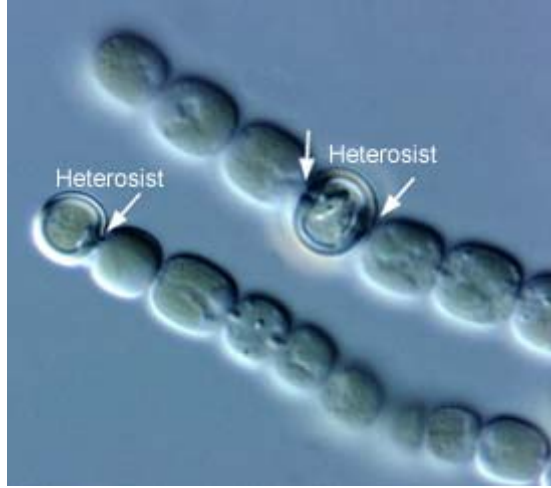


Şekil 2. Bakteri, arkea ve ökaryotlar arasındaki ayrışmayı gösteren, rRNA verilerine dayandırılmış bir filogenetik ağaç

Siyanobakteriler, fotosentez faaliyetleri sırasında, tıpkı bitkiler gibi hem organik karbon hem de oksijen gazı üreten yegâne prokaryot grubudur. Siyanobakteriler fotosentez için gerek duydukları elektronları, alglerin ve bitkilerin yaptığı gibi, su molekülünü parçalayarak elde ederler. Fotosentez sonucunda çıkardıkları oksijen bir gaz olduğu için hücreleri difüzyon yoluyla kolayca terk eder. Siyanobakterilerin atalarında su molekülünden elektron çıkarma yönteminin evrimleşmesi, gezegenimizde evrimine devam etmekte olan yaşam için çok önemli bir adım olmuştur. Su molekülünden elektron çıkarma yolu evrimleşmeseydi, dünyamızda oksijence zengin bir atmosfer olmayacak ve buna bağlı olarak da oksijene dayalı metabolizmaları olan yüksek yapılı canlılar ortaya çıkamayacaktı (Graham ve ark., 2004).

Pek çok siyanobakterilerin en önemli özelliklerinden biri de bunların atmosferik azotu ( $N_2$ ) fikse edebilmeleridir. Azot fikse eden siyanobakteri türleri genelde filament biçimindedir ve “heterosist” adı verilen az sayıda özelleşmiş hücre ile  $N_2$  fiksasyonu yaparlar. Azot fiksasyonu nitrogenaz adı verilen ve yalnızca anaerobik koşullarda işlev görebilen bir enzimin varlığına bağlıdır. Nitrogenaz, azot gazından amonyum üretimini son derece hızlandıran bir biyolojik katalizördür. Nitrogenazın bilinen biçimleri oksijen tarafından zehirlenir. Bunun nedeni de, nitrogenazın, dünya atmosferinde henüz oksijen yokken ortaya çıkmış olmasıdır. Dünya atmosferi 2 milyar yıldır oksijenlidir. Bu iki milyar yıl içerisinde azot bağlayan bakteriler nitrogenazlarını oksijenden korumak için değişik stratejiler geliştirmişlerdir. Bazı siyanobakteriler bu güçlüğü yenebilmek için, “heterosist” adı verilen özel hücreler üretirler (Şekil 3). Azot bağlanması heterosistler içinde gerçekleşmektedir. Heterosistin hücre duvarı oldukça kalın olduğu için oksijen bu duvardan içeri geçememekte ve nitrogenaz enzimi çalışabilmektedir. Anaerobik koşullara uymak için bu heterosistler aynı zamanda önemli bir uyumla fotosistem II'lerini yitirmişlerdir. Yalnızca fotosistem I'i kullanarak ışıkta ATP üretebilmektedirler. Tüm diğer canlılar, bağlı azot bakımından prokaryotlara bağımlıdır; çünkü atmosferdeki azot gazını kendileri kullanamazlar (Graham ve ark., 2004; Keton ve ark., 2004). Son araştırmalar, siyanobakterilerin oksijenden korunma mekanizmaları üzerinde yoğunlaşmıştır ve bu mekanizmaların moleküler, filogenetik, fizyolojik, morfolojik ve adaptasyonla ilgili özellikleri araştırılmıştır (Fay, 1992; Bohme, 1998; Adams, 2000).

Siyanobakterilerde azot fiksasyonu, serbest oksijenin %10'dan daha az olduğu zaman en iyi biçimde gerçekleşir. Daha yüksek konsantrasyonlarda oksijen heterosistten sızmakta ve nitrogenazı durdurmaktadır. Serbest oksijen konsantrasyonu %10'un üzerine çıktığında siyanobakterilerde fotosentez de inhibe olmaktadır. Siyanobakteriler belki de Silüriyen öncesi dönemlerde oksijen kıtlığı olan ilkin atmosfer koşullarından gelen canlılar oldukları için düşük oksijen konsantrasyonlarında daha iyi gelişim göstermektedirler. Bu düşüncüyü destekleyen bir başka bulgu da heterosist ve normal olarak nitrogenaz oluşturmeyen türlerde nitrogenazı kodlayan genlerin varlığının saptanmış olmasıdır. Bu türler enzimi sentezleyebilir ve koşullar anaerobik olduğunda N<sub>2</sub> fikse edebilirler (Keeton ve ark., 2004).



Şekil 3. İplikli bir mavi-yeşil algde heterosistin görünüşü

Siyanobakteriler oksijen güçlüğüne yenmek için sahip oldukları çok geniş ekolojik hoşgörülük ve nişleri sayesinde farklı stratejiler göstermişlerdir. Anaerobik sedimentlerden oksijenle doymuş pelajik sulara kadar farklı ekolojik bölgelerde dağılım göstermişlerdir. Siyanobakterilerin farklı stratejilerinin evolusyonunun, artan oksijen baskısıyla meydana geldiğini varsaymak mantıklıdır (Berman-Frank ve ark., 2003). Bazı paleontolojik kanıtlar heterosisti olmayan siyanobakterilerin 3,5 milyar yıl önce var olduğunu ileri sürmektedirler (Schopf, 1993). Heterosistli formlar için kanıt olarak, 1,5–2 milyar yıl öncesine kadar uzanan dönemde Batı Afrika ve Sibirya'da kuvarslı kayalarda ve Avustralya'da silisli karbonatlı kayalarda akınetli fosiller bulunmuştur (Schopf, 2000). En son filogenetik araştırmalarda filamentli türlerin ayrı dallanmalar yaptığı gözlenmiştir, bu oldukça önemlidir. Çünkü azot tespiti ve fotosentezin tam olarak gerçekleşmesi heterosistli siyanobakterilerin evrimiyle başarılmıştır (Wolk ve ark., 1994).

Fotosentetik bakteriler arasında en önemlileri olan siyanobakteriler iki, üç milyon yıl kadar önce oksijenli atmosferin oluşmasına büyük katkı sağlamışlardır. Yine "Endosimbiyotik Hipotez"e göre siyanobakteriler ökaryotik kloroplastların kökenini oluştururlar. Bitkilerin ve ökaryotların kloroplastları siyanobakterilerden evrimleşmiştir. Hem anaerobik fotosentetik bakteriler, hem de siyanobakterilerin ilk ökaryot hücreden çok önce ortaya çıkmış olması olasılığına karşın, kloroplastlar aynı temel tip klorofile (klorofil *a*) sahip olduklarından ve aynı şekilde devresel olmayan fotofosforilasyonu kullandıklarından, kloroplastların öncüsü olması olasılığı daha yüksektir (Graham ve Wilcox, 2000; Keeton ve ark., 2004). Modern siyanobakteriler, ekstrem ortamlarda bulunabilmeleri, tıbbi olarak faydalı bileşikler üretmeleri, atmosferik azotu bağlama ve toprağı zenginleştirme yetenekleri ile tanınırlar. Siyanobakteriler aşırı çoğalmalar yaptıklarında ve özellikle toksin ürettiklerinde sıkıntılara neden olmaktadır (Graham ve Wilcox, 2000).

## Stromatolitlerin Oluşması

Stromatolitler, mikrobiyal aktivitelerle meydana gelen organik çökeltilerdir. Jeolojik devirler boyunca oluşmuşlardır ve biyolojik tarihin önemli izlerini taşırlar (Papineau ve ark., 2005). Prekambriyen'de oluşmaya başlayan stromatolitler var olan en eski siyanobakteri fosilidir. Prekambriyen devirde tortul kayalarda yaygındır ve bu yüzden stromatolitlerin ve mavi-yeşil alglerin çok geniş alanlara yayıldığı düşünülmektedir (Logan ve ark., 1964; Brock, 1973). Siyanobakterilerin oluşturduğu jeolojik yapılar milyarlarca yıl öncesinin iklimi, jeolojisi ve coğrafyasına ilişkin verileri elde etmeyi mümkün kılmıştır ve bizlere ilk canlılar hakkında bilgi vermektedir.

Stromatolitler, deniz suyu aracılığıyla taşınan kalsiyum karbonat parçacıklarının siyanobakterilerin oluşturduğu iplikçi yığınlar üzerinde tutularak oluşur. Siyanobakterilerin etrafını kuşatan ve yapışkan, akışkan olmayan müsülaj tabaka sayesinde, özellikle kalsiyum karbonat parçacıkları yakalanır ve bu sırada yeni tabakalar gelişmeye devam eder. Bu tabakaların tekrarlanmasıyla da bu yapı büyür. Stromatolitler dünyanın oluşumundan beri prekambriyen tortularda çok bol bulunmaktadır. Her ne kadar bazı eski stromatolitlerin abiyotik olarak oluşabileceğinin kanıtının var olmasına rağmen, siyanobakterileri andıran filamentlilerin biyotik olarak oluşturdukları ileri sürülen Tumbiana stromatolitlerinde görülmüştür. Bu tortulların çok düşük sülfat içeriğine sahip eski göllerde oluştukları ve anaerobik fotosentetik sürecin stromatolitleri oluşturmasının imkânsız olduğu ileri sürülmektedir. Bu yüzden, Buick (1992) bu yapıların oksijenik fotosentez için ilk kanıtı oluşturduğu sonucuna varmıştır.

Prekambriyen dönemde stromatolitler kubbeli ya da dallı kolonlar oluşturarak derin sular da dâhil kıyıya yakın sığ sularda birçok habitatta oluşmuşlardır. Bu stromatolitlerin bazılarının sahip olduğu tür ve cins isimleri bilinmektedir ve özel jeolojik katmanların göstergeleri olarak kullanılmaktadır. Stromatolit çeşitlerinin sayısı yaklaşık olarak 700–800 milyon yıl öncesine kadar maksimuma ulaşmakta, sonraki dönemlerde aşamalı olarak azalmaktadır. Bazı uzmanlar bu azalışı herbivor gastropodların evolyonu ile ilgili olduğunu ileri sürmektedirler. Modern stromatolitlerin gastropodsuz bölgelerde en iyi gelişmesi bu hipotezi desteklenmektedir. Örneğin, Avustralya'da Shark Körfezinde stromatolitler bol olarak bulunmaktadır ve bunun nedeni gastropodlar için ölümcül olan hipersalin ortama sahip olmasıdır. Siyanobakteriyel stromatolitler ekstrem dönemler de dahil jeolojik devirlerin başından günümüze kadar varlığını devam ettirmiştir (Tucker ve Wright, 1990).

Bilinen en yaşlı stromatolitler yaklaşık 3,5 milyar yıl yaşındadır ve Batı Avustralya'da bulunmuştur (Schopf, 1978; Schopf ve Walter, 1982). Bu aşırı derecede yaşlı kayalar orijinal olarak korunmuş mikrofosiller içermektedir. Hücre çeperlerinin oluşturduğu organik madde korunmuştur ve silisli bir matriks içinde gömülüdür. Mikrofosiller günümüz mikroplarına benzemektedir ve hem tek hücreli kokoid organizmaları hem de çok hücreli filamentli formları içermektedir. Bu organizmaların günümüz anaerobik, bazı fototrofik ve diğer heterotrofik bakterileri temsil ettiği düşünülmektedir. Oksijenin olmadığı dünya atmosferi ve okyanuslar için iyi bir kanıt teşkil ederler (Van den Hoek ve ark., 1995).

Geçmişte olduğu gibi, stromatolitler bazı sığ denizlerde günümüzde de halen oluşmaktadır. Bunlardan biri B. Avustralya'da Shark Körfezi'nde Hamelin Gölçüğü stromatolitleridir ve çoğunlukla yaşlı stromatolitlerin benzeri kabul edilmektedir (Papineau ve ark., 2005). Avustralya'nın batı kıyılarında 80 km'den daha fazla bir alanda, çeşitli boyutlarda ve biçimlerde stromatolitler bulunur (Şekil 4–5). Stromatolitler Avustralya ve Bahama sahilleri ile diğer bazı yörelerdeki sıcak ve derin olmayan sahillerde hala oluşmaya devam etmektedir. Avustralya, büyük bölümü Prekambriyen kayalardan oluştuğu için, Antarktika dışında en yaşlı kıta olarak da anılır.



Şekil 4. Fosil stromatolitler

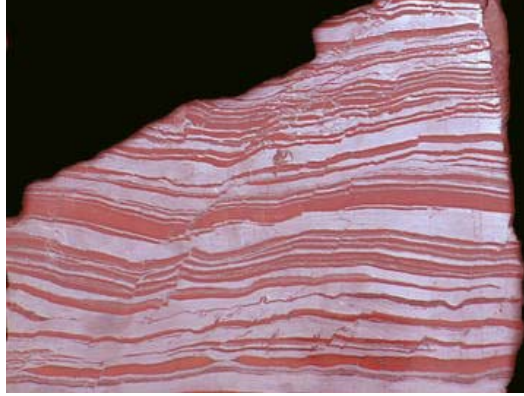


Şekil 5. Günümüz stromatolitleri, Hamelin Gölçüğü, Shark Körfezi, Batı Avustralya

Mikrobiyal yaygılar (mikrobiyal mat) ve stromatolitlerin  $O_2$ ,  $H_2$  ve  $CH_4$  üretimiyle atmosferin yapısını önemli ölçüde değiştirdikleri düşünülmektedir (Hoehler ve ark., 2001). Günümüz ve fosilleşmiş yaygılarda biyolojik izler karşılaştırıldığında, eski komünitelerin mikrobiyal aktiviteleri ve biyojeokimyasal döngüleri anlaşılabilir (Logan ve ark., 1999, Summons ve ark., 1999).

Stromatolitler, mavi-yeşil alglerin milyarlarca yıl boyunca yaşayıp yayıldığını göstermektedir. Avustralya'daki stromatolitlerle ilgili kimyasal bulgular, fotosentezin 2,7 milyar yıl öncesinde var olduğunu göstermektedir. Bununla birlikte, 2,2 milyar yıl öncesine kadar, mavi-yeşil alglerce üretilen oksijen, atmosfere kaçmadan önce okyanusta ve yerküre kabuğunda bulunan demire bağlanmaktaydı. Günümüzde bu olayın kanıtı Grand Kanyon ve diğer yörelerde bulunan çok eski kırmızı bantlı demir formasyonlarında gözlenebilmektedir (Şekil 6). Okyanuslarda ve yerkabuğunda bulunan bu demir, oksijenle doymun hale geldikten

sonra (demir oksit ya da küf oluşumu), fazla gelen oksijen atmosfere salınmış ve orada birikmiştir (Graham ve ark., 2004).



Şekil 6. Bantlı demir formasyonu

Yaşamın yeryüzünde gelişimini ile ilgili daha sonraki olaylar, atmosferdeki oksijen seviyesinin artışına bağlı olmuştur. Yaklaşık 2,2 milyar yıl önce, oksijen seviyesi, günümüzdeki seviyeye göre %10'a ulaşmıştır. Bu düzey, okyanus yüzeylerini UV radyasyonundan koruyan yeterli miktarda ozonu üretmiştir. İlk ökaryotlara ait olduğu düşünülen fosillerin ortaya çıkışı ile atmosferdeki oksijen oranının artışı arasında doğrusal bir ilişki bulunmaktadır. Daha yüksek düzeyde oksijen, ökaryotların gereksinimi olan oksijenli (aerobik) solunumda, yüksek-enerji metabolizmasını olanaklı kılmıştır. Atmosferdeki oksijen seviyesi 600 milyon yıl önce okyanuslarda çok hücreli yaşam şeklinin ortaya çıkmasıyla, bir kere daha artmıştır. Bitkilerin karalarda yaşamaya başlamasından önce, günümüzden 450 milyon yıl önce gelen dönemlerde, atmosferdeki oksijen seviyesinin bugünkü seviyesine ulaştığı düşünülmektedir (Graham ve ark., 2004).

## SONUÇ

4,65 milyar yıl yaşındaki gezegenimizin ilk atmosferinde oksijen (O<sub>2</sub>) bulunmadığı pek çok biliminsanı tarafından fikir birliği ile kabul edilmiştir. Jeolojik zamanın gidişatı boyunca, atmosferdeki serbest oksijenin çoğu biyolojik aktiviteden kaynaklanmıştır (fotosentez sayesinde). Böylece atmosferin bileşimindeki değişimler, özellikle de mevcut moleküler oksijen miktarındaki artış, yeni yaşam formlarının ortaya çıkmasını ve çeşitlenmesini mümkün kılan büyük biyolojik değişimleri tetiklemiştir. Bu süreçte en etkili ve en önemli olan ilkel canlı organizmalar, yerkürenin en yaşlı bireyleri olan siyanobakteriler yani mavi-yeşil alglerdir. Bu durum 3,5 milyar yıl yaşındaki mikrofosillerden anlaşılmaktadır.

Batı Avustralya sığılıklarını yarı kaya, yarı canlı stromatolitler doldurmaktadır. Küçük tepelikler, oksijen üreten mikroorganizma kolonilerinin deniz suyundan mineral ve çökelleri kapmasıyla meydana gelmiştir. Bir zamanlar yaşamış olan benzerleri, Dünyanın soluyabileceğimiz atmosferinin oluşmasına yardımcı olmuşlardır.

Siyanobakterilerin evrimi sonucunda yerkürede ve ilkin atmosferde değişimler meydana gelmiştir. Gezegenin evrimi süresince siyanobakteriler aynı hücre ya da aynı koloni içerisinde oksijene duyarlı azot fiksasyonu ve oksijenik fotosentezin mekanizmasına uyum göstermek için, denizler ve atmosferin değişen oksidasyon durumları ile birlikte evolüsyon geçirmişlerdir (Berman-Frank ve ark., 2003). Siyanobakterilerde, atmosferik azotun fiksasyonunu katalizleyen nitrogenaz enzimine toksik etki yapan, atmosferik oksijen konsantrasyonunun yeteri kadar yüksek seviyeye ulaşmasından dolayı siyanobakterilerin



hetrosistli türleri evrimleşmiş ve Proterozoik devir boyunca yayılmıştır. Günümüzde yaşayan ve azot fiksasyonu yapabilen heterosistsiz siyanobakteriler ilk oksijenli dönemden kalmışlardır (Hoffmann, 1985; Schopf, 1978, Schopf ve Walter, 1982; Vidal, 1984).

Siyanobakteriler 3,5 milyar yıl önceden beri görünürler. Bu zamandan beri siyanobakteriler (mavi-yeşil algler) fotosentezle oksijen üreterek yeryüzünde yaşamın yayılmasını sağlamışlardır. Onlarsız hayat yeryüzünde olanaklı değildir. Oksijen, hücre solunumu evrimi için çok önemli bir koşuldur. Yeryüzü atmosferindeki oksijenin en az %50'si algler tarafından, geri kalanı ise alglerden evrimleşmiş olan kara bitkileri tarafından sağlanır.

İlkin atmosferde oksijen olmadığından, radyasyondan korunabilmek için 3,8 milyar yıl önce ilk yaşam belirtileri suyun içinde görülmeye başlamıştır. Denizlerinde bol miktarda fotosentetik mikroorganizma, atmosferinde ise bol miktarda karbondioksit bulunuyordu. Bu mikroorganizmalar, güneşten gelen enerjiyi kullanarak, karbondioksiti, basit karbonhidratlara indirgemişlerdir. Bu esnada, güneşten gelen enerji karbonhidratların kimyasal bağlarında depolanmış, tepkime ürünü olarak da oksijen açığa çıkmıştır. Bu oksijen atmosfere geçmiş ve orada yavaş yavaş birikmiştir. Böylece, milyonlarca yıl boyunca, atmosferik karbondioksit oranı azalmış, oksijen miktarı ise artmıştır. Atmosferdeki bu oksijenin bir kısmı ozonu (O<sub>3</sub>) oluşturmak için birbirleriyle birleşmişlerdir. Zamanla atmosferdeki ozon ve oksijen seviyeleri artıkça, fotosentetik organizmalar suyun yüzeyine doğru yayılmaya başlamışlardır. En sonunda, günümüzden yaklaşık 600 milyon yıl önce, yerküre atmosferinde yeterli seviyede oksijen ve ozon birikmesiyle, okyanuslardaki karmaşık yapılı çok hücreli canlılar, muazzam bir artış göstermiştir. Yaklaşık 150 milyon yıl sonra (günümüzden 450 milyon yıl önce) daha ileri ve karmaşık yapılı çok hücreli yaşam karalara da geçmiştir. Böylece denilebilir ki, bugün karalar üzerinde yaşayan insanlar ve diğer bütün ileri yapılı canlılar, varlıklarını fotosentez olayına borçludur.

Prekambriyen boyunca evolüsyonun meydana gelişi ile ilgili görüşler mantıklıdır ve dünyanın en eski sediment kayalarının içinde korunmuş olan bu inanılmaz çağın mikrofosil örneklerine ve jeolojik arşivlere dayanmaktadır. Mikrofosil kayıtları, günümüz mavi-yeşil alglerin morfolojik çeşitliliğinin Proterozoik devirde, yaklaşık 2 milyar yıl önce evrimleşmiş olduğunu bildirmektedir. Fosil kayıtlar bize herşeyi anlatmaz, ancak mavi-yeşil alglerin içindeki farklı grupların filogenisi, mavi-yeşil algler arasındaki ilişkiler ve yaşayan organizmaların büyük grupları arasındaki bağlantılar hakkında fikir vermektedir. Bu yüzden özellikle nükleotidlerin sekansları gibi tüm organizmaların genlerinde bulunan diğer saklı bilgilere de bakılmalıdır (Van den Hoek ve ark., 1995).

#### KAYNAKLAR

- Adams, D.G., 2000. Heterocyst formation in cyanobacteria, *Curr. Opin. Microbiol.*, 3, 618–624.
- Berman-Frank, I., Lundgren, P., Falkowski, P., 2003. Nitrogen fixation and photosynthetic oxygen evolution in cyanobacteria, *Research in Microbiology*, 154, 157–164.
- Bohme, H., 1998. Regulation of nitrogen fixation in heterocyst-forming cyanobacteria, *Trends Plant Sci.* 3, 346–351.
- Brock, T.D., 1973. Evolutionary and ecological aspects of the cyanophytes. In: N.G. Carr and B.A. Whitton (Eds) *The biology of the blue-green algae*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 487–500.
- Buick, R., 1992. The antiquity of oxygenic photosynthesis: Evidence from stromatolites in sulphate-deficient Archean lakes. *Science*, 255: 74–77.

- Demirsoy, A., 1991. Kalıtım ve Evrim, Beşinci Baskı, Meteksan Yayınları, Ankara.
- Fay, P., 1992. Oxygen relations of nitrogen fixation in cyanobacteria, *Microbiol. Rev.*, 56, 340–373.
- Graham, L.E., Wilcox, L.W., 2000. *Algae*. Prentice-Hall, Inc.
- Graham, L.E., Graham, J.M., Wilcox, L.W., 2004. *Bitki Biyolojisi (Plant Biology)*, Çeviri Editörü: Işık, K., Palme Yayıncılık, Ankara.
- Hoehler, T.M., Bebout, B.M., Des Marais, D.J., 2001. The role of microbial mats in the production of reduced gases on the early Earth, *Nature*, 412:324–327.
- Hoffman, M.J., 1985. Precambrian carbonaceous megafossils, in *Palaeoalgology*, ed. D.F. Toomey & M.H. Nitecki, 20–23. Springer-Verlag, Berlin.
- Horodyski, R.J., Knauth, L.P., 1994. Life on Land in the Precambrian, *Science*, 263(5146), 494 – 498.
- <http://www.biltek.tubitak.gov.tr>, Jeolojik Devirler.
- Ishiura, M., Katsuna, S., Aoki, S., Iwasaki, H., Andersson, C.r., Tanabe, A., Golden, S.S., Johnson, C.H., Kondo, T., 1998. Expression of agene cluster *kaiABC* as circadian feedback process in cyanobacteria, *Science*, 281:1519-1523.
- Keeton, W.T., Gould, J.,L., Gould, C.G., 2004. *Genel Biyoloji (Biological Science) 2*, Beşinci baskı, Çeviri Editörleri: Demirsoy, A., Türkan, İ., Gündüz, E., Palme Yayıncılık, Ankara.
- Lewin, R. A., 1976. Prochlorophyta as a proposed new division of algae, *Nature*, 261, 697–698.
- Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R. N., 1964. Classification and environmental significance of algal stromatolites, *Journal Geology*, 72: 68-83.
- Logan, G.A., Calver, C.R., Gorjan, P., Summons, R. E., Hayes, J. M., Walter, M. R., 1999. Terminal Proterozoic mid-shelf benthic microbial mats in the Centralian Superbasin and their environmental significance, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 63:1345–1358.
- Monastresky, R., 1998. The rise of life on earth, *National Geographic*, 193:58-81.
- Papineau, D., Walker, J. J., Mojzsis, S. J., Pace, N. R. 2005. Composition and structure of microbial communities from stromatolites of Hamelin Pool in Shark Bay, Western Australia, *Applied and Environmental Microbiology*, 71(8), 4822–4832.
- Schopf, J. W., 1978. The evolution of the earliest cells, *Scient. Am.*, 239(3): 84-102.
- Schopf, J.W., Walter, M. R., 1982. Origin and Early Evolution of Cyanobacteria: the Geological Evidence, in *The Biology of Cyanobacteria*, Blackwell Scientific Publications, Chapter 21, 543–564.
- Schopf, J.W., 1993. Microfossils of the early Archean Apex chert: New evidence of the antiquity of life, *Science*, 260, 640–646.
- Schopf, J.W., 2000. The fossil record: Tracing the roots of the cyanobacterial lineage, in: B.A. Whitton, M. Potts (Eds.), *The Ecology of Cyanobacteria*, Kluwer Academic, The Netherlands, 13–35.