

1705

**İstanbul Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü**

**YERÇEKİMİ DENGELENMESİNİN *Helianthus annuus*
FİDELERİNDE HÜCRE ÇEPERİ EKSTENSİBİLİTESİNE,
ŞEKER VE NIŞASTA İÇERİĞİNE ETKİSİ**

MUAMMER ÜNAL

(Doktora Tezi)

İSTANBUL — 1987

Istanbul Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü

**YERÇEKİMİ DENGELENMESİNİN *Helianthus annuus*
FİDELERİNDE HÜCRE ÇEPERİ EKSTENSİBİLİTESİNE,
ŞEKER VE NIŞASTA İÇERİĞİNE ETKİSİ**

MUAMMER ÜNAL

(Doktora Tezi)

T. C.
Yükseköğretim Kurulu
Dokümantasyon Merkezi

İSTANBUL — 1987



TEŞEKKÜR

Her zaman olduđu gibi, bu uzun çalışmam süresince de göstermiş olduđu hoşgörü, yakın ilgi ve yardımları için Sayın Hocam Prof.Dr. Metin BARA'ya teşekkür eder, minnet duygularımı belirtmekten büyük zevk duyarım.

Ayrıca, yakın desteğini gördüğüm Sayın Hocam Prof.Dr. Nurten ÖNDER'e ve tezimle ilgili çalışmalarda katkıları olan herkese teşekkürlerimle.

İ Ç İ N D E K İ L E R

GİRİŞ	1
YÖNTEM ve GEREÇLER	9
A. Bitkilerin Yetiştirilmesi	9
B. Hücre Çeperi Ekstensibilitesinin İncelenmesi	10
C. Redükleyici Şekerlerin Miktarının İncelenmesi	13
a) Şekerlerin ekstraksiyonu	13
b) Redükleyici şekerlerin kantitatif ölçümü	13
c) Belirteçler	13
D. Nişasta Tanelerinin Sayılarının ve Büyüklüklerinin İncelenmesi	14
a) Dokunun fikse edilmesi ve kesitlerin boyanması	14
b) Nişasta tanelerinin sayılarının ve büyüklüklerinin saptanması	15
c) Çözeltilerin hazırlanması	15
BULGULAR	16
A. Yerçekimi Dengelenmesinin Hücre Çeperi Ekstensibilitesine Etkisi	16
B. Yerçekimi Dengelenmesinin Hipokotilde Statenkimadaki Nişasta Tanesi Sayısına ve Büyüklüğüne Etkisi	19
a) Yerçekimi dengelenmesinin statenkimadaki nişasta sayısına etkisi	19
b) Yerçekimi dengelenmesinin statenkimadaki nişasta tanelerinin büyüklüğüne etkisi	24
C. Yerçekimi Dengelenmesinin <i>Helianthus annuus</i> Bitkilerinde Redükleyici Şekerlerin Seviyesine Etkisi	40
TARTIŞMA	45
ÖZET	56
LİTERATÜR	58

G İ R İ Ş

Yerçekimi kuvveti, yeryüzünde canlılığın başlangıcından beri çok az değişme gösteren çevre faktörlerinden birisidir. Böyle bir etkenin evrim süreci içerisinde canlıların evrimindeki etkisi pek az şüpheye yer verir.

Yerçekiminin canlılar üzerine olan etkisiyle ilgili gözlem ve incelemeler geçen yüzyılın hemen hemen başlarında başlamış ve günümüze kadar birçok araştırmacının ilgisini çekmiştir. Teknolojik gelişmelerin uzay yolculuklarına yol açması, diğer bilim dallarında olduğu gibi biyolojide de yeni bir çıkışın başlangıcı olmuştur. Ağırlıksızlık koşulları altında canlıların gelişimi ve davranışlarıyla ilgili araştırmalar üzerindeki ilginin artmasına neden olmuştur.

Bitkilerin yerçekimi uyartısına cevap verdikleri bilinmektedir. Bu etki altında yüksek bitkiler yerçekimi vektörü doğrultusunda şekillenmektedirler. Genellikle yüksek bitkilerin gövdeleri yerçekimi vektörüne karşıt yönde dik olarak büyürler. Buna karşın kökler çekim kuvveti yönünde gelişim gösterirler. Genç sürgün ve gövdeler dik konumlarından ayrılarak yatay duruma getirilecek olurlarsa, normal dik konumlarına gelinceye kadar yerçekimi vektörüne karşıt yönde yönelirler. Bu kuvvet, bir bitkinin her organına ve hücrelerine eşit şekilde etki ettiğine göre, bitki organları yönlerini nasıl bulabilmektedirler? Bu soru bitkilerde yerçekimi kuvvetini algılayabilen ve fizyolojik değişimlere dönüştürebilen bir sistemin varlığını düşündürmektedir.

NAEGELI (1858), BERTHOLD (1886), NOLL (1892) gibi öncü araştırmacılarından sonra HABERLANDT ve NĖMEC 1900 yılında tamamen birbirinden ayrı olarak yaptıkları incelemeler sonucu, yerçekimine duyarlı organlarda nişasta tanelerinin hareketi ile yerçekimi cevabı arasında karşılıklı ilişki bulunduğunu göstererek NİŞASTA-STATOLİT kuramını oluşturmuşlardır. Bu kurama göre, yerçekimine duyarlı bir organın normal konumunun değiştirilmesi statolit-amiloplastların hücrenin (statosit) alt kenarına hareket etmesine ve yanıl çeperdeki duyarlı sitoplazmaya değerek ektoplast üzerinde statik bir basınçla yerçekimi uyartısının oluşmasına sebep olur (HABERLANDT 1928).

Nişasta-statolit kuramı ile ilgili incelemelerin sürmesinin yanında bazı araştırmacılar tarafından sitoplazmaya göre daha yoğun olan diğer organellerin veya taneciklerin de statolit işlevine sahip olabilecekleri dikkate alınarak bunların hareketleri ile yerçekimi algısı arasında ilişki aranmıştır (AUDUS 1962, GORDON 1963, BOUCK 1963, GRIFFITS ve AUDUS 1964, POLLARD 1965,

PERBAL 1971,1978, SHEN-MILLER ve MILLER 1972, HESTNES ve IVERSEN 1978, IVERSEN ve ROMMELHOFF 1978, HENSEL ve SIEVERS 1980, MOORE ve McCLELEN 1983, RANSOM ve MOORE 1983). Yerçekimi duyum sisteminde mikrozomların (ZIEGLER 1951), sarkaç (pendelum) proteinlerinin (LARSEN 1965), nukleus ve nukleolusun (POLLARD 1965, 1971), golgi sisteminin (SHEN-MILLER ve MILLER 1972 a,b) ve endoplazmik retikulumun (JUNIPER ve FRENCH 1970,1973) rol oynayabilecekleri de ileri sürülmüştür.

Son yıllarda yapılan çalışmalarda amiloplastların bir başka algı sistemi ile birlikte yerçekimi algı mekanizmasında etkin oldukları düşünülmektedir. Araştırmacıların bir kısmı amiloplastların endoplazmik retikulum ve plazma zarı gibi hassas yüzeylere değebileceğini ileri sürmüşler ve bunun sonucu olarak da plazma zarının özelliklerinin değişebileceği fikrini ortaya atmışlardır (PERBAL 1974,1977,1978, PERBAL ve PERBAL 1976). Bir diğer araştırmacı grubu ise endoplazmik ağ üzerinde amiloplastlar tarafından meydana getirilen basınç değişimlerinin yerçekimi algısında rol oynadığı görüşünü savunmuşlardır (SIEVERS ve VOLKMAN 1972,1977, SIEVERS ve SCHMITZ 1973, VOLKMAN ve SIEVERS 1977). Endoplazmik retikulum-amiloplast ilişkisini içeren bir diğer görüş de endoplazmik ağ üzerinde amiloplastların dengeye erişmesi sonucu yönelmeyi durdurucu bir sinyalin üretildiğini varsaymaktadır (LARSEN 1969, IVERSEN ve LARSEN 1971, 1973, HESTNES ve IVERSEN 1978). Yerçekimi algısı ile ilgili incelemeleri yorumlayarak, yatay konuma getirilmiş olan bir bitki organının alt ve üst yarıları arasındaki asimetric hormon dağılımını ve taşınmasını endoplazmik retikulum-amiloplast ilişkisi ile açıklayan bir model (multiple valve theory) JUNIPER (1976,1977) ve AUDUS (1971,1979) tarafından geliştirilmiştir.

Nişasta-statolit kuramı, geoelektrik etki hipotezinin (BRAUNER 1927, 1959) etkisiyle uzun süre önemini kaybetmesine ve bazı karşıt görüşlü araştırmacıların (UBISCH 1928, LARSEN 1965, PICKARD ve THIMANN 1966, WESTING 1971) bulunmasına rağmen büyük ilgi görmüş ve halen önemini korumaktadır. Yüksek ısı, uzun süreli soğuk, aç bırakma (uzun süre karanlıkta bırakma), kükürt dioksit ve potasyum alum etkileri, gibberellik asit ile kinetinin birlikte uygulanması veya kök ucu meristemine hasar verilmeksizin kök şapkasının kaldırılması gibi yöntemlerle yerçekimine duyarlı bölgelerden nişastanın kaldırılması sonucu geotropik hassasiyetin de yok olması ve yine nişasta tanelerinin yeniden ortaya çıkmalarıyla birlikte yerçekimini algılama yeteneğinin kazanılması (ZOLLIKOFER 1918, IVERSEN 1969, LARSEN 1971, BARLOW ve GRUNDWAG 1974, PERBAL ve RIVIERE 1976, HILMAN ve WILKINS 1982) ve ayrıca amiloplastların hareketi ile geotropik cevap arasında bir uyumun varlığının gösterilmesi bu kuramın desteğini arttırmıştır (LARSEN 1969, IVERSEN ve LARSEN 1971,1973, PERBAL ve PERBAL 1976, IVERSEN ve ROMMELHOFF 1978, HESTNES ve

IVERSEN 1978).

Geotropik cevap (tepki), bir bitki organının yerçekimine göre normal konumunun değiştirilmesi durumunda, bu organ tarafından oluşturulan bir yönelim hareketidir (WILKINS 1966). Bu yönelim "bir dış uyarıya bitkilerin büyüme cevabı" olarak tanımlanmıştır (LARSEN 1971). Bu yönelmenin, yatay konumdaki bir bitkinin alt ve üst yarıları arasındaki bir büyüme asimetrisi sonucu oluştuğu belirtilmiştir (WILKINS 1966, GORDON ve SHEN-MILLER 1971, JUNIPER 1976). NAVEZ ve ROBINSON (1933) tarafından yapılan büyüme hızı ölçümlerinde, yerçekimi uyarısı etkisi altında koleoptillerin üst yarılarının büyüme hızının azalmasına karşın, alt yarılarında aynı ölçüde büyüme artışı bulunmuştur. SLIWINSKI ve SALISBURY (1984) tarafından da *Xanthium* gövdelerinin alt yarısındaki hücrelerin daha uzun olduğu tespit edilmiştir. Yerçekimi uyarısının gövdelerin mekaniksel özellikleri üzerindeki etkisi incelenmiş ve geotropik yönelim ortaya çıkmadan önce dokunun alt yarısının ekstensibilitesinin arttığı saptanmıştır (SHEN-MILLER ve MASUDA 1973, IVAMI ve MASUDA 1974). SHEN-MILLER ve ark. (1978) *Zea mays* köklerinin geotropik yönelmelerini ardışık alt ve üst yarı arasında hücre uzunlukları yönünden bir farkın varlığını göstermişler ve köklerin geotropik yönelmelerine neden olan asimetrik büyümeyi üst yarıdaki korteks hücrelerinin artan büyüme hızlarına bağlamışlardır.

Çok hücreli sistemlerde, değişik yönelim hareketlerinin bitki hormonlarının asimetrik dağılımlarıyla kontrol edildikleri kabul edilmektedir (FIRN ve DIGBY 1980). Geotropik tepkiyi asimetrik hormon dağılımı ve büyüme ilişkisi ile açıklayan ilk kuram 1926 yılında CHOLODNY ve WENT tarafından önerilmiştir (WENT ve THIMANN 1937). Günümüze kadar birçok araştırmacı tarafından geotropik tepki ve hormonların dağılımı ilişkisi değişik bitki ve organlarda incelenmiştir. Son yıllarda asimetrik hormon dağılımıyla ilgili bilgiler toplanmış ve geotropizmada büyüme kontrol mekanizmalarının bir parçası olarak değerlendirilmiştir (WILKINS 1976,1979, JUNIPER 1976, TORREY 1976). HERTEL ve ark. (1969), OUITRAKUL ve HERTEL (1969) farklı amiloplast büyüklüğüne sahip olan amylomaize ve wild tipi mısır koleoptillerinde yaptıkları incelemelerde amiloplast büyüklüğü, lateral ve bazipetal oksin taşınması ile geotropik yönelim arasında bir ilişkinin varlığını tespit etmişlerdir.

Zea mays mezokotilinde indol asetik asit (IAA) dağılımı incelendiğinde, bitki başına düşen serbest IAA'nın %72'sinin stelede ve %28'inin kortekste olduğu, halbuki ester halindeki IAA'nın %80'inin korteks, %20'sinin de stelede bulunduğu saptanmıştır. Taze ağırlık dikkate alındığında ise, serbest IAA'nın konsantrasyonunun kortekstekine göre stelede 15-20 kat daha fazla olduğu bulunmuştur. Bunun yanında ester halindeki IAA'nın her iki doku içinde benzer dağılım gösterdiği görülmüştür (PENGELLY ve ark. 1982). Stele içindeki serbest IAA ora-

nının yüksekliği nedeniyle yerçekimi uyarımı sonucu ortaya çıkan hormon asimetrisinin steleden kaynaklanabileceği ileri sürülmüştür (BANDURSKI ve ark. 1983, 1984).

Yatay konumda yerleştirilen bitki gövdelerinde, yerçekimi tesiri ile üst ve alt kenar arasında ortaya çıkan elektriksel potansiyel fark ilk olarak BOSE (1907) tarafından gözlenmiştir. Bu olgu daha sonra BRAUNER (1927) ve BRAUNER ve AMLONG (1933) tarafından ayrıntılı şekilde incelenmiş ve "geoelektrik etki" olarak isimlendirilmiştir. Uzun bir süre birçok araştırmacı geoelektrik etkiyi geotropik uyarım sonucu ortaya çıkan asimetric oksin dağılımının birincil nedeni olarak kabul etmişlerdir. Ancak bu konuda daha sonra yapılan incelemelerden elde edilen bulgulardan, geoelektrik etkinin yerçekimi uyarısı sonucu meydana gelen asimetric IAA dağılımı sonucu olarak oluştuğu kanıtlanmıştır (GRAHM 1964, WILKINS ve WOODCOCK 1965, WOODCOCK ve WILKINS 1970, 1971, WOODCOCK ve HERTZ 1972).

Yerçekimi tesiri ile yatay duruma getirilmiş gövdelerin alt yarılarının üst yarılarna göre pH'larının biraz daha asidik oldukları uzun zamandır bilinmektedir (GUNDEL 1933, METZNER 1934). Son yıllarda geotropik uyarım sonucu ortaya çıkan pH değişimlerinin ve proton (H^+) asimetrisinin geotropik cevabın gelişmesi ile ilişkisi bazı araştırmacıların yeniden ilgisini çekmiştir (GANOT ve REINHOLD 1970, IWAMI ve MASUDA 1973, BRIDGES ve WILKINS 1973, MULKEY ve EVANS 1981, MULKEY ve ark. 1981, WRIGHT ve RAYLE 1982, 1983, MIGLIACCIO ve RAYLE 1983). Yerçekimi uyarımını ardışık olarak IAA'in asimetric dağılımı ve proton salınması arasındaki ilişki incelenerek, asimetric proton salınmasının IAA'in yeniden dağılıma uğramasıyla başlatıldığı sonucuna varılmıştır (MIGLIACCIO ve RAYLE 1983).

Dünyanın çekim kuvveti, çok az bir farklılık göstermekle birlikte hemen hemen her yerde eşit ve sabit kabul edilebilir. Yerçekiminin bitki gelişimi ve davranışları üzerindeki etkisinin incelendiği bazı çalışmalarda, bitkiye etki eden çekim kuvvetinin yönü ve büyüklüğünün değiştirilmesi için yeryüzü koşulları altında santrifüjlerden ve klinostat olarak isimlendirilen aygıtlardan yararlanılmaktadır. Santrifüjler $\bar{g}$ -kuvvetinin artı değerlerini elde etmek için kullanılmaktadırlar. Hiç olmazsa hayalî ve belki de gerçek anlamda azaltılmış $\bar{g}$ veya $0-\bar{g}$ (mikrogravity- $0 < g \leq 1$) koşullarını yaratmak için klinostatlardan yararlanılmaktadır. Bu amaçla bir veya daha çok eksen etrafında ve değişik düzlemlerde dönebilen birbirinden farklı hızlara sahip klinostatlar yapılmıştır. Gerçek anlamda mikrogravity (weightlessness) dünya yörüngesindeki uydularda elde edilebilmektedir.

Günümüzde uzay araştırma programlarının bir bölümünü de uzay koşullarının canlı sistemler üzerindeki etkilerinin incelenmesi oluşturmaktadır. Ağırlık-

sızlık (weightlessness) bu etkenlerden birisi durumundadır. Uzay laboratuvarlarında bitkilerle yapılan araştırmalardan elde edilen bazı bulgulara SAUNDERS ve ark. (1971), BROWN ve ark. (1974), COWLES ve ark. (1983,1984), HALSTEAD (1983), HALSTEAD ve DUTCHER (1984), HALSTEAD ve SCOTT (1984), HOSHIZAKI (1982,1983 a, 1984) ve BROWN ve CHAPMAN (1984) gibi araştırmacılar yayınlarında işaret etmişlerdir. Şimdiye kadar yapılmış olan gözlemler HALSTEAD (1983) tarafından ilgi çekici ve hayal kırıklığına uğraticı olarak değerlendirilmiş, elde edilmiş bulgulara ağırlıksızlığın veya uçuşla ilgili diğer etkenlerin etkilerinin ayırt edilmesinde güçlüklerle karşılaşılacağı belirtilmiştir.

Bitki fizyologları klinostatları yaklaşık yüzyıldır kullanmaktadırlar. Bu aygıtın ilk olarak 1882 yılında SACHS tarafından yerçekimi etkisini dengelemek (gravity compensation) için kullanıldığına bazı yayınlarda değinilmiştir (WABER ve ark. 1975, HENSEL ve SIEVERS 1980). Yerçekimini dengeleyen bir aygıt olarak yararlanılabilmesi için gereken sınırlarında ilk kez NEVCOMBE (1904) tarafından belirlendiği de bilinmektedir. Ağırlıksızlığın taklidi olarak yatay klinostatların kullanılırlığı konusunda bazı kuşkuların bulunmasına rağmen (TIBBITTS ve HERTZBERG 1978, HENSEL ve SIEVERS 1980) uzayda ve klinostatta yetiştirilen bitkilerin gösterdikleri benzerliklere işaret edilerek yeryüzü koşullarında ağırlıksızlığın etkilerini incelemek için pratik bir aygıt olduğu genellikle kabul edilmektedir (BROWN ve ark. 1974, CHAPMAN ve BROWN 1979, BROWN ve CHAPMAN 1981,1984, SALISBURY ve WHEELER 1981, HOSHIZAKI 1982). LARSEN (1953, 1962), GORDON ve SHEN-MILLER (1971) ve HENSEL ve SIEVERS (1980)'a göre klinostatta yetiştirilen bitkiler uyarısız bir ortamda gibi düşünülmemelidir. Dönme esnasında yerçekimi vektörünün yönünde bitki eksenine göre sürekli bir değişme meydana gelmektedir. GORDON ve SHEN-MILLER (1971) ve SALISBURY ve WHEELER (1981) dönmeden dolayı ortaya çıkan mekaniksel etkilerin sebep olabileceği değişiklikleri incelemişlerdir. Elde edilen sonuçlara mekaniksel gerilmelerden ve titreşimlerden ziyade yerçekimi algı mekanizmasındaki düzen değişikliklerinin neden olabileceği sonucuna varılmıştır (SALISBURY ve WHEELER 1981).

Yerçekiminin dengelenmesiyle bitkilerde meydana gelen anatomik ve morfolojik değişiklikler bazı araştırmacılar tarafından ele alınarak incelenmiştir (BRAIN 1939, LYON 1971 a,b, PALMER 1973, BROWN ve ark. 1976 a,b, TIBBITTZ ve HERTZBERG 1978, HENSEL ve SIEVERS 1980, BROWN ve CHAPMAN 1981, SALISBURY ve WHEELER 1981). Bu bitkilerde ortaya çıkan değişiklikler fizyolojik yönden de ele alınmıştır. Bitki büyüme ve gelişmesiyle ilgili olarak yerçekimi dengelenmesinin taze ve kuru ağırlık üzerine etkisi farklı bitkilerde ve bitki organlarında LYON (1965), BARA ve GORDON (1972 a), MERKIS ve ark. (1976), BARA (1977) ve HOSHIZAKI (1983 a,b) gibi araştırmacılar tarafından incelenmiştir. Kök ve gövde uzamasına etkisi ise BRAIN (1942), BARA (1962,1977), HOSHIZAKI ve ark.

(1964), DEDOLPH ve ark. (1965), LYON (1965,1971 b), BRAUNER (1966), HOSHIZAKI ve ark. (1966), DEDOLPH ve ark. (1967), SHEN-MILLER ve GORDON (1967), GORDON (1970), BARA ve GORDON (1972 a), BROWN ve ark. (1976 b), HENSEL ve IVERSEN (1980) ve HARRIS ve SALISBURY (1983) tarafından gözlemlenmiştir. Ayrıca asimetrik büyüme ile açıklanan tropizma (yönelim) hareketleriyle ilişkin olarak klinostatta yetiştirilen bitkilerin artan geotropik ve fototropik duyarlılıklarını DEDOLPH ve ark. (1965), SHEN-MILLER ve GORDON (1967) ve GORDON ve SHEN-MILLER (1971) tespit etmişlerdir.

Yatay olarak kendi eksenini etrafında döndürülen bitkilerde çiçek sayısındaki azalmaya HOSHIZAKI ve HAMNER (1962), HOSHIZAKI ve ark. (1964) ve HARRIS ve SALISBURY (1983) dikkati çekmişlerdir. Ayrıca Sovyet (USSR) bilim adamlarının uzay laboratuvarında gözledikleri gibi HOSHIZAKI (1982) yerçekiminin dengelenmesiyle *Arabidopsis thaliana*'da çiçeklenmede ve meyve gelişmesinde ket vuru saptamıştır.

LEATHER ve ark. (1972), PALMER (1973), HENSEL ve IVERSEN (1980) ve SALISBURY ve WHEELER (1981) klinostat bitkilerinde etilen seviyesinde artış olduğunu ileri sürmüşlerdir. LYON (1965) böyle bitkilerde bazipetal IAA taşınmasında bir azalma saptamıştır. BARA ve GORDON (1972 a) klinostatta yetiştirilen dikotil bitkilerde ortaya çıkan büyüme artışını, gövdenin uç kısmında IAA birikimi veya artışı sonucu IAA seviyesindeki yükselmeye açıklamışlardır. Yerçekimi dengelenerek yetiştirilen koleoptillerde (SHEN-MILLER ve GORDON 1967) ve hipokotil parçalarında (BRAUNER 1966) dışsal (eksojen) olarak uygulanan IAA'nin büyümeye olan etkisini incelemişler ve farklı sonuçlar elde etmişlerdir. DEDOLPH ve ark. (1966 a) tarafından yerçekimi dengelenmesinin bitkilerde metabolik artışlara neden olabileceğini öne sürmüşlerdir. Bu bitkilerde solunumun, inorganik ve organik fosfor içeriğinin yükseldiği saptanmıştır (DEDOLPH ve ark. 1966 b). Yine DEDOLPH ve ark. (1967) klinostat bitkilerinde, yerçekiminin algılanmasında rol oynayan nişasta tanelerinin hücre içinde homojen olarak dağıldıklarını tespit etmişler ve bu bitkilerdeki solunum artışını nişasta tanelerinin homojen dağılımıyla açıklamışlardır.

Yerçekimi dengelenmesinin protein içeriği üzerine etkisi WABER ve ark. (1975), OPUTA ve MAZELIS (1977) ve BARA (1977) tarafından incelenmiştir. BARA (1977) total kuru ağırlıkta artış saptamasına karşın total protein miktarında artış meydana gelmediğini kaydetmiştir. WABER ve ark. (1975) peroksidaz aktivitesinde bir yükselme tespit etmişler ve bu durumun protein miktarındaki genel bir artıştan dolayı olmadığını belirtmişlerdir. OPUTA ve MAZELIS (1977) ise yeni hücre çeperi proteinlerinin öncüsü olması muhtemel makromoleküllerin biyosentezinde yerçekimi dengelenmesiyle artış saptamışlardır. Bu yolla doku ekstensibilitesinde değişmelere neden olunabileceğini ileri sürmüşlerdir. GORDON

(1970) klinostat bitkilerinde peroksidaz ve polifenolaz aktivitelerini yüksek bulmuştur. BARA ve GORDON (1972 a) çeper gevşetici olarak iş gören sellülaz ve β -1,3-glukanaz aktivitelerini incelemişler, sellülaz aktivitesinin arttığını tespit etmişlerdir. Buna karşın β -1,3-glukanaz aktivitesinde anlamlı bir değişme saptamamışlardır.

Bir organın veya dokunun büyümesi, meristematik hücrelerin bölünmeleri sonucu hücre sayısındaki artışlar ve bu hücrelerin tümünün hacimce artışları ile sağlanmaktadır. Epikotil ve hipokotillerde büyüme (uzama) hızının apikal kısımdan bazal bölgeye doğru gidildikçe azaldığı gözlenmiştir (IWAMI ve MASUDA 1974, MURRAY ve BANDURSKI 1975, BOYER ve WU 1978, PIERROT ve ark. 1982, CAVALIERI ve BOYER 1982). Apikal bölgede gibberellik asitin (GA) uzamayı arttırdığı, bunun yanında IAA'in bu bölgede uzamayı teşvik ettiği gibi diğer kısımlarda da aynı etkiyi gösterdiği tespit edilmiştir (IWAMI ve MASUDA 1974).

Hücre uzaması, turgor basıncı ve çeper ekstensibilitesi ile kontrol edilmektedir (LOCKHART 1965 a,b, CLELAND 1971 b). Büyüme hormonlarının çeper ekstensibilitesi üzerindeki etkisi çok sayıda araştırmacının ilgisini çekmiştir (TAGAWA ve BONNER 1957, YODA ve ASHIDA 1960, LOCKHART 1960, LOCKHART ve ark. 1967, CLELAND 1967,1971 a,c, CLELAND ve ark. 1968, MASUDA 1969, SARGENT ve ark. 1973, ADAMS ve ark. 1975, VICTOR ve VANDERHOEF 1975, VANDERHOEF ve DUTE 1981, THOMAS ve ark. 1981). Hormonların hücre çeperinin biyokimyasal yapısında neden olduğu değişmeler (MASUDA 1979, TERRY ve BONNER 1980, TERRY ve JONES 1981, TERRY ve ark. 1981, VANDERHOEF ve DUTE 1981, TERRY ve ark. 1982, CARPITA ve ark. 1982), özellikle IAA'in proton (H^+) salınmasına etkisi ve pH ile büyüme hızı ilişkisi ilgi çeken konular arasındadır (RAYLE ve CLELAND 1970, RAYLE 1973, CLELAND 1976,1979, VANDERHOEF 1979, BATES ve RAY 1981, THEOLOGIS 1986).

Hücre çeperi uzamasının ortaya çıkabilmesi için turgor basıncına gereksinim olduğu bilinmektedir. Turgor basıncının çeper uzaması üzerindeki rolü ile ilgili bilgiler CLELAND (1971 b) tarafından derlenmiştir. BOYER ve WU (1978) ve CAVALIERI ve BOYER (1982) hipokotillerde, büyüme hızının farklı olduğu bölgelerde büyüme hızıyla su potansiyeli arasındaki ilişkiyi incelemişlerdir.

Hücre çeperlerinin mekaniksel özelliklerindeki değişmelere, çeperdeki polisakkaritleri hidroliz eden enzimlerin miktarındaki veya aktivitelerindeki artışlarla da sebep olunabilir. Böyle enzimlerin yüksek bitkilerin çeperlerinde bulundukları bazı araştırmacılar tarafından tespit edilmiştir (HEYN 1969, 1970, DATKO ve MACLACHLAN 1968, TANIMOTO ve MASUDA 1968, HUBER ve NEVINS 1981, PIERROT ve ark. 1982). Bunların çeper uzaması ve çeper dönüşümü (turnover) üzerindeki olası rolleri CLELAND (1971 b) ve LABAVITCH (1981) tarafından gözden geçirilmiştir. Hücre çeperini parçalayan enzimler ile büyüme hızı arasında bir

ilişkinin bulunup bulunmadığı da ilgi çeken konulardan birisi olmuştur (NEVINS 1970, LYNE ve REES 1971, MURRAY ve BANDURSKI 1975, TANIMOTO ve IGARI 1976, PIERROT ve ark. 1982, HUBER ve NEVINS 1982).

Hücre uzamasında, hücre çeperinin mekaniksel özelliklerinin de etken olduğu bilinmektedir. Çeperin mekaniksel özelliklerinin ölçülmesinde değişik yöntemler kullanılmıştır (CLELAND 1971 b, LOCKHART 1965 b), Uygulanan bir ağırlığın etkisi altında çeperin elastik ve plastik özelliklerinde meydana gelen değişmelerin büyüme potansiyeli ile bağlantılı olduğu kabul edilmektedir (MASUDA 1969, CLELAND 1971 b,c). Canlı dokularda çeper özelliklerini incelemek için bazı araştırmacılar eğilme tekniğinden de yararlanmışlardır (TAGAWA ve BONNER 1957, LOCKHART 1960, YODA ve ASHIDA 1960, LOCKHART ve ark. 1967).

Bitkilerde tek yönlü yerçekimi uyarımıyla veya bu kuvvetin dengelenmesi sonucu ortaya çıkan değişikliklere karbonhidrat metabolizmasındaki farklılaşmalar da sebep olabilir. Yerçekimi ile karbonhidrat metabolizması ilişkisini içeren araştırmaların sayısı oldukça azdır. Geotropik uyarım esnasında redükleyici şekerlerin dağılımındaki değişmeler yaprak kını tabanında (ARSLAN ve BENNET-CLARK 1960), nodyumda (ARSLAN ve DUYGU 1971, BRIDGES ve WILKINS 1974) ve bazı bitkilerin apikal internodyumlarında (WARNER 1928, METZNER 1934, ZIEGLER 1951) incelenmiştir. Nişasta metabolizması enzimlerinin aktiviteleriyle yerçekimi ilişkisi KERN (1928), ZIEGLER (1951) ve HUBER ve ark. (1973) gibi araştırmacılar tarafından incelenmiştir. ARSLAN ve DUYGU (1971) *Zea mays* nodyumlarında geotropik uyarıyı izleyen ilk 6 saat esnasında alt yarıda nişasta miktarının arttığını saptamışlar ve daha sonra değişmediğini belirtmişlerdir. BORA (doktora tezi 1982) ise *Pisum sativum* L. fidelerinin geotropik cevabında nişasta metabolizması enzimlerinden α - ve β -amilazlar ile fosforilaz'ın aktivitelerini çimlenmenin ilerleyen yaş evrelerine bağlı olarak incelemiş ve tek yönlü yerçekimi etkisiyle nişasta metabolizmasının hızlandığını belirtmiştir. Yerçekimi dengelenerek yetiştirilen *Avena* koleoptillerinde kimyasal yöntemlerle yapılan analizlerde redükleyici şekerlerin ve nişasta içeriğinin kontrollara göre yüksek olduğu bulunmuştur (GORDON 1970). Bu bitkilerde nişasta miktarındaki artışın amiloplast nişasta tanelerinin sayısındaki değişmeden ziyade nişasta tanelerinin büyüklüklerindeki artışın bir sonucu olduğu tespit edilmiştir (HINCHMAN ve GORDON 1974).

Buraya kadar gözden geçirilen verilerden yerçekimi dengelenmesinin büyümede, solunumda, geotropik ve fototropik duyarlılıkta, nişasta ve redükleyici şekerlerin seviyesinde, çeper gevşetici enzimlerin aktivitelerinde ve bazı özel proteinlerin miktarında artışlara neden olduğu görülmektedir. Klinostat'ın redükleyici şekerlere ve nişasta içeriğine etkisi monokotil bitkilerin koleoptillerinde ve nodyumlarında incelenmiştir. Ancak dikotil bitkilerde henüz böyle

bir çalışma yapılmamıştır. Yine dikotil bir bitki olan *Helianthus annuus*'ta yerçekiminin dengelenmesi sonucu gözlenen büyüme artışını açıklayabilmek için bazı çeper gevşetici enzimlerin aktiviteleri incelenmiş ve sellüloz aktivitesinde yükselme olduğu kaydedilmiştir. Fakat bu enzimin aktivitesinde ortaya çıkan artışın hücre çeperi ekstensibilitesinde değişime neden olup olmadığı araştırılmamıştır. Bu çalışmanın gayesi, dikkati çeken bu boşlukları doldurmak için büyüme ve karbonhidrat metabolizması ile ilgili olarak yerçekiminin dengelenmesi durumunda *Helianthus annuus* fidelerinde hücre çeperinin yukarıda adı geçen fiziksel özellikleri, organların redükleyici şeker içeriklerindeki değişimleri ve hipokotilde statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin nitelik ve niceliklerini incelemektir.

YÖNTEM VE GEREÇLER

Bu çalışmada deney materyali olarak *Helianthus annuus* (cv. *Russian Mammoth*) bitkisi kullanıldı. Bu bitki laboratuvar şartlarında kolay yetiştirilebilmesi, yerçekimi uyarısına iyi cevap verme yeteneği, klinostat çalışması için uygunluğu ve ayrıca yapılan literatür araştırmalarında sıklıkla kullanıldığı için tespit edildiği göz önüne alınarak seçildi.

Bitki materyalinin yetiştirilmesinde, çeper ekstensibilitesinin incelenmesinde, redükleyici şekerlerin miktarının saptanmasında, amiloplast nişasta tanelerinin sayılarının ve çaplarının tespit edilmesinde aşağıda belirtilen yöntemler kullanıldı.

A. Bitkilerin Yetiştirilmesi

Helianthus annuus meyveleri (aken) akan musluk suyu altında 2 saat süreyle ıslatıldı. Meyvelerin kabuğu çıkarılarak eşit büyüklükteki tohumlar seçildi ve içine ıslatılmış filtre kâğıdı serilmiş olan petri kutularına dizildi. Karanlıkta $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 'lik etüvde çimlenmeye bırakıldı. 24 saat sonra iyi çimlenmiş olan tohumlar seçilerek karanlık odada, kırmızı ışık altında 2/3 yıkanmış kum ve 1/3 funda toprağı karışımı içeren pleksiglas tüplere ekildi. Ekim yapılan tüplerin yarısı 1/4 devir/dak. hızla dönen yatay klinostat üzerine bitkilerin büyüme yönü klinostatın dönme eksenine paralel olacak şekilde yerleştirildi. Kontrol grubu ise sabit ve dik konumda aynı ortam şartlarında büyümeye bırakıldı. Bitki-

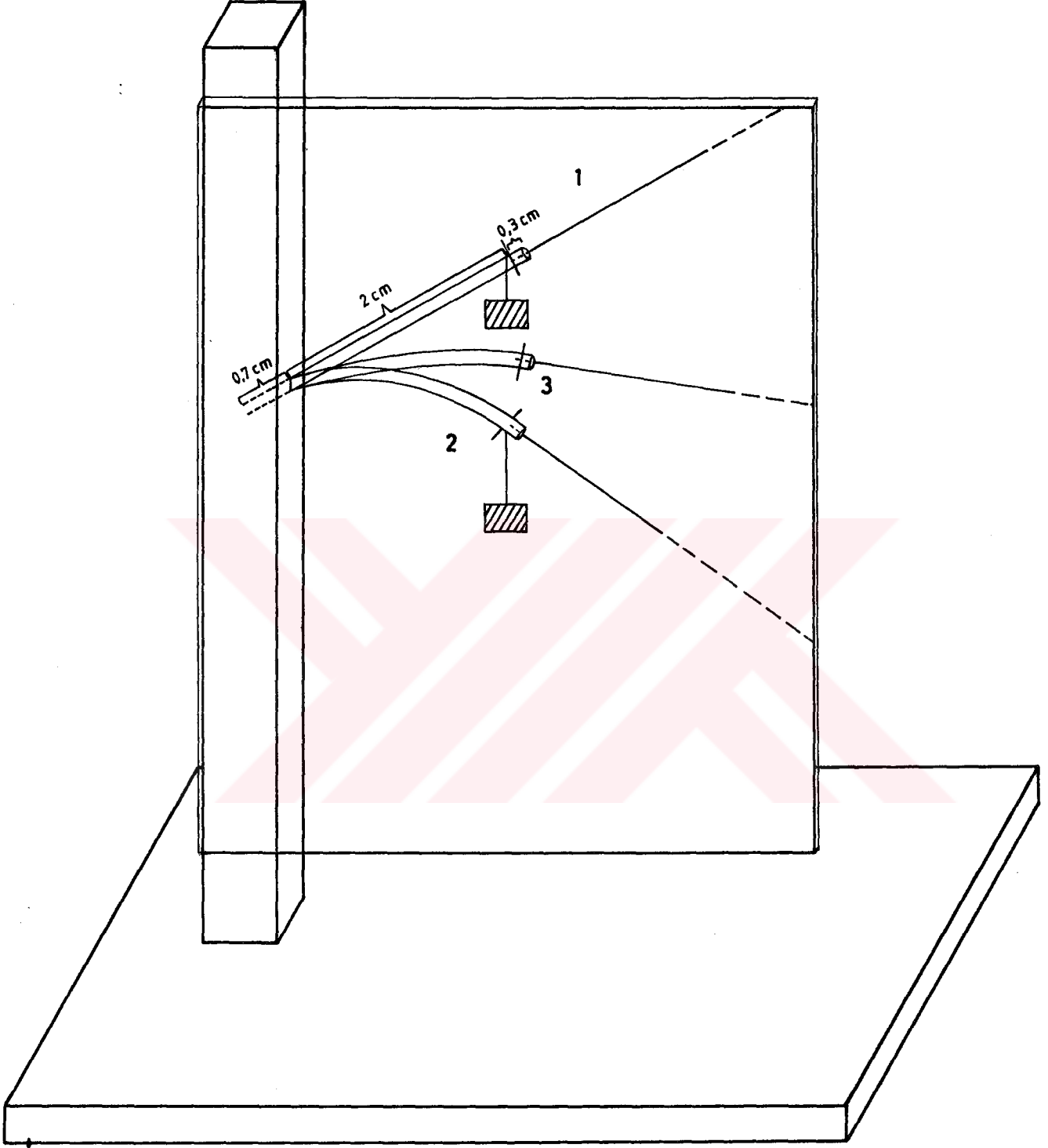
ler karanlıkta $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 'lik sıcaklık ve neme doymuş bir ortamda yetiştirildiler. Yalnız bitkilere su verilirken çok kısa bir süre için zayıf kırmızı ışık kullanıldı.

B. Hücre Çeperi Ekstensibilitesinin İncelenmesi

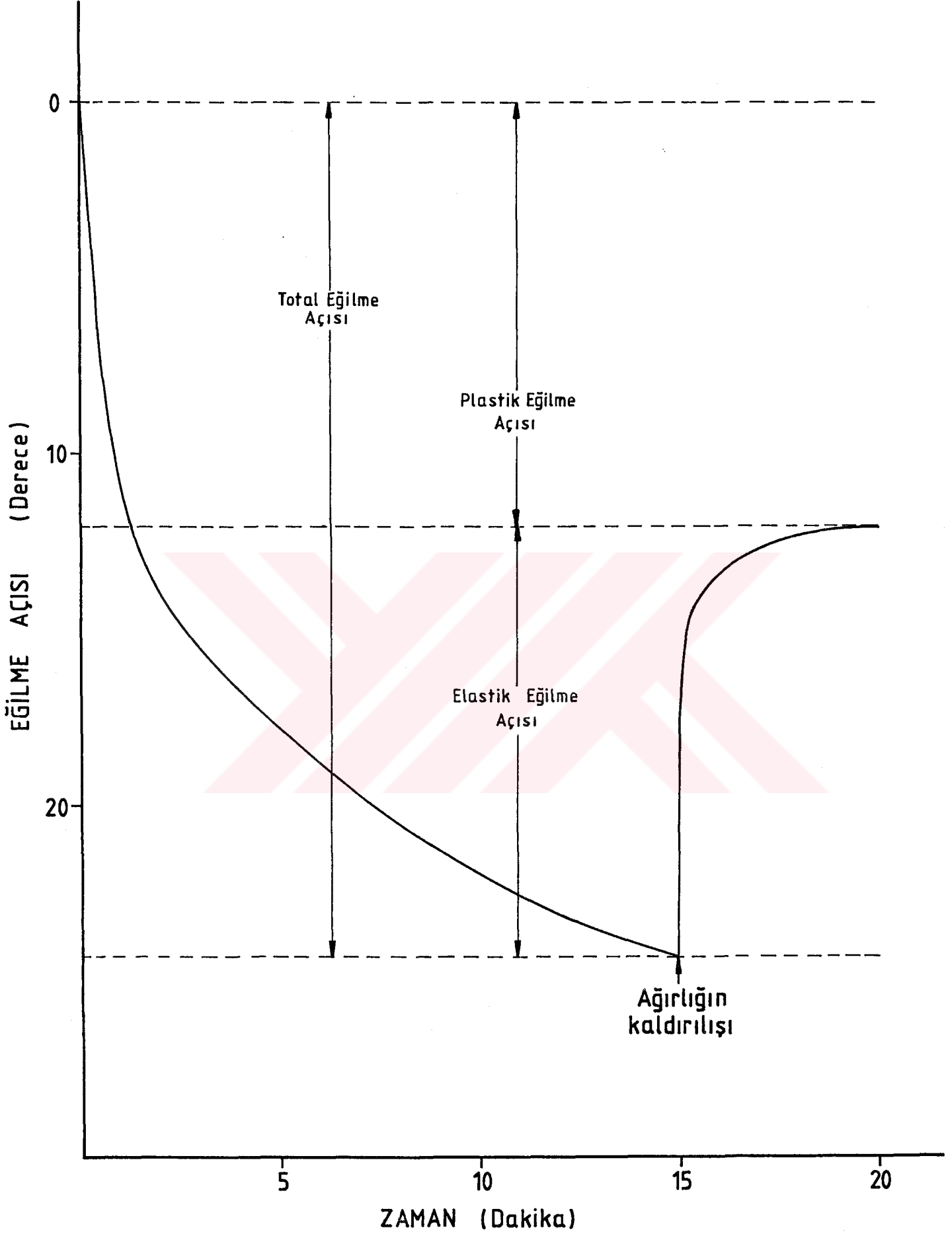
HEYN'in eğilme tekniği (TAGAWA ve BONNER 1957) biraz değiştirilerek kullanıldı. Bu gaye ile şekil 1'de görülen düzenek hazırlandı. Ölçümler neme doymuş ve $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 'lik sıcaklıktaki karanlık odada zayıf kırmızı ışık altında yapıldı.

Pleksiglas tüplere ekimden sonra 3,4 ve 5 günlük bitkilerin hipokotil parçaları deney materyali olarak kullanıldı. Kotiledonlar ve kotiledonların 2 mm altındaki hipokotil parçası kesilerek atıldıktan sonra apikal taraftan alınan 30 mm uzunluğundaki hipokotil parçasında ölçüm yapıldı. Şekil 1'de gösterildiği gibi yatay doğrultu ile 30° 'lik bir açı meydana getirecek şekilde hipokotil parçaları düzeneğe yerleştirildi. Hipokotil parçasının bazal tarafı düzenekteki 7 mm derinliğe sahip deliğin içine yerleştirildi. Serbest kalan apikal ucuna ise gösterge olarak kullanılmak üzere çok ince bir cam çubuk (ağırlığı ihmal edilebilir) 3 mm içeri girecek şekilde hipokotilin doğrultusunda sokuldu. Göstergenin başlangıçtaki ve deney esnasındaki konumlarını tespit edebilmek için düzeneğin biraz uzağına yerleştirilen zayıf bir kırmızı ışık yardımıyla cam çubuğun gölgesinin saydam kâğıt ekran üzerine düşmesi sağlandı. bu düzenleme ile hipokotil parçasının serbest ucuna (apikal taraf) ağırlık uygulanması ve bu ağırlığın kaldırılması ile ortaya çıkan eğilme açılarının değişimleri izlendi.

Hipokotilin başlangıçtaki konumu tespit edildikten sonra, serbest apikal ucun 3 mm gerisine deneysel olarak seçilmiş 4 gramlık bir ağırlık uygulandı. Bu ağırlığın etkisi altında ortaya çıkan eğilme açısı 15 dakika sonra ölçüldü. Bu toplam eğilme açısıdır. Daha sonra ağırlık kaldırıldı, eğilmiş olan hipokotilin başlangıçtaki durumuna geri dönmesi izlendi ve 5 dakika sonra geri dönme açısı saptandı. Bu açı, uygulanan ağırlık altında ortaya çıkan deformasyonun tersinir kısmıdır ve hücre çeperinin elastik özelliklerinin bir ölçümüdür. Toplam eğilme açısından elastisiteyi ifade eden bu açının çıkarılmasıyla elde edilen değer deformasyonun tersinir olmayan kısmını göstermektedir ve çeperin plastik özelliklerinin bir ölçümüdür (şekil 2).



Şekil 1: Eğen kuvvet uygulama aygıtı.



Şekil 2: Uygulanan bir ağırlık etkisi altındaki *Helianthus annuus* hipokotil parçasında ortaya çıkan deformasyonun zaman eğrisi.

C. Redükleyici Şekerlerin Miktarının İncelenmesi

a) Şekerlerin Ekstraksiyonu

Materyal olarak 2,3,4 ve 5 günlük bitki kısımları kullanıldı. Hasat edilen bitkiler derhal distile su ile yıkandı ve filtre kâğıdı arasında kuruldular. Kök, hipokotil ve kotiledonlar birbirinden ayrıldılar. Taze ağırlıkları ölçüldü ve petri kutularına konularak ekstraksiyona kadar - 20 °C'de saklandı.

Bitki kısımları soğutulmuş (- 20 °C) havanda % 70 etil alkol ile çok hızlı bir şekilde ezildi. Parçalanmayı kolaylaştırmak için ortama yıkanaarak kavurulmuş kum ilave edildi. Elde edilen bitki ezintisi derhal uygun bir cam kaba alındı ve 5 dakika su banyosu içinde kaynatıldı. Bunu takiben şekerler sokshlet ekstraktöründe 6 saat süreyle ekstre edildi (SHUKLA ve ark. 1973, AMIR ve ark. 1977). Ekstrakt santrifüj edilerek süpernatant alındı. Vakum altında ve düşük ısıda etil alkol buharlaştırılarak ayrıldı, geriye kalan karışım suya alındı. Toplam hacim 25 ml'ye tamamlandı. Elde edilen stok, ölçüm yapılincaya kadar 4 °C'de saklandı.

b) Redükleyici Şekerlerin Kantitatif Ölçümü

Redükleyici şekerlerin miktarı NELSON (1944) metoduyla tayin edildi. Uygun oranda sulandırılmış bitki ekstraktından her bir tüpe 1 ml alındı. Bunun üzerine 1 ml Nelson belirteci (25 kısım Nelson A ve 1 kısım Nelson B karışımı) ilave edilerek karıştırıldı. Kontrol olarak kullanılmak üzere 1 ml distile su alınarak aynı yolla hazırlandı. Tüplerin ağzı cam bilyeler ile kapatıldı ve kaynayan su banyosunda 20 dakika bırakıldı. Bu sürenin sonunda tüpler içi soğuk su dolu bir kapta soğutuldular. Daha sonra her bir tüpe 1 ml arsenomolibdat renk belirteci ilave edildi ve karıştırıldı. Rengin tam olarak gelişmesi için bir süre beklendi. Bundan sonra toplam hacim 25 ml olacak şekilde distile su ilave edildi ve iyice karıştırıldı. Ölçümler spektrometrede (Optica CF 4) 540 nm dalga boyunda yapıldı. Hazırlanan glukoz standart grafiği yardımıyla şekerler mg cinsinden kantitatif olarak tayin edildi.

c) Belirteçler

1- Bakır Belirteci (Nelson Belirteci)

Bakır belirteci A (Nelson A): Yaklaşık 800 ml suda 25 g Na_2CO_3 (anhidrit), 25 g $\text{KNaC}_4\text{H}_4\text{O}_6 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$ (senyet tuzu), 20 g NaHCO_3 (anhidrit) ve 200 g

Na_2SO_4 (anhidrit) çözülür ve hacim 1 litreye tamamlanır. Bu çözelti 20°C 'nin altına düşmeyen bir yerde saklanır.

Bakır belirteci B (Nelson B): 100 ml'sinde bir veya iki damla yoğun H_2SO_4 içeren % 15'lik $\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$ çözeltisidir.

Bu iki çözelti kullanılacağı zaman 1 kısım Nelson B'ye 25 kısım Nelson A katılarak taze olarak hazırlanır.

2- Arsenomolibdat Renk Belirteci

Amonyum molibdatın 25 gramı 450 ml distile suda çözülür, 21 ml yoğun H_2SO_4 ilave edilerek karıştırılır, üzerine 25 ml distile suda 3 g $\text{Na}_2\text{HASO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ çözülerek ilave edilir ve tekrar karıştırılır. Hazırlanan bu çözelti 24-48 saat için 37°C 'de incube edilir. Bu belirteç cam kapaklı kahverengi şişede saklanmalıdır.

D. Nişasta Tanelerinin Sayılarının ve Büyüklüklerinin İncelenmesi

a) Dokunun Fikse Edilmesi ve Kesitlerin Boyanması

3,4 ve 5 günlük bitkilerin kotiledonlarının 0.5 ve 3 cm altından ve hipokotilin bazal kısmından 3 mm uzunlukta hipokotil parçaları alındı. Bunlar hemen vakum altında Carnoy karışımı (etil alkol-glasiyal asetik asit, 3:1) içinde fikse edildiler. Daha sonra % 70 etil alkole aktarıldılar (HERTEL ve ark. 1969).

Fikse edilmiş olan parçalar parafine götürülerek parafin kalıplara alındı. JENSEN (1962) tarafından tanımlanan yöntemle periyodik asit ve Schiff's belirteci ile boyama yapıldı. Bu yöntem çözünmeyen polisakkarit karbonhidratlar için özeldir. Nişasta taneleri koyu eflatuni kırmızı boyanır. Bunun yanında selüloz çeperler, sitoplazma ve nukleus çok hafif boyanabilir.

Parafine götürülen parçalardan çarklı mikrotomla 12 μ kalınlığında kesitler alındı. Bir standart yapıştırıcı (Haupt's yapıştırıcısı) ile lam üzerine monte edildi. Bunu ardışık olarak kesitlerden parafin kaldırıldı ve derecelenmiş alkol serilerinden geçirilerek suya kadar götürüldüler. Daha sonra 20 dakika % 0.5 periyodik asit çözeltisinde bırakılan kesitler, akan su altında 10 dakika yıkanarak 15 dakika Schiff's belirtecinde boyandılar. Bunu ardışık olarak kesitler tekrar su ile yıkandı ve 1-2 dakika % 2 $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_5$ çözeltisi içinde bırakıldılar. Akan musluk suyu altında yıkanan kesitler derecelenmiş alkol serilerinden geçirilerek suları alındı. Bunu takiben derecelenmiş alkol-ksilol serilerinden geçirilen kesitler kanada balsamı ile monte edildiler.

b) Nişasta Tanelerinin Sayılarının ve Büyüklüklerinin Saptanması

Helianthus annuus hipokotilinde steleyi saran korteksin en iç tabakasında (statenkima, nişasta kını) bulunan amiloplast nişasta taneleri ışık mikroskobu altında incelendiler. Her bir kesitte, statenkimadaki nişasta taneleri sayılarak toplam sayıları tespit edildi. Yine bu nişasta tanelerinin çapları ışık mikroskobuyla immersiyon da yapılarak tek tek vidalı mikrometrik oküler (Carl Zeis Jena, Nr. 2459, x 10) ile ölçüldü. Mikrometrik oküler, mikrometrik lam ile kalibre edildi. Taksimat cinsinden elde edilmiş olan nişasta çapı değerleri ayrı ayrı mikrona çevirildiler.

c) Çözeltilerin Hazırlanması

Schiff's belirteci : 0.5 g bazik fuksin ve 0.5 g $K_2S_2O_5$ veya $Na_2S_2O_5$ 0.15 N HCl'in 100 ml'sinde çözülür. 2-3 saat veya tamamen fuksin-sülfüroz asidine dönüşüncüye kadar çalkalanır, renk giderici olarak 300 mg taze odun kömürü ilave edilir, en az 5 dakika karıştırılır ve bunu ardışık olarak filtre kâğıdından süzülür. süzüntü renksiz ve berrak olmalıdır. Eğer renksiz değilse, son iki kademe tekrarlanmalıdır. Schiff,s belirteci karanlıkta ve buzdolabında saklanmalıdır. Bu belirteç birkaç haftadan bir yıla kadar muhafaza edilebilir. Fakat bozulup bozulmadığı kontrol edilmelidir.

Haupt's yapıştırıcısı : 1 g jelatin 90 °C sıcaklıktaki 100 ml su içinde çözülür. Bu çözelti 30 °C'ta kadar soğutulur ve 15 ml gliserin ilave edilerek karıştırılır ve bunu ardışık olarak süzülür. Bozulmayı önlemek için 2 g fenol ilave edilebilir ve buzdolabında saklanır.

B U L G U L A R

Yöntem ve gereçler bölümünde ayrıntılı olarak belirtildiği şekilde yatay klinostat üzerinde yetiştirilerek yerçekiminin tek yönlü etkisi dengelenen deney grubu ve aynı ortam şartlarında sabit ve normal (dik) konumda büyütülen kontrol grubu *Helianthus annuus* fidelerinde çeper ekstensibilitesi, redükleyici şekerler, nişasta tanesi sayısı ve büyüklüğü ile ilgili ölçüm ve sayımlardan elde edilen bulgular bu bölümde tablo ve grafiklerle açıklanmaktadır.

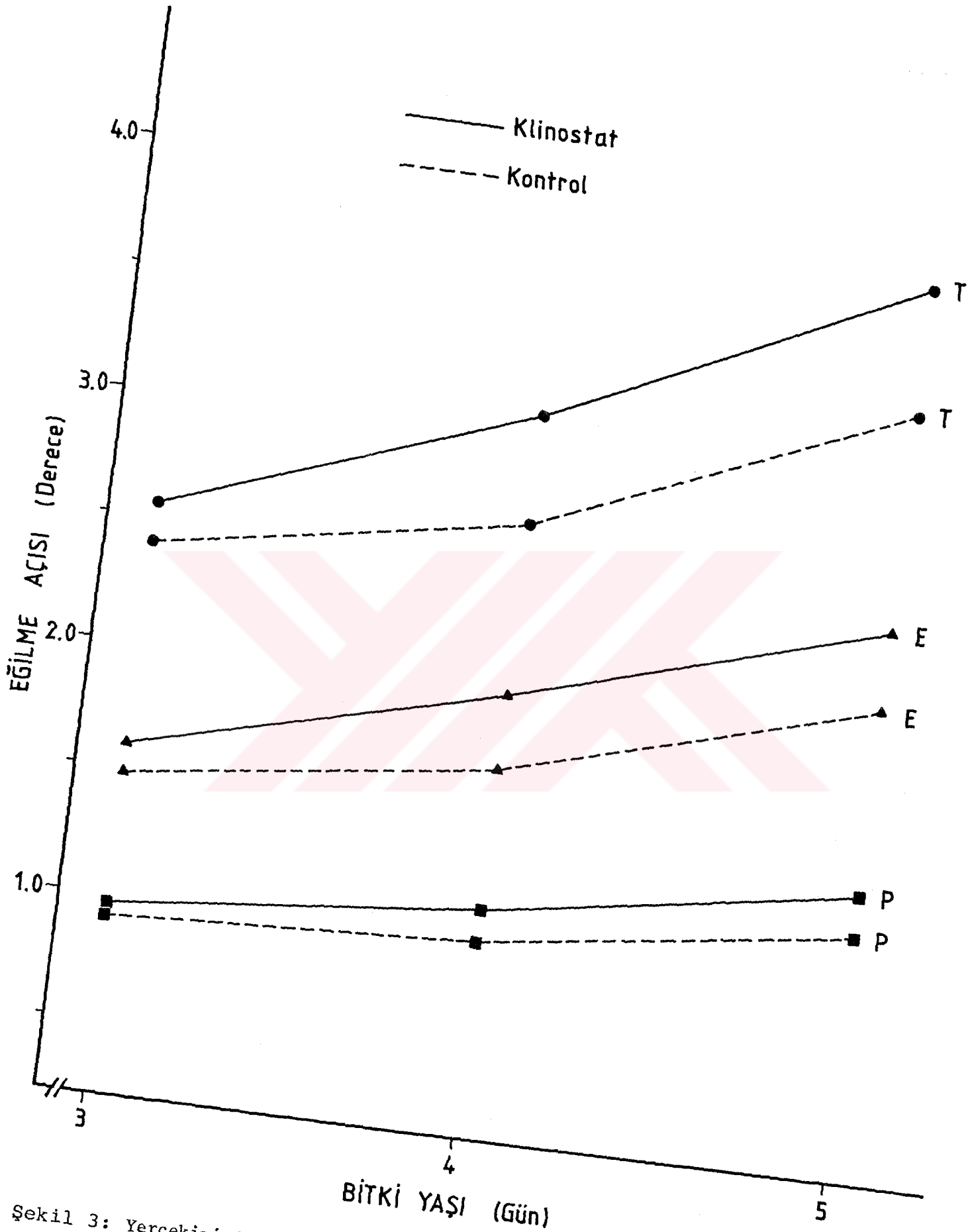
A. Yerçekimi Dengelenmesinin Hücre Çeperi Ekstensibilitesine Etkisi

Klinostat bitkilerinde gözlenen büyüme artışına hücre çeperinin mekaniksel özelliklerindeki bir değişimin neden olup olmadığını test etmek için kontrol ve deney grubu bitkilerinden alınan materyallerin elastik ve plastik özellikleri incelenmiştir.

Klinostatta ve kontrol olarak dik konumda yetiştirilmiş bitkilerden alınan hipokotil parçalarında yapılan ölçümlerden elde edilen değerler tablo 1'de verilmiştir. Şekil 3'te görüldüğü gibi klinostat bitkilerinde 3,4 ve 5. günlerin hepsinde de elastisite ve plastisite kontrollara göre daha yüksek bulundu. Yine yaş ilerledikçe doku elastisite ve plastisitesinin de arttığı gözlemlendi. 3 günlük fidelerde kontrollara göre deney bitkilerinde elastisite ve plastisite daha yüksektir. Ancak bu fark istatistik yönden anlamlı olmaktan çok uzaktır. 4 ve 5 günlük fidelerde elastisite anlamlı şekilde artmıştır. Aynı yaştaki fidelerin çeper plastisitelerinde de artış kaydedilmiş olmasına rağmen elastisitelerindeki kadar yüksek olmamıştır. Fakat anlamlı sayılabilecek sınıra oldukça yaklaşmıştır. Şekil 3'teki grafikten de açık bir şekilde görüldüğü gibi elastisitedeki artışlar hep plastisitedeki artışlardan yüksek bulunmuştur.

Tablo 1: Tek yönlü yerçekimi etkisinin dengelenmesinin *Helinthus annuus* bitkilerinde hücre çeperi plastisitesine ve elastisitesine etkisi. (Değerler 20-29 ölçü ortalamasıdır).

Bitki Yaşı (GünN)		E Ğ İ L M E A Ç I S I	
		Kontrol	Klinostat
3	Total Eğilme Açısı	24.00 ± 0.76	25.58 ± 0.66
	Elastisite	14.81 ± 0.48	15.97 ± 0.54
	Plastisite	9.17 ± 0.40	9.61 ± 0.35
4	Total Eğilme Açısı	26.55 ± 0.69	30.91 ± 1.04
	Elastisite	16.77 ± 0.46	19.64 ± 0.65
	Plastisite	9.86 ± 0.36	11.17 ± 0.43
5	Total Eğilme Açısı	32.65 ± 0.96	37.65 ± 0.97
	Elastisite	20.87 ± 0.81	24.00 ± 0.70
	Plastisite	11.83 ± 0.49	13.43 ± 0.57



Şekil 3: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* hipokotillerinde hücre çeperi ekstensibilitesine etkisi. T: Toplam eğilme açısı, E: Elastisite, P: Plastisite.

B. Yerçekimi Dengelenmesinin Hipokotilde Statenkimadaki Nişasta Tanesi Sayısına ve Büyüklüğüne Etkisi

a) Yerçekimi dengelenmesinin statenkimadaki nişasta sayısına etkisi

Dikotil bitkilerin gövdelerinde korteksin en iç tabakası (statenkima, nişasta kını) amiloplast nişasta tanesi yönünden oldukça zengindir ve bunların yerçekiminin algılanmasında, geotropik cevabın gelişmesinde rol oynadıkları düşünülmektedir. Yatay klinostat üzerinde ve normal konumlarında yetiştirilen *Helianthus annuus* fidelerinin hipokotillerinde apikal kısımdan, kotiledonların 3 cm altından ve bazal bölgeden alınan kesitlerde statenkimadaki nişasta tanesi sayısı incelendi. Elde edilen sonuçlar tablo 2'de verilmektedir.

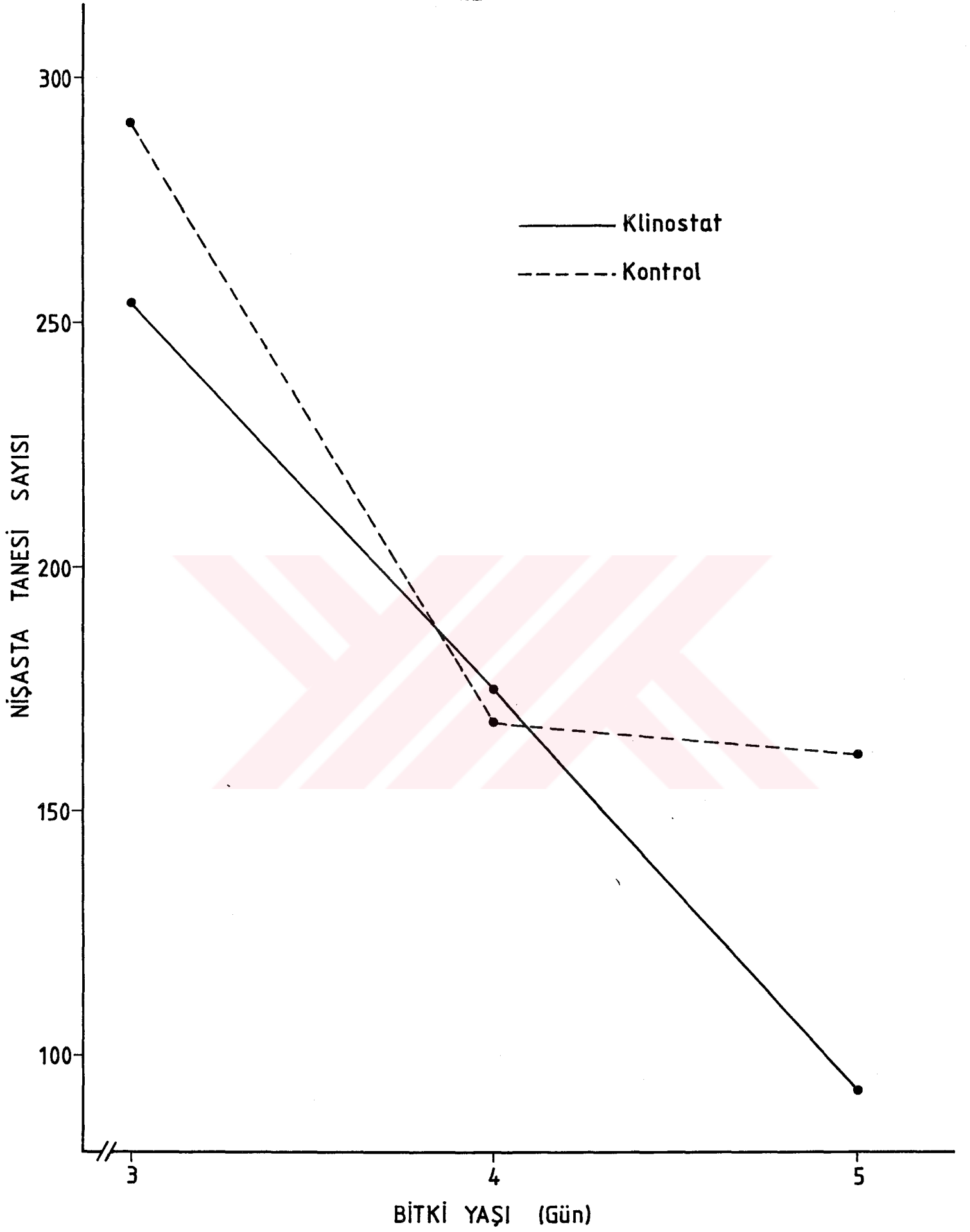
Tablo 2: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* bitkilerinin hipokotillerinde statenkimadaki amiloplast nişasta tanesi sayısına etkisi. (Değerler 90-200 sayım ortalamasıdır)

Bitki Yaşı (Gün)	Materyal	NİŞASTA TANESİ SAYISI	
		Kontrol	Klinostat
3	Apikal	290.79 ± 3.11	254.08 ± 4.73
	Apikal Altı	73.39 ± 0.74	76.02 ± 0.68
	Bazal	62.52 ± 0.88	54.42 ± 0.80
4	Apikal	168.35 ± 3.16	175.23 ± 4.01
	Apikal Altı	70.01 ± 1.30	61.78 ± 1.02
	Bazal	56.53 ± 0.93	38.48 ± 0.73
5	Apikal	161.93 ± 2.45	92.81 ± 1.71
	Apikal Altı	54.69 ± 1.76	52.24 ± 1.08
	Bazal	43.41 ± 1.11	36.85 ± 0.84

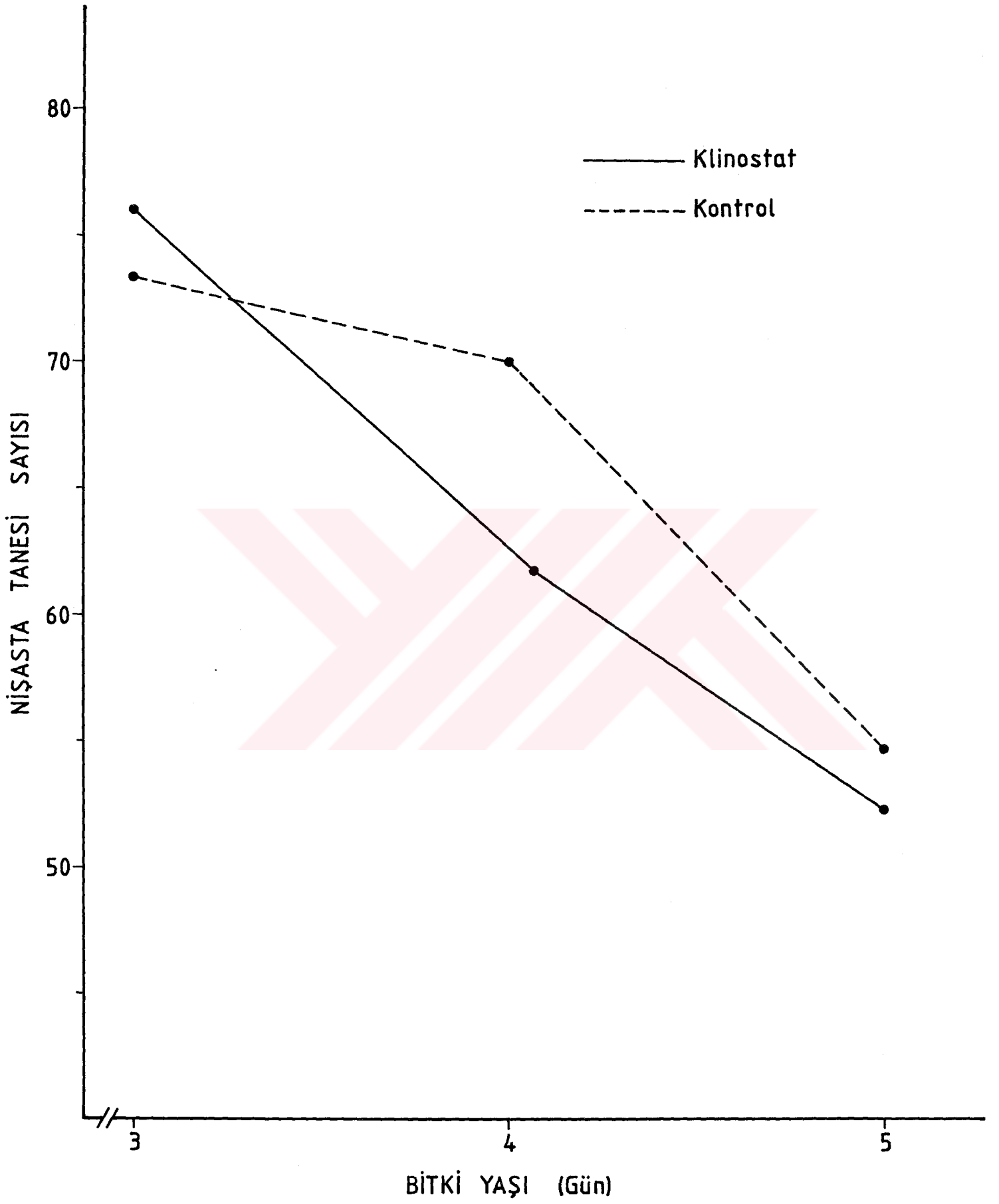
Tablo 2'de görüldüğü gibi hipokotilin apikal kısmından bazal bölgesine doğru gidildikçe, kontrol ve klinostat bitkilerinin her ikisinde de nişasta tanelerinin sayısında bir azalma olduğu hemen dikkati çekmektedir. Yine her iki grup bitkide de ilerleyen yaşa bağlı olarak, incelenen bölgelerin hepsinde nişasta tanelerinde sayısal bir azalış göze çarpmaktadır. Şekil 4'teki grafikten ve tablo 2'den de çok belirgin bir şekilde görüldüğü gibi 3 günlük bitkilerin apikal kısımları daha fazla sayıda nişasta tanesi içermektedir. Kontrol ve klinostat bitkileri karşılaştırıldıklarında, klinostat bitkilerinin daha az sayıda nişasta tanesine sahip oldukları görülmektedir ve fark istatistik yönden anlamlı bulunmuştur. 4. günde kontrollara göre klinostat bitkilerinde bu sayı yüksek ise de aralarında anlamlı bir fark yoktur. 5 günlük bitkilerde ise, yine klinostat bitkilerinin istatistik olarak ileri derecede anlamlı olan çok daha az sayıda nişasta tanesi içerdiği saptanmıştır.

Kotiledonların 3 cm altından alınan kesitlerde, apikal bölgeye göre daha az nişasta tanesine rastlanmaktadır. Yine bu bölgede de ilerleyen yaşa paralel olarak her iki grupta da nişasta tanesi sayısında düşüş görülmektedir ve bu düşüşün klinostat bitkilerinde daha hızlı olduğu dikkati çekmektedir. 3 günlük bitkilerin hipokotillerinin bu kısımlarında klinostat bitkilerinin daha fazla sayıda nişasta tanesine sahip oldukları görülmüştür ve farkın da anlamlı olduğu saptanmıştır. Fakat 4 ve 5 günlük klinostat bitkilerinin ise aynı bölgede daha az sayıda nişasta tanesi içerdiği göze çarpmaktadır (şekil 5). 4 günlük fidelerde klinostat ve kontrol grubu arasında görülen farkın istatistik yönden anlamlı olduğu bulunmuştur. 5. günde gözlenen farkın ise istatistik bir önemi yoktur.

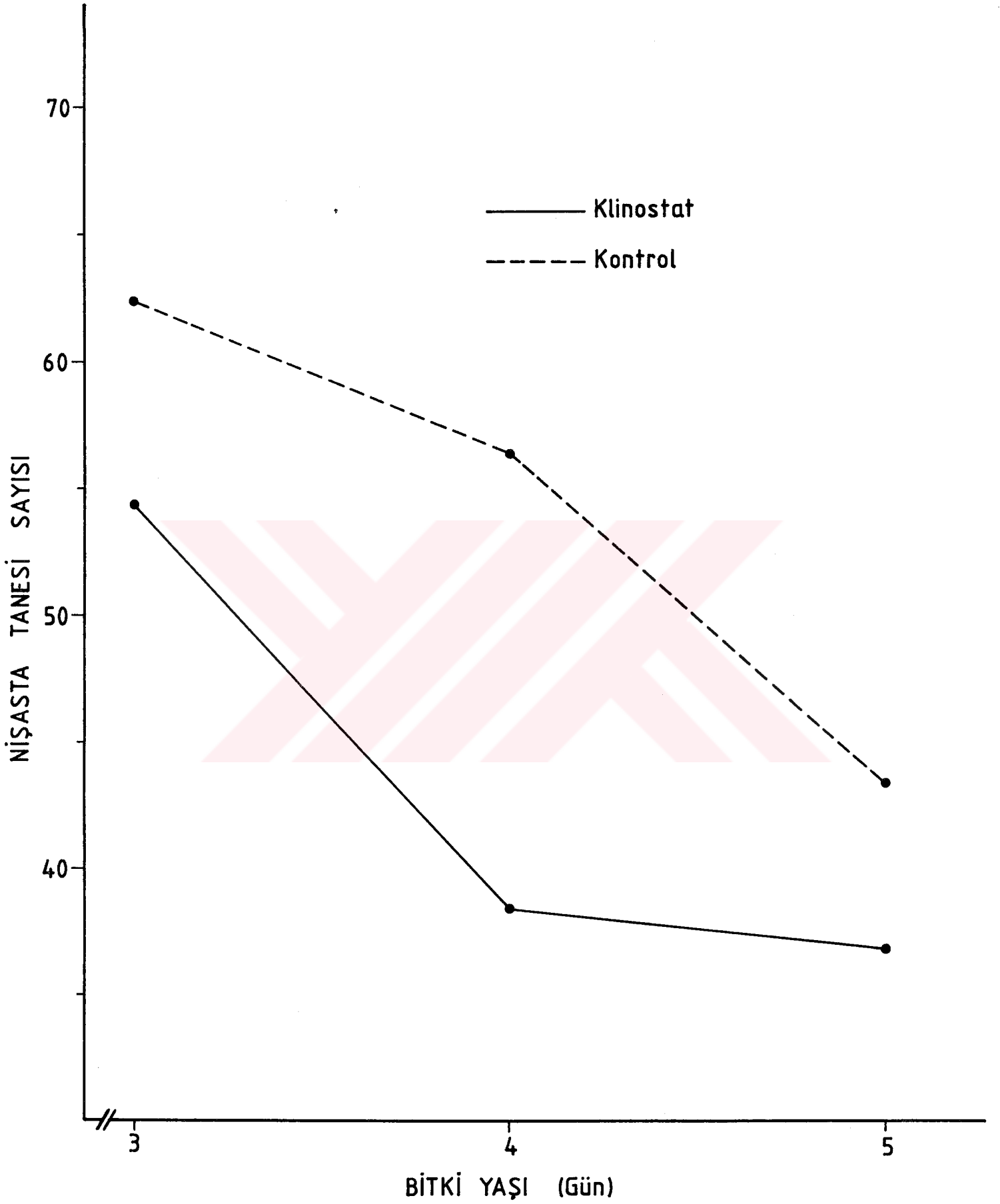
Hipokotillerin bazal kısımlarından alınan kesitlerin diğer bölgelere oranla en az sayıda nişasta tanesine sahip oldukları tespit edilmiştir. Her iki gruba ait bitkilerde de yaşı ilerlemesiyle birlikte nişasta tanelerinde de sayısal bir azalış gözlenmektedir. Kontrol ve klinostat bitkileri karşılaştırıldıkları zaman, kontrol bitkilerinin 3,4 ve 5. günlerin hepsinde de klinostat grubuna göre daha çok nişasta tanesi içerdikleri saptanmıştır (şekil 6). Hipokotillerin bazal bölgelerinde kontrol ve klinostat grubunun sahip oldukları nişasta tanesi sayılarında görülen bu farkların 3,4 ve 5. günler için de istatistik olarak anlamlı bulunmuştur.



Şekil 4: Yaşa bağlı olarak *Helianthus annuus* fidelerinde yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin apikal kısmında statenkimadaki nişasta tanesi sayısına etkisi.



Şekil 5: Yaşa bağlı olarak *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin kotiledonların 3 cm altından alınan hipokotil kesitlerinde statenkimadaki nişasta tanesi sayısına etkisi.



Şekil 6: Yaşa bağlı olarak yerçekimi dengelenmesinin, *Helianthus annuus* fidelerinde hipokotilin bazal bölgesinden alınan kesitlerde statenkimadaki nişasta tanesi sayısına etkisi.

b) Yerçekimi dengelenmesinin statenkimadaki nişasta tanelerinin büyüklüğüne etkisi

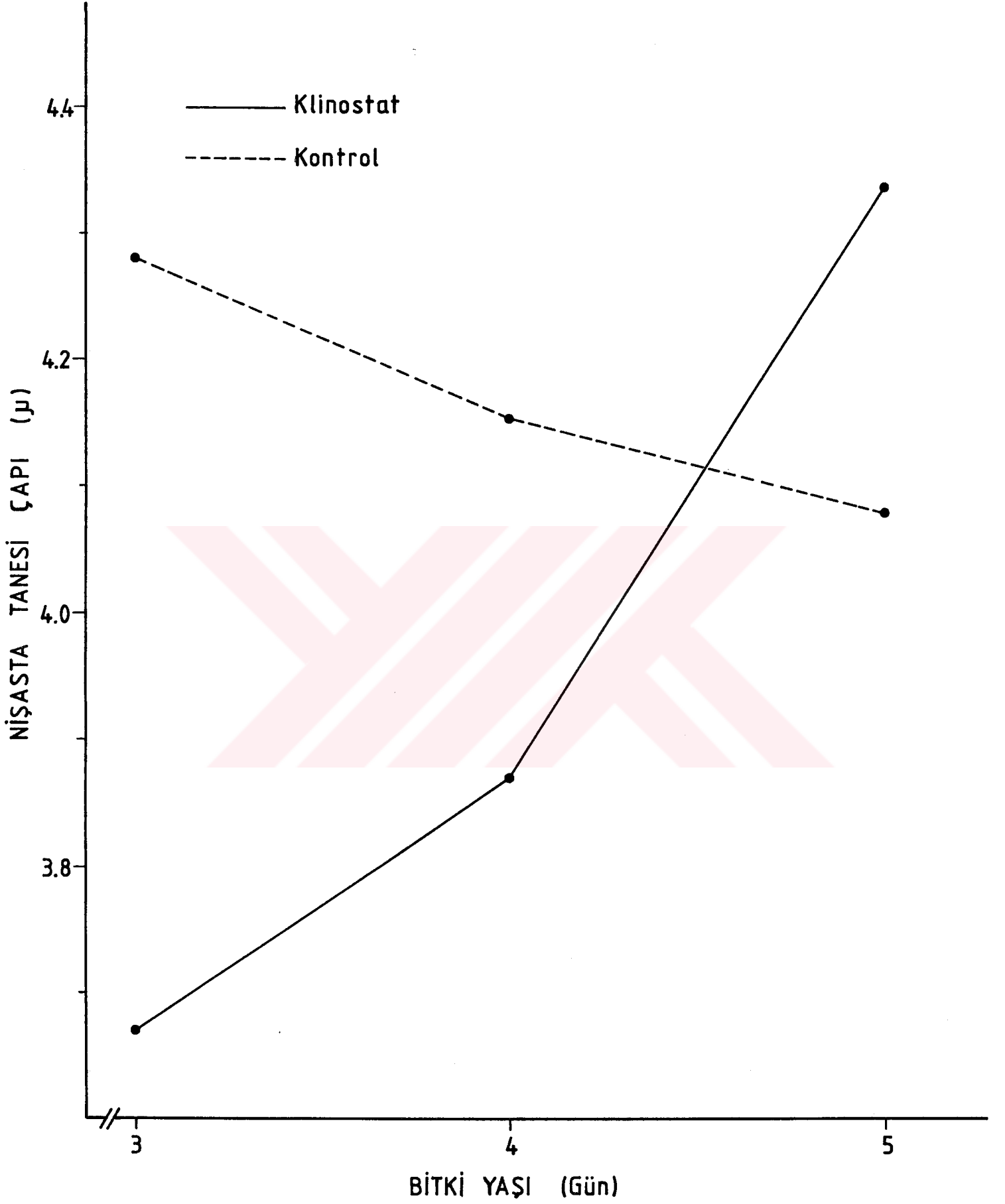
Helianthus annuus bitkilerinde hipokotilin apikal, apikal altı ve bazal bölgelerinden alınan kesitlerde, statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin tek tek her birinin çapları ölçüldü. Bu ölçümlerden elde edilen ortalama nişasta tanesi çapı değerleri tablo 3'te verilmektedir. Yapılan incelemelerde, çapları 1 ile 11 mikron (μ) arasında değişen nişasta tanelerine rastlandı. Bu nedenle, ayrıca bu bölümde değişik büyüklüklerdeki nişasta tanelerinin populasyon içindeki oranları da grafiklerle sunulmuştur.

Tablo 3: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* bitkilerinin hipokotillerinde statenkimadaki nişasta tanelerinin büyüklüğüne etkisi.

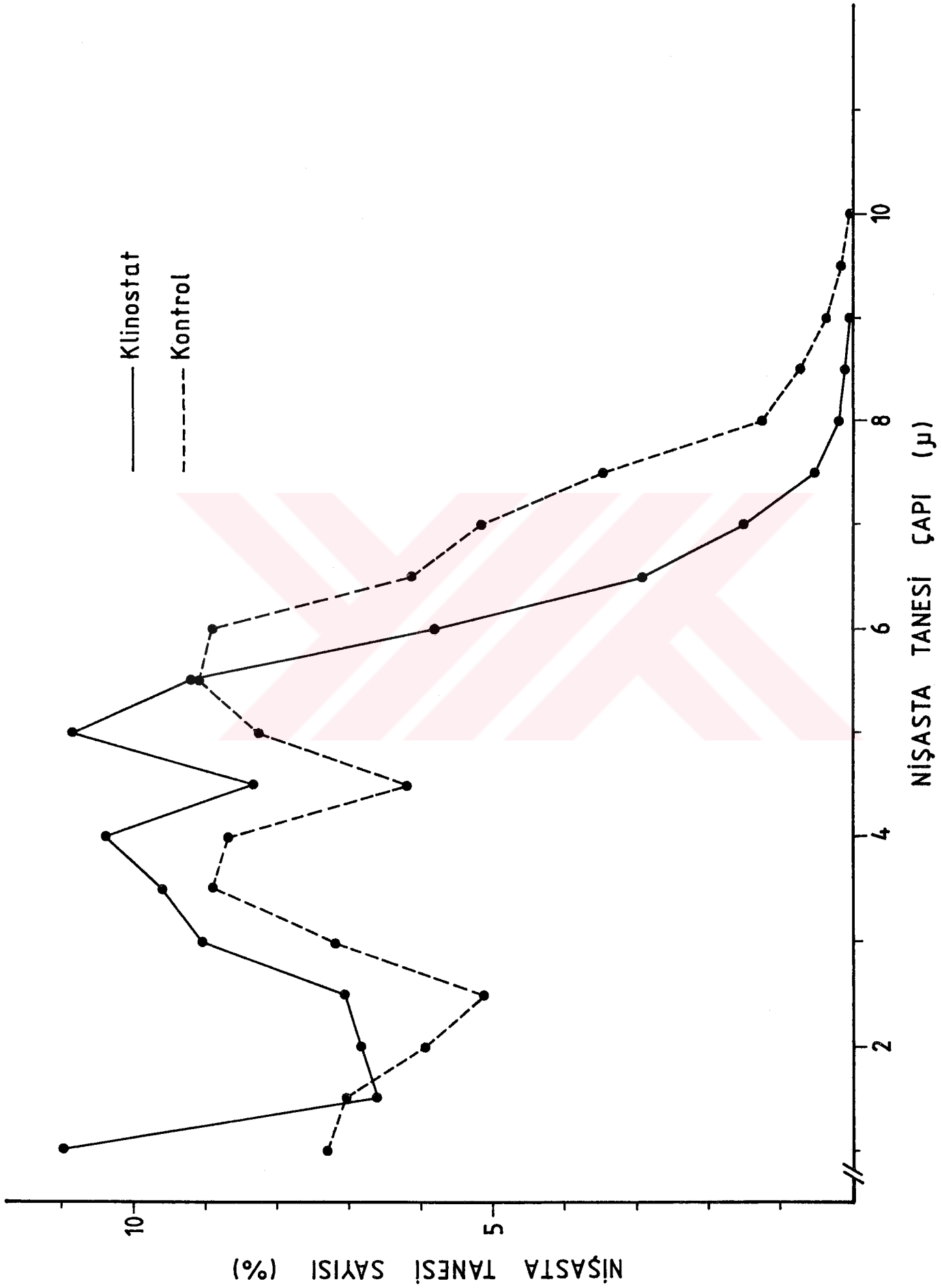
Bitki Yaşı (Gün)	Materyal	NİŞASTA TANESİ ÇAPI (μ)		İncelenen Tane Sayısı	
		Kontrol	Klinostat	Kont.	Klin.
3	Apikal	4.281 $\pm$ 0.031	3.670 $\pm$ 0.028	4036	3481
	Apikal Altı	3.609 $\pm$ 0.046	3.699 $\pm$ 0.060	1414	1176
	Bazal	3.912 $\pm$ 0.039	4.008 $\pm$ 0.049	772	757
4	Apikal	4.154 $\pm$ 0.042	3.869 $\pm$ 0.036	2339	2295
	Apikal Altı	4.317 $\pm$ 0.069	4.054 $\pm$ 0.063	889	925
	Bazal	3.858 $\pm$ 0.053	3.805 $\pm$ 0.053	655	550
5	Apikal	4.078 $\pm$ 0.039	4.337 $\pm$ 0.054	2278	1219
	Apikal Altı	4.334 $\pm$ 0.060	4.022 $\pm$ 0.063	915	849
	Bazal	3.532 $\pm$ 0.045	3.117 $\pm$ 0.036	774	891

Apikal bölgeden alınan kesitlerde yaşı ilerlemesine paralel olarak kontrol bitkilerinin nişasta çapı ortalamalarında az da olsa bir düşüşün olduğu görülmektedir. Buna karşın, 3. günde kontrollara oranla çok daha düşük nişasta tanesi çapı ortalamasına sahip olan klinostat bitkilerinde yaş ilerledikçe çap ortalamasının arttığı dikkati çekmektedir. Bu durum şekil 7'de çok belirgin bir şekilde göze çarpmaktadır. 3 ve 4 günlük bitkilerde, kontrol grubunun nişasta çapı ortalamaları klinostat bitkilerine göre daha yüksektir ve istatistik yönden de bu fark ileri derecede anlamlıdır. 5 günlük bitkilerde ise, kontrol grubunda çap ortalamaları en düşük değerine ulaşırken klinostat bitkilerinde bu değer artmış ve en yüksek değerine erişmiştir. Aradaki fark ise ileri derecede istatistik öneme sahiptir.

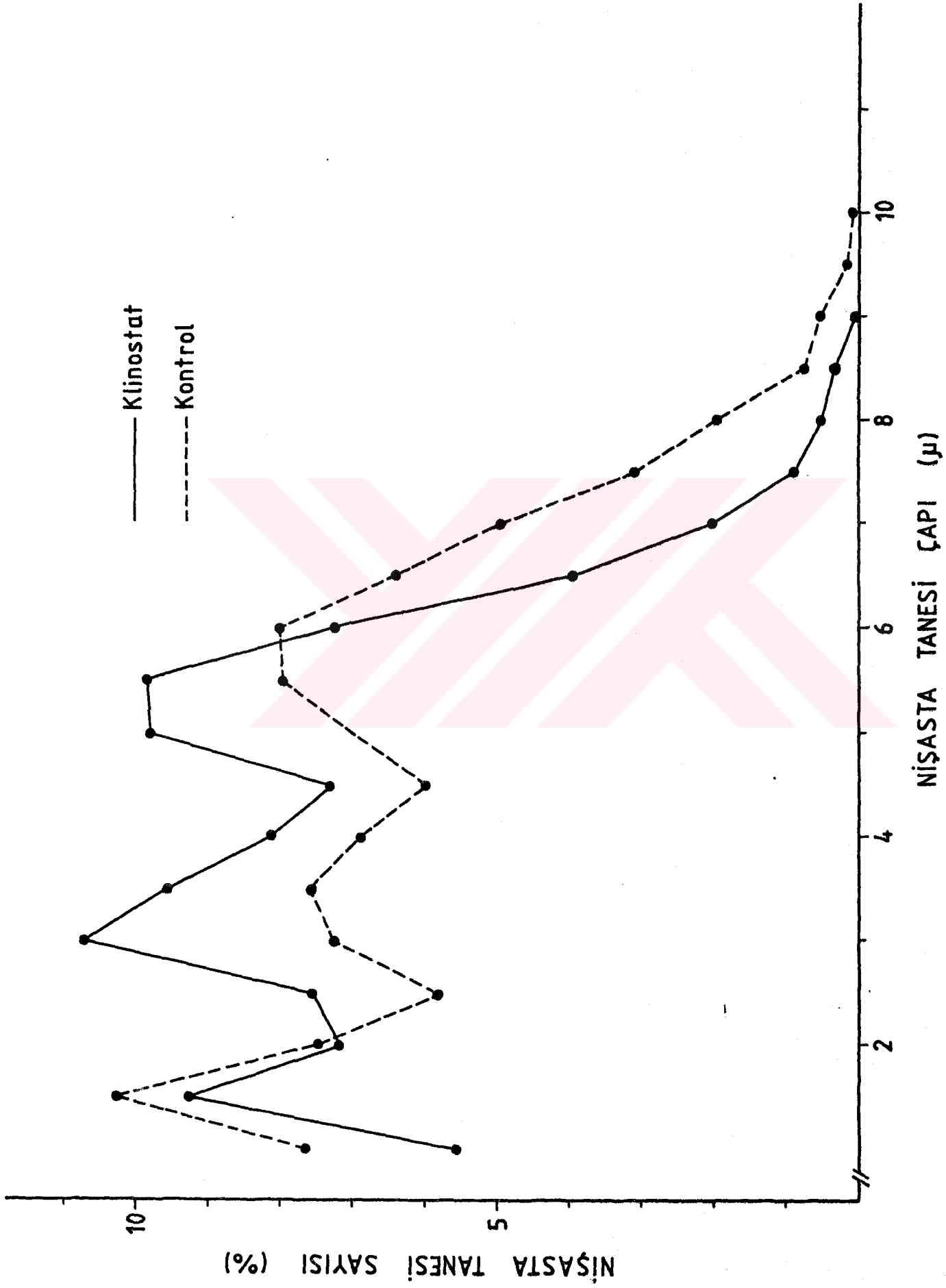
İncelenen apikal bölge kesitlerindeki nişasta tanelerinin büyüklükleri ve bunların küme içindeki dağılımlarını gösteren eğrilerin karşılaştırılmaları şekil 8,9 ve 10'da yapılmaktadır. Nişasta çapı ortalamalarının en düşük olduğu 3 günlük klinostat bitkilerinde, özellikle çapı 1 μ olan taneler olmak üzere çapları 5 μ 'na kadar olan büyüklükteki tanelerin sayıları daha fazladır. Buna karşın kontrol bitkilerinde 6 μ 'dan büyük tanelerin miktarı yüksektir (şekil 8). Bu durum klinostat bitkilerinin nişasta çapı ortalamasının düşük oluşunun nedeni hakkında fikir verir niteliktedir. Tanelerin büyüklüklerine göre dağılım eğrileri 3 günlük bitkilerinin eğrilerine benzer olmakla beraber 4 günlük bitkilerde, klinostat bitkileri daha az sayıda 1-2 μ çapında nişasta tanesi içermektedir. Bunun yanında, yine orta büyüklükte diye sınıflandırabileceğimiz (2.5-5.5 μ) taneler klinostat bitkilerinde, 6 μ 'dan büyük taneler ise kontrol bitkilerinde fazla sayıda bulunmaktadır (şekil 9). 5 günlük bitkilerin apikal bölgelerindeki nişasta tanelerinin büyüklüklerine göre dağılımları şekil 10'da gösterilmiştir. Küçük tanelerin ve orta büyüklükteki tanelerin sayısı kontrol bitkilerinde daha fazladır. Bunun yanında 6 μ 'dan daha büyük çaptaki tanelerin oranı klinostat bitkilerinde artmıştır. Bu durum nişasta tanelerinin ortalama değerinin yüksek bulunuşuna neden olmaktadır. 5 günlük klinostat bitkilerinde hipokotilin apikal bölgesinde statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin sayısının hemen hemen kontrol bitkilerindeki yarısı kadar olduğu (tablo 2, şekil 4) dikkate alınırsa, 5 günlük klinostat bitkilerinin bu bölgesinde bulunan nişasta tanelerinin çaplarının ortalamasının daha büyük bulunuşuna, nişasta tanelerinin çaplarındaki veya büyük tanelerin sayısındaki bir artıştan çok populasyon içindeki küçük tanelerin oranındaki azalmanın neden olabileceği düşünülebilir.



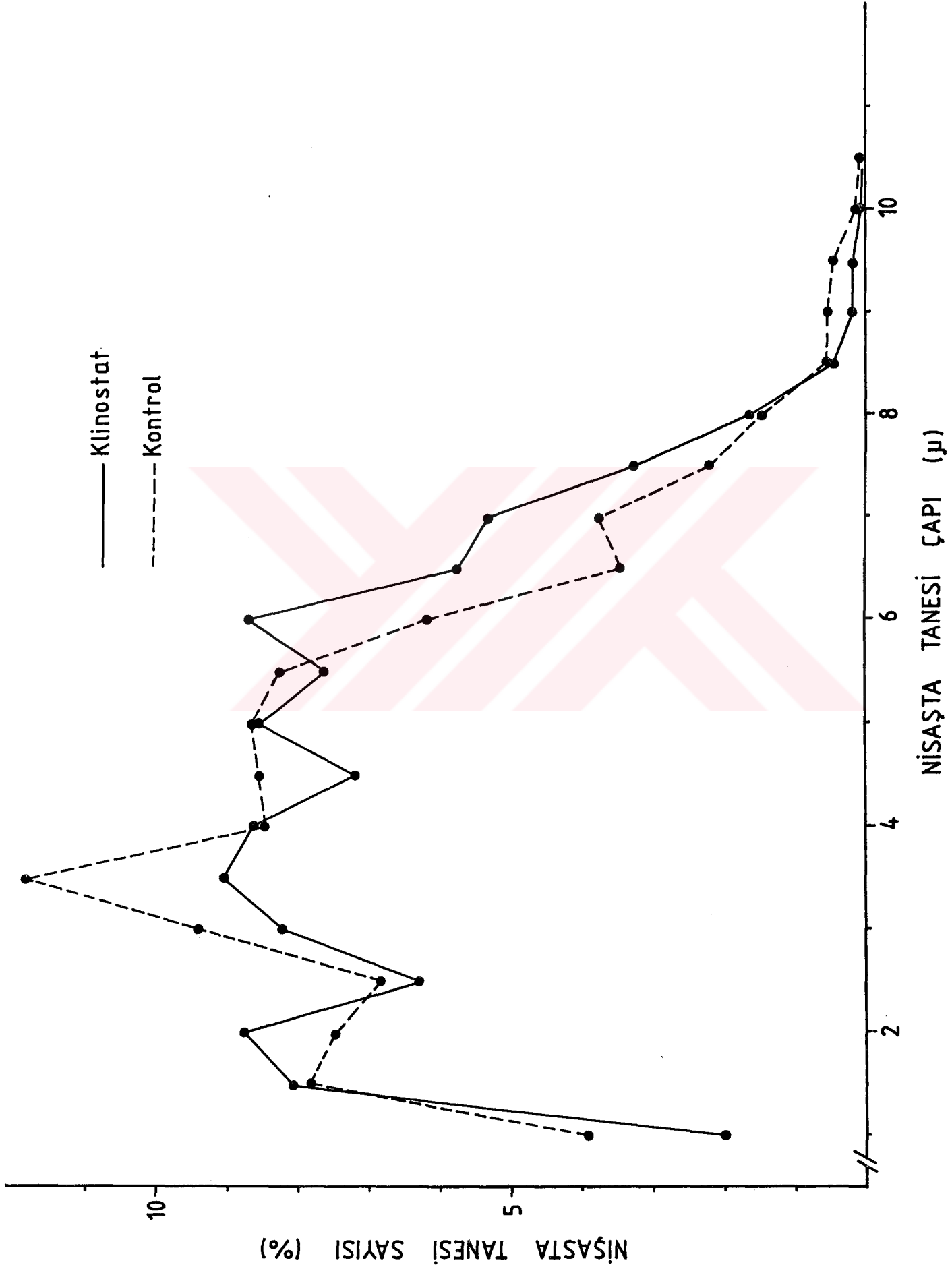
Şekil 7: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* hipokotillerinin apikal bölgelerinde, statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin çapına etkisi.



Şekil 8: 3 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin apikal bölgesinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 4036 kontrol, 3481 klinostat kümesine ait nişasta tanelerinin dağılımını göstermektedir.)



Şekil 9: 4 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin apikal bölgesinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 2339 kontrol, 2295 klinostat kümesine ait nişasta tanelerinin dağılımını göstermektedir.)

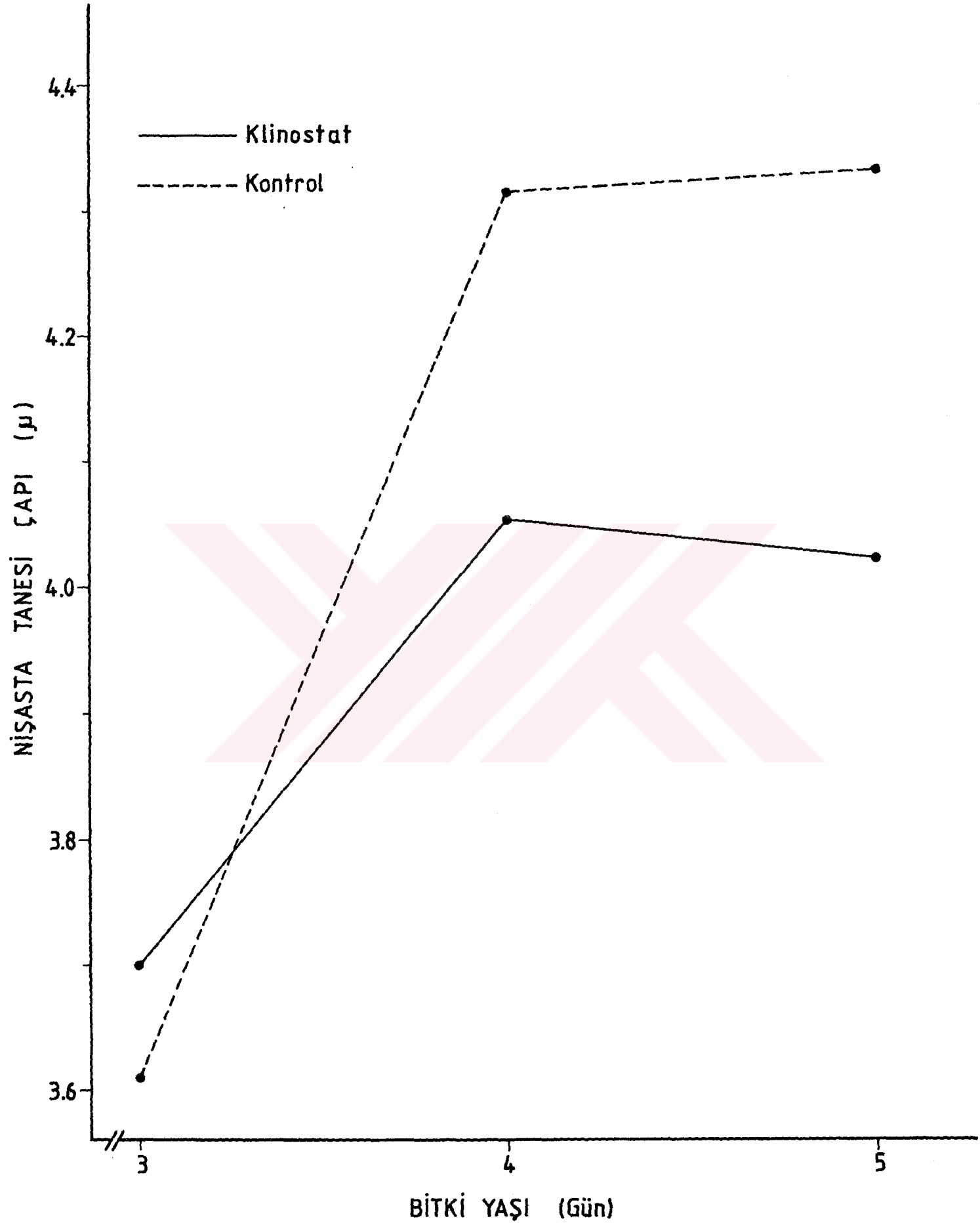


NİŞAŞTA TANESİ ÇAPI (μ)

Şekil 10: 5 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin apikal bölgesinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 2278 kontrol, 1219 klinostat kümesine ait nişasta tanesinin dağılımını göstermektedir.)

Kotiledonların 3 cm altından alınan hipokotil kesitlerinde statenkimada bulunan nişasta tanelerinin çapları yaşa bağlı olarak incelendi. Çap ölçümü ortalama değerlerinin gerek kontrol, gerekse klinostat grubunda yaş ilerledikçe arttığı dikkati çekmektedir. Fakat klinostat grubunda bu artış daha düşük düzeyde kalmaktadır (tablo 3, şekil 11). 3 günlük bitkilerde, bu bölgedeki nişasta tanelerinin çap ortalaması klinostat bitkilerinde daha büyük olmasına rağmen, bunun istatistik öneminin olmadığı bulunmuştur. Buna karşın 4 ve 5 günlük bitkilerde kontrol grubunda bu değerlerin yüksek olduğu tespit edilmiştir. İki grup arasında 4. günde gözlenen farkın istatistik yönden anlamlı olduğu, 5. günde ise bu farkın ileri derecede anlamlı olduğu saptanmıştır.

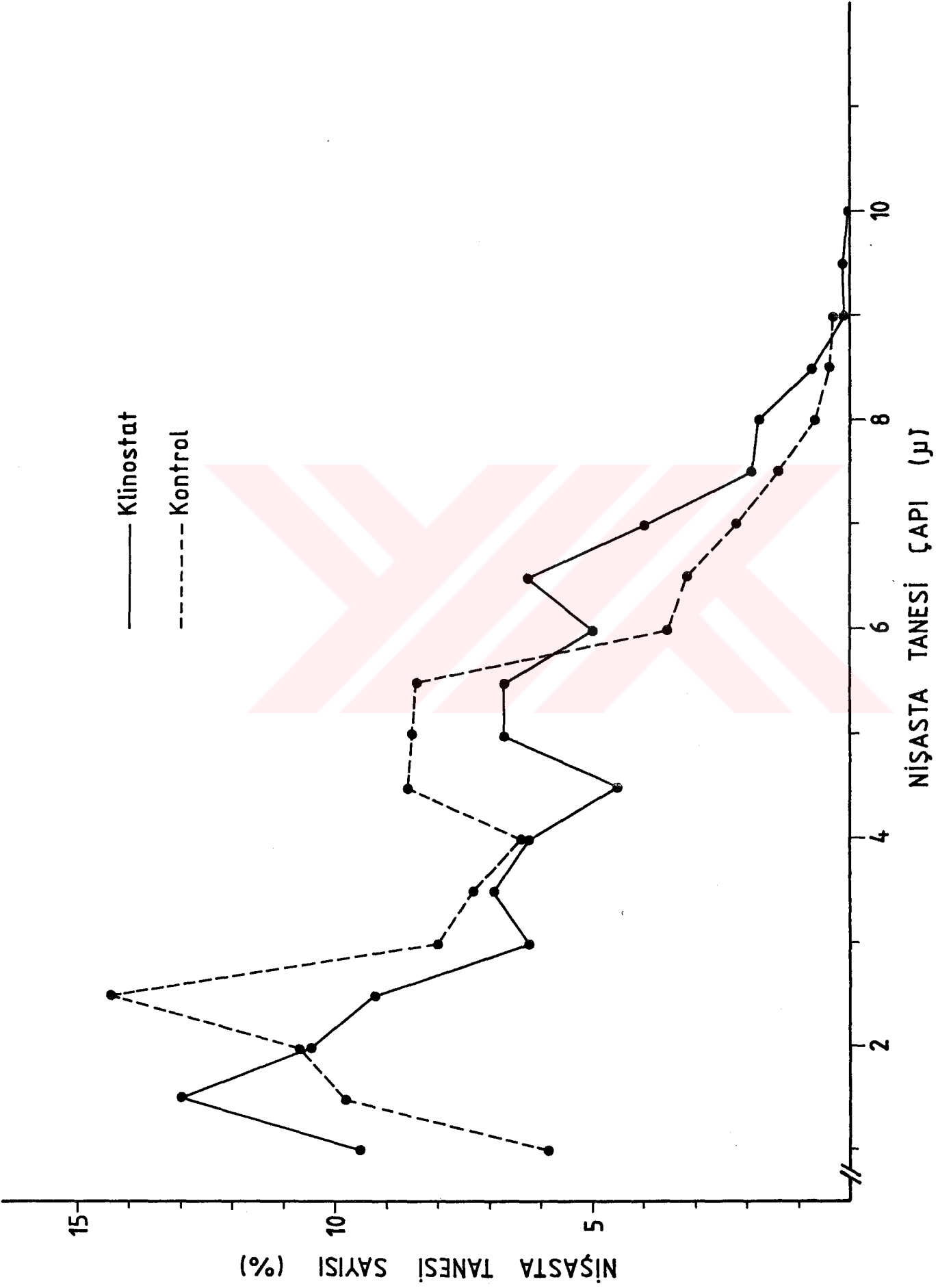
Hipokotillerin apikal altı bölgelerinden alınan kesitlerde, statenkimada bulunan nişasta tanelerinin çaplarının büyüklüklerine göre dağılımları şekil 12,13 ve 14'te karşılaştırılmaktadır. Kontrol ve klinostat grubu bitkilerinin apikal altı bölgelerinde, ortalama nişasta tanesi çapının en küçük olduğu 3. günde, her iki grupta da küçük çaplı tanelerin oranlarının yüksekliği hemen göze çarpmaktadır. 1 - 1.5 μ çapındaki tanelerin oranının klinostat bitkilerinde, 2 - 5.5 μ çapındakilerin kontrollarda ve 6 μ 'dan daha büyük olanlarının da klinostat bitkilerindeki fazlalığı dikkati çekmektedir (şekil 12). Küçük tanelerin oranında gözlenen yükseklik, 3 günlük bitkilerde bu bölgede nişasta tanelerinin ortalama çaplarının küçük bulunuşunu açıklar niteliktedir. 4 günlük bitkilerde 1 μ çapındaki tanelerin oranı her iki grupta da önemli ölçüde azalmıştır. 2.5 - 5 μ çapında olanlar klinostat, 5.5 - 8 μ çapındakiler ise kontrol bitkilerinde çoğunlukta bulunmaktadır (şekil 13). 4 günlük bitkilerle 5 günlük bitkilerin nişasta tanelerinin dağılım grafikleri birbirine benzerlik göstermektedir. Yine her iki grupta da küçük çaplı nişasta tanelerinin oranının küçük oluşu dikkati çekmektedir. 2 - 3.5 μ çapındaki taneler klinostat bitkilerinde ve 5 - 6.5 μ çapında olanların da kontrol grubunda çoğunlukta oluşu göze çarpmaktadır. 6.5 μ 'dan daha büyük tanelerin sayılarında iki grup arasında önemli bir fark görülmemektedir (şekil 14). Orta büyüklükte diye sınıflandırabileceğimiz tanelerin (5 - 6.5 μ) kontrol bitkilerindeki fazlalığı, bunun yanında küçük boyutlara daha yakın olanların (2 - 3.5 μ) klinostat grubundaki çokluğu 4 ve 5 günlük klinostat bitkilerinde nişasta çapı ortalamalarının küçük bulunuşlarını açıklayabilir görünmektedir (şekil 13,14).



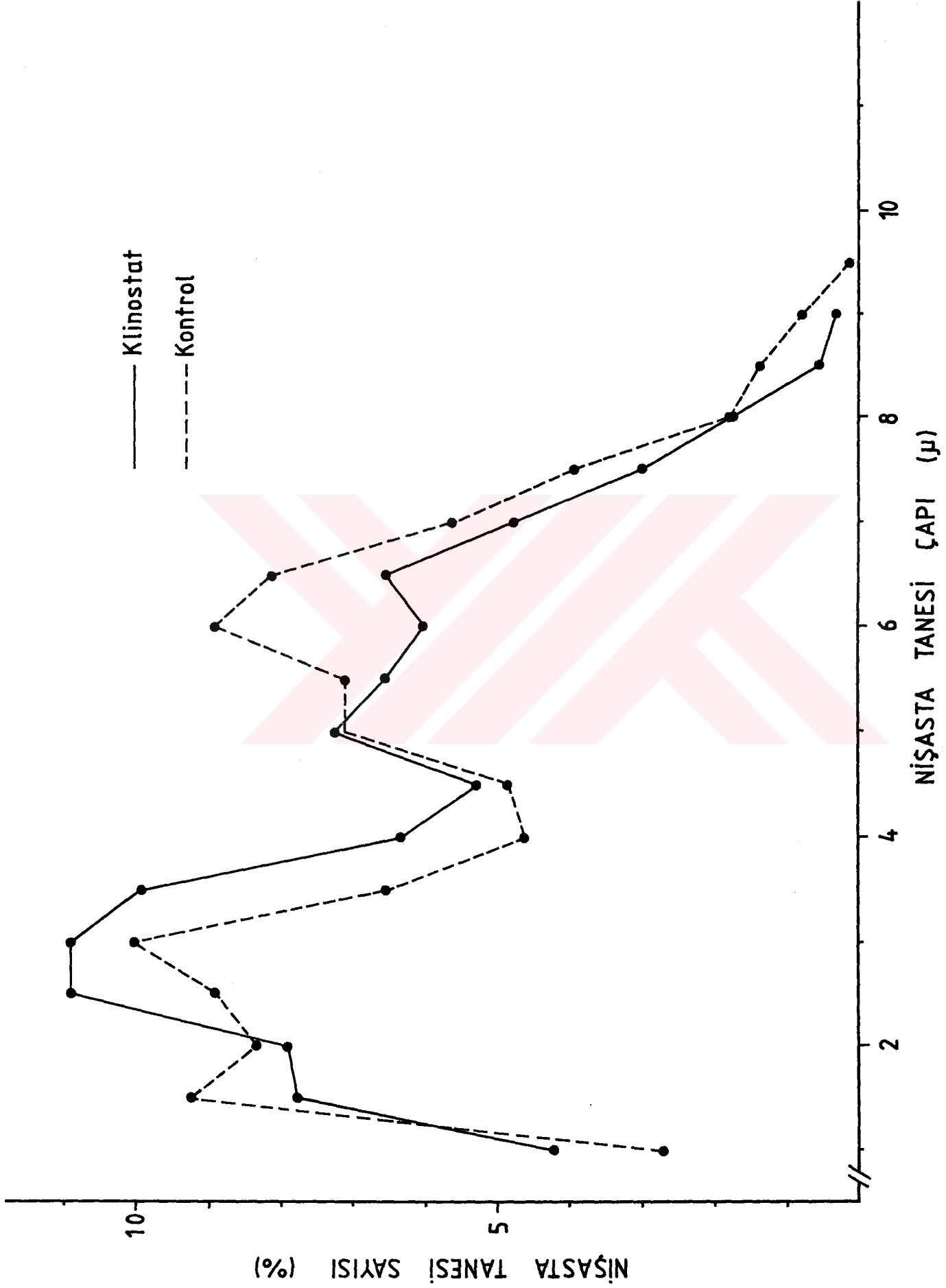
Şekil 11: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* hipokotillerinin apikal altı bölgelerinde, statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin çapına etkisi.

— Klinostat

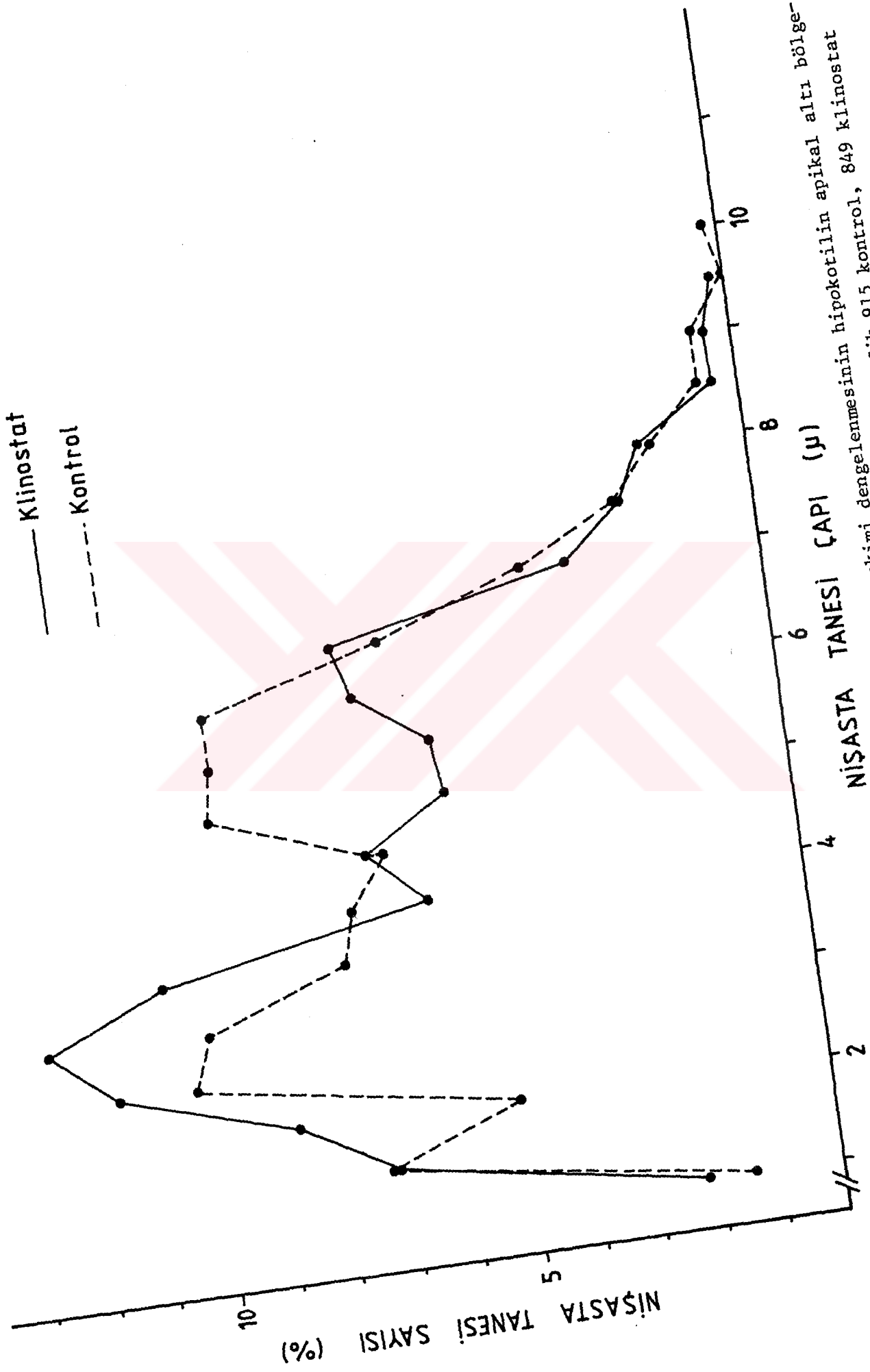
- - - Kontrol



Şekil 12: 3 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin apikal altı bölgesinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 1414 kontrol, 1176 klinostat kümesine ait nişasta tanesinin dağılımını göstermektedir.)



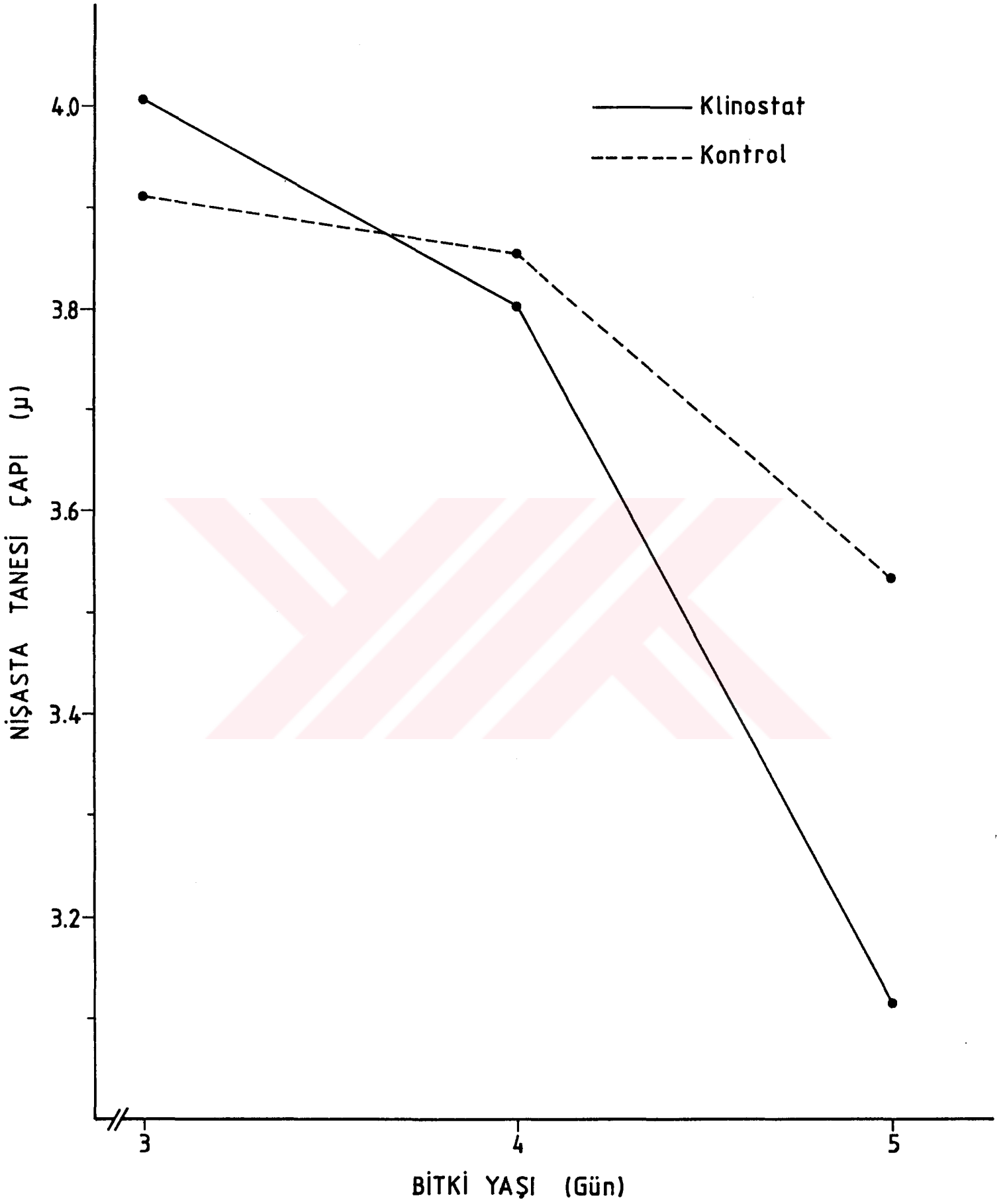
Şekil 13: 4 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin apikal altı bölge-
sinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 889 kontrol, 925 klinostat
kümesine ait nişasta tanesinin dağılımını göstermektedir.)



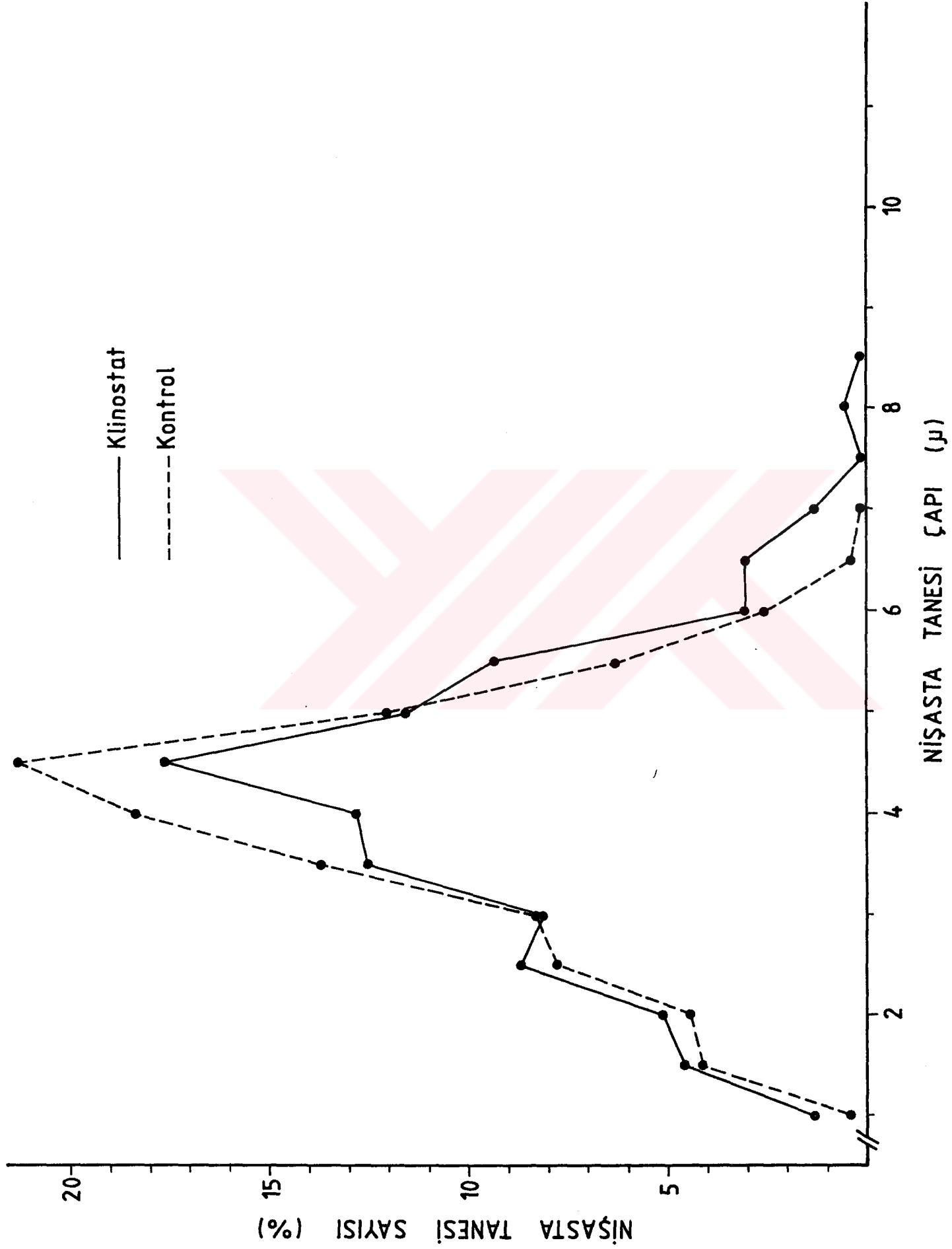
Şekil 14: 5 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin apikal altı bölge-
sinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 915 kontrol, 849 klinostat
kümesine ait nişasta tanesinin dağılımını göstermektedir.)

Helianthus annuus hipokotillerinin bazal bölgelerinden alınan kesitlerde, statenkimada bulunan nişasta tanelerinin çaplarının ölçümleri ilerleyen yaşa paralel olarak kontrol ve klinostat grubunun her ikisinde de nişasta tanelerinin ortalama değerinde azalma ortaya çıktığını göstermektedir. Nişasta tanelerinin çaplarında görülen bu düşüşün klinostat bitkilerinde daha hızlı oluşu ilgi çekici görünmektedir. Özellikle bu düşüş 5 günlük bitkilerde çok fazladır (tablo 3, şekil 15). 3 günlük klinostat bitkilerinde nişasta tanesi çapı ortalaması kontrollara göre daha yüksektir. Ancak 4 ve 5 günlük bitkilerde gözlenen hızlı düşüş sonucu kontrol bitkilerinin sahip olduğu değer altına düşmektedir. 3 ve 4 günlük bitkilerde iki grup arasında tespit edilen farkın istatistik olarak anlamlı olmadığı, halbuki 5. günde ileri derecede istatistik öneme sahip olduğu saptanmıştır.

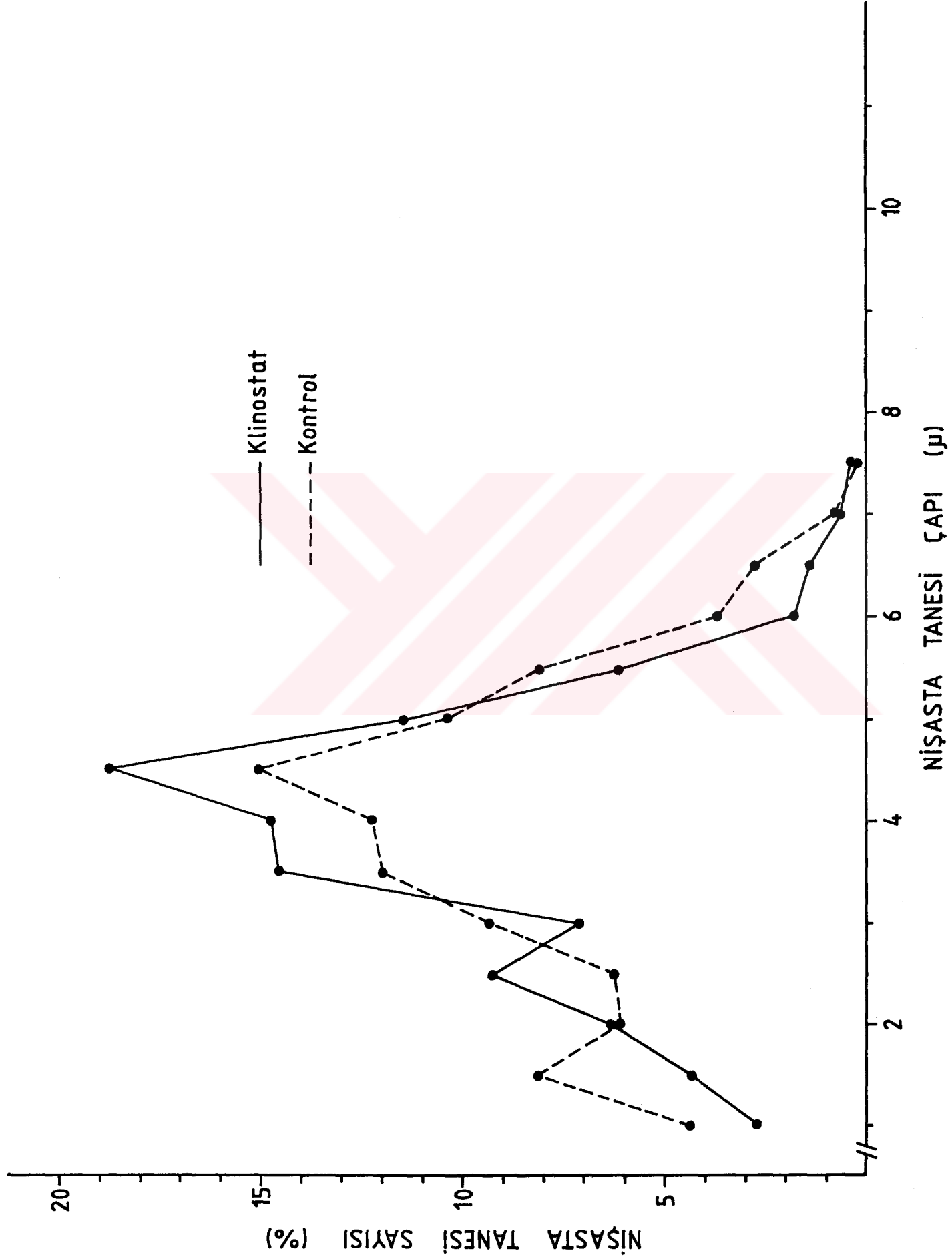
Bazal bölge kesitlerinde, statenkimada bulunan nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımları şekil 16,17 ve 18'de grafiklerle karşılaştırılmıştır. Eğriler birbirine benzerlikler göstermektedir. Apikal ve apikal altı bölgelelerinde yüksek oranda küçük nişasta tanesine rastlanmasına rağmen bazal bölgede böyle tanelerin oldukça az oldukları görülmektedir. 3 günlük klinostat bitkilerinin bazal bölgesinde 1 - 2.5 μ arasındaki ve 5.5 μ 'dan daha büyük çaplı tanelerin yüksek oranda bulunmasına karşın 3 - 5.5 μ çapındakiler de kontrol bitkilerinde çoğunlukta bulunmaktadır (şekil 16). 4 günlük bitkilerde, nişasta tanelerinin büyüklüklerine göre dağılımlarında göze çarpan en belirgin durum 3.5 - 5 μ çapındaki orta boyutlu tanelerin klinostat, 5.5 μ 'dan daha büyük olanların da kontrol bitkilerinde çoğunlukta bulunuşlarıdır (şekil 17). Halbuki 3 günlük bitkiler bunun tersi bir dağılım göstermektedirler. 5 günlük klinostat bitkilerinde nişasta tanelerinin çap ortalamalarının küçük olmasının yanında bu tanelerin büyüklüklerine göre dağılımlarında da küçük boyutlu olarak kabul edebileceğimiz 3 μ 'dan daha küçük tanelerin çoğunlukta oluşları da çok belirgin bir şekilde göze çarpmaktadır. Ayrıca 6 μ 'dan daha büyük tanelere rastlanmayışı da ilginç görünmektedir. 5 günlük kontrol bitkilerinin bu bölgelerinde ise 3.5 μ 'dan daha büyük olan tanelerin oranının yüksek olduğu dikkati çekmektedir (şekil 18). Bu durum 5 günlük kontrol bitkilerinde de nişasta tanesi ortalama çapında düşüş meydana gelmesine rağmen bu değer klinostat bitkilerinden daha büyük kalmasına neden olmaktadır. Klinostat bitkilerinin bu bölgesinde, nişasta tanesi sayısının da 3,4 ve 5. günlerde daha hızlı azalma görüldüğüne göre (tablo 2, şekil 6), klinostat bitkilerinde nişasta kaybının daha hızlı olduğu düşünülebilir.



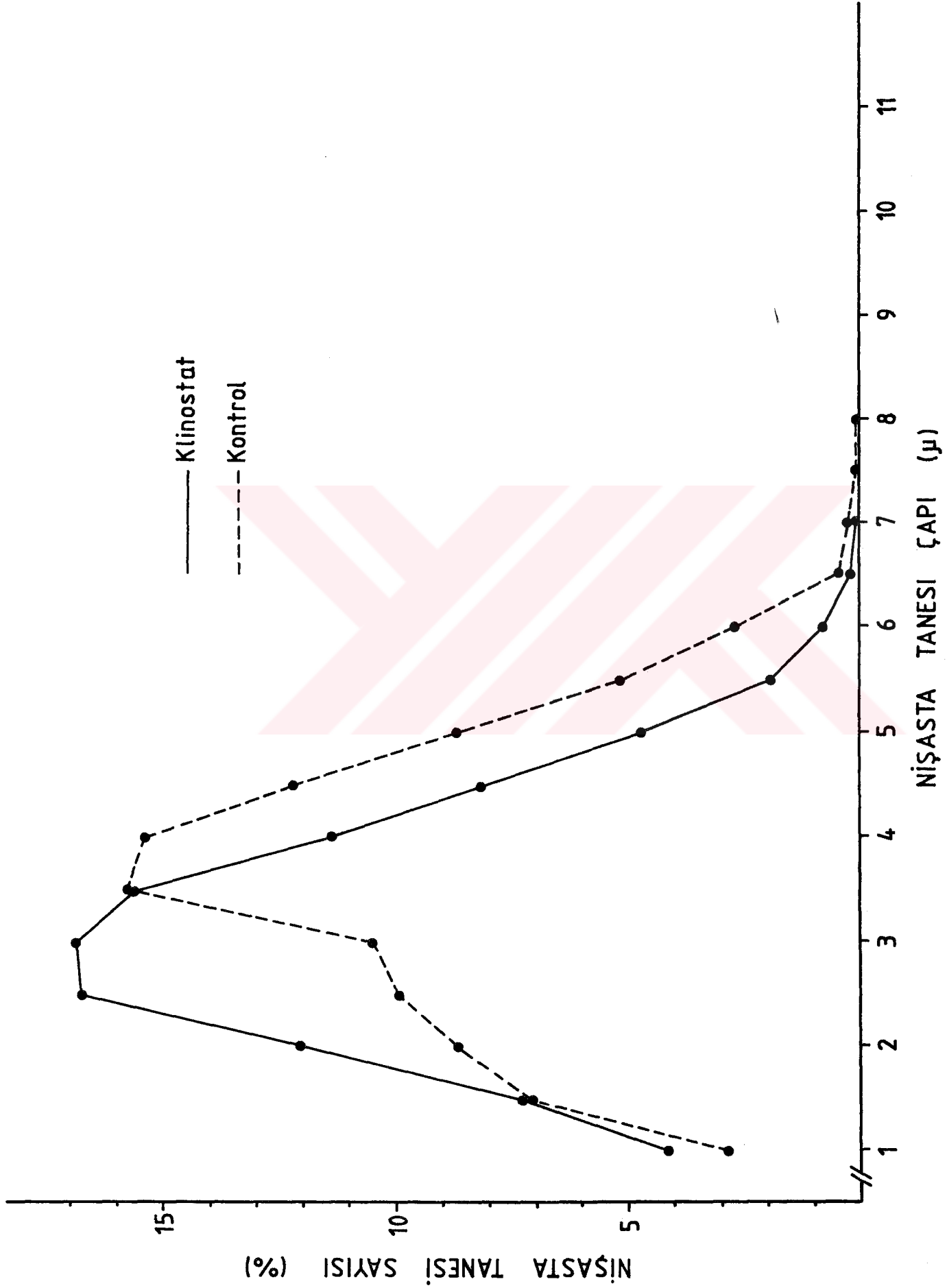
Şekil 15: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* hipokotillerinin bazal bölge-lerinde, statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin çapına etkisi.



Şekil 16: 3 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerkımi dengelenmesinin hipokotilin bazal bölgesinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 772 kontrol, 757 klinostat küme-sine ait nişasta tanesinin dağılımını göstermektedir.)



Şekil 14: 4 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin bazal bölgesinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 655 kontrol, 550 klinostat kümesine ait nişasta tanesinin dağılımını göstermektedir.)



Şekil 18: 5 günlük *Helianthus annuus* fiderlerinde, yerçekimi dengelenmesinin hipokotilin bazal bölgesinde statenkimadaki nişasta tanelerinin çaplarına göre dağılımlarına etkisi. (Grafik 774 kontrol, 891 klinostat kümesine ait nişasta tanesinin dağılımını göstermektedir.)

C. Yerçekimi Dengelenmesinin *Helianthus annuus* Bitkilerinde Redükleyici Şekerlerin Seviyesine Etkisi

Tablo 4'te sabit olarak normal (dik) konumlarında ve yatay klinostat üzerinde yetiştirilmiş *Helianthus annuus* bitkilerinin farklı organlarının redükleyici şeker içerikleri gösterilmektedir. Tablo 4 ve şekil 19'da görüldüğü gibi

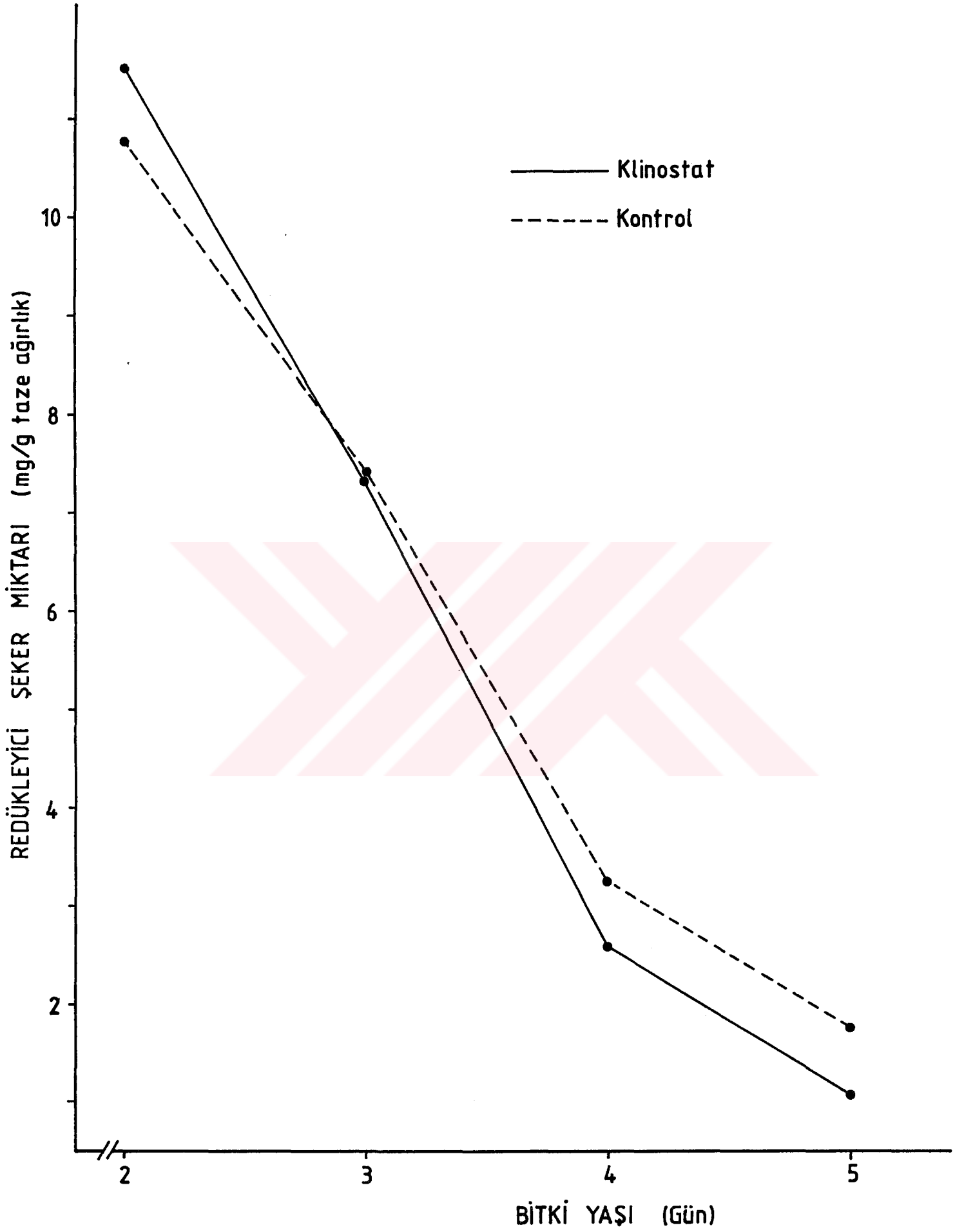
Tablo 4: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* bitkilerinin farklı organlarında redükleyici şekerlerin düzeyine etkisi. (Değerler 8-10 ölçüm ortalamasıdır.)

Bitki Yaşı (Gün)	Organ	Redükleyici Şeker Miktarı (m/g taze ağırlık)	
		Kontrol	Klinostat
2	Kök	10.78 ± 0.88	11.51 ± 0.72
	Hipokotil	28.70 ± 0.73	27.51 ± 0.88
	Kotiledon	4.02 ± 0.15	3.65 ± 0.24
3	Kök	7.44 ± 0.39	7.35 ± 0.24
	Hipokotil	23.09 ± 0.44	23.32 ± 0.45
	Kotiledon	4.49 ± 0.23	4.43 ± 0.34
4	Kök	3.27 ± 0.44	2.62 ± 0.21
	Hipokotil	16.35 ± 0.88	14.53 ± 0.75
	Kotiledon	4.80 ± 0.41	5.01 ± 0.49
5	Kök	1.77 ± 0.27	1.09 ± 0.23
	Hipokotil	12.77 ± 0.51	10.06 ± 0.32
	Kotiledon	4.06 ± 0.28	4.84 ± 0.25

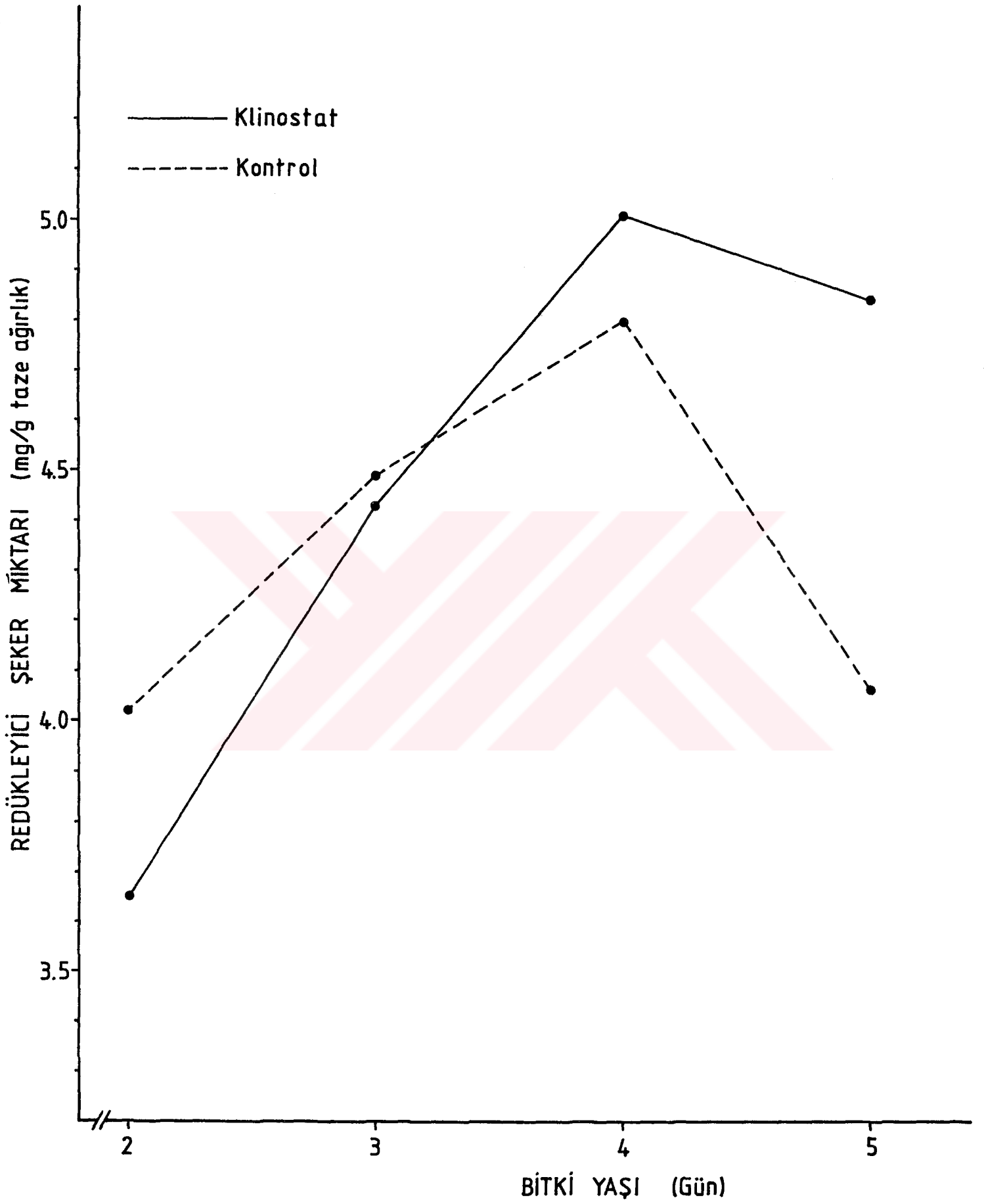
yaş ilerledikçe köklerin içerdiği şeker miktarının her iki grupta da hızlı olarak düştüğü gözlenmektedir. Bu düşüş klinostat bitkilerinde daha hızlıdır. 2 günlük klinostat bitkilerinin kökleri daha fazla şeker içermelerine rağmen, 5. günün sonunda kontrol bitkilerindeki miktarın altına düşmektedir. 3 günlük kontrol bitkilerinin köklerinde redükleyici şekerlerin seviyesi klinostat bitkilerinden daha yüksek olmakla beraber, fark oldukça küçüktür. 4. günde klinostat bitkilerinin köklerindeki şeker miktarının hızlı düşüşünün sürdüğü görülmektedir ve bunun sonucu olarak iki grup arasındaki şeker içeriği farkı da artmaktadır. 5. günde ise kontrol ve klinostat bitkilerinde gözlenen düşüş yaklaşık aynı oranda sürmektedir ve deney grubu bitkilerinin kökleri daha düşük şeker miktarına sahiptir. Deney süresi boyunca, köklerde iki grup arasında gözlenen farkların hiç birisi istatistik yönden anlamlı değildir. Ancak yaşın ilerlemesine bağlı olarak klinostat ve kontrol grubu bitkilerinin köklerindeki şeker içeriği farkının artması ilgi çekicidir.

Köklerin redükleyici şeker seviyesinde yaşa bağlı olarak gözlenen düşüşe karşın her iki grupta da 2,3 ve 4 günlük bitkilerin kotiledonlarında redükleyici şeker seviyesinin yükseldiği görülmektedir. 5. günde ise her iki grup bitkinin kotiledonlarında şeker içeriğinde düşüş ortaya çıktığı gözlenmektedir ve bu düşüş kontrol bitkilerinde daha hızlıdır (şekil 20). Kontrol bitkilerine göre 2 günlük klinostat bitkilerinin kotiledonları daha az redükleyici şeker içermektedir. 3 ve 4. günlerde her iki grup bitkinin kotiledonlarında şeker içeriğinin artmasına rağmen, bu artış klinostat bitkilerinde daha hızlıdır, şeker içeriği de daha yüksektir. 5. günde gerek kontrol, gerekse klinostat bitkilerinde redükleyici şeker miktarında düşüş görülmektedir. Bu düşüş kontrol bitkilerinde daha hızlıdır. Her iki grup bitkinin kotiledonlarında deney süresince tespit edilen şeker içeriği farklarının hiç birisinin istatistik öneminin bulunmadığı saptanmıştır.

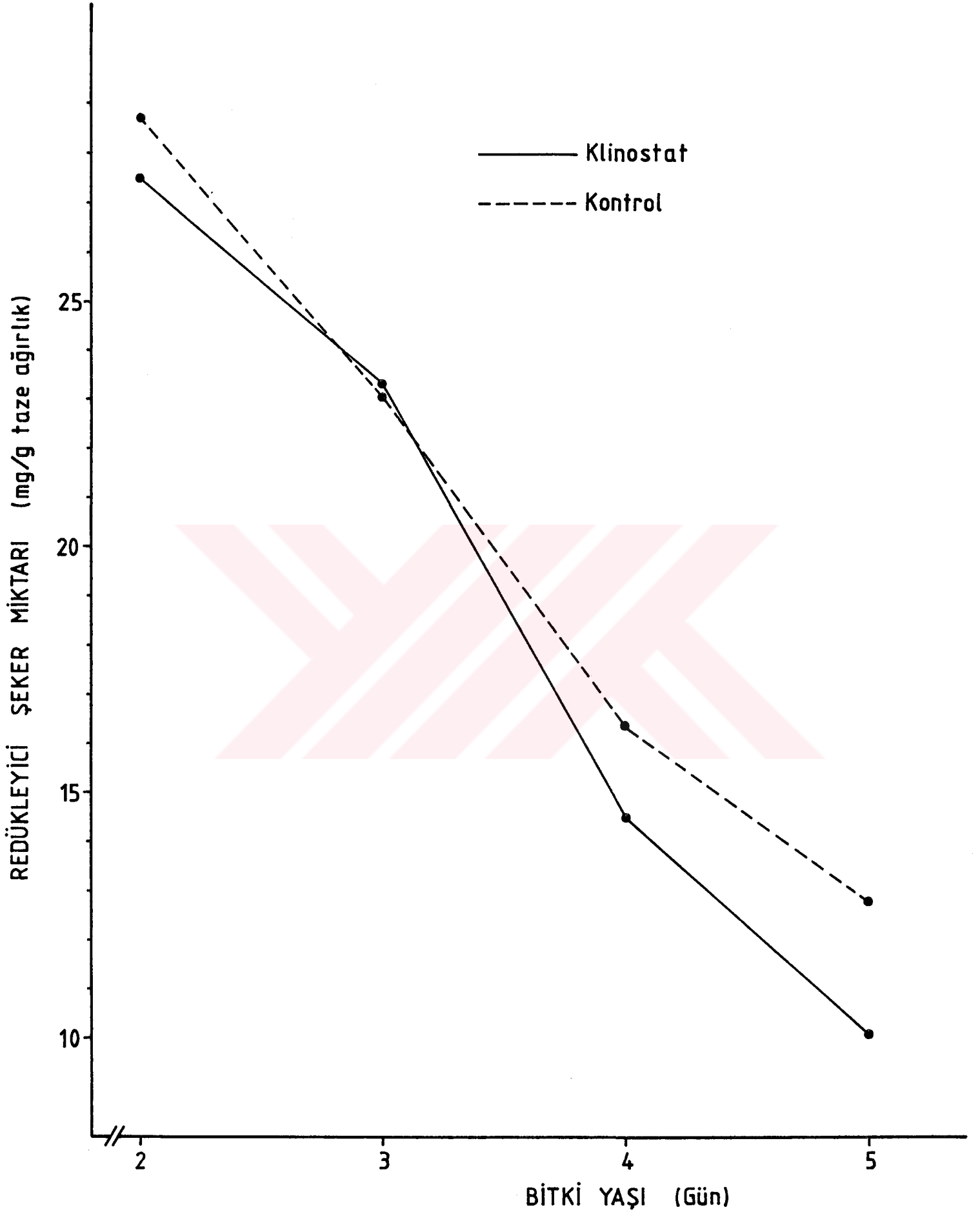
Yerçekimi dengelenmesinin hipokotilde redükleyici şekerlerin seviyesine etkisi ile ilgili veriler tablo 4 ve şekil 21'de karşılaştırılmaktadır. Hipokotillerdeki şeker seviyesinin kökler ve kotiledonlardan daha yüksek olduğu dikkati çekmektedir. Karanlıkta yetiştirilmiş bu bitkilerde yaşın ilerlemesine paralel olarak her iki grupta da şeker içeriği hızla düşmektedir, bu düşüşün klinostat bitkilerinde daha hızlı olduğu görülmektedir. Önemli bir fark olmamakla beraber, şeker içeriği yalnız 4 günlük klinostat bitkilerinde yüksek bulunmuştur. 5. günün sonunda, klinostat bitkilerinin daha az şeker içeriğine sahip oldukları görülmektedir. 2,3 ve 4 günlük bitkilerin hipokotillerinde iki grup arasında tespit edilen şeker içeriği farklarının istatistik öneminin bulunmadığı, fakat 5 günlük bitkilerde bu farkın ileri derecede anlamlı olduğu saptanmıştır.



Şekil 19: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* fidelerinin köklerinde redükleyici şekerlerin miktarına etkisi. (Değerler 5-8 ölçüm ortalamasıdır)



Şekil 20: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* fidelerinin kotiledonlarında redükleyici şekerlerin miktarına etkisi. (Değerler 5-8 ölçüm ortalamasıdır)



Şekil 21: Yerçekimi dengelenmesinin *Helianthus annuus* fidelerinin hipokotillerinde redükleyici şekerlerin miktarına etkisi. (Değerler 5-8 ölçüm ortalamasıdır)

T A R T I Ş M A

Ağırlıksızlık koşullarında veya tek yönlü yerçekimi etkisinin dengelenmesi durumunda bitkilerde bazı sitolojik, morfolojik ve fizyolojik değişmelerin ortaya çıktığı uzun süredir dikkati çekmekle beraber, henüz bu tür değişmelerin nedenleri tam olarak açıklığa kavuşmuş değildir.

Dünyanın yörüngesine yerleştirilmiş uydularda gerçekleştirilen ağırlıksızlık şartlarında bitkilerde bazı gelişim bozukluklarının ortaya çıkmasının yanında temel büyüme süreçlerinde genelde bir değişiklik olmadığı belirtilmiştir (SAUNDERS ve ark. 1971). Uzay laboratuvarlarında yüksek bitki tohumlarında normal çimlenmenin, bitkilerde erken gelişmenin, kök ve gövdelerde yön şaşırma durumunun gözlemlendiği ve çiçeklenme ile verimli tohum elde edildiği kaydedilmiştir (HALSTEAD 1983, HALSTEAD ve SCOTT 1984, HALSTEAD ve DUTCHER 1984). COWLES ve ark. (1983,1984) tarafından da uzaydaki bitkilerde ışık etkisi altında bitki boylarının azaldığı, kök ve gövdelerde ters yönelim görüldüğü, lignin içeriğinin ve lignin biyosentezinde rol oynayan peroksidaz ve fenilalanin amonyum-liyaz aktivitelerinin de azaldığı saptanmıştır. Uzaydaki bitkilerde gözlenen değişikliklere benzer bulguların yeryüzünde yatay klinostat eksenine paralel olarak yetiştirilen bitkilerde de tespit edildiği bazı araştırmacılar tarafından kaydedilmiştir (HOSHIZAKI ve HAMNER 1962, HOSHIZAKI ve ark. 1964, DEDOLPH ve ark. 1966 a,b, DEDOLPH ve ark. 1967, GORDON 1970, HOSHIZAKI 1982,1983 a,b, HARRIS ve SALIBURY 1983). Biz de karanlıkta yatay klinostat eksenine paralel olarak yetiştirdiğimiz *Helianthus annuus* fidelerinde kök ve gövdelerin büyük bir kısmının ters yönelim gösterdiklerini gözlediğimizden bitkilerde ağırlıksızlık ve yerçekimi dengelenmesi etkisi altındaki süreçlerin koşutluğuna dikkati çekmek gerekir kanısındayız.

Bu olaylar içinde ağırlıksızlığın ve yatay klinostat etkisinin bitki büyümesine olan etkisi özel bir yer tutmaktadır. Yüksek bitkilerde büyümeye, hücre sayısındaki ve hücre uzamasındaki artışın neden olduğu kabul edilmektedir (MOORE 1979). Yine bitki hücrelerinin bir hücre çeperi ile kuşatıldığı ve bu çeperin hücre uzamasında önemli bir role sahip olduğu da bilinmektedir.

Hücre uzamasında böylesine bir öneme sahip olan hücre çeperinin fiziksel özellikleriyle ilgili olarak karanlık koşullar altında klinostatın yatay eksenine paralel olarak yetiştirilen *Helianthus annuus* hipokotillerinden alınan parçalarda yaptığımız ölçümlerin sonuçları, yerçekiminin dengelenmesi durumunda hücre çeperi ekstensibilitesinin arttığını göstermektedir (tablo 1,

şekil 3). LOCKHART tarafından ortaya konduğu ve bazı araştırmacılar tarafından da desteklendiği gibi hücre uzama hızının çeper ekstensibilitesi, çeper ürün basıncı, su iletkenliği ve osmotik potansiyel tarafından kontrol edildiği kabul edilmektedir (LOCKHART 1965 a,b, VARNER ve ROSS 1981, STEVENSON ve CLELAND 1981). Herhangi bir etmen büyüme hızında bir artışa sebep olduğu zaman bu parametrelerden birinde veya daha fazlasında değişmeye neden olmalıdır. Bu parametrelerden bir tanesinin de artan ekstensibilite olduğu düşünülebilir. Yerçekimi dengelenmesinin bitki büyüme ve gelişmesi üzerindeki etkilerini inceleyen diğer araştırmacılarından monokotil bitkilerle çalışan SHEN-MILLER ve GORDON (1967), DEDOLPH ve ark. (1965) *Avena* koleoptillerinin büyümesinde azalma, HOSHIZAKI ve ark. (1966) ise *Hordeum* koleoptillerinde büyüme artışı saptamışlardır. Işık etkisi altında dikotil bitkilerle yapılan incelemelerde HOSHIZAKI ve ark. (1964), LYON (1965,1967) yerçekimi dengelenmesi etkisi altındaki bitkilerin gövde uzunluklarının daha kısa olduklarını, BROWN ve ark. (1976 b) ise *Arabidopsis*'te bitki yüksekliğinin daha kısa olmasına karşın hipokotil uzunluğunda artış olduğunu tespit etmişlerdir. HARRIS ve SALISBURY (1983) bitkileri yatay klinostatın dönme eksenine paralel olarak döndürmenin olgun gövde dokularında uzamayı kısmen teşvik ettiğini, en genç kısımlarda ise uzamaya ket vurduğunu kaydetmişlerdir. Bunlara karşın karanlık koşullarda BRAIN (1942) *Lupinus*'ta, BRAUNER (1966), BARA ve GORDON (1972 a) ve BARA (1962,1977) yerçekiminin dengelenmesi durumunda *Helianthus annuus* fidelerinde büyüme artışı saptamışlardır. Bu sonuçlar ekstensibilitede saptadığımız artışla uygunluk göstermektedir. Büyümede görülün uyumsuzluğun, laboratuvarlarda büyüme kontrol eden koşullardaki (örneğin ışık) değişikliklerden ve monokotiller ile dikotil bitkilerin yerçekimine farklı cevap vermelerinden dolayı olduğu öngörülmektedir (BARA ve GORDON 1972 a).

Bulgularımıza göre ekstensibilite yaşa bağlı olarak ta değişmektedir. Çimlenmeyi ardışık olarak karanlıkta yetiştirilen *Helianthus annuus* fidelerinin hipokotil uzunluklarının 3. günden sonra daha hızlı arttığı ve özellikle yatay klinostat bitkilerinin kontrollara göre daha hızlı uzadıkları dikkatimizi çekmişti. Çeper ekstensibilitesi ile ilgili araştırmaların sonuçları (tablo 1, şekil 3) bu gözlemlerimizle paralellik göstermektedir. 3,4 ve 5 günlük bitkilerin hipokotillerinde her iki grupta da elastisite ve plastisitenin arttığı görülmektedir. Yerçekimi dengelenerek yetiştirilen bitkilerin hipokotillerinde elastisite ve plastisitenin daha yüksek olduğu ve yine 4 ve 5 günlük bitkilerde kontrollara göre anlamlı kabul edilen bir artışın ortaya çıktığı saptanmıştır. Bu sonuçlar yerçekiminin dengelenmesi durumunda ekstensibilitedeki artıştan dolayı bu bitkilerin büyüme hızlarının daha yüksek ola-

bileceğini göstermektedir. BARA ve GORDON (1972 a) ve BARA (1977) yerçekiminin dengelenmesi sonucu 5 günlük *Helianthus annuus* bitkilerinde büyüme artışı tespit etmişlerdir. Bu durum verilerimizle uygunluk göstermektedir.

Diğer taraftan hücre çeperinin kimyasal yapısında değişiklik meydana getiren hormonal, enzimatik ve bazı kimyasal uygulamaların hücre çeperi ekstensibilitesinde de değişmelere neden oldukları gösterilmiştir (OLSON ve ark. 1965). Büyüme, bitki hormonları tarafından düzenlendiğine göre çeper ekstensibilitesi üzerindeki bu maddelerin etkilerini gözden geçirmek gereğine inanıyoruz. Çeper ekstensibilitesine aynı yönde etki etmelerine karşın IAA ve GA'in etki mekanizmalarının birbirinden farklılık gösterdiği kaydedilmiştir (YODA ve ASHIDA 1960, ADAMS ve ark. 1975). GA hücre çeperi plastisitesinde artış meydana getirirken elastisitede gözle görülür bir etki meydana getirmemektedir (CLELAND 1967, CLELAND ve ark. 1968, ADAMS ve ark. 1975). Buna karşın IAA-büyüme ilişkisini içeren incelemelerde IAA'in hücre çeperi elastisite ve plastisitesini arttırdığı bazı araştırmacılar tarafından saptanmıştır (BRAUNER ve HASMAN 1952, TAGAWA ve BONNER 1957, PRESTON ve HEPTON 1960, OLSON ve ark. 1965, LOCKHART ve ark. 1967, CLELAND 1967, 1971 a,b,c, CLELAND ve ark. 1968, CLELAND 1981). Yine değişen IAA konsantrasyonlarının büyüme hızı ve hücre çeperi plastisitesi üzerindeki etkileri arasında koşutluk olduğu gösterilmiştir (BONNER 1961, MOORE 1979). Sitokininler kotiledonlarda büyümeyi teşvik ederler. Bu etkinin ortaya çıkmasında çeper ekstensibilite-
sindeki artışla birlikte K^+ absorpsiyonunda ve redükleyici şekerlerin seviyesinde yükselme de içermektedir (THOMAS ve ark. 1981, HOWARD ve WITHAM 1983). Hipokotillerde ise bu hormonlar IAA ve GA tarafından teşvik edilen uzamanın ket vurucusu olarak kabul edilebilirler. Yine sitokininler lateral çeper ekstensibilitesini arttırarak radyal genişlemeyi teşvik ederler (VANDERHOEF ve ark. 1973, VICTOR ve VANDERHOEF 1975). Mekanizması tam olarak aydınlığa kavuşmamış olmakla beraber, etilen etiyole bezelye fidelerinde büyümeye ket vurmakta ve epikotilde şişmeye neden olmaktadır. Lateral çeper ekstensibilitesini arttırarak ve longitudinal çeper ekstensibilitesini azaltarak hücrenin büyüme düzlemini değiştirmektedir.

Yatay klinostat üzerinde bitkinin kendi ekseni etrafında döndürülmesi sonucu bitkilerin hormonal düzeninde değişmeler ortaya çıkmaktadır. Bu tür bitkilerde bazipetal hormon taşınmasında meydana gelen azalmadan dolayı bitkinin uç kısmında hormon birikimi olduğu (NAQVI ve ark. 1965, NAQVI ve GORDON 1966, SHEN-MILLER ve GORDON 1967, PALMER ve HALSALL 1969) veya IAA metabolizmasındaki değişme sonucu IAA seviyesinde artış ortaya çıktığı (SCHMITZ 1933, BARA 1962, AUDUS ve LAHIRI 1961) öne sürülmüştür. BARA (1965), BARA ve GORDON

(1972 b) klinostatın yatay eksenine paralel olarak büyütülen *Helianthus annuus* bitkilerinde IAA biyosentezinde rol oynayan enzimlerin aktivitelerinin arttığını saptamışlardır. Aynı araştırmacılar bu durumun IAA seviyesindeki yükselme olasılığını desteklediğini ileri sürmüşlerdir. Yine klinostat bitkilerinde, diğer bir büyüme hormonu olan etilenin miktarında da artış olduğu bazı araştırmacılar tarafından öne sürülmüştür (PALMER ve HALSALL 1969, PALMER 1973, HENSEL ve IVERSEN 1980, SALISBURY ve WHEELER 1981).

Ekstensibilitede ortaya çıkan değişmeler hücre çeperi dönüşümünde rol oynayan enzimlerin aktivitelerindeki değişmelere bağlılık göstermektedir. Çeper gevşemesinde etkinlik gösteren β -1,3-glukanaz, β -1,4-glukanaz (sellülaz), β -1,6-glukanaz, α -1,6-glukanaz ve eksogalaktozazlar gibi enzimlerin hücre çeperinde bulundukları tespit edilmiştir (CLELAND 1971 b). Yerçekimi dengelenmesinin bu enzimlerden β -1,3-glukanaz aktivitesinde değişme meydana getirmediği, ancak β -1,4-glukanaz (sellülaz) aktivitesini arttırdığı saptanmıştır (BARA ve GORDON 1972 a). Hücre çeperi ile ilgili ölçümlerde aynı etki altında longitudinal yönde elastik ve plastik ekstensibilitenin arttığı bulunmuştur (tablo 1, şekil 3). ilgili literatürden de görüldüğü gibi bu durum daha çok IAA'in meydana getirdiği etkilere benzerlik göstermektedir. IAA uygulanmış dokularda β -1,3-glukanaz (MASUDA ve YAMAMOTO 1970, SHIMODA ve YANAGISHIMA 1971), dekstranaz (HEYN 1970) ve β -1,4-glukanaz (DATKO ve MACLACHLAN 1968, MACLACHLAN ve ark. 1968, RIDGE ve OSBORNE 1969, NISSL ve ZENK 1969) gibi hücre çeperi ekstensibilitelerini arttıran enzimlerin aktivitelerinin yükseldiği gösterilmiştir. Buna karşın büyüme üzerinde IAA etkisine karşıt bir etkiye sahip olan etilenin peroksidazları arttırdığı (RIDGE ve OSBORNE 1969, SARGENT ve ark. 1973,1974), tek başına sellülaz aktivitesi üzerine önemli bir etkiye sahip olmadığı (RIDGE ve OSBORNE 1969, SARGENT ve ark. 1973) saptanmıştır. Bununla beraber IAA ve etilenin birlikte uygulanmaları durumunda, IAA'in sellülaz aktivitesi üzerindeki etkisini etilen azaltmaktadır (RIDGE ve OSBORNE 1969, EISINGER 1983). WONG ve MACLACHLAN (1980) tarafından da etilenin β -1,3-glukanazların endojen aktivitelerini ve bu enzimler üzerindeki IAA etkisini engellediği tespit edilmiştir. Bunların yanında çeper ekstensibilitesi ile ilişkili olduğu öne sürülen ksiloglukan metabolizmasıyla ilgili olarak IAA'in çeperde ksiloglukan dönüşümünü arttırdığı (TERRY ve JONES 1981, TERRY ve ark. 1982), oysa etilenin ksiloglukan dönüşümünü azalttığı (TERRY ve ark. 1981) saptanmıştır. Büyümekte olan fidelerde, büyüme hızının yüksek olduğu apikal kısımlarda glukanazlar ve glukosidazların aktivitelerinin daha yüksek olduğu bazı araştırmacılarca gözlenmiştir (LYNE ve Ap RESS 1971, MURRAY ve BANDURSKI 1975, PIERROT ve ark. 1982). Yerçekiminin dengelenmesiyle fidele-

rin apikal bölgelerinde etilen veya IAA düzeyinde ortaya çıkacak bir yükselme, bu hormonların yukarıda sözü edilen etkilerinden dolayı hücre çeperi ekstensibilitesinin değişmesine yol açacaktır. Dokuda etilen etkisinin baskın olması halinde, sellüloz mikrofibrillerinin yığılma yönlerinin değişmesi (APELBAUM ve BURG 1971, EISINGER ve BURG 1972, LANG ve ark. 1982), azalan ksiloglukan dönüşümü (TERRY ve ark. 1981) ve çeperlerin aside duyarlılık yönünün değişmesi (TAIZ ve ark. 1983) sonucu çeper ekstensibilitesinin longitudinal yönde azalması (RIDGE 1973, MORRE ve EISINGER 1968), bütün bunların sonucu olarak dokuda şişmenin ortaya çıkması ve uzamaya da ket vuru beklenir. IAA düzeyinin büyümenin teşvit edildiği konsantrasyonlarda bulunması durumunda ise, artan H^+ salınması (CLELAND 1979, SOLL ve BOTTGER 1981, THEOLOGIS 1986), çeper gevşetici enzimlerin aktivitelerinin ve ksiloglukan dönüşümünün yükselmesi ve sellüloz mikrofibrillerinin transvers yönde yığılmalarının baskın olması gibi nedenlerle longitudinal ekstensibilite artışı beklenebilir. Bu durumda da uzama artışı ortaya çıkması beklenir. Yaptığımız ölçümlerden elde ettiğimiz veriler, yaşa bağlı olarak yerçekimi dengelenmesinin 3,4 ve 5 günlük hipokotillerin uzama bölgelerinde longitudinal çeper ekstensibilitesinde artış olduğunu göstermektedir ki, bu da IAA etkisinin baskın olduğunun kanıtı olarak kabul edilebilir. HARRIS ve SALISBURY (1983) tarafından öne sürüldüğü gibi yatay klinostat etkisiyle yaşlı dokuda büyüme artışı, genç kısımlarda ise büyümeye ket vuru meydana geliyorsa, belki bu büyüme azalışı *Helianthus annuus* fidelerinde çok dar bir alana sınırlı kalabilir, ya da 3 günlükten daha genç klinostat bitkilerinde hipokotil çaplarının daha büyük olduğunun gözlenmesi nedeniyle aynı etkiyle oluşan içsel etilenin fide gelişiminin erken evresinde büyüme üzerindeki etkisinin baskın olduğu düşünülebilir.

Hücre çeperi ekstensibilitesi, çeperin polisakkarit yapısındaki değişmelerden başka lignin (WHITMORE 1971) ve protein düzeyindeki farklılaşmalarla da (PRESTON 1979) değişebilir. Klinostatlarda yerçekiminin dengelenmesi sonucu *Avena* koleoptillerinde lignin içeriğinin azaldığı GORDON (1970) tarafından saptanmıştır. Aynı etki altındaki bitkilerin total protein içeriklerinde WABER ve ark. (1975) ve BARA (1977) tarafından kontrollara göre bir farklılık gözlenememiş olmakla beraber OPUTA ve MAZELIS (1977) çeper proteinlerinin öncüsü olması muhtemel makromoleküllerin sentezinin arttığına kanıt göstermişlerdir. Bu yeni sentezlenmiş protein moleküllerinin polisakkarit zincirlere bağlanabileceğini ve böyle bir ilişkinin çeper ekstensibilitesi değişimine izin verecek şekilde polisakkarit mikrofibrillerin yeniden düzenlenebileceklerini ileri sürmüşlerdir.

Büyümenin diğer bir parametresi olan 'osmotik potansiyel' ile ilişki gösteren redükleyici şekerlerin organlardaki seviyelerinde yaşa bağlı olarak değişme görülmektedir (tablo 4, şekil 19-21). Sonuçlar yerçekiminin dengelenmesiyle hipokotillerde redükleyici şekerlerin seviyesinde meydana gelecek değişmeler nedeniyle osmotik potansiyelde artış olabileceği izlenimini vermekten uzaktır. Özellikle kontrollara göre daha hızlı büyüdüklarını gözlediğimiz klinostat bitkilerinin hipokotillerinde 4 ve 5. günlerde redükleyici şekerlerin düzeyinin daha düşük olduğu ve 5. günde elde edilen sonuçların ileri derecede anlamlı olduğu saptanmıştır (tablo 4, şekil 21. Bu veriler yatay klinostatta yetiştirilen *Lupinus* hipokotillerinde emme basıncının düştüğünü tespit eden BRAIN'ın (1942) sonuçlarıyla koşutluk göstermektedir. Fakat redükleyici şekerlerin düzeyinin daha düşük oluşunun saptanmış olmasına rağmen aynı günler için büyüme hızının yüksek oluşunun gözlenmesi çelişkili gibi görünmektedir. Ancak BOYER ve WU (1978) tarafından soya fasulyesi hipokotillerinde, kotiledonlardan uzaklaştıkça uzama hızının azaldığı ve CAVALIERI ve BOYER (1982) tarafından da hipokotil boyunca uzama hızında görülen değişmeye paralel olarak osmotik potansiyel ve su potansiyeli gradienti değişimlerinin tespit edildiği belirtilmiştir. Yerçekimi dengelenmesi etkisi altındaki 5 günlük *Helianthus annuus* fidelerinde kotiledonlarda redükleyici şekerlerin düzeyinin yüksek olmasına karşın (tablo 4, şekil 20) hipokotilde düşüktür (tablo 4, şekil 21). Yerçekimi dengelenmesinin bitkilerde şekerlerin farklı dağılımına neden olması ve bunun sonucu olarak ta osmotik potansiyel gradientinde kontrollara göre farklılık ortaya çıkması olasıdır. Kanımızca bu durum araştırılmaya değer görünmektedir.

Klinostatta yetiştirilen *Helianthus annuus* bitkilerinin kotiledonlarında redükleyici şekerlerin düzeyinin yaşa bağlı olarak artması ve hipokotilde uzama hızının yüksek olduğu 4 ve 5. günlerde daha yüksek bulunuşu ilgi çekicidir (tablo 4, şekil 20). Kotiledonlardaki depo maddelerinin yıkılması sonucu meydana gelen bu ürünler hipokotile ve köklere taşınarak metabolik olaylarda kullanılırlar, hücre çeperi yapısına katılabilecekleri gibi nişasta olarak amiloplastlarda da birikebilirler. Bu nedenle hipokotilin farklı kısımlarında nişastaca zengin olduğu bilinen ve yerçekiminin algılanmasında rol oynadığı varsayılan statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin sayıları, büyüklükleri ve buna göre dağılımlarıyla ilgili incelemelerden elde edilen veriler tablo 2,3 ve şekil 4-18'de gösterilmiştir. Sonuçlar hipokotilde nişasta birikiminin azaldığını gösterir niteliktedir. Yatay klinostatta yetiştirilen *Helianthus annuus* bitkilerinin hipokotillerinde taze ve kuru ağırlık artışı saptayan BARA (1977), aynı etki altındaki *Avena coleoptile-*

rinde GORDON (1970) tarafından tespit edilmiş olan redükleyici şekerler ile nişasta miktarındaki yükselmeyi dikkate alarak kuru ağırlık artışına karbonhidratlardaki artışın neden olabileceğini ileri sürmüştür. Kontrollarla karşılaştırıldığında 4 ve 5. günlerde daha hızlı büyüdüklerini gözlediğimiz klinostat bitkilerinin kotiledonlarında redükleyici şekerlerin düzeyinin yüksek olmasına rağmen hipokotillerinde nişasta miktarı ve redükleyici şekerlerin düzeyi düşük bulunmuştur. Bu duruma kotiledonlardan taşınan ürünlerin çeper yapısına katılmaları neden olabilir. Bazı araştırmacılar tarafından desteklendiği gibi yerçekiminin dengelenmesi sonucu bitkilerin uç kısımlarında IAA ve etilen düzeyi yükselmektedir. Bu hormonlardan IAA'in büyümeyi ve buna paralel olarak hücre çeperi sentezini teşvik ettiği (ORDIN ve BONNER 1957, RAY 1962, BAKER ve RAY 1965 a,b, RAY ve BAKER 1965, ABDUL-BAKİ ve RAY 1971, CARPITA ve ark. 1982), etilenin ise çeperde sellülozik olmayan çeper materyallerinin seviyesini arttırdığı (EISINGER 1983) bilinmektedir. Böylece klinostat bitkilerinde kotiledonlardan taşınan ürünlerin kullanımı hipokotilin apikal bölgesinde artabilir.

Karanlıkta yetiştirilen *Helianthus annuus* bitkilerinin hipokotillerinde statenkimadaki amiloplast nişasta tanelerinin sayısı kotiledonlardan uzaklaştıkça ve ilerleyen yaşa bağlı olarak azalmaktadır. Kontrollara göre klinostat bitkilerinde bu azalışın daha hızlı olduğu dikkati çekmektedir (tablo 2, şekil 4,5,6). Hipokotilin apikal ve bazal bölgelerinde nişasta çapı ortalama değerinin yaşa bağlı değişimleri de ilgi çekici görünmektedir. Kontrol bitkilerinin apikal bölgesinde yaş ilerledikçe nişasta çapı ortalamasında düşüş ortaya çıkarken, klinostat bitkilerinde artış gözlenmektedir (şekil 7). Klinostat grubu bitkilerinin hipokotillerinin apikal bölgelerinde yaşı ilerlemesine paralel olarak nişasta tanesi çapı ortalama değerinde gözlenen bu artışa küçük boyutlu nişasta tanelerinin popülasyondaki oranlarının azalması ve büyük nişasta tanelerinin oranının artması neden olmaktadır (şekil 8,9,10). 5 günlük klinostat bitkilerinin bu bölgelerindeki büyük boyutlu nişasta tanelerinin oranı, 3 günlük bitkilere göre yüksektir. Ancak yine de bunların sayıları kontrol bitkilerindekinden daha azdır. Hipokotilde farklılaşmış hücrelerin bulunduğu bazal bölgede ise, kontrol ve klinostat bitkilerinin her ikisinde de yaşı ilerlemesine paralel olarak nişasta tanesi ortalama değerleri de düşüş göstermektedir. Bu düşüş klinostat bitkilerinde çok daha hızlıdır (şekil 15). Özellikle 5 günlük klinostat bitkilerinin hipokotillerinde, bu bölgedeki nişasta tanelerinin çaplarındaki azalma belirgin bir şekilde göze çarpmaktadır ve bu duruma tanelerin boyutlarının küçülmelerinin neden olduğu görülmektedir (şekil 18). Kotiledonlardan taşınan ürünlerin yetersizliğinin

böyle bir sonuca yol açtığı düşünülebilir.

Yerçekimine duyarlı organlardaki statolit amiloplast nişastalarının kararlılıkları bilinmektedir. Bunların ancak bitkinin uzun süre aç bırakılmasıyla ortadan kalkmaları mümkün olmaktadır (WILKINS 1966). PERBAL ve RIVIÈRE (1976) karanlıkta yetiştirilen *Asparagus officinalis* bitkilerinde 7. günden sonra merkezî kök şapkası hücrelerindeki amiloplastların ortalama çaplarında ve sayılarında azalma gözlemişlerdir. Bu günden sonra ışık uygulandığı zaman amiloplast nişasta tanelerinin sayılarının hızla arttığını görmüşlerdir. Bu durum karanlıkta yetiştirdiğimiz *Helianthus annuus* fidelerinin hipokotilinde gözlediğimiz nişasta tanelerinin sayılarındaki azalma ve büyüklüklerindeki değişmelerle uygunluk göstermektedir. Diğer taraftan GORDON (1970) yatay klinostatta yetiştirilmiş *Avena koleoptillerinde* nişasta seviyesinin yüksek olduğunu saptamıştır. HINCHMAN ve GORDON (1974) klinostat etkisi altında nişasta miktarında gözlenen bu artışa amiloplast nişasta tanesi sayısındaki değişmeden çok, bu nişasta tanelerinin büyüklüklerindeki artışın sebep olabileceğini göstermişlerdir. Bizim verilerimiz ise *Helianthus annuus* fidelerinde yaşa bağlı olarak yerçekimi dengelenmesi sonucu nişasta tanesi sayısında daha hızlı bir azalma, nişasta miktarında da düşme olduğunu göstermektedir. Bu durumda DEDOLPH ve ark. (1965) tarafından yerçekiminin dengelenmesi sonucu *Avena koleoptillerinde* gözlenen geotropik cevap artışına HINCHMAN ve GORDON'un (1974) ileri sürdükleri gibi amiloplastların büyüklüğündeki bir artışın neden olduğu görüşü sonuçlarımıza göre şüpheli görülmektedir. Nitekim, HENSEL ve SIEVERS (1980) uzun süreli yatay klinostat uygulamasının *Lepidium sativum* köklerinin kök şapkalarındaki amiloplastlarda nişasta kaybına neden olduğunu tespit etmişlerdir. Organ farklı olmakla beraber, amiloplastlarda görülen nişasta kaybı verilerimizle benzerlik göstermektedir.

Amiloplastlarda nişasta sentezi ve parçalanmasının meydana geldiği açıktır. Fakat henüz, bu olayların nasıl düzenlendikleri tam olarak açıklığa kavuşmuş değildir (THOMSON ve WHATLEY 1980, GAYNOR ve GOLSTON 1983). Amiloplastların metabolik aktiviteleriyle ilgili olarak *Triticum vulgare* kök uçlarına uygulanan işaretli şekerin kök şapkası hücrelerinde plastidler içinde de lokalize olduğu, nişasta sentezinin kök ucu dokusu içindeki hücrelerin konumlarına bağlı olarak sahip oldukları metabolik aktiviteleriyle ve uygulanan şekerin miktarıyla da değiştiği NORTHCOOTE ve PICKETT-HEAPS (1966) tarafından saptanmıştır. HUBER ve ark. (1973) ise *Zea mays* köklerinde nişasta sentezi ile ilgili bazı enzimleri inceleyerek kök şapkasındaki statolit nişastalarının kararlılıklarına nişasta metabolizması enzimlerinin eksikliğinin değil, belki nişasta sentezi ile parçalanması arasındaki dinamik bir dengenin neden

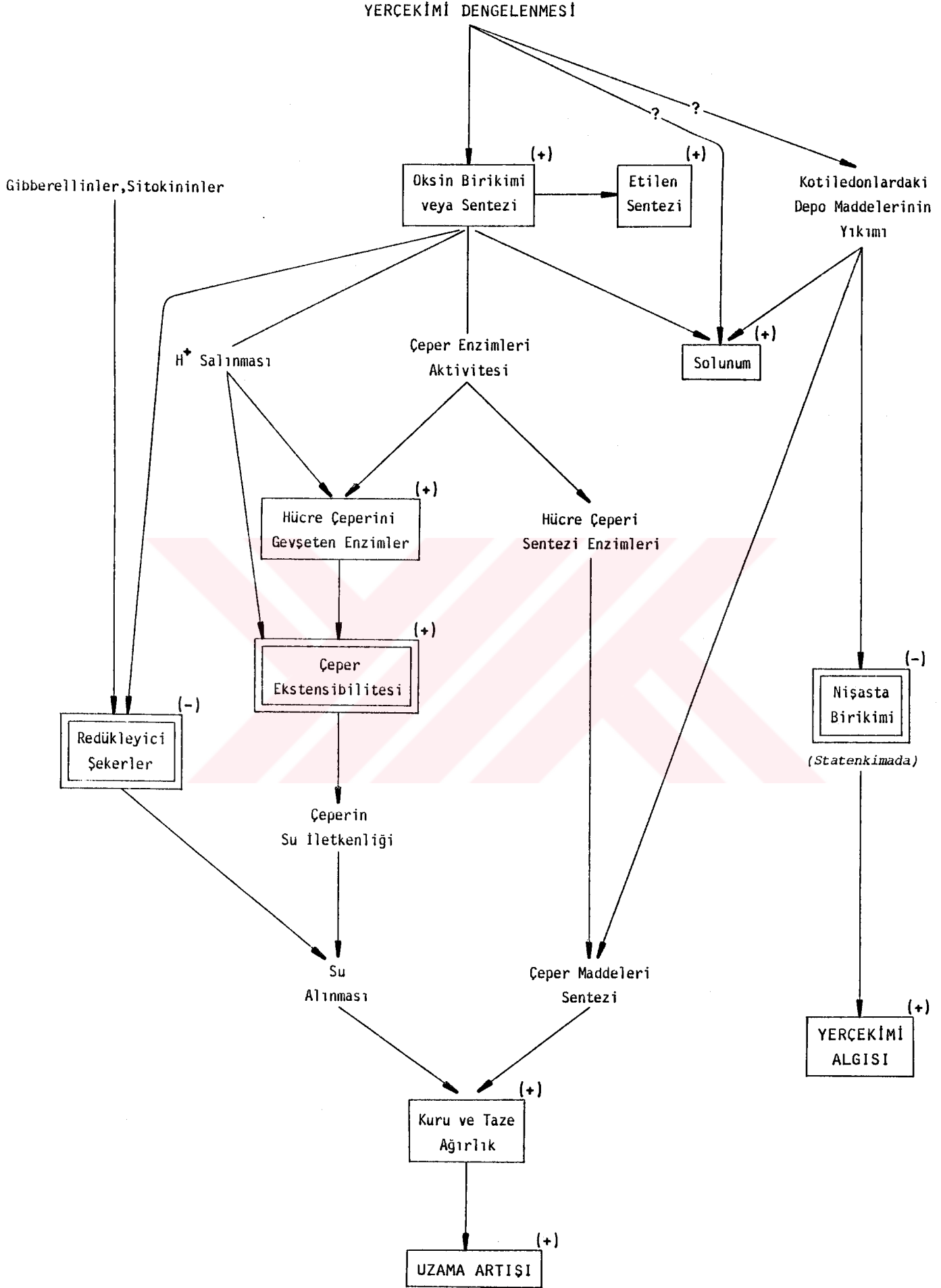
olabileceği sonucuna varmışlardır. *Avena* koleoptillerinde enzimatik olarak i-ki ayrı tipte yıkıma uğrayan nişasta tanelerinin varlığını gözleyen HINCHMAN (1972), bunlarda biri zara bağlı ve diğeri stromada serbest olmak üzere iki ayrı nişasta metabolizması enzim sisteminin olduğunu ileri sürmüştür. *Hordeum* endospermünde, WILLIAMS ve DUFFUS (1977) iki farklı boyutta amiloplastın bulunduğunu ve bunların büyüklüklerinin yanında bileşimlerinin ve enzimatik aktivitelerinin de farklılık gösterdiğini kaydetmişlerdir. GAYNOR ve GALSTON (1983) ise, etiyole *Pisum sativum* L. epikotillerinde tek veya çok granüllü olmak üzere iki ayrı amiloplastın varlığını ve bunlardan tek granüllü küçük amiloplastların kortekste, çok granüllü büyük amiloplastların ise yalnız yerçekimine duyarlı olan statenkimada yer aldığını saptamışlardır. Bu iki tip amiloplast arasında işlevleri yönünden farklılık olabileceğinin kanıtlarına da değinmişlerdir. Diğer taraftan BORA (doktora tezi 1982) etiyole *Pisum sativum* L. bitkilerinin epikotillerinde tek yönlü yerçekimi uyarımı ile amilolitik aktivitede artış saptamış, nişasta metabolizmasında enzimatik yıkım hedefinin daha çok metabolik amiloplastlar olacağı görüşünü savunmuştur. Bizim sonuçlarımıza göre, yaş ilerledikçe nişasta tanelerinin yıkılarak sayılarının azaldığı, geriye kalan popülasyonda da halâ küçük ve büyük boyutta nişasta tanelerine rastlandığı, ancak küçük boyutlu tanelerin oranında düşme olduğu görülmektedir. Bu durum amiloplastların seçimli yıkıma uğradıkları varsayımı ile koşutluk göstermektedir.

Sonuç olarak, yerçekiminin dengelenmesiyle karanlıkta yetiştirilen *Helianthus annuus* bitkilerinde kontrollara göre uzama artışı görülmesinde (BARA ve GORDON 1972 a, BARA 1977), hücre çeperi ekstensibilitesinde saptanan artış ana etmenlerden birisi olabilir. Taşınmasında ortaya çıkan azalmayla veya sentezindeki olası bir artışla apikal bölgede düzeyi yükselen IAA ve yine düzeyinin yükseldiği ileri sürülen etilen, bu bölgede metabolik aktivitede artışa yol açabilir. Nitekim, DEDOLPH ve ark. (1966 b) ve DEDOLPH ve ark. (1967) tarafından yerçekiminin dengelenmesi sonucu solunum metabolizmasının yükseldiği tespit edilmiştir. Düzeylerinin arttığı öne sürülen bu hormonların etkisiyle çeper maddelerinin dönüşümü (TERRY ve JONES 1981, TERRY ve ark. 1981, LABAVITCH 1981, CARPITA ve ark. 1982) ve çepere yeni madde katılmasıyla (RAY 1962, BAKER ve RAY 1965 a,b, RAY 1973, CARPITA ve ark. 1982) ilgili süreçlerde meydana gelebilecek herhangi bir değişme ile hücre çeperinin kalınlığında veya bileşiminde bir farklılık ortaya çıkabilir. Bunun sonucu olarak da, çeperin bileşimindeki (EISINGER 1983) veya kalınlığındaki (MÉTRAUX 1982) farklılaşmayla çeper ekstensibilitesi değişebilir. IAA'in çeper ekstensibilitesinde meydana getirdiği artışa paralel olarak hücre çeperinin su iletkenliğini de

arttırdığı gözlenmiş, hücre çeperi ekstensibilitesi ve su iletkenliğinin hipokotilin büyüme hızının kontrolunda eşdeğer etkiye sahip olabilecekleri öne sürülmüştür (BOYER ve WU 1978). Hücre uzaması sırasında hücrenin yüzeyi artarken çeper kalınlığının değişmediği kabul edilmektedir (PRESTON 1979). Hücre çeperi maddelerine glukozun katılmasıyla uzama hızı arasında paralellik olduğu saptanmıştır (RAY 1962, BAKER ve RAY 1965 b). Ancak koleoptil parçalarında IAA tarafından büyüme hızı teşvik edilirken, dışsal (eksojen) şekerlerin yokluğu durumunda hücre çeperlerinin önemli ölçüde incelendiği de gösterilmiştir (RAY 1962). 5 günlük klinostat bitkilerinin kotiledonlarında redükleyici şekerlerin düzeyi kontrole göre kısmen yüksek olmakla beraber gerek artan solunum, gerekse çeper maddelerinin sentezinde olası bir artış sonucu hücrelerin artan karbon gereksinimini karşılamak için kotiledonlardan taşınan ürünlerin yetersiz kalışı halinde, substrat eksikliğinden dolayı çeper dönüşümünde denge bozulabilir. Sonuçta hücre çeperlerinin kalınlığında azalma meydana gelebilir. Yerçekiminin dengelenmesi sonucu BARA (1977) tarafından *Helianthus annuus* bitkilerinde tespit edilen hipokotil uzunluğu, taze ve kuru ağırlıktaki artışların aynı oranda olmamaları bu durumu desteklemektedir. Bunun yanında gereksinim duyulan ürünlerin eksikliği, statenkimadaki amiloplastlarda mevcut nişasta metabolizması dengesinin de bozulmasına ve sonuçta nişastanın yıkımı yönünde denge- nin değişmesine yol açabilir. Belki bazı amiloplastların sahip oldukları farklı enzimatik aktiviteler nedeni ile seçimli yıkıma uğradıkları olasıdır. Güncel literatürden ve bu araştırmanın bulgularının ışığı altında bitkilerde tek yönlü yerçekimi etkisinin dengelenmesi ile:

- 1- apikal bölgede IAA ve etilen düzeyinde artış
- 2- solunum artışı
- 3- hipokotilde taze ve kuru ağırlık artışı
- 4- hücre çeperini gevşeten enzimlerin aktivitelerinde artış
- 5- çeper ekstensibilitesi artışı
- 6- su alınışında artış
- 7- ilerleyen yaşa koşturularak hipokotil ve kökün redükleyici şeker içeriğinde daha hızlı bir düşme
- 8- yeni çeper maddelerinin sentezinde ve dönüşümünde artış
- 9- organik maddelerin taşınma tarzında değişme
- 10- statenkimada bazı amiloplastların nişasta metabolizmasında denge- nin yıkım yönünde değişmesi ve dolayısı ile yerçekimini algılamada farklılaşma ortaya çıkmaktadır.

Yerçekiminin dengelenmesi ile bitkilerde meydana gelmesi olası değişiklikler şema halinde gösterilmiştir (şekil 22). Çift çizgili kutularla işaret edilen noktaların bu çalışmadaki bulgularla aydınlığa kavuştuğu kanısındayız.



Şekil 22: Yerçekimi ve bitkilerdeki bazı süreçler. (-) bu süreçlerin hızındaki düşmeyi, (+) ise artışı göstermektedir.

Ö Z E T

Bu çalışmada, çimlenmeyi ardışık olarak yatay klinostat üzerinde yetiştirilen *Helianthus annuus* fidelerinde hücre çeperi ekstensibilitesi, redükleyici şekerlerin düzeyi, statolit amiloplast nişasta tanelerinin sayıları ve büyüklükleri yaşa bağlı olarak incelendi.

Uzama bölgesinden alınan hipokotil parçalarında, yaşın ilerlemesine paralel olarak hücre çeperi ekstensibilitesinin arttığı, bu artışın klinostat bitkilerinde daha yüksek olduğu saptandı.

Yerçekimi dengelenmesinin redükleyici şekerlerin düzeyine etkisi, bitkinin farklı kısımlarında ayrı ayrı incelendi. Kök ve hipokotilde ilerleyen yaşa paralel olarak redükleyici şekerlerin düzeyinde düşme gözlemlendi ve bu düşüşün klinostat bitkilerinde kontrollardan daha hızlı olduğu tespit edildi. Buna karşın, bu şekerlerin düzeyi 2,3 ve 4 günlük kotiledonlarda bir artış gösterdi ve 5 günlük kotiledonlarda tekrar azaldı. Bu artış 4 günlük klinostat bitkilerinde daha yüksek bir değer ortaya koydu ve daha sonra kontrollarda, klinostat bitkilerinden daha hızlı olarak düşmeye başladı.

Statenkimadaki amiloplast nişasta taneleri, hipokotilin farklı bölgelerinden alınan kesitlerde incelendi. Gerek kontrollarda ve gerekse klinostat bitkilerinde, kotiledonlardan bazal bölgeye doğru gidildikçe nişasta tanelerinin sayılarında azalma gözlemlendi ve yine bu bölgelerde yaşın ilerlemesiyle de sayısal bir azalma ortaya çıktı. Statenkimadaki nişasta tanelerinin sayılarında saptanan bu azalışın klinostat bitkilerinde daha hızlı oluşu dikkati çekmektedir.

Yaşın ilerlemesiyle nişasta tanesi sayısında beliren azalışın yanında, ortalama nişasta çapında da değişiklikler gözlemlendi. Kontrolların apikal bölgesinde, yaşın ilerlemesine paralel olarak nişasta tanesi çapında azalma ortaya çıkarken klinostat bitkilerinde artış görüldü. Klinostat bitkilerindeki bu artış, gerçekte nişasta tanelerinin çaplarındaki bir artıştan değil, küçük nişasta tanelerinin yıkılarak görünmez hale geçmeleri sonucu, geriye kalan popülasyonda büyük nişasta tanelerinin oranının yükselmesi nedenine bağlanabilir. Bazal bölgede ise, yaşa bağlı olarak nişastatanelerinin sayısında ve ortalama çaplarında azalma ortaya çıkmaktadır. Bu durum klinostat bitkilerinde daha belirgindir.

Bu deneysel verilerin ışığı altında, klinostat bitkilerinde uzama artışının temel nedeninin hücre çeperi ekstensibilitesindeki artış olduğu ileri sürülebilir. Bu bitkilerdeki kuru ağırlık fazlalığının, nişasta ve şekerlerin düzeyindeki bir yükselmeden çok, artan çeper maddelerinin sentezinden kaynaklanabileceğini düşünmek daha uygun görünmektedir. Bu sonuçlar büyüme ve büyüme hormonları ile olan ilişkileri ile beraber tartışılmaktadır.

S U M M A R Y

In this study, cell wall extensibility, size and number of statolith amyloplast starch grains, and the amount of reducing sugar related to plant age examined in the *Helianthus annuus* seedlings grown on a horizontal clinostat.

Under the clinostat effect, cell wall extensibility showed an increase in hypocotyl segments taken from the elongation zone. Compared to the control ones, and it was positively correlated with the age of the seedlings.

The effect of gravity compensation on the level of reducing sugar was also examined separately in different parts of the seedlings. In hypocotyl and roots, the amount of reducing sugar decreased with age and this decrease was higher in clinostat plants than in the controls. However, the level of reducing sugar showed an increase in 2-, 3- and 4-days' old cotyledons and started to decrease again in 5-days' old ones. This increase showed a peak in the 4-days' old clinostat seedlings and then started to decrease more rapidly in controls than in the clinostat plants.

The size and number of amyloplast starch grains were also examined in different parts of the hypocotyl. The number of starch grains diminished down to the base of the hypocotyl, and this decrease was also correlated with age. Decrease in number of starch grains was higher in clinostat plants than in the control ones. At the same time, the average size of the starch grains varied with age. In the control plants, the average size of the starch grains in apical zone of the hypocotyl decreased with age, while it increased in clinostat plants. This is not due to an increase in the size of starch grains in clinostat plants, but is a result of the disappearance of the small starch grains, and thus, leaving the larger ones in the starch population under observation more apparent. In the basal part of the hypocotyl, the number and average size of starch grains also decreased with age and this decrease was more pronounced in the clinostat plants.

On the experimental data, it seems likely that primarily, the cause of an increase in longitudinal growth in clinostat plants is the result of the enhancement of the cell wall extensibility. The increase in dry weight can be attributed to the increase in the synthesis of cell wall components rather than to an increase in the level of starch and sugars. These results are discussed in regard to the growth phenomenon and growth hormones.

L İ T E R A T Ü R

- ABDUL-BAKI, A.A. ve RAY, P.M., 1971: Regulation by auxin of carbohydrate metabolism involved in cell wall synthesis by pea stem tissue. *Plant Physiol.* 47, 537-544.
- ADAMS, P.A., MONTAGUE, M.J., TEPFER, M., RAYLE, D.L., IKUMA, H. ve KAUFMAN, P.B., 1975: Effect of gibberellic acid on the plasticity and elasticity of *Avena* stem segments. *Plant Physiol.* 56, 757-760.
- AMIR, J., KAHN, V., UNTERMAN, M., 1977: Sugar accumulation in chemically debudded potato tubers during cold storage. *Phytochemistry* 16, 1603-1604.
- ARSLAN, N. ve BENNET-CLARK, T.A., 1960: Geotropic behaviour of grass nodes. *J. Exp. Bot.* 11, 1-12.
- ARSLAN, N. ve DUYGU, E., 1972: Changes in the composition of the two sides of geo-stimulated grass nodes. In: *Hormonal Regulation in Plant Growth and Development* (KALDEVEY, H. ve VARDAR, Y., ed.). *Proc. Adv. Study inst.* Izmir. Verlag chemie, Weinheim, 361-364.
- APELBAUM, A. ve BURG, S.P., 1971: Altered cell microfibrillar orientation in ethylene-treated *Pisum sativum* stems. *Plant Physiol.* 48, 648-652.
- AUDUS, L.J., 1962: The mechanism of the perception of gravity by plants. In: *Biological Receptor Mechanisms* (BEAMENT, J.W.L., ed.). *Soc. Biol. Symp.* XVI, Cambridge, University Press, 197-226.
- AUDUS, L.J., 1971: Linkage between detection and the mechanism establishing differential growth factor concentration. In: *Gravity and the Organism* (GORDON, S.A. ve COHEN, M., ed.). Chicago, University of Chicago Press, 137-150.
- AUDUS, L.J., 1979: Plant geosensors. *J. Exp. Bot.* 30, 1050-1073.
- AUDUS, L.J. ve LAHIRI, A.N., 1961: Studies on the geotropism of roots. III. Effects of geotropic stimulation on growth-substance concentration in *Vicia faba* root tips. *J. Exp. Bot.* 12, 75-84.
- BAKER, D.B. ve RAY, P.M., 1965 a: Direct and indirect effects of auxin on cell wall synthesis in oat coleoptile tissue. *Plant Physiol.* 40, 345-352.
- BAKER, D.B. ve RAY, P.M., 1965 b: Relation between effects of auxin on cell wall synthesis and cell elongation. *Plant Physiol.* 40, 361-368.
- BANDURSKI, R.S., SCHULZE, A., DAYANANDAN, P. ve KAUFMAN, P.B., 1983: Asymmetric distribution of endogenous IAA in *Zea mays* cotyledon cortex following gravistimulation. *Plant Physiol. Suppl.* 72, 146.

- BANDURSKI, R.S., SCHULZE, A. ve MOMONOKI, Y., 1984: Gravity-induced asymmetric distribution of a plant hormone. *The Physiologist Suppl.* 27, 123-126.
- BARA, M., 1962: L'action de la gravitation sur le niveau auxique des hypocotyles de l'*Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 15, 725-728.
- BARA, M., 1965: L'effect du clinostate sur la synthese du tryptophane chez l'*Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 18, 1037-1043.
- BARA, M., 1977: The effect of horizontal clinostat on growth, water and protein contents in *Helianthus annuus* hypocotyls. *Acides nucléiques et synthèse des protéines chez les végétaux. Colloques Internationaux C.N.R.S.*, No 261, 623-633.
- BARA, M. ve GORDON, S.A., 1972 a: The effect of gravity compensation on growth and cell wall-loosening enzymes in *Helianthus annuus* hypocotyls. *Physiol. Plant.* 27, 277-280.
- BARA, M. ve GORDON, S.A., 1972 b: Gravity compensation and indoleacetic acid biosynthesis. *Argonne Natl. Lab. Biol. Med. Res. Div. Ann. Rep.* ANL-7970, 111-112.
- BARLOW, P.W., 1974: Recovery of geotropism after removal of the rot cap. *J. Exp. Bot.* 25, 1137-1146.
- BARLOW, P.W. ve GRUNDWAG, G., 1974: The development of amyloplast in cell of the quiescent centre of *Zea* roots in response to removal of the root cap. *Z. Pflanzenphysiol.* 73, 56-64.
- BATES, G.W. ve RAY, P.M., 1981: pH-dependent interactions between pea cell wall polymers possibly invoved in wall deposition and growth. *Plant Physiol.* 68, 158-164.
- BERTHOLD, G., 1886: Quoted by RAWITSCHER, F. In: *Der Geotropismus der Pflanzen*. 308. (WILKINS, M.B., 1966 tarafından site edildiğine göre).
- BONNER, J., 1961: On the mechanism of auxin-induced growth. In: *4th Intern Conf. Plant Growth Regulation*. Ames (Iowa): Iowa State University Press. 307-328.
- BORA, M., 1982 Doktora tezi: Yerçekiminin *Pisum sativum* L. (Bezelye) fidelelerinde nişasta metabolizmasına etkisinin α -, β -amilazlar ve fosforilaz ile bağlantılı olarak incelenmesi.
- BOSE, J.C., 1907: *Comparative electro-physiology*. London. 434. (HERTZ, C.H., 1971 tarafından site edildiğine göre).
- BOUCK, G.B., 1963: An examination of the effects of ultracentrifugation on the organelles in living root tip cells. *Amer. J. Exp. Bot.* 50, 1046-1054.
- BOYER, J.S. ve WU, G., 1978: Auxin increases the hyraulic conductivity of auxin-sensitive hypocotyl tissue. *Planta* 139, 227-237.
- BRAIN, E.D., 1939: Studies in the effects of prolonged rotation of plants on

- a horizontal clinostat. *New Phytol.* 39, 240-256.
- BRAIN, E.D., 1942: Studies on the effects of prolonged rotation of plants on a horizontal clinostat. 111. Physiological reactions in the hypocotyl of *Lupinus albus*. *New Phytol.* 41, 81-90.
- BRAUNER, L., 1927: Untersuchungen über das geoelektrischen Phänomen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 66, 381-428.
- BRAUNER, L., 1959: Neue Versuche zur Analyse des geoelektrischen Effektes. *Planta* 53, 449-483.
- BRAUNER, L., 1966: Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption. V. Über den Einfluss des Schwerfeldes auf die Auxinempfindlichkeit von *Helianthus annuus*-Hypokotylen. *Planta* 69, 299-318.
- BRAUNER, L. ve AMLONG, H.U., 1933: Zur Theorie des geoelektrischen Effektes *Protoplasma* 20, 279-292.
- BRAUNER, L. ve HASMAN, M., 1952: Weitere Untersuchungen über den Wirkungsmechanismus des Heteroauxins bei der Wasseraufnahme von Pflanzenparenchymen. *Protoplasma* 41, 302-326.
- BRIDGES, I.G. ve WILKINS, M.B., 1973: Acid-induced growth and the geotropic response of the wheat node. *Planta* 114, 331-339.
- BRIDGES, I.G. ve WILKINS, M.B., 1974: The role of reducing sugars in the geotropic response of the wheat node. *Planta* 117, 243-250.
- BROWN, A.H., CHAPMAN, D.K. ve LIU, S.W.W., 1974: A comparison of leaf epinasty induced by weightlessness or by clinostat rotation. *Bio. Science* 24, 518-520.
- BROWN, A.H. ve CHAPMAN, D.K., 1981: Comparative physiology of plant behaviour in simulated hypogravity. *Ann. Bot.* 47, 225-228.
- BROWN, A.H. ve CHAPMAN, D.K., 1984: Circumnutation observed without a significant gravitational force in spaceflight. *Science* 225, 230-232.
- BROWN, A.H., DAHL, A.O. ve CHAPMAN, D.K., 1976 a: Limitation on the horizontal clinostat as a gravity compensator. *Plant Physiol.* 58, 127-130.
- BROWN, A.H., DAHL, A.O. ve CHAPMAN, D.K., 1976 b: Morphology of *Arabidopsis* grown under chronic centrifugation and the clinostat. *Plant Physiol.* 57, 358-364.
- CARPITA, N.C., BROWN, R.A. ve WELLER, K.M., 1982: Uptake and metabolic fate of glucose, arabinose and xylose by *Zea mays* coleoptiles in relation to cell wall synthesis. *Plant Physiol.* 69, 1173-1180.
- CAVALIERI, A.J. ve BOYER, J.S., 1982: Water potentials induced by growth in soybean hypocotyls. *Plant Physiol.* 69, 492-496.
- CHAPMAN, D.K. ve BROWN, A.H., 1979: Residual nutational activity of the sunflower hypocotyl in simulated weightlessness. *Plant cell Physiol.* 20,

473-478.

- CLELAND, R., 1967: Auxin and the mechanical properties of the cell wall. Ann. of New York Aca. of Sciences 144, 3-18.
- CLELAND, R., 1971 a: Extensibility of isolated cell walls; measurement and changes during cell elongation. Planta 74, 197-209.
- CLELAND, R., 1971 b: Cell wall extension. Ann. Rev. Plant Physiol. 22, 197-222.
- CLELAND, R., 1971 c: The mechanical behavior of isolated *Avena* coleoptile walls subjected to constant stress. Plant Physiol. 47, 805-811.
- CLELAND, R.E., 1976: Kinetics of hormone-induced H^+ excretion. Plant Physiol. 58, 210-213.
- CLELAND, R.E., 1979: Auxin and H^+ excretion: The state of our knowledge. Plant Growth Substances (SKOOG, F., ed.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 71-78.
- CLELAND, R.E., 1981: The instron technique as a measure of wall extensibility. Plant Physiol. Suppl. 67, 125.
- CLELAND, R., THOMSON, M.L., RAYLE, D.L. ve PURVES, W.K., 1968: Difference in effects gibberellins and auxins on wall extensibility of cucumber hypocotyls. Nature 219, 510-511.
- COWLES, J.R., SCHELD, H.W., PETERSON, C. ve LEMAY, R., 1983: Plant growth and development in near weightlessness. Plant Physiol. Suppl. 72, 97.
- COWLES, J.R., SCHELD, H.W., LEMAY, R., PETERSON, C., 1984: Experiment on plants grown in space: growth and lignification in seedlings exposed to 8 days of microgravity. Annals of Botany Suppl. 3, 33. Daily Report. Foreign Broadcast Information Service. Volume 111. Soviet Union. (National Technical Information Service. US Department of Commerce, 5285 Port Royal Road, Springfield, Virginia 22151).
- DATKO, A.H. ve MACLACHLAN, G.A., 1968: Indoleacetic acid and synthesis of glucanases. Plant Physiol. 43, 735-742.
- DEDELPH, R.R., NAQVI, S.M. ve GORDON, S.A., 1965: Effect of gravity compensation on the geotropic sensitivity of *Avena* seedlings. Plant Physiol. 40, 961-965.
- DEDOLPH, R.R., NAQVI, S.M. ve GORDON, S.A., 1966 a: Role of indole-3-acetic acid in modification of geotropic responses in clinostat rotated *Avena* seedlings. Plant Physiol. 41, 897-902.
- DEDOLPH, R.R., OEMICK, D.A., WILSON, B.R. ve SMITH, G.R., 1967: Causal basis of gravity stimulus nullification by clinostat rotation. Plant Physiol. 42, 1373-1383.
- DEDOLPH, R.R., WILSON, B.R., CHORNEY, W. ve BREEN, J.J., 1966 b: Simulated low-gravity environments and respiratory metabolism in *Avena* seedlings. Plant Physiol. 41, 1520-1524.
- EISINGER, W., 1983: Regulation of pea internode expansion by ethylene. Ann. Rev. Plant Physiol. 34, 225-240.

- EISINGER, W.R. ve BURG, S.P., 1972: Ethylene-induced pea swelling: its relation to ribonucleic acid metabolism, wall protein synthesis and cell wall structure. *Plant Physiol.* 50, 510-517.
- EISINGER, W., CRONER, L.J. ve TAI, Z., 1983: Ethylene-induced lateral expansion in etiolated pea stem. *Plant Physiol.* 73, 407-412.
- FIRN, R.D. ve DIGBY, J., 1980: The establishment of tropic curvatures in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 131-148.
- FUSSEDER, A. ve THEIMER, R.R., 1984: Lipolytic and glyoxysomal enzyme activities in cotyledons of ripening and germinating sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds. *Z. Pflanzenphysiol.* 114, 403-411.
- GANOT, D. ve RAINHOLD, L., 1970: "Acid-growth effect" and geotropism. *Planta* 95, 62-71.
- GAYNOR, J.J. ve GALSTON, A.W., 1983: Purification and characterization of amyloplast from etiolated epicotyls of *Pisum sativum*. *Plant and Cell Physiology.* 24, 411-421.
- GORDON, S.A., 1963: In space biology. *Proc. 24th. Biol. Collog.* Oregon State Univ. Oregon State University Press. Corvallis, Oregon. 75-105.
- GORDON, S.A., 1970: Growth and constituents of oat plants grown under single and multidimensional gravity compensation. *Argonne Natl. Lab. Biol. Med. Res. Ann. Rep.* ANL-7770, 103-104.
- GORDON, S.A. ve SHEN-MILLER, J., 1971: Simulated weightlessness studies by compensation. *Gravity and the Organism* (GORDON, S.A. ve COHEN, M.J., ed.). Chicago, University of Chicago Press, 415-426.
- GRAHM, L., 1964: Measurement of geoelectric and auxin-induced potentials in coleoptiles with a refined vibrating electrode technique. *Physiol. Plant.* 17, 231-261.
- GRIFFITHS, H.J. ve AUDUS, L.J., 1964: Organelle distribution in the statocyte cells of the root tip of *Vicia faba* in relation to geotropic stimulation. *New Phytol.* 63, 319-333.
- GUNDEL, W., 1933: Chemische und physikalische Vorgänge bei geistischer Induktion. *Jb. Wiss. Bot.* 78, 623-664.
- HABERLANDT, G., 1900: Über daiperception des geotropischen reizes. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* 18, 261-272. (WILKINS, M.B., 1966 tarafından site edildiğine göre).
- HABERLANDT, G., 1928: *Physiol Plant Anatomy*. McMillan and Co. Ltd., 598. (AUDUS, L.J., 1979 tarafından site edildiğine göre).
- HALSTEAD, T.W., 1983: Growth of plants in earth orbit. *Plant Physiol. Suppl.* 72, 64.
- HALSTEAD, T.W. ve DUTCHER, F.R., 1984: Status and prospects. *Annals of Botany*

Suppl. 3, 3-12.

- HALSTEAD, T.W. ve SCOTT, T.K., 1984: Plant Gravitational and Space Research. Printed at the Waverly Press. Baltimore, Maryland. 5-12.
- HARRIS, C.S. ve SALISBURY, F.B., 1983: Plant responses to clinostating and mechanical stress: Growth and flowering responses. Plant Physiol. Suppl. 72, 63.
- HENSEL, W. ve IVERSEN, T.-H., 1980: Ethylene production during clinostat rotation and effect on root geotropism. Z.Pflanzenphysiol. 97, 343-352.
- HENSEL, W. ve SIEVERS, A., 1980: Effects of prolonged omnilateral gravistimulation on the ultrastructure of statocytes and on the graviresponse of root. Planta 150, 338-346.
- HERTEL, R., De La FUENTE, R. ve LEOPOLD, A.C., 1969: Geotropism and lateral transport of auxin in the corn mutant aklomaize. Planta 88, 204-214.
- HERTZ, C.H., 1971: Bioelectric phenomena in graviperception. Gravity and the Organism (GORDON, S.A. ve COHEN, M.J., ed.). Chicago. University of Chicago Press. 151-156.
- HESTNES, A. ve IVERSEN, T.-H., 1978: Movement of cell organelles and the geotropic curvature in roots of Norway spruce (*Picea abies*). Physiol. Plant. 42, 406-414.
- HEYN, A.N.J., 1969: Arch. Biochem. Biophys. 132, 442.
- HEYN, A.N.J., 1970: Dextranase activity in coleoptiles of *Avena*. Science 167, 874.
- HILLMAN, S.K. ve WILKINS, M.B., 1982: Gravity perception in decapped roots of *Zea mays*. Planta 155, 267-271.
- HINCHMAN, R.R., 1972: The ultrastructural morphology and ontogeny of oat coleoptile plastids. Amer.J.Bot. 59, 805-817.
- HINCHMAN, R. ve GORDON, S.A., 1974: Amyloplast size and number in gravity compensated oat seedling. Plant Physiol. 53, 398-401.
- HOSHIZAKI, T., 1982: Effect of cultural condition on the seed to seed growth of *Arabidopsis* and *Cardamomo*: a study of growth rates and reproductive development as affected by test tube seals. The Physiologist 25, 127-128.
- HOSHIZAKI, T., 1983 a: Seed to seed growth of *Arabidopsis* on a clinostat. Plant Physiol. Suppl. 72, 62.
- HOSHIZAKI, T., 1983 b: Clinostat effects on shoot and root of *Arabidopsis*. The Physiologist Suppl. 26, 151-152.
- HOSHIZAKI, T., 1984: *Arabidopsis* seed production limited by CO₂ in simulated space experiment. The Physiologist Suppl. 27, 137-138.
- HOSHIZAKI, T., ADEY, W.R. ve HAMNER, K.C., 1966: Growth responses of barley

- seedling to simulated weightlessness induced by two-axis rotation. *Planta* 69, 218-229.
- HOSHIZAKI, T., BRUCE, B.H. ve HAMNER, K.C., 1964: The interaction of plant hormones and rotation around a horizontal axis on the growth and flowering of *Xanthium pensylvanicum*. *Planta* 61, 178-186.
- HOSHIZAKI, T. ve HAMNER, K.C., 1962: Effect of rotation on flowering response of *Xanthium pensylvanicum*. *Science* 137, 535-536.
- HOWARD, H.F. ve WITHAM, F.H., 1983: Invertase activity and kinetin-stimulated enlargement of detached *Radish* cotyledone. *Plant Physiol.* 74, 304-308.
- HUBER, W., de FEKETE, M.A.R. ve ZIEGLER, H., 1973: Enzyme des Starkeumsatzes in den Wurzelhaubenzellen von *Zea mays* L. *Planta* 112, 343-356.
- HUBER, D.J. ve NEVINS, D.J., 1981: Partial purification of endo- and exo- β -glucanase enzymes from *Zea mays* L. seedlings and their involvement in cell-wall autohydrolysis. *Planta* 151, 206-214.
- HUBER, D.J. ve NEVINS, D.J., 1982: Exoglucanases from *Zea mays* L. seedlings: their role in β -D-glucan hydrolysis and their potential role in extension growth. *Planta* 155, 467-472.
- IVERSEN, T.-H., 1969: Elimination of geotropic responsiveness in roots of cress (*Lepidium sativum*) by removal of statolith starch. *Physiol. Plant.* 22, 1251-1262.
- IVERSEN, T.-H. ve LARSEN, P., 1971: The starch statolith hypothesis and the optimum angle of geotropic stimulation. *Physiol. Plant.* 25, 23-37.
- IVERSEN, T.-H. ve LARSEN, P., 1973: Movement of amyloplast in the statocytes of geotropically stimulated roots. The pre-inversion effect. *Physiol. Plant.* 28, 172-181.
- IVERSEN, T.-H. ve ROMMELHOFF, A., 1978: Starch statolith hypothesis and the interaction of amyloplast and endoplasmic reticulum in root geotropism. *J. Exp. Bot.* 29, 1319-1328.
- IWAMI, S. ve MASUDA, Y., 1973: Hydrogen ion-induced curvature in cucumber hypocotyls. *Plant and Cell Physiol.* 14, 757-762.
- IWAMI, S. ve MASUDA, Y., 1974: Geotropic response of cucumber hypocotyls. *Plant and Cell Physiol.* 15, 121-129.
- JENSEN, W.A., 1962: Botanical Histochemistry. Principles and Practice. Freeman, W.H. and Co., San Francisco and London.
- JUNIPER, B.E., 1976: Geotropism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 385-406.
- JUNIPER, B.E., 1977: Testing the mechanism of gravity sensing in plants. *Life-Sciences Research in Space*. (Burke, W.R. ve GUYENNE, T.D., ed.). Noordwijk. The Netherlands. E.S.A. Scientific and Technical Publication Branch. 203-212.

- JUNIPER,B.E. ve FRENCH,A., 1970: The fine sutructure of the cells that perceive gravity in the root tip of maize. *Planta* 95, 314-329.
- JUNIPER,B.E. ve FRENCH,A., 1973: The distribution and redistribution of endoplasmic reticulum (ER) in geoperceptive cells. *Planta* 109, 211-224.
- KERN,H., 1928: Die Diastaticshe und Peroxydatische Wirksamkeit in der Pflanze nach deren Beeninflussung durch Außenfaktoren. *Z.Botanik* 21, 193-252.
- LANG,J.M.,EISINGER,W.R. ve GREEN,P.B., 1982: Effects of ethylene on the orientation of microtubulesand cellulose microfibrils of pea epicotyl cells with polylamellate cell walls. *Protoplasma* 110, 5-14.
- LABAVITCH,J.M., 1981: Cell wall turnover in plant development. *Ann.Rev. Plant Physiol.* 32, 385-406.
- LARSEN,P., 1953: Influence of gravity on rate of elongation and geotropic and autotropic reactions in roots. *Physiol.Plant.* 6,735-774.
- LARSEN,P., 1962: Geotropism: An introduction. *Encycl.Pl.Physiol.* 17, 34-71.
- LARSEN,P., 1965: Geotropic responses in roots as influenced by their orientation before and after stimulation. *Physiol. Plant.* 18, 747-765.
- LARSEN,P., 1969: The optimum angle of geotropic stimulation and its relation to the starch statolith hypothesis. *Physiol. Plant.* 22, 469-488.
- LARSEN,P., 1971: The suscetion of gravity by higher plants. *Gravity and the Organism* (GORDON,S.A. ve COHEN,M.J., ed.). Chicago. University of Chicago Press. 73-87.
- LEATHER,G.R.,FORRENCE,L.E. ve ABELES,F.B., 1972: Increased ethylene production during clinostat experiments may cause leaf epinasty. *Plant Physiol.* 49, 183-186.
- LOCKHART,J.A., 1960: Intracellular mechanism of growth inhibition by radiant energy. *Plant Physiol.* 35, 129-135.
- LOCKHART,J.A., 1965 a: An analysis of irreversible plant cell elongation. *J.Theor.Biol.* 8, 264-275.
- LOCKHART,J.A., 1965 b: Cell extension. In: *Plant Biochemistry* (BONNER,J. ve VARNER,J.E., ed.). Academic Press, New York ve London. 826-849.
- LOCKHART,J.A.,BRETZ,C. ve KENNER,R., 1967: An analysis cell-wall extension. *Ann. of New York Aca. of Sciences* 144, 19-33.
- LYNE,R.L. ve Ap REES,T., 1971: Invertase and sugar content during differentiation of roots of *Pisum sativum*. *Phytochemistry* 10, 2593-2599.
- LYON,C.J., 1965: Action of gravity on basipetal transport of auxin. *Plant Physiol.* 40, 953-961.
- LYON,C.J., 1967: *Plant Physiol.* 42, 875-880. (LYON,C.J., 1971 b tarafından site edildiğine göre).
- LYON,C.J., 1971 a: Lateral transport of auxin mediated by gravity in the

- absence of special georeceptor tissue. *Plant Physiol.* 48, 642-644.
- LYON, C.J., 1971 b: Growth responses of plants to gravity. *Gravity and the Organism* (GORDON, S.A. ve COHEN, M.J., ed.). Chicago. University of Chicago Press. 427-438.
- MACLACHLAN, G.A., DAVIES, E. ve FAN, D.F., 1968: Induction of cellulase by 3-indoleacetic acid. In: *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances* (WIGHTMAN, F. ve SETTERFIELD, G., ed.). Ottawa. Runge Press. 443-453.
- MASUDA, Y., 1969: Auxin-induced cell expansion in relation to cell wall extensibility. *Plant and Cell Physiol.* 10, 1-9.
- MASUDA, Y., 1979: Auxin-induced changes in noncellulosic polysaccharides of cell walls of monocot coleoptiles and dicot stems. *Plant Growth Substances* (SKOOG, F., ed.). Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York. 79-89.
- MASUDA, Y. ve YAMAMOTO, R., 1970: Effect of auxin on β -1,3-glucanase activity in *Avena* coleoptiles. *Development, Growth ve Differentiation* 11, 287-296.
- MERKYS, A.I., LAURINAVICHYUS, R.S., RUPAYNENE, O.Y. ve SAVICHENE, E.K., 1976: Doklady Botanical Sciences 266, 13-15. (HOSHIZAKI, T., 1982 tarafından site edildiğine göre).
- MÉTRAUX, J.-P., 1982: Changes in cell-wall polysaccharide composition of developing *Nitella* internodes. *Planta* 155, 459-466.
- METZNER, P., 1934: Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei Geotropisch Geizten Keimpflanzen. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* 52, 505-522. (BRIDGES, I.G. ve WILKINS, M.B., 1974 tarafından site edildiğine göre).
- MIGLIACCIO, F. ve RAYLE, D., 1983: Relationship between H^+ efflux, auxin redistribution and shoot gravitropism. *Plant Physiol. Suppl.* 72, 90.
- MORRE, D.J. ve EISINGER, W.R., 1968: Cell wall extensibility: its control by auxin and relationship to cell elongation. In: *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances* (WIGHTMAN, F. ve SETTERFIELD, G., ed.). The Runge Press. 624-646.
- MOORE, T.C., 1979: Auxins. In: *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin. 32-89.
- MOORE, R. ve McCLELEN, C.E., 1983: A morphometric analysis of cellular differentiation in the root cap of *Zea mays*. *Amer. J. Bot.* 70, 611-617.
- MULKEY, T.J. ve EVANS, M.L., 1981: Geotropism in the roots: Evidence for its mediation by acid efflux. *Science* 212, 70-71.
- MULKEY, T.J., KUZMANOFF, K.M. ve EVANS, M.L., 1981: Correlation between proton-efflux patterns and growth patterns during geotropism and phototropism in maize and sunflower. *Planta* 152, 239-241.
- MURRAY, A.K. ve BANDURSKI, R.S., 1975: Correlative studies of cell wall enzymes and growth. *Plant Physiol.* 56, 143-147.

- NAEGELI, W., 1858: Starkekorner. (WILKINS, M.B., 1966 tarafından site edildiğine göre).
- NAQVI, S.M., DEDOLPH, R.R. ve GORDON, S.A., 1965: Auxin transport and geoelectric potential in corn coleoptile section. *Plant Physiol.* 40, 966-968.
- NAQVI, S.M. ve GORDON, S.A., 1966: Auxin transport in *Zea mays* L. coleoptiles. 1. Influence of gravity on the transport of indolacetic acid-2-¹⁴C. *Plant Physiol.* 41, 1113-1118.
- NAVEZ, A.E. ve ROBINSON, T.W., 1933: Geotropic curvatures of *Avena* coleoptiles. *J. Gen. Physiol.*, 16, 133-145.
- NĚMEC, B., 1900: *Ber. Deut. Botan. Ges.*, 18, 241. (WILKINS, M.B., 1966 tarafından site edildiğine göre).
- NELSON, N., 1944: A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 153, 375-380.
- NEVINS, D.J., 1970: Relation of glycosidases to bean hypocotyl growth. *Plant Physiol.* 46, 458-462.
- NEWCOMBE, F.C., 1904: Limitation of the clinostat as an instrument for scientific research. *Science* 20, 376-379. (WABER, J. ve ark., 1975 tarafından site edildiğine göre).
- NISSL, D. ve ZENK, M.H., 1969: Evidence against induction of protein synthesis during auxin-induced initial elongation of *Avena* coleoptiles. *Planta* 89, 323-341.
- NOLL, F., 1892: Über Heterogene Induktion. Leipzig, 42 et seq. (AUDUS, L.J., 1979 tarafından site edildiğine göre).
- NORTHCOTE, D.H. ve PICETT-HEAPS, J.D., 1966: A function of the golgi apparatus in polysaccharide synthesis and transport in the root-cap cells of wheat. *Biochem. J.* 98, 159-167.
- OLSON, A.C., BONNER, J. ve MORRE, J., 1965: Force extension analysis of *Avena* coleoptile cell walls. *Planta* 66, 126-134.
- OPUTA, C.O. ve MAZELIS, M., 1977: Simulated hypogravity and proline incorporation into salt-extractable macromolecules from cell walls. *Phytochemistry* 16, 673-675.
- ORDIN, L. ve BONNER, J., 1957: Effect of galactose on growth and metabolism of *Avena* coleoptile sections. *Plant Physiol.* 32, 212, 215.
- OUITRAKUL, R. ve HERTEL, R., 1969: Effect of gravity and centrifugal acceleration on auxin transport in corn coleoptiles. *Planta* 88, 233-243.
- PALMER, J.H., 1973: Ethylene as a cause of transient petiole epinasty in *Helianthus annuus* during clinostat experiments. *Physiol. Plant.* 28, 188-193.
- PALMER, J.H. ve HALSALL, D.M., 1969: Effect of transverse gravity stimulation, gibberellin and IAA upon polar transport of IAA in the stem of *Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 22, 59-67.
- PENGELLY, W., HALL, P.J., SCHULZE, A. ve BANDURSKI, R.S., 1982: Distribution of

- free and ester indole-3-acetic acid in the cortex and stele of the *Zea mays* mesocotyl. *Plant Physiol.* 69, 1304-1307.
- PERBAL, G., 1971: C.r. Hebd. Acad. Sci. Paris. 273, 789-792.
- PERBAL, G., 1974: Action of statoliths in geotropic response of roots *Lens culunaris* L. (Lentils). *Planta* 116, 153-171.
- PERBAL, G., 1977: Geoperception in lentil roots. In: *Life Sciences Research in Space* (BURKE, W.R. ve GUYENNE, T.D., ed.). Noordwijk. The Netherlands: E.S.A. Scientific and Technical Publication Branch. 217-222.
- PERBAL, G., 1978: The mechanism of geoperception in lentil roots. *J. Exp. Bot.* 29, 631-638.
- PERBAL, G. ve PERBAL, P., 1976: La perception geotropique dans la coiffe des racines de lentille. *Physiol. Plant.* 37, 42-48.
- PERBAL, G. ve RIVIÈRE, S., 1976: Relation entre réaction géotropique et évolution du statenchyme dans la racine d'Asperge. *Physiol. Plant.* 38, 39-47.
- PICKARD, B.G. ve THIMANN, K.V., 1966: Geotropic response of wheat coleoptiles in absence of amyloplast starch. *J. Gen. Physiol.* 49, 1065-1086.
- PIERROT, H., Van SCHADEWIJK, R.R. ve KLIS, F.M., 1982: Wall-bound invertase and other cell wall hydrolases are not correlated with elongation rate in bean hypocotyls (*Phaseolus vulgaris* L.). *Z. Pflanzenphysiol.* 106, 367-370.
- POLLARD, E.C., 1965: *J. Theor Biol.* 8, 113-123.
- POLLARD, E.C., 1971: Physical determinands of receptor mechanism. In: *Gravity and The Organism* (GORDON, S.A. ve COHEN, M., ed.). Chicago. University of Chicago Press. 25-34.
- PRESTON, R.D., 1979: Polysaccharide conformation and cell wall function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 55-78.
- PRESTON, R.D. ve HEPTON, J., 1960: The effect of indoleacetic acid on cell-wall extensibility in *Avena* coleoptiles. *J. Exp. Bot.* 31, 13-27.
- RANSOM, J.S. ve MOORE, R., 1983: Geoperception in primary and lateral roots of *Phaseolus vulgaris*. 1. Structure of columella cells. *Amer. J. Bot.* 70, 1048-1056.
- RAY, P.M., 1962: Cell wall synthesis and cell elongation in oat coleoptile tissue. *Amer. J. Bot.* 49, 928-939.
- RAY, P.M., 1973: Régulation of β -glucan synthetase activity by auxin in pea stem tissue. *Plant Physiol.* 51, 601-614.
- RAY, P.M. ve BAKER, D.B., 1965: The effect of auxin on synthesis of oat coleoptile cell wall constituents. *Plant Physiol.* 40, 353-360.
- RAYLE, D.L., 1973: Auxin-induced hydrogen-ion secretion in *Avena* coleoptiles

- and its implication. *Planta* 114, 63-73.
- RAYLE, D.L. ve CLELAND, R., 1970: Enhancement of wall loosening and elongation by acid solution. *Plant Physiol.* 46, 250-253.
- RIDGE, I., 1973: The control of cell shape and rate of cell expansion by ethylene: effects on microfibril orientation and cell wall extensibility in etiolated peas. *Acta Bot. Néerl.* 22, 144-158.
- RIDGE, I. ve OSBORNE, D.J., 1969: Cell growth and cellulases: Regulation by ethylene and indol-3-acetic acid in shoot of *Pisum sativum*. *Nature* 223, 318-319.
- SACHS, J., 1882: Über Ausschliessung der Geotropischen und Heliotropischen Krümmungen Während des Wachsens. *Arb. Bot. Inst. Würzburg* 2, 209-225. (WABER, J. ve ark., 1975 tarafından site edildiğine göre).
- SALISBURY, F.B. ve WHEELER, R.M., 1981: Interpreting plant responses to clinostatting: Mechanical stresses and ethylene. *Plant Physiol.* 67, 677-685.
- SARGENT, J.A., ATACK, A.V. ve OSBORNE, D.J., 1973: Orientation of cell growth in the etiolated pea stem: Effect of ethylene and auxin on cell wall deposition. *Planta* 109, 185-192.
- SARGENT, J.A., ATACK, A.V. ve OSBORNE, D.J., 1974: Auxin and ethylene control of growth in epidermal cells of *Pisum sativum*: A biphasic response to auxin. *Planta* 115, 213-225.
- SAUNDERS, J.F., REYNOLDS, O.E. ve De SERRES, F.J., 1971: The experiments of bio-satellite 11. Gravity and The Organism (GORDON, S.A. ve COHEN, M.J., ed.). Chicago. University of Chicago Press. 443-450.
- SCHMITZ, H., 1933: Über Wuchstoff und Geotropismus bei Grasern. *Planta* 19, 614-635.
- SHEN-MILLER, J. ve GORDON, S.A., 1967: Gravitational compensation and the Phototropic response of oat coleoptile. *Plant Physiol.* 42, 352-360.
- SHEN-MILLER, J. ve MASUDA, Y., 1973: Kinetics of stress relaxation properties of oat coleoptile cell wall after geotropic stimulation. *Plant Physiol.* 51, 464-467.
- SHEN-MILLER, J. ve MILLER, C., 1972 a: Distribution and activation of the golgi apparatus in geotropism. *Plant Physiol.* 49, 634-669.
- SHEN-MILLER, J. ve MILLER, C., 1972 b: Intracellular distribution of mitochondria after geotropic stimulation of the coleoptile. *Plant Physiol.* 50, 51-54.
- SHEN-MILLER, J., McNITT, R.E. ve WOJCIECHOWSKI, M., 1978: Regions of differential cell elongation and mitosis, and root meristem morphology in different tissues of geotropically stimulated maize root apices. *Plant Physiol.* 61, 7-12.

- SHIMODA, C. ve YANAGISHIMA, N., 1971: Role of cell wall-degrading enzymes in auxin-induced cell expansion in yeast. *Physiol. Plant.* 24, 46-50.
- SHUKLA, R.N., SINGH, S., DAS, N. BAIJAL, M. ve SANWAL, G.G., 1973: Carbohydrate metabolism in *Musa paradisiaca*. *Phytochemistry* 12, 979-985.
- SIEVERS, A. ve SCHMITZ, U., 1973: Dorsiventralität der Statocyten in plagio-geotropen Seintenwurzeln von *Lepidium sativum* L. *Planta* 114, 373-378.
- SIEVERS, A. ve VOLKMAN, D., 1972: Verursacht differentieller Druck der Amyloplasten auf ein komplexes Endomembransystem die Geoperzeption in Wurzeln? *Planta* 102, 160-172.
- SIEVERS, A. ve VOLKMAN, D., 1977: Ultrastructure of gravity-perceiving cells in plant roots. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 199, 525-536.
- SLIWINSKI, J.E. ve SALISBURY, F.B., 1984: Gravitropism in higher plant shoots: 111. cell dimensions during gravitropic bending; perception of gravity. *Plant Physiol.* 76, 1000-1008.
- SOLL, H. ve BOTTLGER, M., 1981: Mechanism of auxin-induced cell wall extension. *Plant Physiol. Suppl.* 67, 127.
- STEVENSON, T.T. ve CLELAND, R.E., 1981: Osmoregulation in the *Avena* coleoptile in relation to auxin and growth. *Plant Physiol.* 67, 749-753.
- TAGAWA, T. ve BONNER, J., 1957: Mechanical properties of the *Avena* coleoptile as related to auxin and to ionic interaction. *Plant Physiol.* 32, 207-212.
- TAIZ, L., RAYLE, D.L. ve EISINGER, W., 1983: Ethylene-induced lateral expansion in etiolated pea stems. *Plant Physiol.* 73, 413-417.
- TANIMOTO, E. ve IGARI, M., 1976: Correlation between β -galactosidase and auxin-induced elongation growth in etiolated pea stems. *Plant and Cell Physiol.* 17, 673-682.
- TANIMOTO, E. ve MASUDA, Y., 1968: Effect of auxin on cell wall degrading enzymes. *Physiol. Plant.* 21, 820-826.
- TERRY, M.E. ve BONNER, B.A., 1980: An examination of centrifugation as a method of extracting an extracellular solution from peas, and its use for the study of indolacetic acid-induced growth. *Plant Physiol.* 66, 321-325.
- TERRY, M.E. ve JONES, R.L., 1981: Soluble cell wall polysaccharides released from pea stems by centrifugation: 1. Effect of auxin. *Plant Physiol.* 68, 531-537.
- TERRY, M.E., MCGRAWN, D. ve JONES, R.L., 1982: Effect of IAA on growth and soluble cell wall polysaccharides centrifuged from pine hypocotyl sections. *Plant Physiol.* 69, 323-326.
- TERRY, M.E., RUBINSTEIN, B. ve JONES, R.L., 1981: Soluble cell wall polysaccharides released from pea stems by centrifugation: 11. Effect of ethy-

- lene. *Plant Physiol.* 68, 538-542.
- THEOLOGIS, A., 1986: Rapid gene regulation by auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37, 407-438.
- THOMAS, J., ROSS, C. W., CHASTIAN, C. J., KOOMANOFF, N., HENDRIX, J. E. ve VOLKENBURGH, E. V., 1981: Cytokinin-induced wall extensibility in excised of radish and cucumber. *Plant Physiol.* 68, 107-110.
- THOMSON, W. W. ve WHATLEY, J. M., 1980: Development of nongreen plastids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 375-394.
- TIBBITTS, T. W. ve HERTZBERG, W. M., 1978: Growth and epinasty of marigold plants maintained from emergence on horizontal clinostat. *Plant Physiol.* 61, 199-203.
- TORREY, J. G., 1976: Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 435-459.
- UBISCH, G. Von., 1928: Betrachtungen und Versuche zur Statolithenhypothese. *Biol. Zentralbl.* 48, 172-190. (LARSEN, P., 1971 tarafından site edildiğine göre).
- VANDERHOEF, L. N., 1979: Auxin-regulated elongation: A summary hypothesis. *Plant Growth Substances* (Skoog, F., ed.). Springer-Verlag. 90-96.
- VANDERHOEF, L. N. ve DUTE, R. R., 1981: Auxin-regulated wall loosening and sustained growth in elongation. *Plant Physiol.* 67, 146-149.
- VANDERHOEF, L. N., STAHL, C., SIEGEL, N. ve ZIEGLER, R., 1973: The inhibition by cytokinin of auxin-promoted elongation in excised soybean hypocotyl. *Physiol. Plant.* 29, 22-27.
- VARNER, T. J. ve ROSS, D. J., 1981: Phytochrome control of maize coleoptile section elongation: The role of cell wall extensibility. *Plant Physiol.* 68, 1024-1026.
- VICTOR, T. S. ve VANDERHOEF, L. N., 1975: Mechanical inhibition of hypocotyl elongation induces radial enlargement: Implication for cytokinin action. *Plant Physiol.* 56, 845-846.
- VOLKMAN, D. ve SIEVERS, A., 1977: Ultrastructural aspects of gravity-perceiving cells in cress roots. *Life Sciences Research in Space* (BURKE, W. R. ve GUYENNE, T. D., ed.). Noordwijk. The Netherlands: E. S. A. Scientific and Technical Publications. 213-216.
- WABER, J., WILLIAMS, B. J., DUBIN, J. ve SIEGEL, S. M., 1975: Changes induced in peroxidase activity under simulated hypo-gravity. *Physiol. Plant.* 34, 18-21.
- WARNER, T. H., 1928: Über den Einfluß der tropistischen Reizung auf Zucker und Sauregehalt von Sprossen. *Jb. Wiss. Bot.* 68, 431-497. (BIRIDGES, I. G. ve WILKINS, M. B., 1974 tarafından site edildiğine göre).

- WENT, F.W. ve THIMANN, K.V., 1937: Phytohormones. Experimental Biology Monographs. New York.
- WESTING, A.H., 1971: A case against statoliths. In: Gravity and The Organism (GORDON, S.A. ve COHEN, M., ed.). Chicago. The University of Chicago Press. 97-107.
- WHITMORE, F.W., 1971: Lignin formation in wheat coleoptile cell walls: A possible limitation of cell growth. Plant Physiol. 48, 596-602.
- WILKINS, M.B., 1966: Geotropism. Ann. Rev. Plant Physiol. 17, 379-408.
- WILKINS, M.B., 1976: Gravity-sensing guidance systems in plants. Science Progress. Oxford. 63, 187-217.
- WILKINS, M.B., 1979: Growth-control mechanism in gravitropism. Encycl. Plant Physiol. New series (HAUPT, W. ve FEINLEIB, M.E., ed.). 7, 601-626.
- WILKINS, M.B. ve WOODCOCK, A.E.R., 1965: Origin of the geoelectric effect in plants. Nature 208, 990-992.
- WILLIAMS, J.M. ve DUFFUS, C.M., 1977: Separation and some properties of large and small amyloplasts throughout development in barley endosperm. Plant Physiol. 59, 189-192.
- WONG, Y.-S. ve MACLACHLAN, G.A., 1980: 1,3- β -D-Glucanases from *Pisum sativum* seedlings. III. Development and distribution of endogenous substrates. Plant Physiol. 65, 222-228.
- WOODCOCK, A.E.R. ve HERTZ, C.H., 1972: The geotropic effect in plant shoots. J. Exp. Bot. 23, 953-957.
- WOODCOCK, A.E.R. ve WILKINS, M.B., 1970: The geoelectric effect in plant shoots: III. Dependence upon auxin concentration gradients and aerobic metabolism. J. Exp. Bot. 21, 985-996.
- WOODCOCK, A.E.R. ve WILKINS, M.B., 1971: The geoelectric effect in plant Shoots: IV. Inter-relationship between growth, auxin concentration and electrical potentials in *Zea coleoptiles*. J. Exp. Bot. 22, 512-525.
- WRIGHT, L.Z. ve RAYLE, D.L., 1982: Inhibition of shoot geotropism by neutral buffers. Plant Physiol. 69, 278-279.
- WRIGHT, L.Z. ve RAYLE, D.L., 1983: Evidence for a relationship between H^+ excretion and auxin in shoot gravitropism. Plant Physiol. 72, 99-104.
- YODA, S. ve ASHIDA, J., 1960: Effect of gibberellin and auxin on the extensibility of the pea stems. Plant and Cell Physiol. 1, 99-105.
- ZIEGLER, H., 1951: Über den Einfluß der tropistischen Reizung auf den Stoffwechsel der gereizten Organe. I. Der Zuckergehalt und die Atmungssintensität geotropisch gereizter Sprosse. Z. Naturforsch 66, 200-206. (BRIDGES, I.G. ve WILKINS, M.B., 1974 tarafından site edilmiştir).

ZOLLIKOFER,C.L., 1918: Untersuchungen zur Statolithentheorie. 1. Teil:
Über das geotropische Verhalten entstarkter Kaimpflanzen und den
Abbau der Stärke in Gramineen-koleoptilen. Beitr. allg. Bot. 1,
399-448. (IVERSEN,T.-H., 1969 tarafından site edildiğine göre).