S. KRZEMIENIEWSKI i F. WEILER

(Zakład Biologiczno-Botaniczny Uniw. J. K. we Lwowie)

WPLYW CZUBKA POCHEWKI KIELKA OWSA NA WYGIĘCIA GEOTROPICZNE KORZENIA ŁUBINU ŻÓŁTEGO

(Über den Einfluss der Koleoptilenspitze von *Avena* auf die geotropische Wurzelkrümmung der gelben Lupine).

(wpłynęło 16.XI. 1936)

Korzenie, o ile pozbawić je czubków, na ogół nie ulegają wygięciom geotropicznym (fot. 2 i 17). Przypadki ich wygięć dodatnich tłumaczy się zbyt krótkim ucięciem czubka, albo regenerowaniem się wierzchołka fizjologicznego. Lecz korzeń, pozbawiony wierzchołka, przez pewien czas rośnie prędzej niż nieuszkodzony (5). Wynika stąd, że wierzchołek korzenia hamuje jego wzrost. Hamowanie wzrostu sprawiają substancje, tworzące się na wierzchołku i schodzące ku podstawie, w korzeniach leżących poziomo — głównie po dolnej stronie. Dlatego po dolnej stronie wzrost jest słabszy i korzeń wykonuje ruch geotropicznie dodatni.

Na ruchy geotropiczne kielków wierzchołki ich wpływają inaczej. Substancje, tworzące się w czubkach pochewek kielków owsa i kukurydzy, wzrost ich pobudzają i stąd ich ujemne wygięcia geotropiczne.

Zdawałoby się więc, że w kielkach i w korzeniach tworzą się substancje wzrostowe zasadniczo różne. Jednakże czubek pochewki kielka kukurydzy, który pobudza wzrost samego kielka, hamuje wzrost korzenia kukurydzy i łubinu niebieskiego (4). Podobnie płytka agarowa z substancją z kielka owsa lub kukurydzy hamuje wzrost korzenia łubinu białego.

(24), a naodwrot, czubek korzenia kukurydzy pobudza wzrost jej kielka (7) lub kielka owsa (9), tak samo, jak czubek korzenia bobu (2). Wobec tego przyjmuje się, że substancje wzrostowe obu organów są jednakowe, tylko ich zachowanie się pod wpływem tych substancji jest odmienne.

Na tych faktach opiera się teoria geotropizmu Chłodnego (6). Jest on następstwem działania hormonów (fitohormonów), czyli substancji wzrostowych, tworzących się na wierzchołkach i przechodzących stąd do dalszych części, w organach poziomo leżących — po ich dolnej stronie. Substancje te pobudzają wzrost kielków, a hamują wzrost korzeni i od tego zależy geotropizm korzeni dodatni, a kielków ujemny. Teoria ta, jak widać, uzależnia geotropiczne ruchy korzeni i kielków od wpływu na ich wzrost substancji w ich wierzchołkach wytwarzanych.

Inny pogląd rozwinął niedawno A. Czaja (11). Według Czai substancje wzrostowe działają jednakowo i na kielki i na korzenie, one ich wzrost pobudzają. Lecz korzenie mają pozostawać pod działaniem nie jednego, ale dwóch przeciwnych prądów tych substancji. Każdy z nich, odwierzchołkowy i dowierzchołkowy, pobudza wzrost korzenia. Oba zaś prądy, spotykając się w korzeniu, wpływ swój nawzajem hamują, w rezultacie w korzeniu, umieszczonym poziomo, następuje osłabienie jego wzrostu po dolnej stronie i stąd jego wygięcie geotropiczne dodatnie¹⁾.

Teoria Czai ma za podstawę wykazane przez Ramshorna (27) rozmieszczenie potencjałów elektrycznych wzdłuż korzenia łubinu. Poza tym Czaja znajduje dla niej poparcie we własnych doświadczeniach, częściowo zaś — trzeba to zaznaczyć — w przypuszczeniach.

W doświadczeniach Czai korzenie grochu, fasoli, łubinu

¹⁾ Po wygotowaniu do druku pracy niniejszej ukazała się praca H. Fiedlera (12), w której autor wykazuje brak podstaw teorii Chłodnego i zupełną bezzasadność teorii Czai. Autor znajduje, że dodatni geotropizm korzeni nie zależy od obecności w nich substancji wzrostowych i że wierzchołek korzenia nie jest miejscem ich tworzenia. Zresztą autor nie zaprzecza istnienia w korzeniach tych substancji, a w korzeniach odciętych nawet stwierdza ich wędrówkę od wierzchołka. Praca H. Fiedlera nie daje powodów do zmian w pracy niniejszej, poświęconej przeważnie rozważaniu zachowania się korzeni łubinu żółtego pod wpływem czubków kielków owsa.

białego i rzeżuchy (*Lepidium*), pozbawione wierzchołków, a pozostawione w łączności z nasieniem, gdy je układał poziomo, w 50% wyginały się geotropicznie ujemnie. Natomiast odcięte od części podliścieniowych (groch i łubin biały) ruchów tych nigdy nie okazywały. Ma to być dowodem istnienia w korzeniach pobudzającego wzrost prądu idącego od kielka ku wierzchołkowi korzenia. Inny analogiczny dowód widzi Czaja w sposobie kiełkowania nasion, traktowanych erytrozyną. Dawniejsze doświadczenia m. in. Boysen-Jensena (3) stwierdzały, że nasiona grochu i bobu, moczone w roztworze erytrozyny, o ile układano je do kiełkowania korzonkami do góry, zrazu wypuszczały korzenie ageotropiczne, czyli nie rosnące w określonym kierunku. Obecnie zaś Czaja znajduje, że takie nasiona nawet, gdy je ułożyć korzonkami poziomo, kiełkując, przeważnie od razu kierują je ku górze, jako geotropicznie ujemne. Ma to wynikać z braku substancji wzrostowych w wierzchołkach korzeni wskutek działania erytrozyny, a obecności ich prądu od kielka. Jak jest istotnie w pierwszej fazie kiełkowania nasion, traktowanych erytrozyną, czy korzenie będą ageotropiczne (Boysen-Jensen), czy geotropicznie ujemne (Czaja), to wymagałoby wyjaśnienia.

Czaja przytacza jeszcze doświadczenie z korzeniami odciętymi od nasion. Na przekrój podstawy korzeni grochu nakłada pastę z *auksinem*, czyli z substancją, otrzymaną z moczu, a działającą, jak substancje wzrostowe roślin i wówczas znajduje u nich silniejsze dodatnie wygięcia geotropiczne. To ma świadczyć o zwiększonym wpływie prądu dowierzchołkowego na prąd odwierzchołkowy, przy czym one wzajem się osłabiając, wywołują silniejsze normalne geotropiczne wygięcie korzeni. Zdaniem Czai ujemne wygięcia winny również okazać się u korzeni, usuniętych spod wpływu substancji kielka, a pozostawionych tylko na działanie substancji wzrostowych, idących od czubka. Jeśli jednak zazwyczaj nie obserwuje się ujemnych wygięć wierzchołków korzeni odciętych od nasion (28, 22), to podług Czai dlatego, że w nich znajdują się jeszcze substancje pochodzące od kielków. Pewniejsze wyniki powinnyby się otrzymać z czubkami korzeni, odciętymi krótko, zdala od kielków i ich wpływu. Lecz u takich czubków również nie obserwowano wygięć ujemnych (9). Czaja sądzi, że dzieje się to skutkiem odtwarzania się u nich pod-

stawy fizjologicznej z nowymi ogniskami substancji wzrostowych, zastępującymi kielki. Są to, jak widać, przypuszczenia na korzyść teorii, doświadczalnie nie sprawdzone.

Mimo to teoria Czai zasługuje na uwagę, lecz naprzód wymagają powtórzenia i sprawdzenia przytoczone na jej poparcie i doświadczenia i przypuszczenia.

Doświadczenia orientacyjne wykonano z nasionami bobu, grochu, kukurydzy, słonecznika, łubinu niebieskiego i żółtego.

Nieoperowane korzenie kielkujących wszystkich tych nasion, będąc w położeniu poziomym, wyginają się normalnie dodatnio (fot. 1). Tak samo się zachowują, gdy im czubki odcinać i przykładać z powrotem (fot. 3). Korzenie, pozbawione 2 mm czubków, zwykle pozostają proste. Czasem tylko u łubinu żółtego, po odcięciu wierzchołków można było widzieć w dalszych częściach korzeni słabe wygięcia ujemne (fot. 2). One nie były ostre, zlokalizowane przy wierzchołku, niemniej odpowiadały ilustracjom Czai i należało się z nimi liczyć. Podobne szeroko łukowate wygięcia obserwowano już dawniej u korzeni, pozbawionych czubków, podczas ich wygięć dodatnich (20).

Łubin żółty, którego operowane korzenie częściej zginały się ujemnie, wybrano do dalszych doświadczeń. Naprzód robiono je z żółtym łubinem zwyczajnym, później wyłącznie z odmianą o czarnych nasionach. Materiału do doświadczeń łaskawie udzielił p. prof. L. Kaznowski z Państw. Inst. Nauk. Gosp. Wiejsk. w Puławach.

Odcięte czubki korzeni łubinu żółtego na podrażnienia geotropiczne zawsze reagują wygięciami dodatnimi. Nigdy nie obserwowano u nich wymaganych przez teorię Czai ujemnych wygięć. Pod tym względem jednakowo zachowywały się czubki krótkie i długie, 3 czy 10 milimetrowe, odcinane od korzeni długich, czy krótkich, 14 czy 30 milimetrowych (fot. 8 i 9). Niekiedy jednak można było zaobserwować nieco wcześniejsze reagowanie czubków odciętych od korzeni dłuższych oraz wcześniejsze reagowanie czubków krótszych niż dłuższych, odcinanych od jednakowych korzeni. Widocznie

dopływ substancji wzrostowych od strony kielka hamuje normalny geotropizm korzeni. Czy w tych doświadczeniach następuje odtwarzanie się fizjologicznej podstawy czubków, trudno rozstrzygać, jednak nie wydaje się to prawdopodobnym, skoro czubki krótkie, 3—4 milimetrowe reagowały w ciągu 1—1³/₄ godziny, a zatem w czasie za krótkim do zregenerowania się podstaw fizjologicznych. Wszystko przemawia raczej za tym, że normalne wygięcia czubków korzeni następują pod działaniem ich własnych substancji wzrostowych, dopływ zaś do nich substancji od kielka, jeżeli istnieje, to nie wzmacnia wygięć normalnych, raczej je hamuje.

Czubki pochewek kielków kukurydzy hamują wzrost korzeni kukurydzy oraz łąbinu niebieskiego i podobnie jak własne czubki korzeni, wywołują ich wygięcia dodatnie (4). Natomiast czubki kielków owsa w doświadczeniach Chłodnego, gdy je nakładano zamiast wierzchołków korzeni kukurydzy, nie wywoływały ich wygięć, chociaż w doświadczeniach innych autorów działały tak, jak czubki kielków kukurydzy. Analogiczne wyniki dały doświadczenia Niels-Nielsena (25) z *Ryzopiną*, substancją wytwarzaną przez *Rhizopus suinus*, którą Kögl wraz z Kostermannsem (21) chemicznie zidentyfikowali z heteroauksyną, czyli kwasem β -indolylooctowym. Substancja ta, zależnie od koncentracji, albo nie wpływa na wzrost korzeni łąbinu białego i bobu, albo go hamuje, co później znalazło potwierdzenie w doświadczeniach Boysen-Jensena (2), oraz ostatnio w doświadczeniach Josta i El. Reiss (18). Wprawdzie ci ostatni obserwują pobudzenie wzrostu korzeni grochu i łąbinu pod działaniem bardzo rozcieńczonej heteroauksyny, lecz jednocześnie stwierdzają, że poprzedza je zahamowanie, które trwa, póki z roztworu heteroauksyna się nie wyczerpie. Nawet w rozcieńczeniu 1:10 miliardów wpływ jej hamujący bywa widoczny. W ogóle zatem, ani pod wpływem kielków owsa, ani pod wpływem heteroauksyny nie stwierdzono przyspieszenia wzrostu korzeni i ustalił się pogląd, że substancje czubków kielków, przeniesione na korzenie, jeśli wywierają na nie wpływ, to taki, jak własne czubki korzeni, to znaczy ich wzrost hamują ¹⁾.

¹⁾ Ostatnio H. Fiedler (12) wykazuje przyspieszenie wzrostu odciętych korzeni kukurydzy pod wpływem bardzo rozcieńczonej Ryzopiny.

Toteż doświadczenia z korzeniami żółtego łubinu były nieoczekiwane. Wszystkie wykazują niezbiecie, że korzenie łubinu żółtego, trzymane poziomo, jeżeli zamiast ich wierzchołków nakładać na nie czubki kielków owsa, niemal stale wyginają się ujemnie, czy będą oddzielone od nasion, czy nie (fot. 5, 10, 11). Obserwowano to w 376 przypadkach na 408, czyli w 92%. Ta reakcja korzeni łubinu żółtego występuje jednako i niezależnie od tego, czy się im ucina 1, czy 2 mm czubków.

Korzenie natomiast innych roślin, jak bobu, słonecznika i kukurydzy pod wpływem czubków owsa nie zmieniają swojego właściwego nastawienia i reagują zgięciami dodatnimi, korzenie łubinu niebieskiego albo się nie zginają albo wyginają się tak samo dodatnio, korzenie grochu przeważnie pozostają proste. (Tabl. I).

TABLICA I.

Wpływ czubków pochewek kielków owsa na wygięcia geotropiczne korzeni. Liczby oznaczają ilość obserwacji, znaki przed liczbami oznaczają kierunek wygięć korzeni.

Korzenie	bobu	grochu	słonecznika	kukurydzy	łubinu żółtego	łubinu niebieskiego
bez 1 mm czubka	+ 19	+ 5 0 46	+ 19	+ 20 0 2	+ 31 0 4	— 87 0 14
bez 2 mm czubka	+ 11	0 63	+ 14 0 1	+ 7	+ 2 0 8	— 289 0 18

Podobnie i skrawki bielma owsa wywołują ujemny geotropizm korzeni łubinu żółtego odciętych od nasion i nieodcinanych (fot. 4 i 12). Zaznaczyć tu należy, iż Chłodny (10) na operowanych korzeniach *Zea* nie obserwował dodatnich wygięć, gdy nakładał na nie skrawki bielma *Avena* lub *Zea*, co tłumaczy większą ilością substancji wzrostowych w bielmie. Nie wchodząc na razie w bliższą analizą zjawiska, na podstawie przytoczonych tu doświadczeń należy stwierdzić, że *substancja wzrostowa czubków kielków owsa działa na korzenie łubinu żół-*

tego tak samo, jak na kielki owsa i ich wzrost przyspiesza, nie hamuje, jakby należało się spodziewać.

Do analizy tego zjawiska poniekąd mogą się przyczynić doświadczenia z nakładaniem czubków kielków owsa i bielma na podstawy korzeni łubinu oddzielonych od nasion. Będąc w położeniu poziomym z nienaruszonymi własnymi czubkami albo nawet z odciętymi i przyłożonymi napowrót, korzenie łubinu żółtego, gdy mają czubki kielków owsa (fot. 14) lub skrawki jego bielma (fot. 15) na podstawie, pozostają proste albo nawet cokolwiek wyginają się ujemnie (fot. 15, 38). Jeśli zaś mają na podstawie czubki korzeni łubinu żółtego (fot. 13), to reagują normalnie dodatnio. (Tabl. II).

TABLICA II.

Wpływ czubków kielków i skrawków bielma owsa oraz czubków korzeni łubinu przyłożonych do podstawy korzeni łubinu żółtego na ich wygięcia geotropiczne.

1. Korzenie z czubkiem nieoperowanym	
a) u podstawy czubki kielków owsa	° 60
b) u podstawy czubki korzeni łubinu	+ 10
2. Korzenie z czubkiem odciętym i przyłożonym na powrót	
a) u podstawy czubki kielków owsa	° 5
b) u podstawy skrawki bielma owsa	° 5

Skoro kielek owsa przyłożony do podstawy poziomego korzenia łubinu utrzymuje jego wierzchołek prosto, to widocznie wywiera wpływ paraliżujący jego działanie. Niewątpliwie dzieje się to wskutek pobudzania wzrostu korzenia po dolnej stronie. *Czubek więc pochewki kielka owsa przyłożony z którejkolwiek strony do korzenia łubinu żółtego zawsze pobudza jego wzrost.*

Doświadczenia te mają jeszcze inne znaczenie. One dowodzą, że jest możliwe przenikanie substancji wzrostowych kielków owsa do korzeni łubinu w dwóch kierunkach. Wynikała taka możliwość z doświadczeń Heidta (15) i Gorter (13), a ostatnio z doświadczeń Czai (11). W doświadczeniach Heidta z odcinkami korzenia gorczyicy (*Sinapis alba*) substancje wzrostowe czubków korzeni hamowały ich wzrost,

niezależnie od tego, z której strony je przykładano. W doświadczeniach Gorter badano przenikanie substancji wzrostowych z jednej płytki agaru do drugiej poprzez wycinki korzeni kukurydzy.

Cholodny (9), podnosząc liczne wątpliwości co do metody doświadczeń Heidta i Gorter, przeciwstawił im własne z wycinkami korzeni kukurydzy, na które nakładał czubki jej kielków. Otrzymał dodatnie wygięcia korzeni tylko wówczas, gdy nakładał na nie czubki kielków od strony wierzchołka. Na tej podstawie wypowiedział się za możliwością prądu substancji wzrostowej w korzeniu tylko w jednym kierunku — od wierzchołka. Tegoż zdania jest również Nagao (23). Odmienne stanowisko zajmował Went (33), który wprowadził przyjmował w korzeniach tylko jeden prąd, lecz idący od kielka ku wierzchołkowi. Ostatnio przyjmuje toż samo Thimann (31). Czaja nie neguje kierunku prądu od wierzchołka korzenia ku jego podstawie, lecz, jak wyżej była o tem mowa, stara się wykazać, że jednocześnie istnieje w korzeniach prąd dowierzchołkowy od strony pasty z *auksinem* przyłożonej do podstawy korzenia. Doświadczenia te robił on z korzeniami grochu i prądowi dowierzchołkowemu przypisuje działanie wzmacniające geotropiczne wygięcie wierzchołka korzenia. Podobna rozbieżność poglądów istnieje również co do kierunku przenikania substancji wzrostowych przez kielki owsa. Went (31), Beyer (1) i Van der Weij (32) wykazali przenikanie substancji wzrostowej przez wycinki pochwów kielków owsa tylko w kierunku podstawy, w doświadczeniach Van der Weij nawet do większej koncentracji. Van Overbeek (26) stwierdził toż samo dla wycinków podliścieniowych części *Raphanus*. Jednak najnowsze badania L. Josta i El. Reiss (18) świadczą, że heteroauksyna może przenikać przez pochewkę kielków owsa i przez nadliścieniowe części łodyżek grochu w obu kierunkach, wywołując wzmożenie ich wzrostu, różnice przytem są tylko ilościowe. Wracając do naszych doświadczeń, nie można ich interpretować inaczej, jak tylko, że są one dowodem, iż substancje czubków pochwów kielków owsa, które pobudzają wzrost korzeni łubinu żółtego, również mogą przenikać do nich którakolwiek stroną, a ich wpływ na wzrost korzenia zawsze zaznacza się jednakowo, lecz inaczej niż substancji idących od czubka ko-

rzenia i wzrost jego hamujących. Zgodne z tem zjawiska można również obserwować na korzeniach łubinu żółtego pozbawionych czubków. Zachowanie się ich, gdy leżą poziomo, w znacznym stopniu zależy od długości odciętych od nich czubków. Gdy są pozbawione 1 mm czubka, wówczas wśród nich, obok takich, które nie ulegają wygięciom geotropicznym, często zdarzają się inne, które zginają się normalnie dodatnio. Widocznie czubki za krótko były ucięte i w korzeniach jeszcze pozostała ich substancja wzrostowa. Analogiczne obserwacje, dotyczące grochu i kukurydzy, podał H. von Gutenberg (14). Zwykle dopiero usunięcie 2 mm czubka pozbawia korzenie zdolności wyginania się dodatniego. Wówczas nawet, jak o tem była mowa, mogą u nich występować wygięcia ujemne (fot. 2), szczególnie, gdy korzenie nie są odzielone od nasion.

Nakładając czubki kielków owsa na przekroje podstawy korzeni łubinu żółtego pozbawionych 1 i 2 mm czubków, otrzymamy, że wśród pierwszych nie będzie już reagujących dodatnio, zaczną natomiast pojawiać się reagujące ujemnie, których ilość wśród korzeni bez 2 mm czubka będzie się zwiększać (fot. 19). Tendencja do ujemnych wygięć korzeni pozbawionych czubków zaznacza się nawet wówczas, gdy na

TABLICA III.

Wpływ czubków kielków owsa i czubków korzeni łubinu nałożonych na podstawy korzeni łubinu żółtego pozbawionych czubków.

Korzenie łubinu żółtego	bez 1 mm czubka	bez 2 mm czubka
Czubek odcięty i przyłożony na powrót; na podstawie nie ma nic	+ 15	+ 17 ° 3
Bez czubków; na podstawie nie ma nic	+ 5 ° 15	° 36
Bez czubków lecz z kielkami owsa u podstawy	— 1 ° 14	— 11 ° 15
Bez czubków ze skrawkiem bielma u podstawy	° 5	— 1 ° 4
Bez czubków z wierzchołkiem korzenia u podstawy	+ 5	+ 10 b. lekko

ich podstawy nakłada się skrawki bielma owsa. Inaczej zachowują się korzenie, gdy na podstawie mają czubki korzeni łubinu. Wówczas albo nie zginają się, albo zaczynają się wyginać normalnie dodatnio (fot. 20). Z tego by wynikało, że jak czubek pochewki kielka owsa, tak samo i czubek korzenia łubinu może wysyłać substancję wzrostową w kierunku jego wierzchołka. Substancja wierzchołka korzenia zachowuje przy tym swoją właściwość hamowania jego wzrostu.

Analogiczne wyniki otrzymuje się nakładając czubki kielków owsa na oba końce wycinków korzeni łubinu. Wycinki korzeni bez 1 mm czubka, utwierdzone poziomo i opatrzone z obu stron czubkami kielków owsa, zwykle utrzymują się prosto, wycinki zaś bez 2 mm czubka często w takich warunkach wyginają się ujemnie (fot. 22). Wyraźniejsze negatywne wygięcia będą wówczas, gdy kielki owsa, przed zdjęciem z nich czubków, jakiś czas trzyma się poziomo, aby substancję wzrostową sprowadzić u nich na jedną stronę, potem zaś czubki pochevek owsa tak nakładać na przekroje korzeni, aby dolna ich strona stykała się z dolną stroną korzeni.

Wszystkie przytoczone doświadczenia z poziomymi korzeniami łubinu znajdują potwierdzenie w zachowaniu się ich, gdy są utwierdzone pionowo, wierzchołkami ku dołowi. Aby wywołać wygięcia korzeni pionowych pod wpływem nakładanych na ich końce czubków kielków owsa, czy czubków korzeni, rzecz jasna, należy czubki umieszczać albo jednostronnie na przekroje korzeni, albo połowy przekrojów korzeni przykrywać miką. Zresztą zawsze dobrze jest naprzód sprowadzać na jedną stronę substancję wzrostową w kielkach i w korzeniach, z których ma się zdejmować czubki.

W związku z doświadczeniami z pionowymi korzeniami łubinu żółtego dokonano pomiarów ich wzrostu w zależności od przykładania do nich czubków kielków owsa. Do tego celu użyto wierzchołków korzeni około 20 mm długości. Poniżej zestawia się przyrosty wyznaczonych 10 milimetrowych odcinków korzeni (pomiędzy 2 a 12 milimetrem) w ciągu 5 godzin.

	Przyrost w mm	Przyrost względny
1. Korzenie niepozabawione czubków	0,9	100
2. Korzenie bez czubków	1,2	134
3. Korzenie jak 1. z czubkiem owsa u podstawy	1,3	149
4. Korzenie jak 2. z czubkiem owsa u podstawy	1,5	166
5. Korzenie z czubkiem owsa zamiast własnego	1,8	194
6. Wycinek z czubkiem owsa na obu końcach	1,9	215

Liczby te świadczą, że w warunkach doświadczenia korzenie łubinu zachowywały się normalnie. One jednocześnie potwierdzają, że czubki owsa pobudzają wzrost korzenia łubinu, nawet gdy je nakładać na podstawę korzenia. Największy przyrost korzeni widać wówczas, gdy czubek kielka owsa znajduje się na przodzie lub z obu stron wycinka korzenia.

Wobec tych danych można już do pewnego stopnia przewidzieć wyniki doświadczeń z jednostronnym nakładaniem czubków pochewek owsa i czubków korzeni na końce wycinków korzeni łubinu żółtego. I rzeczywiście czubki kielka owsa nakładane jednostronnie na którykolwiek koniec wycinka korzenia łubinu umieszczonego pionowo wywołują jego wygięcie ujemne (fot. 24, 25, 27, 28), przy tym nieco słabsze, gdy czubek kielka owsa nakłada się z góry na podstawę korzenia. Z czubkami korzeni będą wygięcia dodatnie (fot. 23, 26, 33, 34). Wrazie nakładania czubków korzeni z góry na podstawy wycinków otrzyma się wygięcia wyraźniejsze niż u korzeni poziomych.

Jeśli na obu końcach wycinków korzeni będą jednostronnie albo same czubki kielków owsa (fot. 29), albo same wierzchołki korzeni łubinu (fot. 36), to wygięcia będą tak samo odpowiednio ujemne albo dodatnie.

Jeśli zaś na jednym końcu wycinka korzenia umieścić czubek kielka owsa, a na drugim po tej samej stronie czubek korzenia, to albo wycinki korzeni pozostaną proste bez wygięć, gdy czubek kielka będzie na podstawie (fot. 31), albo nastąpią wygięcia ujemne, gdy czubek kielka będzie na przodzie (fot. 30).

Wreszcie, jeśli na oba końce wycinka korzeni umieścić już to czubki kielków, już to czubki korzeni, lecz po stronach przeciwnych, to wygięcia nieraz będą zależały od tego, co znajduje się na przednim końcu wycinka. Przy tej kombinacji wygięcia są na ogół słabsze niż przy nakładaniu czubków tylko

na jeden koniec wycinka (fot. 32, 35). W kombinacjach ostatnich spotyka się niekiedy, wprawdzie słabe, lecz wyraźne wygięcia wycinków korzeni w kształcie S. Widać to np. na fot. 32, u korzeni środkowych i na fot. 35 prawie u wszystkich. Wygięcia zrozumiałe, a świadczące o możliwości ich występowania nawet poza strefą wzrostu korzenia.

Widoczną w tych doświadczeniach przewagę wpływu organu znajdującego się na przedniej części wycinka należy tłumaczyć bliskością strefy wzrostu, przewagę zaś wpływu czubka kielka owsa, nawet gdy znajduje się na podstawie wycinka, może dałoby się tłumaczyć większym w nim zasobem substancji wzrostowych.

Obok tych doświadczeń, można przytoczyć jeszcze parę innych. Więc np. jeśli na podstawę odciętego od nasienia korzenia łubinu żółtego nałożyć czubek pochewki owsa i pozostawić korzeń poziomo, to jak już wiadomo, korzeń mimo, że nie pozbawiono go czubka, zginać się nie będzie (fot. 37, 38). Lecz jeśli po paru godzinach usunąć z podstawy czubek kielka, to niebawem wystąpi dodatnie wygięcie wierzchołka korzenia (fot. 39, 40). Jeśli zaś, po usunięciu czubka kielka z podstawy korzenia, nałożyć nowy czubek z przodu zamiast czubka korzenia, to korzeń wygnie się ujemnie.

Albo inne doświadczenie. Jeśli kielki owsa przez pewien czas przed operacją trzymać poziomo, a następnie zdjąć z nich czubki i obracając je dolną stroną do góry, przyłożyć do wierzchołków poziomych korzeni łubinu zamiast ich czubków, to wówczas zrazu może się wygiąć przednia część korzenia ku dołowi, potem zaś część jego dalsza — ku górze. W ten sposób na jednym korzeniu leżącym poziomo udawało się obserwować jednocześnie dodatnie i ujemne wygięcie geotropiczne w miejscach, gdzie w danej chwili skupiały się substancje wzrostowe idące od wierzchołka kielka owsa (fot. 41). Analogiczne doświadczenia wykonano jeszcze w inny sposób. Na wierzchołki korzeni poziomych i niepozbawionych czubków stawiano prostopadle z góry czubki kielków owsa. Korzenie reagowały wygięciem dodatnim prędzej, niż bez czubków kielków owsa. Tu wzmożenie wzrostu korzenia po stronie górnej współdziałało z jego hamowaniem po stronie dolnej pod wpływem czubka korzenia. Gdy w ten sam sposób stawiano czubek kielka owsa na pozbawiony własnego czub-

ka poziomy korzeń łubinu w pobliżu miejsca odcięcia czubka, to korzeń wyginał się również geotropicznie dodatnio, podczas gdy inne korzenie bez nasadzonego czubka kielka owsa wygięć nie okazywały. Podobne doświadczenia robił K. Koch (20) z korzeniami grochu, bobu i kukurydzy, lecz otrzymywał stale tylko wygięcia geotropiczne ujemne. Tak samo w doświadczeniach H. von Guttенberga (14) poziome niepozabawione czubków korzenie grochu i kukurydzy, gdy stawiał na ich końce czubki kielków owsa, również wyginały się słabo ujemnie albo pozostawały proste.

Zestawione tu doświadczenia miały za punkt wyjścia spostrzeżenie, że czubek pochwki kielka owsa nałożony na korzeń łubinu żółtego zamiast jego wierzchołka pobudza jego wzrost i wywołuje wygięcia geotropiczne ujemne. Podczas tych doświadczeń zauważono, zgodnie z wynikami doświadczeń Czai, pewną tendencję korzeni łubinu żółtego do wygięć ujemnych, gdy są pozbawione czubków i nie oddzielone od nasion. Z drugiej strony doświadczenia z krótkimi czubkami korzeni łubinu żółtego przemawiają za ich samodzielną zdolnością do wygięć geotropicznych dodatnich. Impulsy zatem idące z dwóch przeciwnych stron pobudzają korzenie do wygięć w kierunkach przeciwnych. Następuje zmaganie się dwóch prądów o odmiennym działaniu. To widać również w doświadczeniach z korzeniami oddzielonymi od nasion i pozbawionymi czubków, kiedy nałożone na ich podstawę czubki kielków owsa wywołują wygięcia ujemne, do których nie dochodzi, jeśli czubki korzeni są na miejscu. Jeszcze lepiej widać to w doświadczeniach z korzeniami niepozabawionymi czubków, kiedy czubki kielków owsa, nałożone na ich podstawy, zapobiegają normalnym dodatnim wygięciom. Następnie, doświadczenia te wraz z doświadczeniami wykonanymi z pionowymi korzeniami dowodzą, że impulsy czubka korzenia i czubka kielka owsa mogą przechodzić przez korzenie łubinu w obu kierunkach, przy czym wpływ czubka kielków zwykle bywa większy niż czubka korzenia. Dalsze doświadczenia stwierdzają, że substancje wzrostowe czubka kielka owsa skierowane po górnej stronie poziomego korzenia łubinu zrazu posuwają się w nim po tej stronie i stopniowo do-

piero przechodzą ku stronie dolnej. One wykazują również, że wpływ kielka owsa nałożonego na podstawę korzenia łubinu ustaje z chwilą jego usunięcia, korzeń bowiem, po uwolnieniu się od wpływu kielka owsa, wykonywa ruch normalny. Wreszcie ostatnie doświadczenie dowodzi, że substancje wzrostowe z czubka kielka owsa mogą przenikać do korzeni łubinu przez skórę bokiem i wywoływać lokalne przyspieszenie ich wzrostu na długość.

Wobec tych faktów zachowanie się korzeni łubinu żółtego pod działaniem czubka kielka owsa zasługuje na szczególną uwagę. Trudno przypuścić, aby miało się tu do czynienia z wyjątkowymi specjalnymi własnościami *Coleoptile* owsa względem korzeni łubinu żółtego. Może tu decydują duże zasoby substancji wzrostowych w kielkach owsa, zdolne wywoływać negatywne wygięcia korzeni łubinu. Wszak w doświadczeniach Josta i współpracowników (16, 17) udało się, dzięki zastosowaniu siły odśrodkowej, odwrócić reakcję korzeni. Jednak analogicznych wyników przy stosowaniu różnych dawek substancji wzrostowych dotąd nie osiągnano. Nakładanie nawet trzech czubków kielków kukurydzy na nieuszkodzony czubek jej korzenia wciąż tylko hamowało jego wzrost (8). W doświadczeniach Wenta (34) substancja kielków owsa w różnych koncentracjach działała na wzrost kielków tylko pobudzająco. Do takich samych wyników doszedł Niels-Nielsen (25) w doświadczeniach z Ryzopiną. Również Söding (30) stwierdził, że kwas β — indolylooctowy do pewnej granicy koncentracji stale wzmaga wzrost kielków *Cephalaria*. Tak samo ostatnie doświadczenie Josta i Reiss (18) wykazują tylko pobudzający wpływ heteroauksyny na kielki owsa, o ile zbyt silna jej koncentracja nie działa trująco. Zaobserwowanych zaś objawów przyspieszenia wzrostu korzeni pod działaniem b. rozcieńczonej heteroauksyny autorzy ci nie uważają za pewne. Jednakże doświadczenia H. Fiedlera (12) potwierdzają te obserwacje. Autor ten wykazuje, że w b. słabych roztworach różne substancje wzrostowe wzrost korzeni kukurydzy wyraźnie pobudzają. E. Seubert (29) również obserwowała odwracanie się reakcji zależnie od koncentracji substancji pobudzających wzrost z tą tylko różnicą, że ślina i sok z kielków owsa w pewnym rozcieńczeniu wzrost kielków owsa hamowały, natomiast stężone

pobudzały. Przemawiałoby to na korzyść przypuszczenia, że w opisanych tu doświadczeniach kielki owsa działały na korzenie dużym zasobem substancji wzrostowych. Lecz wyniki pracy E. Seubert nie znalazły potwierdzenia; przypuszcza się, że w jej doświadczeniach, oprócz właściwych substancji wzrostowych, działały inne jeszcze ciała (25).

Nie zapuszczając się dalej w przypuszczenia co do czynników działających w kielkach owsa można sądzić, że w opisanych doświadczeniach o zachowaniu się korzeni łubinu decydował bądź co bądź wzajemny ilościowy stosunek substancji wzrostowych kielków owsa i czubków korzeni łubinu. Wyniki doświadczeń z nakładaniem czubków kielków owsa na podstawy korzeni łubinu były zmienne. Jeśli korzenie nie były pozbawione czubków, to nakładane na ich podstawy czubki kielków owsa utrzymywały je prosto poziomo, gdy zaś korzenie były bez czubków, to zdarzało się wygięcie ich ujemne. W obu przypadkach od postawy korzenia działał ten sam bodziec — idący od czubka *Coleoptile* owsa, różne zachowanie się korzenia zależało od zasobów substancji wzrostowych na jego własnym czubku. — Może kielki innego owsa lub kukurydzy nie hamowałyby dodatkich wygięć korzenia łubinu. Może wzajemnym ustosunkowaniem substancji idących od podstawy korzenia i od wierzchołka dałoby się wytłumaczyć w ogóle rozbieżność wyników różnych doświadczeń z korzeniami i kielkami. Lecz wówczas zjawiska geotropizmu korzeni wymagałyby innego oświetlenia.

STRESZCZENIE WYNIKÓW.

Ogólne wyniki doświadczeń z korzeniami łubinu żółtego, zwłaszcza o nasionach czarnych, oraz z czubkami kielków owsa dadzą się streścić jak następuje:

1. Czubki korzeni łubinu żółtego hamują ich wzrost, czubki kielków owsa wzrost ich pobudzają. Dlatego też odcięcie czubka korzenia pociąga za sobą wzmoczenie jego wzrostu. Będzie ono większe, jeśli na wierzchołek korzenia, zamiast jego czubka, nałożyć czubek kielka owsa. Korzeń łubinu leżąc poziomo, o ile jest pozbawiony czubka, zwykle nie zgina się, (fot. 17) niekiedy nawet reaguje wygięciem ujemnym, szczególnie, gdy nie jest zbyt mało ucięty i pozostaje

w łączności z nasieniem (fot. 2). Z czubkiem kielka owsa, zamiast własnego, zawsze reaguje wygięciem ujemnym (fot. 5, 10, 11).

2. Krótko odcięte czubki korzeni na ogół cokolwiek lepiej reagują geotropicznie, niż czubki dłuższe (fot. 8, 9). Stąd możnaby wnosić, że reagowanie czubków korzeni ulega zahamowaniu pod wpływem jego części dalszych, leżących bliżej nasienia.

3. Hamujący wpływ czubków korzeni na ich wzrost można osłabić, albo nawet usunąć, nakładając na podstawę korzeni czubki kielków owsa. Przyłożone do podstawy korzeni poziomych one zapobiegają ich dodatniemu wygięciu (fot. 14, 37, 38), a nawet mogą spowodować wygięcia ujemne, zwłaszcza, gdy korzenie nie mają własnych czubków (fot. 19, 21). Jeśli po pewnym czasie czubki owsa z podstawy korzeni usunąć, wówczas korzenie, pod wpływem własnych czubków wyginają się dodatnio (porównaj fot. 37 z 39 oraz 38 z 40).

4. Czubki kielków owsa, nałożone na oba końce wycinków korzeni łubinu, nie paraliżują swego działania i wówczas wycinki korzeni wyginają się ujemnie, zwłaszcza, gdy czubki kielków owsa są jednostronnie indukowane (fot. 22, 29, 30).

5. Czubki korzeni łubinu, nałożone na oba końce wycinków korzenia, również nie paraliżują swego działania. Wycinek korzenia pod ich wpływem wygina się dodatnio (fot. 36).

6. Wygięcia wycinków korzeni, zostających pod wpływem z jednej strony czubka kielka, a z drugiej — czubka korzenia, będą zależały od przewagi wpływu jednego nad drugim.

Wyników tych nie można zmieścić w ramach teorii Chłodnego, ani w ramach teorii Czai. One wskazują na istnienie w korzeniu, obok prądu substancji wzrostowych, idącego od wierzchołka korzenia i będącego podstawą teorii Chłodnego, również na istnienie prądu idącego od kielka ku wierzchołkowi korzenia. Istnienie w korzeniach dwóch przeciwnych prądów odpowiada wymogom teorii Czai, jednak z zasadniczą różnicą. Według Czai działanie obu tych prądów ma być jednakowe, pobudzające wzrost korzenia, podczas gdy w opisanych tu doświadczeniach jest ono różne: czubek korzenia wzrost jego hamuje, a kielek owsa go pobudza. Kierunek i stopień wygięcia korzenia łubinu żółtego

pod działaniem czubka kielka owsa będzie rezultatem wzajemnego zmagania się dwóch prądów, co do kierunku sobie przeciwnych i w działaniu odmiennych.

OBJAŚNIENIE FOTOGRAFII.

1. Korzenie z nasionami nieoperowane.
2. Korzenie z nasionami bez 1 mm czubka.
3. Korzenie z nasionami, z czubkami odciętymi i nałożonymi na powrót.
4. Korzenie z nasionami i z bielmem owsa zamiast czubków.
5. Korzenie z nasionami i z czubkami kielków owsa zamiast własnych.
6. Korzenie odcięte od nasion.
7. Korzenie z czubkami odciętymi i nałożonymi na powrót.
8. Geotropizm krótkich czubków korzeni.
9. Geotropizm dłuższych czubków korzeni.
10. 11. Oddzielone od nasion korzenie z czubkami kielków owsa zamiast własnych.
12. Korzenie z bielmem owsa zamiast czubków.
13. Korzenie z czubkami korzeni u podstawy.
14. Korzenie z czubkami odciętymi i nałożonymi na powrót oraz z czubkami owsa u podstawy.
15. Korzenie z czubkami odciętymi i nałożonymi na powrót oraz z bielmem owsa u podstawy.
16. Korzenie odcięte od nasion z czubkami.
17. Korzenie pozbawione czubków.
18. Korzenie bez swoich czubków, z czubkami kielków owsa u podstawy.
19. Korzenie bez 3 mm. czubków lecz z czubkami owsa u podstawy.
20. Wycinki korzeni, na podstawach trzech dolnych są czubki korzeni.
21. Wycinki korzeni z czubkami kielków owsa u podstawy.
22. Wycinki korzeni z czubkami kielków owsa na obu końcach.
23. Korzenie pionowe z czubkami przesuniętymi w prawo.
24. Korzenie bez czubków, lecz z czubkami kielków owsa na podstawie po prawej stronie.
25. Korzenie z czubkami kielków owsa zamiast własnych po prawej stronie.
26. Korzenie bez czubków; czubki na podstawie po prawej stronie.
27. Korzenie z czubkami kielków owsa na podstawie po prawej stronie.
28. Korzenie z czubkami kielków owsa zamiast własnych po prawej stronie.
29. Na obu końcach czubki kielków owsa po prawej stronie.
30. Czubki kielków owsa zamiast czubków korzenia po stronie prawej, na podstawie czubki korzeni również po prawej.
31. Czubki korzeni przesunięte w prawo; na podstawie czubki kielków owsa również po prawej stronie.
32. Czubki kielków owsa na obu końcach; na podstawie po prawej, a na wierzchołku po lewej stronie.
33. Korzenie bez czubków, czubki korzeni na podstawie po prawej stronie.
34. Korzenie z czubkami indukowanymi po prawej stronie.
35. Czubki korzeni na obu końcach, lecz po przeciwnych stronach.

36. Czubki korzeni na obu końcach po prawej stronie.
37. 38. Czubki kielków owsa u podstawy korzeni całych.
39. Toż samo, co 37, tylko z podstaw 2 korzeni u dołu usunięto po pewnym czasie czubki kielków owsa.
40. Toż samo, co 38, po usunięciu z podstaw czubków kielków owsa.
41. Korzenie poziome z indukowanymi czubkami kielków owsa po górnej stronie zamiast własnych.

BIBLIOGRAFIA.

1. Beyer A. Zeitschr. f. Bot. 20, 321, 1928.
2. Boysen-Jensen P. Planta 20, 688, 1933.
3. — Planta 22, 404, 1934.
4. Cholodny N. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 42, 356, 1924.
5. — Jahrb. wiss. Bot. 65, 447, 1926.
6. — Biol. Ztrbl. 47, 604, 1927.
7. — Planta 6, 118, 1928; Planta 7, 461, 1929.
8. — Planta 14, 207, 1931.
9. — Planta 21, 517, 1934; Planta 21, 528, 1934.
10. — Planta 23, 305, 1935.
11. Czaja A. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 43, 221, 1935.
12. Fiedler H. Zeit. f. Bot. 30, 414, 1936.
13. Gorter Chr. Diss. Utrecht 1932 (cytowane według autorów).
14. Guttenberg H. Planta 20, 231, 1933.
15. Heidt K. Arch., exp. Zellforsch. 11, 1931.
16. Jost L. u. Stoppel R. Zeit. f. Bot. 4, 206, 1912.
17. Jost L. u. Wissmann H. Zeit. f. Bot. 16, 177, 1924.
18. Jost L. u. Reiss El. Zeit. f. Bot. 30, 335, 1936.
19. Keeble F., Nelson M. G. and Snow R. Proc. Roy. Soc. London 108, 1931.
20. Koch K. Planta 22, 200, 1934.
21. Kögl u. Kostermanns. Hoppe-Seylers. Zeitschr. f. phys. Chemie 218, 1924.
22. Malyshev N. Biol. Ztrbl. 52, 257, 1932.
23. Nagao. Sc. rep. Tohoku Univ. 4 (ser. Biol.) 10, 721, 1936.
24. Navez A. E. Bot. Centr. 24 (166) 272, 1934 (Ref.).
25. Niels-Nielsen. Jahrb. wiss. Bot. 73, 125, 1930.
26. Van Overbeek J. Rec. trav. bot. Néerl. 30, 537, 1933.
27. Ramshorn K. Planta 22, 737, 1934.
28. Robbins W. J. Bot. Gaz. 73, 376, 1922; 74, 59, 1923.
29. Seubert E. Zeit. f. Bot. 17, 49, 1925.
30. Söding H. Jahrb. wiss. Bot. 82, 534, 1936.
31. Thimann. Journ. Gen. Phys. 18, 23, 1934.
32. Van der Weij H. G. Rec. d. trav. bot. Néerl. 29, 379, 1932.
33. Went F. W. Jahrb. wiss. Bot. 76, 1932.
34. — Rec. d. trav. bot. Néerl. 25, 1, 1929.

ZUSAMMENFASSUNG.

Es wurde das Verhalten der Wurzeln von schwarz-samiger gelber Lupine unter dem Einfluss der Avenakoleoptilenspitzen untersucht. Die Versuche wurden in den Jahren 1934—1936 durchgeführt. In dieser kurzen Zusammenfassung sei auf folgende Ergebnisse hingewiesen:

1. Die Wurzelspitzen von *Lupinus luteus* hemmen das Wurzelwachstum dieser Pflanze, die Avenakoleoptilenspitzen beschleunigen dagegen das Wachstum der *Lupinus*—Wurzeln. Hieraus folgt, dass die Dekapitierung beschleunigtes Wachstum der Wurzeln hervorruft. Die Beschleunigung wird erheblicher sein, wenn auf dekapitierte Wurzeln die Avenakoleoptilenspitzen aufgesetzt werden.

Die dekapitierten und in horizontale Lage gesetzten Wurzeln weisen keine geotropische Krümmung auf (Photo 17), bisweilen sogar krümmen sie sich etwas negativ, besonders wenn sie nicht zu kurz dekapitiert und nicht von dem Hypokotyl abgetrennt werden (Photo 2). Die dekapitierten Wurzeln, denen die *Avena*—Koleoptilenspitzen aufgesetzt werden, führen fast immer nur negative Krümmungen aus (Photo 5, 10, 11).

2. Kurze isolierte Wurzelspitzen von *Lupinus luteus* reagieren geotropisch etwas besser als lange (Photo 8, 9). Hieraus könnte man folgern, dass die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzelspitze unter dem Einfluss der entfernten Teile des Organs gehemmt wird.

3. Die hemmende Wirkung der Spitzen der Wurzeln auf das Wachstum derselben kann man durch Aufsetzen von *Avena*—Koleoptilenspitzen auf die basale Querschnittfläche der Wurzeln schwächen oder sogar ganz aufheben. Die auf die basale Querschnittfläche der horizontal gelegten *Lupinus*—Wurzel aufgesetzte *Avena*—Koleoptilenspitze vermag der positiven Krümmung derselben vorzubeugen (Photo 14, 37, 38) und sogar die negative hervorzurufen, zumal wenn die Wurzeln dekapitiert wurden (Photo 19, 21). Nimmt man aber die *Avena*—Koleoptilenspitze nach einiger Zeit von der Wurzelbasis ab, dann krümmen sich die Wurzeln normal unter dem Einfluss der eigenen Spitzen (zu vergleichen Photo 37 mit 39 und 38 mit 40).

4. Sind die *Avena*—Koleoptilenspitzen beiderseits auf die basalen und apikalen Wundflächen der Wurzelabschnitte

von *Lupinus* aufgesetzt, dann heben sie ihre gegenseitige wachstumbeschleunigende Wirkung nicht auf und die Abschnitte krümmen sich negativ (Photo 22, 29).

5. Werden die Wurzelspitzen von *Lupinus* auf die basalen und apikalen Wundflächen der Wurzelabschnitte derselben Pflanze aufgesetzt, so heben sie ihre eigene wachstumhemmende Wirkung nicht auf und die Wurzelabschnitte krümmen sich positiv (Photo 36).

Die Versuchsergebnisse kann man weder in die von Cholodny aufgestellte Theorie der geotropischen Wurzelkrümmung, noch in diejenige von Czaja einfügen. Zwar sprechen die Versuche dafür, dass in den Wurzeln, der Czaja — Theorie gemäss, zwei entgegengesetzte Wuchsstoffströme mitwirken können, doch weisen diese Versuche einen grundsätzlichen Unterschied auf. Nach der Theorie von Czaja sind die gegenseitig strömenden Wuchsstoffe von gleichartiger wachstumbeschleunigender Wirkung, durch die angeführten Versuche wurde aber die hemmende Wirkung der Wurzel — und die beschleunigende Wirkung der Koleoptilenspitze auf das Wurzelwachstum von *Lupinus luteus* festgestellt.

*Aus dem Biologisch-Botanischen Institut
der Universität Lwów (Polen).*