

## (5.) A. Heilbronn: Beiträge zum Epinastie-Problem. I.

An Blättern orthotroper Sproßenden einer Sippe von *Tropaeolum majus*, die im Gewächshaus bei diffusem Licht kultiviert wird, schließen die Blattstiele in ihren oberen beiden Dritteln einen Winkel von  $69 \pm 9,3^\circ$  mit der Horizontalen ein. (Gemessen an 217 Blättern nach 17 sonnenlosen Tagen, November 1921.) Die Blattspreiten sind schwach geneigt, und zwar, falls keine Torsionen vorliegen so, daß die Spitze am stärksten nach abwärts gesenkt ist. Der Neigungswinkel variiert stark mit Tageszeit und Temperatur. Er beträgt an jungen Blättern um die Mittagszeit  $-10 (-170) \pm 5,1^\circ$  bezogen auf die Horizontale (110 Blätter). Die Blätter sind, wie bekannt, außerordentlich phototropisch; die Gleichgewichtslage gegenüber dem Licht wird durch Stielkrümmungen erzielt, welche, je älter das Blatt ist, um so höher am Stiel erfolgen, in dem Maße, wie die Wachstumszone nach oben rückt. Das Wachstum beginnt an der Basis, und die Zone stärksten Wachstums rückt im Verlauf der Stielstreckung akropetal fort; sie hält sich stets ca. 1 cm unter der Stielspitze. Durch Reizung induziertes ungleichseitiges Wachstum pflanzt sich von der meristematischen Zone auch nach unten hin fort. Abgeschnittene Blätter, mit der Schnittfläche in Leitungswasser gestellt, halten sich ausgezeichnet mehrere Wochen lang, und ihre Wachstumsrate entspricht der am Sproß verbliebener Blätter, wenn man dafür sorgt, daß der Stiel nicht mehr als 5–10 mm tief ins Wasser eintaucht. Doch zeigt sich als Folge des Abschneidens bei jungen Blättern mit kleiner Lamina eine Verzögerung, bei älteren mit großer Blattfläche eine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit des Blattstiels. Offenbar sind die noch in Entwicklung begriffenen jungen Blätter teilweise auf Zufuhr von organischem Nährmaterial angewiesen, während ältere Blätter mit voll entwickelter Spreite außer dem zum Stielwachstum notwendigen Material einen Überschuß produzieren, der wegen gehemmter Stoffableitung als Wachstumsreiz wirkt.

Läßt man abgeschnittene geradstielige Blätter am Licht auf einer Wasserfläche schwimmen, so daß die Stiele mehr oder weniger vertikal ins Wasser hängen, so beobachtet man eine auffällige Erscheinung: nach 3 bis 4 Stunden, je nach der Temperatur, beginnen die Stiele sich zu krümmen; die Stielbasis hebt sich und beschreibt

innerhalb 24 Stunden einen vollen Kreisbogen, innerhalb weiterer 24 Stunden schreitet die Krümmung fort, so daß schließlich eine Schleife oder enge Spirale entsteht. Im Dunkeln beginnt die Reaktion in gleicher Weise, führt jedoch nur zu einer halbkreisförmigen Krümmung. Da der Durchmesser dieses Halbkreises oft kleiner ist als der Abstand Blattspitze bis Stielinsertion, und der Krümmungsbogen allmählig in die Stielmitte verlegt wird, während Basis und Spitze relativ gerade bleiben, so legt sich die nun nach oben gerichtete und oft über die Wasserfläche herausragende Stielbasis der Blattspitze so dicht an, daß diese etwas deformiert und bei Seite gedrückt wird. Die Geschwindigkeit dieser Reaktion steigt mit zunehmender Temperatur; das „Halbringstadium“, bei Zimmertemperatur erst in 8—12 Stunden erreicht, wird bei langsamem Anwärmen des Wassers von 18 auf 35° bereits in 1½ Stunden erzielt.

Die Richtung der Stielkrümmung ist bei allen Blättern mit nicht tordierten Stielen die gleiche: es ist die Oberseite des Stiels, welche konvex wird. Die Krümmung ist eine dorsalkonvexe<sup>1)</sup>. Torsionsfreie Stiele auszuwählen, ist nicht bei allen *Tropaeolum*-rassen leicht. Für die meisten Versuche dienten mir Ableger oder Sämtlinge, stammend von einem *Tropaeolum majus coccineum*. Meine Sippe zeichnete sich durch schwachen Anthocyangehalt bestimmter, in genauen Längsreihen angeordneter Stielzellen aus. Die so entstehenden roten Linien verrieten eine Torsion des Stiels sofort durch spirale Verschiebung.

Der rasche Verlauf der Krümmung läßt eine Variationsbewegung vermuten. Allein weder nach einstündiger Plasmolyse in 10 % KNO<sub>3</sub> noch nach Tötung durch siedendes Wasser lösen sich die Stielschlingen. Vergleichende Messungen der Außen- und Innenflanken ergeben bei 5 Stielen eine Verlängerung der Außenflanke bis 125,6 % der Innenflanke. Die Gesamtlänge solcher in Wasser sich krümmender, ursprünglich 4,5 cm langer Blattstiele, betrug nach drei Tagen 5,0—7,1 cm. Es handelt sich demnach um eine Wachstumskrümmung.

Nach der Untersuchung früherer Autoren (PETIT 1887, MAGNUS 1898, BUCHENAU 1902) soll der Querschnitt des *Tropaeolum*-Blattstiels kreisrund sein; wir hätten also physiologische Dorsiventralität bei morphologisch-radiärer Symmetrie. Nach meinen Untersuchungen ist der Blattstielquerschnitt jedoch ebensowenig

---

1) Im folgenden sollen der Einfachheit wegen dorsalkonvexe Krümmungen schlechthin als dorsale, ventralkonvexe als ventrale bezeichnet werden.

radiär wie die Blattfläche kreisrund. Besonders die 8 (seltener 9) Bündel liegen nie streng auf den Diagonalen eines Achtecks; es sind vielmehr die beiden seitlichen von der Mitte nach oben verlagert, wodurch der Raum für die drei oberen Bündel verkleinert, für die drei unteren erweitert wird. Diese und einige leicht übersehbare Unterschiede in der Mächtigkeit des Chlorophyll führenden Rindenparenchyms ermöglichen jederzeit auch an einem Stiel ohne Spreite anatomisch Ober- und Unterseite zu unterscheiden.

Was veranlaßt den Blattstiel zu den beschriebenen dorsal-konvexen Krümmungen. Drei Vermutungen drängen sich auf: Hygronastie, Traumatonastie oder Thigmonastie könnten vorliegen. Die erste Möglichkeit zu prüfen dienten zwei Versuchsserien: Abgeschnittene Blätter wurden in ein mit festem Paraffin überzogenes Drahtnetz eingehängt, so daß die Spreiten dem Netz auflagen, die Stiele frei hingen. Die Drahtgestelle befanden sich in großen Rezipienten, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet waren. Die eine Serie fand am Fenster, die andere in der Dunkelkammer Aufstellung. Nach 24 Stunden waren die Stiele der Lichtblätter unverändert, die der Dunkelblätter sämtlich dorsal gekrümmt. Eine zweite Versuchsserie lieferte das gleiche Ergebnis, nur mit dem Unterschiede, daß auch eines der Lichtblätter, dessen Stiel sich im Schatten des Drahtnetzhalters befunden hatte, schwach dorsale Krümmungen aufwies, wodurch die ohnedies naheliegende Annahme an Wahrscheinlichkeit gewann: das Licht hemmt unter gewissen Bedingungen die Entstehung epinastischer Krümmungen. Obgleich schon unter den geschilderten Kulturbedingungen das Zustandekommen einer hygronastischen Krümmung nicht mehr wahrscheinlich schien, wurden zwei neue Versuchsserien in der Weise ange stellt, daß nunmehr bloß die Blattspreiten in weithalsige mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Erlenmeyerkolben eingeklemmt wurden. Die Stiele ragten frei aus den invers aufgehängten Kolben hervor. Das Ergebnis der Licht- und Dunkelversuche entsprach genau dem der vorigen Serie. Bewegungen, wie sie bei den letzten Versuchen von den Stielen in relativ trockener Luft ausgeführt wurden, können demnach keine hygronastischen sein.

Traumatonastie läge vor, wenn der durch Abschneiden hervorgerufene Verwundungsreiz eine nastische Bewegung hervorrufen würde, die unter anderen Umständen, unterblieben wäre. Nun unterbleibt doch die Stielkrümmung an Blättern, die belichtet im Drahtnetz oder am Erlenmeyerkolben hängen; zudem gibt es, wie weiter unten gezeigt wird, noch andere Methoden, um an abgeschnittenen Blättern die Krümmung zu vereiteln. Andererseits be-

steht die Möglichkeit, dorsalkonvexe Krümmungen auch an Blättern, die am Sprosse verbleiben, zu erzeugen. Somit ist die traumatische Bedingtheit des beschriebenen Phänomens zum wenigsten unwahrscheinlich gemacht. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß auch die von MOLISCH (1916) beschriebenen Blattstielkrümmungen an *Episcia*, *Tydaea*, *Saintpaulia*, *Geranium* etc. eine andere Deutung als die der Traumatonastie zulassen.

Die Blattstiele von *Tropaeolum* sind zwar berührungsempfindlich, doch war die Sensibilität der von mir verwendeten Sippe bei Temperaturen unter 20° eine besonders geringe. Faßt man beim Abschneiden die Blätter an der Spreite, so ist die Gefahr von Berührungskrümmungen praktisch ausgeschlossen. Da ferner, z. B. bei den weiter unten beschriebenen Klinostatenversuchen, gänzlich unberührte Blattstiele Krümmungen ausführen, und da andererseits selbst derb angefaßte Blätter im Drahtnetz oder Erlenmeyerkolben keine Krümmungen ausführen, so sind die beschriebenen Krümmungen auch keine thigmonastischen. Auf die Frage „Thigmonastie oder Thigmotropismus bei *Tropaeolum*“ komme ich an anderer Stelle zurück.

Weshalb am Lichte im Drahtnetz oder Erlenmeyer aufgehängte Blätter keine Stielkrümmung, auf Wasser schwimmende dagegen unter den gleichen Bedingungen stets eine solche ausführen, vermag ich noch nicht sicher zu entscheiden. Vermutlich spielt der Umstand eine Rolle, daß die am Licht weit geöffneten Stomata im ersteren Fall sogar trotz des feuchten Raums so viel Wasser abgeben, daß die für die Krümmung nötige Stielturgescenz nicht voll erreicht wird.

Um für die bereits oben aufgetauchte Frage, ob die beschriebenen Krümmungen notwendige Folgen des Abschneidens der Blätter seien, neue Kriterien zu gewinnen, wurden frisch abgeschnittene Blätter mittels eines durchbohrten Korkstopfens so in Glasröhren, die bis zum Rand mit Wasser gefüllt waren, eingesetzt, daß die Stiele nur  $\frac{1}{2}$  cm tief ins Wasser tauchten. Mit wenig Watte wurden sie in den Korken befestigt. Die Röhren standen vertikal. Bereits nach 4 bis 5 Stunden, deutlich aber am nächsten Tage, zeigten alle so behandelten Blätter im Licht sowohl wie im Dunkeln so starke Dorsalkrümmung, daß die apikalen Stielpartien teilweise die Horizontale nach unten überschritten. Die Blattspreite erfuhr außerdem in ihrem apikalen Teil eine erhebliche Senkung. Hierdurch wird der Winkel, den sie mit der Stielspitze einschließt, stark verkleinert. Diese Blattspreitenreaktion geht am Licht innerhalb einiger Stunden zurück, im Dunkeln restiert eine vertikale

Orientierung der Lamina, eine Erscheinung, die im Zusammenhang mit der Schlafbewegung an anderer Stelle eingehende Darstellung finden soll. Der beschriebene Versuch erweckt den Eindruck, als habe die Loslösung des Blattes aus dem Sproßverband die beschriebene Krümmung veranlaßt; eine scheinbar unbedeutende Variante der Versuchsanstellung beweist jedoch die Unrichtigkeit dieser Vorstellung. Wie schon eingangs erwähnt, stehen die Blattstiele im diffusen Licht wachsender Pflanzen nicht vertikal, sondern schwach geneigt. Wiederholt man den oben geschilderten Versuch in der Weise, daß man den Röhrechen eine Neigung von ca. 70 bis 80° gegen die Horizontale gibt, so bleiben die dorsalkonvexen Krümmungen bei den meisten Blättern aus. Vollständig verhindern lassen sich die Krümmungen, wenn man die Neigung jedes Röhrechens so wählt, daß sie genau identisch ist mit der Neigung, welche das Blatt am Stiel eingenommen hatte. Das Ergebnis dieses Versuchs beweist, daß die Störung der normalen Gleichgewichtslage des Blattstiels auslösende Ursache der dorsalkonvexen Krümmung gewesen ist.

Wie aber kommt diese Gleichgewichtslage zu Stande? Ist sie geotropisch, phototropisch oder durch andere Ursachen bedingt? Nach Analogie mit den Beobachtungsergebnissen von DE VRIES (1872) und KNIPE (1910) war ein Zusammenwirken von Epinastie, Geotropismus und Phototropismus wahrscheinlich. Demnach war zunächst zu untersuchen, wie sich das Blatt gegenüber geotropischer Reizung verhielt. Es wurden deshalb Blätter auf die oben geschilderte Weise in Röhrechen befestigt und im Dunkeln so exponiert, daß die Stiele horizontal lagen, und zwar entsprechend der DE VRIESschen Anordnung eine Serie mit der Dorsalseite und eine Serie mit der Ventralseite des Stieles nach oben. Es zeigt sich, daß die ersteren eine schwache Krümmung nach unten, die letzteren innerhalb 24 Stunden eine so starke Aufkrümmung erfahren, daß die vertikale Lage von der Stielspitze überschritten wird. Es ist also bei horizontaler Exposition die dorsalkonvexe Krümmungstendenz im Dunkeln stärker als die geotropische. Läßt man die dorsal nach unten sich krümmenden Blätter drei Tage in geotropischer Reizlage, so zeigt sich allmählich an der Stielbasis eine schwache geotropische Aufkrümmung, während die Stielspitze ihre durch die Dorsalkrümmung bedingte Richtung nach unten beibehält. Infolgedessen nimmt der Stiel die Form eines schwach gebogenen S an. Die Dunkellage eines Blattstiels ist also bedingt durch dorsale Krümmungstendenz und Geotropismus. Das läßt sich auf noch elegantere Weise an Topfpflanzen zeigen, wenn man

durch geeignete einseitige Beleuchtung dafür gesorgt hat, daß dieselben eine größere Anzahl annähernd wagerecht orientierter Blattstiele besitzen. (14tägige Kultur im Zimmerhintergrund bei abgeblendetem Seiten- und Oberlicht.) Eine solche Pflanze, ins Dunkel verbracht, richtet ihre sämtlichen Blätter in 24—36 Stunden auf. Am schnellsten erfolgt die Aufrichtung an solchen Blattstielen, an welchen dorsale Krümmungstendenz und Geotropismus gleichsinnig wirken. Alle übrigen Blattstiele erleiden eine Torsion, die es schließlich ermöglicht, die gesteigerte Wachstumstendenz der Dorsalseite in den Dienst der geotropischen Aufrichtung zu stellen. Die allerjüngsten Blätter mit ganz unentwickelter Blattspreite, welche stets ventral-konvexe Krümmungen des Stiels und der Spreite aufweisen, sind bei dieser Schilderung nicht berücksichtigt. Das Ergebnis von Klinostatenversuchen bei konstanter Rotation um die horizontale Achse läßt sich nach den beschriebenen Resultaten voraussagen: Gleichgültig, ob abgetrennte Blätter in Rührchen oder Sprosse mit ansitzenden Blättern oder junge Pflanzen mit nur zwei Primärblättern rotiert werden, in allen Fällen entsteht im Licht wie im Dunkeln die dorsale Krümmung. Die Größe der sie bewirkenden Tendenz quantitativ zu bestimmen, ist nur am intermittierenden Klinostaten möglich, der mir leider nicht zur Verfügung stand. Da aber das Verhältnis von dorsaler und geotropischer Krümmungstendenz in den verschiedenen Zonen des Stieles verschieden ist, wie die Versuche bei horizontaler Stielexposition zeigen, so wird sich selbst nach der KNIPEschen Methode nur für je einen Stielabschnitt ein exakter Wert gewinnen lassen.

Läßt man Samen von *Tropaeolum* auf dem um die horizontale Achse rotierenden Klinostaten in Erde keimen, so gelingt es stets der einen oder anderen Keimpflanze, durch Zufall ans Licht zu kommen. Sorgt man dafür, daß die sich entwickelnden Primärblätter nur von vorn in der Richtung der Klinostatenachse Licht bekommen, so erreicht man, daß diese Blattstiele zunächst gut horizontal orientiert sind. Sobald sie aber eine Länge von 4—5 cm erreicht haben, beginnt die dorsale Krümmungstendenz der Stiele sich zu manifestieren und trotz frontaler Beleuchtung setzt Divergenz der Primärblätter ein. Entfernt man nun die seitlichen Blenden oder verbringt man den Klinostaten rotierend in die Dunkelkammer, so entwickelt sich die dorsale Krümmung an einer solchen Pflanze genau so weiter wie an jeder anderen, die ihren Keimungsprozeß in normaler Ruhelage durchgemacht hat. Es kann also hier mit noch größerer Sicherheit als bei den *Tradescantia*-sprossen RAWITSCHERS (1923) festgestellt werden, daß diese Krüm-

mungen von geotropischer Nachwirkung im Sinne LUNDEGARDHS wesensverschieden ist. Bezeichnet man mit dem Begriff der Epinastie mit DE VRIES einfach die Erscheinung, daß die Dorsalseite eines bestimmten Organs eine stärkere Wachstumstendenz als die Ventralseite besitzt, so müssen wir den Blattstiel von *Tropaeolum* auf Grund der bis jetzt geschilderten Versuche zweifellos als epinastisch bezeichnen, wengleich diese Epinastie, wie KNIEP gezeigt hat, auf solche Weise nie rein zum Ausdruck kommen kann. Da aber im Dunkeln keine Stiellage gefunden werden kann, bei welcher die dorsale Krümmung vollständig ausbliebe, so ist es unmöglich, sich vorzustellen, es gäbe in jeder Lage eine Schwerkraftkomponente, welche für das Zustandekommen der Epinastie verantwortlich gemacht werden könnte. Alle bis jetzt geschilderten Krümmungen resultieren also aus negativem Geotropismus und Epinastie. Ist die Epinastie auch kein versteckter Geotropismus, so ist trotzdem über ihre Autonomie noch nichts auszusagen.

Das Verhältnis von Epinastie und Phototropismus ist, wie schon DETMER (1882) gezeigt hat, noch wesentlich komplizierter als das zum Geotropismus. Zwar läßt sich auch hier zeigen, daß phototropische Dorsalkrümmungen stets ausgeführt werden, ventrale jedoch nur bei bestimmter Lichtintensität. Die Schwierigkeit liegt jedoch darin, daß die Epinastie selbst keine Konstante ist, da das Licht, wie auch RAWITSCHER für sein Objekt bestätigt hat, die Stärke der epinastischen Tendenz beeinflusst. Für *Tropaeolum* ergibt sich aber noch eine weitere Schwierigkeit, die darin besteht, daß zwar der geotropische Reiz von dem Blattstiel selbst perzipiert wird, während für die Photoperzeption die Blattspreite von ausschlaggebender Bedeutung ist. Blattstiele ohne Spreite, im Dunkeln horizontal exponiert, krümmen sich entweder senkrecht in die Höhe, wenn Geotropismus und Epinastie in gleichem Sinn angreifen, oder aber es entsteht die schon oben geschilderte S-Krümmung mit abwärts zeigender Spitze bei antagonistischer Wirkung von Geotropismus und Epinastie. Blattstiele ohne Spreiten, in 70° Lage oder bei vertikaler Orientierung einseitig belichtet, krümmen sich aber überhaupt nicht. Es bleibt einstweilen unentschieden, ob die spreitelosen Stiele Lichtreize nicht perzipieren oder ob die phototropische Reaktionsfähigkeit herabgesetzt ist. Versuche, intakte Blätter zu reizen, mit darauf folgender Entfernung der Spreite, zeitigten bis jetzt kein eindeutiges Ergebnis.

Belichtet man in 70° Lage orientierte intakte Blätter einseitig, und zwar zum Teil so, daß die Dorsalseite, zum andern so, daß die Ventralseite des Stieles die beleuchtete ist, so krümmen

sich die ventral beleuchteten stets zum Licht. Hier wirken epinastische Tendenz und Phototropismus in gleichem Sinn. Anders bei einseitiger Beleuchtung der Dorsalseite. Ist hier der Licht-einfall so, daß er den Stiel senkrecht und demzufolge die Blattspreite meist schräg von unten trifft, so erfolgt eine Verstärkung der epinastischen Reaktion, also eine Krümmung vom Lichte weg! Durch Torsionen kann bei mehrtägiger Reizung auch ein solches Blatt schließlich in eine Lage kommen, die ihm positiv phototropische Reaktion gestattet. Wird die Belichtung der Dorsalseite des Stieles jedoch schräg von oben bewerkstelligt, so daß die Lichtstrahlen die Oberseite der Blattspreite treffen und auf den Stiel in spitzem Winkel auffallen, so erfolgt eine phototropische Reaktion entgegen der Epinastie in der Mitte des Stiels, wobei die apikalen Stielpartien ihre epinastische Tendenz noch deutlich erkennen lassen. Die einflußreiche Rolle der Blattoberseite wird aus solchen Versuchen erkennbar, doch sind auch hier weitere quantitative Versuche notwendig.

Versucht man auf Grund der bisher dargestellten Ergebnisse die Ursache der zu Eingang dieser Mitteilung beschriebenen Stielkrümmungen auf Wasser schwimmender Blätter zu erschließen, so gelangt man zu folgendem Ergebnis: Die Spreiten der schwimmenden Blätter, ebenso wie die ins Wasser herabhängenden Blattstiele sind aus ihrer geo- und phototropischen Gleichgewichtslage entfernt und befinden sich deshalb im Zustand fortdauernder Reizung. Um diese Gleichgewichtslage herbeizuführen, beginnt der Stiel eine Krümmung, und, wie in allen oben geschilderten Versuchen, so verläuft auch hier die Krümmung am leichtesten im Sinne der epinastischen Tendenz. Wie in dem bekannten Versuch FR. DARWINS (1899) der mit der Spitze wagerecht fixierte *Sorghum*-Keimling mit dem freien Ende Krümmungen ausführt, so macht es hier der Blattstiel, dessen Spitze durch die schwimmende Spreite in ständiger Reizlage gehalten wird.

Die normale Orientierung des *Tropaeolum*-Blattstiels resultiert aus dem Zusammenwirken von Phototropismus, Geotropismus und Epinastie. Es ist nicht festgestellt, daß der Blattstiel selbst phototropisch perceptionsfähig ist, doch reagiert er unter dem Einfluß von der Blattspreite zugeleiteter Reize positiv phototropisch. Im Laufe der Blattentwicklung, besonders deutlich beim Streckungswachstum der opponierten Primärblattstiele, bringt die Epinastie den Blattstiel notwendig in geotropische Reizlage. Sobald die Reizschwelle überschritten, bewirkt die geotropische Reizung ventrales Ausgleichswachstum. Aus diesem abwechselnden Überwiegen

E HEITZ: Eine einfache Methode des gleichzeitigen Nachweises usw. (41)

bald der geotropischen, bald der epinastischen Tendenz resultieren periodische Hebungen und Senkungen. So entstehen die Nutationen, wie mit den ausführlichen Protokollen an anderer Stelle dargelegt werden soll.

---

#### Literatur zum Epinastieproblem.

- DETMER, W., Über Photoepinastie der Blätter. Bot. Zeitg. 1882.  
KNIEP, H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wissenschaft. Bot. 1910. Dort die gesamte ältere Literatur.  
LUNDEGÅRDH, H., Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Zugleich ein Beitrag zum Epinastieproblem. Lunds Univ. Arsskrift 1918 N. F.  
RAWITSCHER, F., Epinastie und Geotropismus. Zeitschr. f. Bot., Bd. 15, 1923.  
DE VRIES, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1872.  
MOLISCH, H., Über Blattstielkrümmungen infolge von Verwundung. Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 125, 1916.

#### Literatur zur Anatomie des Blattstiels.

- BUCHENAU, FR., Tropaeolaceae. ENGLERS Pflanzenreich IV, 131, 1902.  
MAGNUS, G., Anatomie der Tropaeolaceae. Diss. 1898.  
PETIT, L. Le Pétiole des Dicotyledones au point de vue de l'anatomie comparée . . . . Thèse Paris 1887.  
UHLITZSCH, P. G., Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. Diss. Leipzig 1887.

---

## (6.) E. Heitz: Eine einfache Methode des gleichzeitigen Nachweises von Assimilation und Atmung.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

### 1. Einleitung.

Assimilation und Atmung grüner Pflanzen können durch Feststellung von Sauerstoffproduktion und -verbrauch mit den einfachen Methoden nur getrennt und an verschiedenen Objekten untersucht werden. Von den Experimenten, die beide Prozesse zugleich demonstrieren, sind alle nicht direkt und voraussetzungslos. So ist die vielbenutzte Gasblasenmethode zum Studium der Assimilation allein geeignet. Zu anderen Objekten und zu anderen Methoden muß man greifen, will man in gleich einfacher Weise auch die Atmung untersuchen. Andererseits wird mit der ENGELMANNschen Bakterienmethode zwar die Sauerstoffproduktion und der Sauerstoffverbrauch nachgewiesen, das Auftreten und Verschwinden des Gases selbst aber kann nicht beobachtet, sondern

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Heilbronn Alfred

Artikel/Article: [Beiträge zum Epinastie-Problem. I. 1033-1041](#)