

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 56 (1946)

Artikel: Zur Kenntnis pflanzlicher Abwehrreaktionen : der Einfluss der Temperatur auf das Zustandekommen der gummösen Demarkationszone
Autor: Zogg, Hans
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-39767>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 13.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Zur Kenntnis pflanzlicher Abwehrreaktionen

Der Einfluß der Temperatur auf das Zustandekommen der gummösen Demarkationszone.

Von *Hans Zogg*.

(Aus der Eidg. Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt, Zürich-Oerlikon).

Eingegangen am 26. August 1946.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Infektion und Ausbreitung des Parasiten im Wirt	508
2. Wirkung des Parasiten auf den Wirt	509
3. Gummöse Demarkationsreaktion	510
a) Bau der gummösen Demarkationszone	510
b) Mechanismus und Vorbedingungen hinsichtlich der Bildung der gummösen Demarkationszone	512
c) Wirkung verschiedener Temperaturen auf die Bildung der gummösen Demarkationszone während der Infektion	513
Zusammenfassung	520
Résumé	521
Zitierte Literatur	522

Werden Pflanzen von pflanzlichen Parasiten befallen, so setzen vielfach Abwehrreaktionen ein, die sich entweder gegen den Erreger selbst oder gegen die Stoffwechselprodukte des Parasiten und die nekrogenen Abbauprodukte des von ihm abgetöteten Gewebes oder gegen die Empfindlichkeit des Wirtes gegenüber dem Parasiten richten (G ä u m a n n, 1944 und 1946). Daß gelegentlich solche Reaktionen nur unter bestimmten Bedingungen der Außenwelt ausgelöst werden können, zeigt das hier zu besprechende Beispiel der Blattdürre des Mohns (*Papaver somniferum* L.), welche durch den Ascomyceten *Pyrenophora calvescens* (Fr.) Sacc. mit *Dendryphium penicillatum* (Cda.) Fr. als Nebenfruchtform verursacht wird. Der Parasit ist imstande, während aller möglichen Entwicklungsstadien der Wirtspflanze sämtliche Organe derselben zu schädigen (Z o g g, 1945). Hier interessiert uns lediglich der Befall der Blätter. Als Abwehrreaktion kommt in diesem Beispiel speziell die gummöse Demarkationsreaktion in Frage. Vorgängig der Behandlung des Auftretens der gummösen Demarkationszone, des Mechanismus, der Vor- und Umweltbedingungen hinsichtlich des Zustandekommens der gummösen Demarkationszone soll kurz auf die Infektion und Ausbreitung sowie die Wirkung des Parasiten auf den Wirt für dieses Beispiel eingetreten werden.

1. Infektion und Ausbreitung des Parasiten im Wirt.

Gelangt eine Konidie oder Ascospore der *Pyrenophora calvescens* auf ein Mohnblatt, so keimt diese bei genügend hoher Luftfeuchtigkeit nach einigen Stunden mit einem oder mehreren Keimschläuchen. Diese entwickeln sich auf der Oberfläche der Blattober- oder -unterseite zu septierten, einfachen oder verzweigten Hyphen, so daß das Blatt stellenweise — je nach herrschender Luftfeuchtigkeit — spinnwebartig überzogen wird. Die Hyphenenden beginnen nach kurzer Zeit zu einem Appressorium kopfig anzuschwellen und sich an die Blattoberfläche anzupressen. Ein kurzer, dünner Fortsatz, der vom Appressorium gebildet wird, durchbohrt nach dem *Botrytis-cinerea*-Typus (G ä u m a n n, 1946, Seite 17) die Kutikula an irgendeiner Stelle und wächst zwischen den Pallisadenzellen als normale Hyphe ins Schwammparenchym. Der Pilz umschlingt als rein interzellulärer Parasit hauptsächlich die Zellen des Schwammparenchyms (Abbildung 1), die schon vorher unter dem Einfluß der ausgeschiedenen Toxine des Parasiten wenn nicht ganz ab-

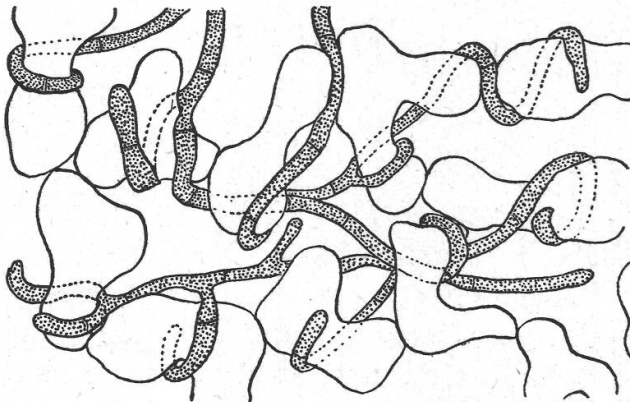


Abbildung 1.
Zellen des Schwammparenchyms,
von Hyphen umschlungen. Ver-
größerung ca. 450mal.

getötet, so doch geschwächt wurden. Haustorien konnten nie beobachtet werden.

Über die Ausbreitung des Parasiten im anfänglich gesunden Wirtsgewebe wurde früher berichtet (Z o g g, 1945). Der Parasit breitet sich im narkotisierten, abgetöteten Blattgewebe ungefähr gleich rasch aus wie in Reinkultur. Dagegen wächst er ungefähr dreimal langsamer in nur geschwächtem Blattgewebe. Im gesunden, während der Infektion jedoch sukzessiv geschwächten Blattgewebe entwickelt sich der Parasit ebenfalls ungefähr dreimal langsamer als auf abgetötetem Blattgewebe oder in Reinkultur. Es scheint, daß die Nahrungsaufnahme dem Parasiten im abgetöteten Gewebe keine Schwierigkeiten bereitet, wohl aber im gesunden Gewebe, was eventuell auf die veränderten Semipermeabilitätsverhältnisse der Plasmagrenzschichten bei toten Zellen zurückgeführt werden könnte.

2. Wirkung des Parasiten auf den Wirt.

Ist die Infektion gelungen, so breitet sich der Parasit bei Temperaturen von z. B. 20—30° C ungehindert im Blattgewebe aus. Der Pilz greift die Zellen nicht direkt an, sondern diese werden durch die von ihm ausgeschiedenen Toxine zuerst geschwächt, vergiftet. Erst jetzt kann der Parasit die für ihn notwendige Nahrung aufnehmen. Die Wirtszellen schrumpfen unter dem direkten Einfluß des Pilzes zusammen und gehen zugrunde. Dies bewirkt, daß bei Temperaturen von 20—22° C, bei welchen der Parasit sich noch nicht mit optimaler Geschwindigkeit

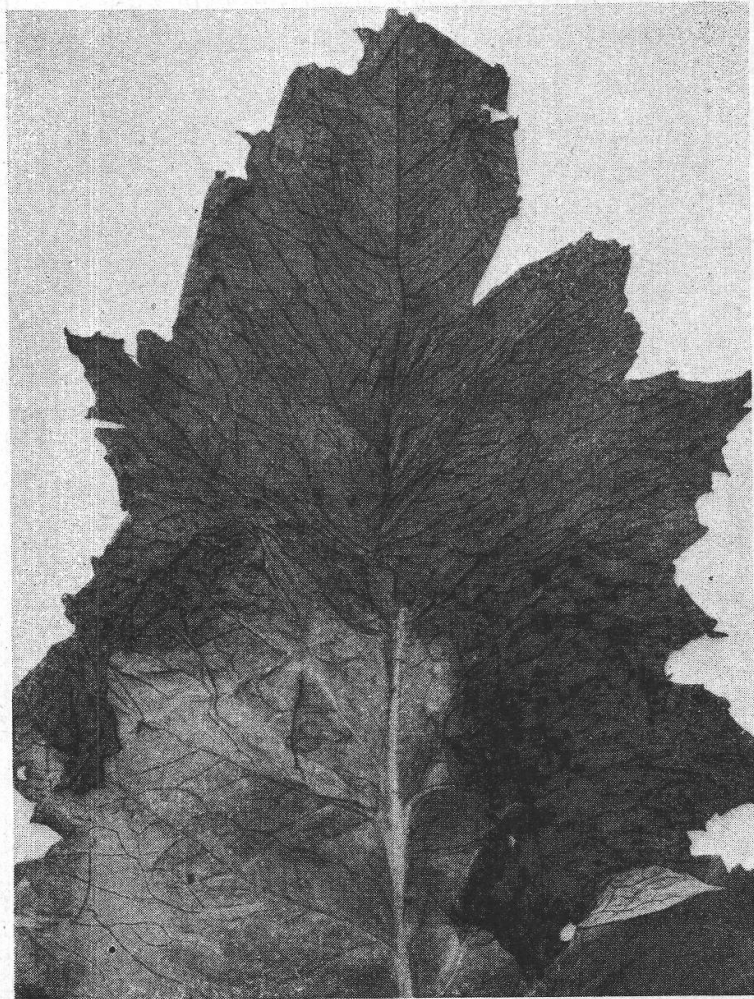


Abbildung 2.

Natürliche Infektion mit Vergiftungssaum. (Entspricht der Zone «VG» in Abb. 7). Aus Zogg, 1945.

ausbreiten kann, um die vom Pilz direkt befallene Zone herum ein verschieden breiter (oft bis mehrere cm breiter) Hof von gelbgrüner, wäßriger Farbe entsteht, in welchem keine Pilzhyphe aufzufinden sind (= Zone «VG» in Abbildung 7; Abbildung 8b). In dieser Zone stehen die Wirtszellen bereits unter dem Einfluß der ausgeschiedenen Toxine und der hinausdiffundierenden Abbauprodukte der direkt zerstörten Zellen. Die Pilzhyphe wachsen nachträglich in diese Zone ein, wodurch sich das vergiftete Zellband immer weiter verschiebt (Abbildung 2).

Bei Temperaturen von 25—28° C z. B. (Optimum der Ausbreitung des Infektionsfleckens) verwischt sich das Bild. Die Wirtszellen werden aus nächster Nähe von den ausgeschiedenen Toxinen des Parasiten vergiftet. Bei diesen Temperaturen fällt somit der Vergiftungshof bei makroskopischer Beobachtung weg und kann auch mikroskopisch kaum mehr nachgewiesen werden (Abbildung 8 c).

3. Gummöse Demarkationsreaktion.

a) Bau der gummösen Demarkationszone.

Die gummöse Demarkationszone, das Produkt der spezifischen Abwehrreaktion des Mohns als Antwort auf den Befall durch *Pyrenophora*

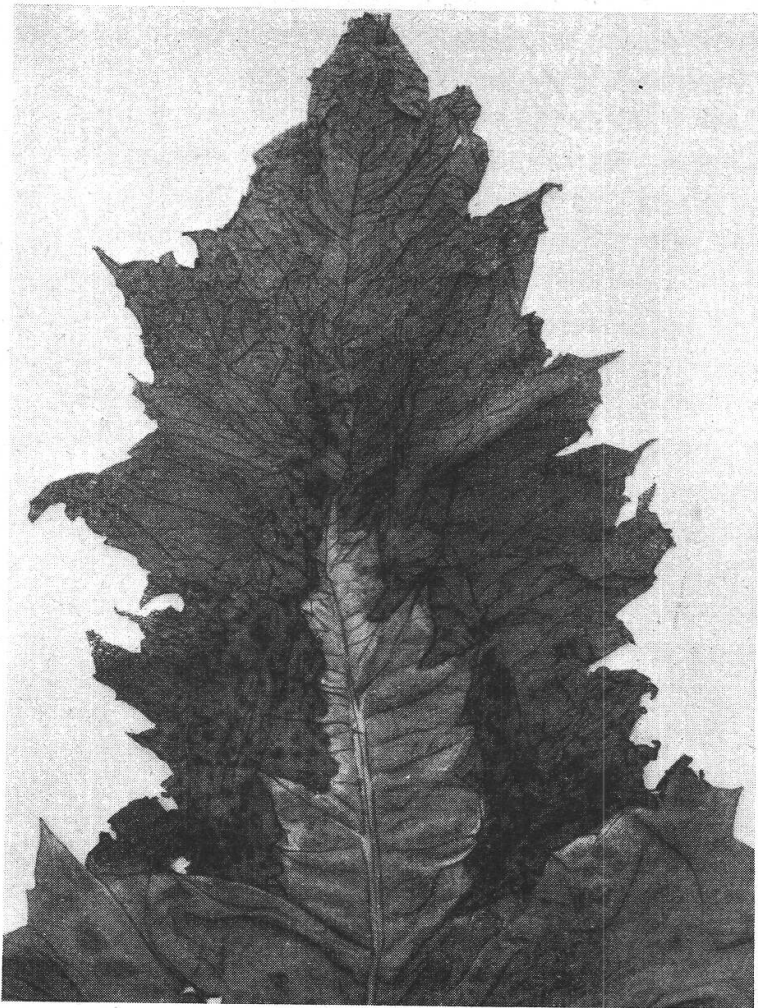


Abbildung 3.
Natürliche Infektion mit
gummöser Demarkations-
zone. Phot. U. Pfenninger.

calvescens kommt, wie es in Abschnitt 3 c gezeigt wird, nur unter bestimmten Außenweltbedingungen zustande. Sie tritt in der Regel als 10—20—30 Zell-Lagen breites, dunkelbraunes Band in Erscheinung (Abbildung 3) und erfaßt hauptsächlich die Zellen der Pallisadenschicht, des Schwammgewebes und des Leitgewebes, die direkt an das befallene

Blattgewebe anschließen. Die Epidermiszellen können hie und da auch an der gummösen Demarkationsreaktion teilhaben. Hin und wieder weisen aber nur einzelne Zellen die Reaktion auf.

Die Wände der an der gummösen Demarkationsreaktion beteiligten Zellen sind gegenüber den gesunden stark verdickt, gequollen ($1-1,7\ \mu$ dick) und mit einer braunrot gefärbten Masse imprägniert, die typisch die Tanninreaktion zeigt. Soweit es sich mit den bekannten Mikroreaktionen feststellen läßt (z. B. Cžapek, 1913; Tunmann, 1931: löslich in wäßriger Chloralhydratlösung, ebenso in Natronlauge, unlöslich in Alkohol über 52 %, löslich in Javellewasser usw.) handelt es sich auch hier um gummiartige Verbindungen ähnlich den phlobaphenartigen Verkernungsstoffen (oxydierende Gerbstoffe) bei Buchen (vgl. Gäumann, 1946, Seite 405 ff.).

Gelegentlich sind die Zellinhalte in gebräunte, kompakte Klumpen verwandelt und zeigen ebenfalls die Tanninreaktion. Oft können auch Teile der von der Reaktion erfaßten Gefäße mit diesen braunroten, gummiartigen Exkretionsprodukten (Frey-Wyßling, 1935) vollständig verstopft sein. Im infizierten Blattgewebe sind die Zellinhalte und der Zellverband desorganisiert. Die Zellinhalte sind geschrumpft und verfärben sich teilweise oder werden vollständig resorbiert. Die einzelnen Zellen kollabieren.

Im günstigen Fall umsäumt die gummöse Demarkationszone das ganze infizierte Gewebe, und zwar ob dieses nur wenige Zellen oder den größten Teil der Blattfläche umfaßt.

Die gummöse Demarkationsreaktion der einzelnen Zellen nimmt an Intensität um so stärker ab, je weiter weg die reagierenden Zellen von den angegriffenen Blattgeweben liegen (Abbildung 4). Die Zellinhalte sind hier erhalten, und nur noch Teile der Zellwände sind gebräunt. Im angrenzenden gesunden Blattgewebe können hie und da in der Nähe der gummösen Demarkationszone noch einzelne isolierte Zellgruppen beobachtet werden, die an der Reaktion teilnehmen und die gummiartigen Zellwandimprägnierungen aufweisen.

Die gummöse Demarkationsreaktion ist die einzige spezifische Reaktion dieses Beispiels. Eine Verkorkung oder Verholzung der Zellwände konnte nie beobachtet werden, ebensowenig ein histogenes Abschlußgewebe, wie es z. B. von der Schrotschußkrankheit der Kirschen her bekannt ist. Es handelt sich in diesem Beispiel um eine rein gummöse Demarkationsreaktion. Im infizierten Blatt wirkt diese, vorausgesetzt daß die Bildung der Zone lückenlos erfolgt, in erster Linie antitoxisch, in zweiter Linie aber auch antiinfektionell. Der Parasit ist jedoch imstande, in feuchter Atmosphäre auf der Blattoberfläche die gummöse Demarkationszone zu überwachsen und das Blatt jenseits der Zone neu zu infizieren.

b) Mechanismus und Vorbedingungen hinsichtlich der Bildung der gummösen Demarkationszone.

Dringt eine Hyphe bei tiefen Temperaturen in das gesunde Blattgewebe ein, so beginnt gleich darauf die Reaktion des Wirtes in der Weise zu laufen, indem um die eingedrungene Hyphe und um die bereits

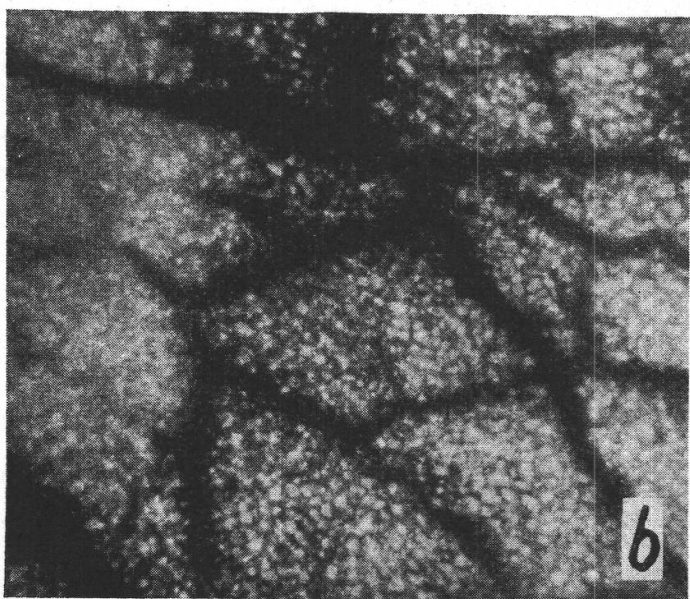
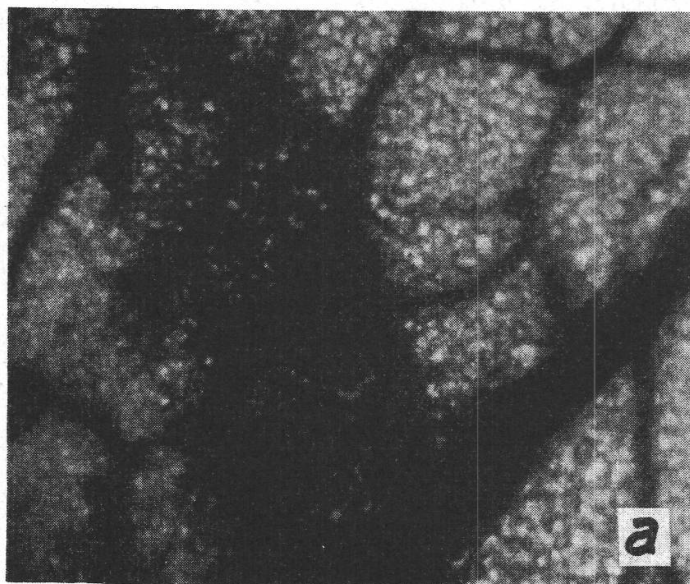


Abbildung 4.

Gummöse Demarkationszone im durchfallenden Licht. Verdickte Zellwände mit Gummiprägnierungen. Links befallenes, rechts gesundes Blattgewebe. a: gut ausgebildete, b: schwach ausgebildete Zone.

Vergr. ca. 55mal.

Phot. Photogr. Institut ETH.

angegriffenen Zellen herum eine mehrere Zelllagen breite gummöse Demarkationszone gebildet wird (Abbildungen 5 und 6). Aus Gründen, wie sie im folgenden Abschnitt über den Einfluß der Umwelttemperaturen auf die Bildung der gummösen Demarkationszone dargelegt werden, kommen für diesen Abschnitt ausschließlich Temperaturen unter 16° C in Frage.

Die Demarkationszone kommt nur im gesunden Blattgewebe zustande. In einem durch irgendwelche Einflüsse stark geschwächten, bereits gelb gewordenen Blattgewebe (Chlorose, Vergiftung, schlechte Ernährung usw.) oder gar in narkotisiertem, abgetötetem Gewebe kann die Reaktion nicht ausgelöst werden.

Die Bildung der gummösen Demarkationszone kann sowohl auf ganzen Blättern als auch auf einzelnen kleinen Blattstücken beobachtet werden. Besonders instruktiv sind Infektionen (bei Temperaturen unter 16° C) auf kleinen, gesunden Blattstücken, wo gezeigt werden kann, daß schon wenige Zellagen breite Gewebestreifen genügen, um die gummöse Demarkationsreaktion aktiv vorzunehmen. Es braucht zur Auslösung dieser Reaktion keinen großangelegten Saftstrom, wie es z. B. bei den Blühhormonen der Fall ist. Streng genommen ist jede gesunde Zelle des Blattgewebes von sich aus befähigt, sich selbst an der Bildung der gummösen Demarkationszone zu beteiligen, sobald der Anreiz hierzu vorhanden ist.

Der Reiz zur Bildung dieser Zone geht einerseits von den Abbauprodukten der irgendwie abgetöteten Zellen des Wirtsgewebes, andererseits von den Toxinen des Parasiten aus. Werden einzelne kleine oder große Gewebekomplexe im gesunden Zellverband z. B. mit absolutem Alkohol abgetötet, so schützt sich die Wirtspflanze mit einer gummösen Demarkationszone gegen die entstehenden Abbauprodukte der lädierten Zellen und schließt damit die toten Gewebepartien gegen die gesunden wirksam ab. Die Demarkationsreaktion erfolgt in den direkt an das tote Gewebe anschließenden Zellen. Der Bau der Zone entspricht dem bereits beschriebenen. Diese umfaßt jedoch nur ein schmales, 2—5 Zellagen breites Band.

Die Toxine ¹ des Pilzes reizen das Gewebe zu stärkerer Reaktion an, als es die Abbauprodukte der zerstörten Zellen tun. Um die Injektionsstellen herum kann die gummöse Demarkationsreaktion je nach der Menge und Konzentration der Pilztoxinelösung in bis zu 1 cm breiten Gewebeteilen beobachtet werden. Bei den Kontrollen dagegen zeigt nur der Wundrand der Einstichstelle die Reaktion.

c) Wirkung verschiedener Temperaturen auf die Bildung der gummösen Demarkationszone während der Infektion.

Es wurde gezeigt, daß verschiedene Voraussetzungen erfüllt sein müssen, um die Bildung einer gummösen Demarkationszone zu gestatten.

¹ Das Pilzmyzel aus einer schwach konzentrierten Nährlösung wurde mit destilliertem Wasser zuerst gewaschen, dann mit Quarzsand zerrieben und einige Stunden mit Äther versetzt, um die Hyphen- und Konidienbruchstücke abzutöten. Der Äther wurde bei Zimmertemperatur vollständig verdunsten gelassen. Die Kontrollen wurden mit sterilem Wasser durchgeführt.

Daß die Reaktion überhaupt eintreten kann, ist auf seiten des Wirtes am Bildungsort gesundes, nicht geschwächtes Blattgewebe notwendig. Auf seiten des Pilzes ist die parasitische Eignung immer vorhanden, soweit als Wirtspflanze *Papaver somniferum* in Betracht kommt. Es bestehen heute keine Anhaltspunkte zur Annahme, daß seine parasitische Eignung prinzipiell irgendwie beeinflußt werden könnte. Demgegenüber steht die Frage, zu wessen Gunsten der Kampf zwischen Parasit und Wirt unter Einfluß verschiedener Temperaturen verläuft.

Die Vitalität des Parasiten richtet sich stark nach der Umwelttemperatur. In diesem Beispiel handelt es sich um einen relativ rasch wachsenden Pilz, der in Reinkultur unter optimalen Bedingungen in zwei Tagen ungefähr 15—20 mm im Durchmesser zunimmt. Die Infektiosität ist von der Temperatur wenig abhängig, vermag der Parasit doch noch bei z. B. 7° C oder 30° C das Blatt zu infizieren. Naturgemäß geht die Infektion und die Ausbreitung des Parasiten im Wirt außerhalb des optimalen Temperaturbereiches immer langsamer vor sich, je weiter weg die herrschenden Temperaturen vom Optimum liegen.

Die Vitalität des Wirtes bezüglich der Fähigkeit der Bildung einer gummösen Demarkationszone variiert in dem uns interessierenden Temperaturbereich von zirka 5° C bis 34° C verglichen mit derjenigen des Parasiten nicht wesentlich, vermag doch der Wirt mittels der gummösen Demarkationszone als Abschlußzone ein irgendwie (zum Beispiel mit absolutem Alkohol) abgetötetes Blattgewebe bei allen Temperaturen zwischen 5° C und 34° C nach fünf bis sieben Tagen aktiv abzuschließen.

Natürliche Infektionen auf dem Felde zeigen, daß nur in bestimmten Fällen eine gummöse Demarkationszone gebildet wird, in anderen Fällen dagegen bleibt die Abwehrreaktion aus (Abbildungen 3 und 2). Im Laufe der Untersuchungen erwies sich die Temperatur als entscheidender Umweltfaktor für die Bildung der gummösen Demarkationszone an sonst gesunden Pflanzen, was an einer Reihe von Versuchen abgeklärt werden konnte.

Über die Ausdehnung des Infektionsfleckens bei verschiedenen konstanten Temperaturen wurde früher berichtet (Zogg, 1945). In der Abbildung 7 sind die Temperaturkurven 2, 4, 6, 8 (das sind Durchmesser der Infektionsflecken nach 2, 4, 6 resp. 8 Tagen) eingezeichnet. Das Optimum für die Ausbreitung des Parasiten im Wirt erstreckt sich von 24° C bis 27° C (Kulmination bei 26° C). Die Minimaltemperatur für die Infektion liegt bei zirka 6° C, die Maximaltemperatur bei zirka 34° C.

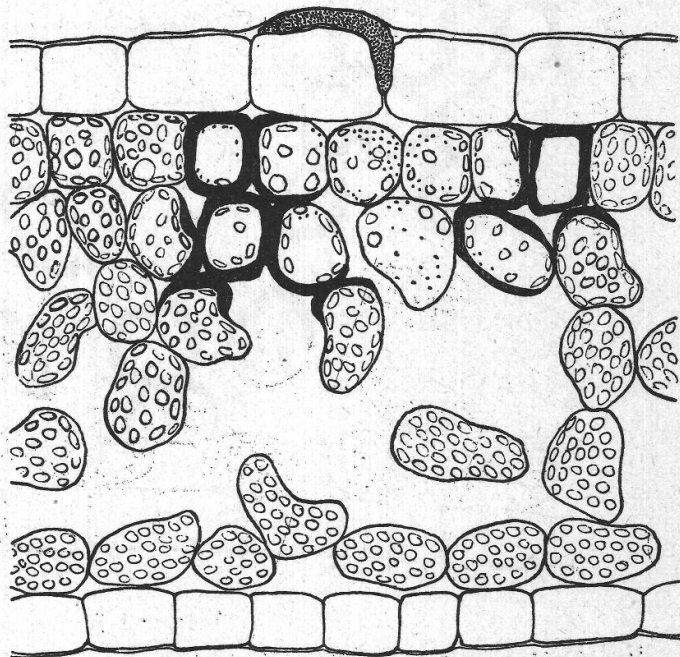
Die aus den Versuchen bei **konstanten Temperaturen** resultierenden Beobachtungen an abgerissenen und in Feuchtschalen bei 100 % relativer Luftfeuchtigkeit gehaltenen jungen und alten Mohnblättern sind, nach steigenden Temperaturen geordnet, folgende :

In der Temperaturzone von **7° C bis 16° C** geht die Infektion und die Ausbreitung des Parasiten im Wirt nur langsam vor sich. Ist eine

Hyphe in das Blatt eingedrungen, so setzt gleichzeitig die Abwehrreaktion des Wirtes ein und bildet nach ungefähr einer Woche eine kleine gummöse Demarkationszone, die die unter dem Einfluß der Pilztoxine und des Parasiten selbst stehenden, vergifteten und angegriffenen Zellkomplexe abkapselt (Abbildungen 5 und 8a). Der Parasit vermag bei diesen für ihn ungünstigen Temperaturen nur langsam zu wachsen, weshalb der Wirt genügend Zeit hat, die Abkapselung nach Verlauf von sechs bis sieben Tagen wirksam zu beenden. Es sind bereits bei diesen für den Pilz tiefen Temperaturen Unterschiede in der Größe des Durchmessers des Einwirkungsbereiches der Pilztoxine zu konstatieren. Bei 12° C zum Beispiel wird ein Gewebekomplex von einigen wenigen Zellen

Abbildung 5.

Blattquerschnitt mit Infektionsstelle bei 12° C. Eingedrungene Hyphe; darum herum bereits vergiftete Zellen. Angrenzend gummöse Demarkationsreaktion; die Zellwände sind verdickt. Vergr. ca. 350-mal. Weitere Erklärungen im Text.



bereits von der gummösen Demarkationszone abgekapselt (Abbildung 5); bei 16° C umfaßt dieser Komplex bereits 50 und mehr Zellen und dehnt sich beinahe auf den ganzen Blattquerschnitt aus (Abbildung 6). Wir haben es hier mit der gleichen hyperergischen Reaktion zu tun, wie sie an krebsfesten Kartoffelsorten, bei Getreiderosten, Astvernarbungen usw. auftreten (G ä u m a n n, 1946).

Im Temperaturbereich von 17° C bis 21° C gehen die Infektion selbst und die Ausbreitung des Infektionsfleckens immer schneller vor sich. Diese Temperaturen erlauben dem Parasiten eine zunehmende Tätigkeit; seine Vitalität und damit sein Stoffwechsel werden gesteigert. Dies bedingt einen stetigen und größeren Anfall von erstens direkt zerstörten Zellen und damit von giftigen Abbauprodukten und zweitens von Pilztoxinen, die in das angrenzende Gewebe hinausdiffundieren. Dadurch

wird das als spezielle Kampfzone anzusehende, direkt an die befallenen Zellverbände angrenzende Blattgewebe fortschreitend geschwächt, so daß in diesem vergifteten Saum (= Zone « VG » in Abbildung 7) wegen seines sukzessiven Fortschreitens keine Reaktion mehr ausgelöst werden kann. Der Parasit wächst in diesem Temperaturbereich jedoch langsamer, als die Diffusion der Toxine und Abbauprodukte vor sich geht, weshalb um den eigentlichen, vom Pilz befallenen Infektionsfleck herum der breite Saum von wäßrig-grüner bis gelber Farbe entsteht, in welchen der Pilz nachträglich einwandert (Abbildungen 2 und 8 b).

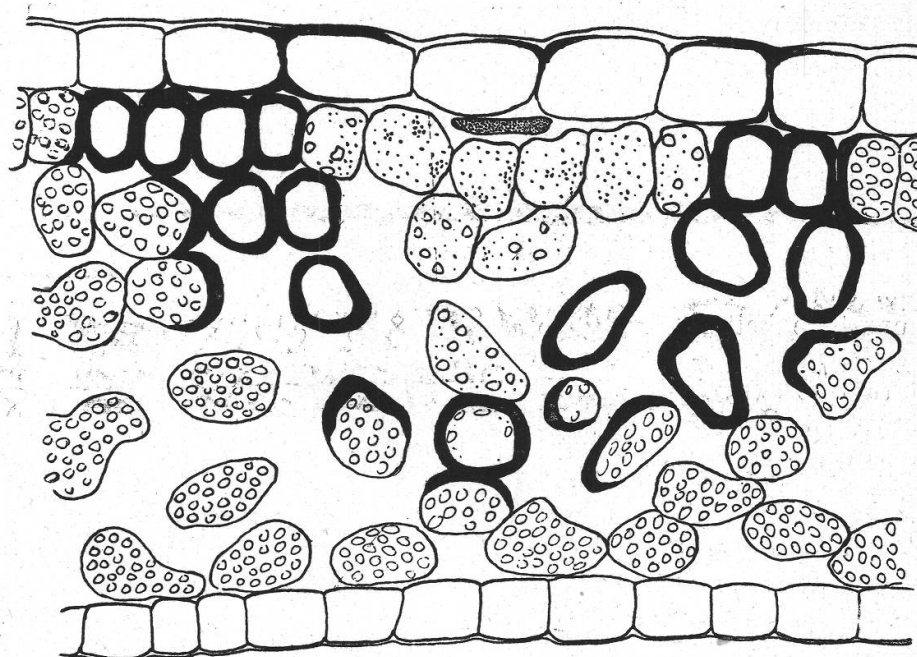


Abbildung 6.

Blattquerschnitt mit Infektionsstelle bei 16° C. Direkt unter der Epidermis eine eingedrungene Hyphe; darum herum ein Hof vergifteter Zellen. Die gummöse Demarkationszone (Zellen mit verdickten, dunkelbraunen Zellwänden) umsäumt den vergifteten Zellkomplex. Vergr. ca. 350mal. Weitere Erklärungen im Text.

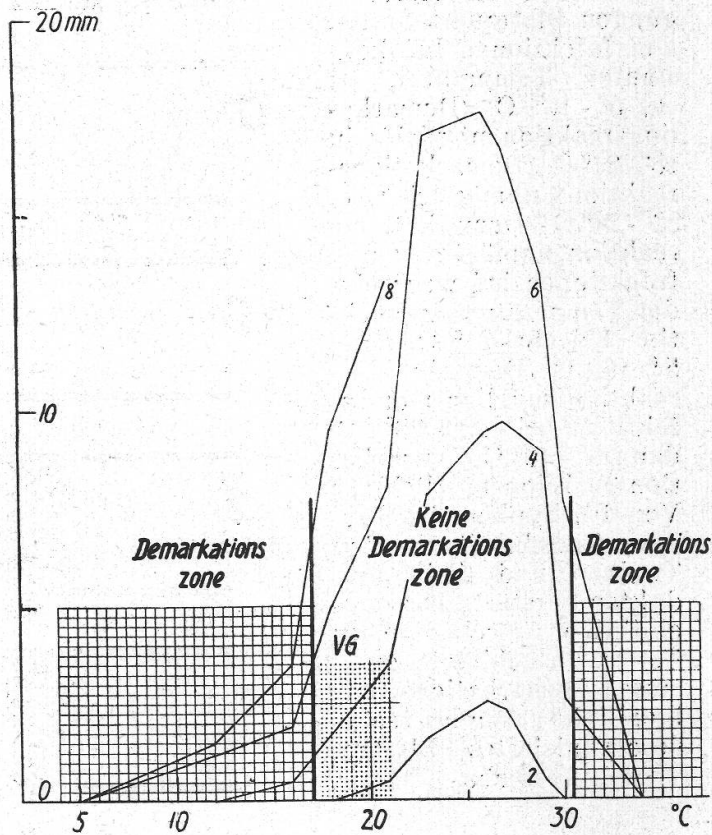
Bei den Temperaturen von **22° C bis 29° C** breitet sich der Parasit im Blatt rascher aus als die Toxine und Abbauprodukte auf dem Diffusionswege. Es kann bei diesen Optimaltemperaturen kein Vergiftungssaum beobachtet werden. Die Pilzhyphe durchwuchern das Blattgewebe derart rasch, daß der Wirt vom Parasiten buchstäblich überrannt wird und keine Zeit mehr findet, auf den Befall zu reagieren. Die Toxine des Pilzes werden von diesem aktiv vorgetragen (Abbildung 8 c). Deshalb: Schlagartiges Auftreten der Blattdürre bei warmer Witterung. Hin und wieder können in den befallenen Gewebeteilen einzelne Zellen oder Zellkomplexe mit verdickten Zellwänden beobachtet werden. Es handelt sich

hier um nichts anderes als um vom Pilz überrannte Zellen, die bereits die gummöse Demarkationsreaktion eingeleitet hatten.

Die Vitalität des Parasiten fällt bei den Temperaturen von **30° C bis 34° C** rasch auf den Nullpunkt zurück. Versuchstechnisch bieten sich Schwierigkeiten, da die abgerissenen Mohnblätter stark unter den hohen Temperaturen leiden, so daß eine einwandfreie Beobachtung nicht möglich ist. In den folgenden Versuchen über die Reaktion der Wirtspflanze bei wechselnder Temperatur konnte jedoch festgestellt werden, daß im erwähnten Temperaturbereich, wo der Pilz durch die für ihn zu hohe und deshalb ungünstige Temperatur im Wachstum gehemmt wird, die Pflanze

Abbildung 7.

Abhängigkeit der gummösen Demarkationsreaktion von der Umwelttemperatur. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Durchmesser der Infektionsflecken in mm. Kurven 2, 4, 6, 8: Durchmesser nach 2, 4, 6 resp. 8 Tagen. «VG»: Vergifteter Saum. Weitere Erklärungen im Text.



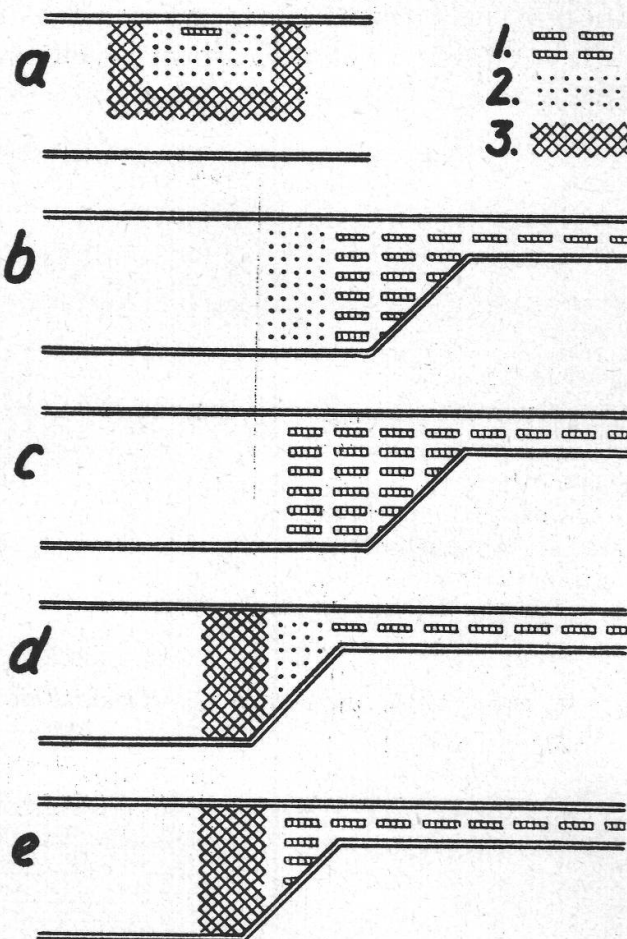
wiederum Zeit findet, auf den Befall mittels einer gummösen Demarkationszone zu reagieren.

In einer zweiten Versuchsserie wurden Topfpflanzen zuerst unter den für den Pilz optimalen Temperaturansprüchen infiziert und so lange bei diesen Temperaturen belassen, bis die Infektionsflecke einen zirka 10—20 mm großen Durchmesser erreichten. Dann kamen die infizierten Pflanzen zu Temperaturen von 5° C, 16° C, 20° C und 25° C mit zirka 60—80 % relativer Luftfeuchtigkeit. Die Resultate der Infektionsversuche bei **wechselnder Temperatur** sind denjenigen bei konstanter Temperatur im Prinzip gleich.

Bei Temperaturen von 5° C bis 16° C entsteht nach ungefähr einer Woche direkt um den Infektionsfleck herum die gummöse Demarkationszone als 10—20—30 Zelllagen breites Band. Durch die für den Parasiten ungünstigen Temperaturen wird sein Wachstum stark gehemmt und damit der Wirtspflanze die zur Reaktion notwendige Zeit geboten (Abbildung 8 e).

Schematische Darstellung der Infektions- und Reaktionsstypen bei *Pyrenophora calvescens* (Fr.) Sacc. auf *Papaver somniferum* L. unter verschiedenen Außenweltbedingungen. Blattquerschnitte. a-c: Infektionen bei konstanter Temperatur. a: ca. 5° - 16° C (Demarkationsreaktion möglich); b: 18° - 21° C (Demarkationsreaktion unmöglich); c: 22° - 28° C (Demarkationsreaktion unmöglich); d-e: Infektionen bei wechselnder Temperatur. d: Infektion bei 18° - 21° C, dann 5° - 16° C (Demarkationsreaktion möglich); e: Infektion bei 22° - 28° C, dann 5° - 16° C (Demarkationsreaktion möglich). 1: Von Pilzhypen durchzogene Gewebeteile. 2: Von Toxinen und Abbauprodukten zerstörte oder beeinflusste Gewebeteile. 3: Fertig ausgebildete gummöse Demarkationszone. b-e: Links gesundes, rechts desorganisiertes Blattgewebe.

Abbildung 8.



Bei 20° C bildet sich um den Infektionsfleck herum ein Saum vergifteten Gewebes, der der Wirtspflanze infolge der lokalen, jedoch stetig fortschreitenden Schwächung des angrenzenden Zellverbandes die Möglichkeit der Reaktion entzieht, weshalb die gummöse Demarkationszone ausbleibt. Das weitere Wachstum des Pilzes wird etwas gehemmt, doch hat der Wirt bei dieser Temperatur bereits keine Zeit mehr, auf den Befall wirksam zu reagieren (Abbildung 8 b).

Der Parasit wächst dagegen bei 25° C ungehindert weiter und überschwemmt die Wirtspflanze (Abbildung 8 c).

Aus technischen Gründen mußten die bei 25° C infizierten Pflanzen im Freien an der Sonne gehalten werden, um die Einwirkung höherer

Temperaturen studieren zu können. Die Tagestemperaturen am Schatten stiegen während der Beobachtungszeit auf zirka 30° C und sanken nachts auf zirka 18 bis 20° C. Leider wurde es unterlassen, die Einstrahlungsintensität und Oberflächentemperaturen zu messen. Nach drei bis vier Tagen trat in diesen Versuchen die Reaktionszone auf (Abbildung 8 e).

Aus den gleichen Gründen konnte nicht festgestellt werden, ob auf dem absteigenden Ast der Temperaturkurve auch eine Vergiftungszone auftreten kann. Die Annahme, daß die Bedingungen für das Zustandekommen der Demarkationszone im absteigenden Ast der Temperaturkurve im Prinzip auf gleichen Grundsätzen beruhen wie diejenigen im aufsteigenden Ast, dürfte wohl kaum als von der Wirklichkeit weit entfernt stehend betrachtet werden, zumal bei höheren Temperaturen die Reaktion ebenfalls auftritt.

In einer dritten Versuchsserie wurden Pflanzen bei zirka 20° C infiziert. Nachdem sich ausgeprägte Vergiftungszonen gebildet hatten, wurden die Pflanzen bei 5° C gehalten. Auch hier wurden nach Ablauf von sechs bis sieben Tagen gummöse Demarkationszonen angelegt. Sie schließen am Rande der Vergiftungszone den Infektionsherd und das vergiftete Blattgewebe gegen das gesunde Blattgewebe hin ab (Abbildung 8 d).

Aus allen diesen Versuchen geht hervor, daß die auf seiten des Wirtes vorhandene Fähigkeit zur hyperergischen Reaktion (gummöse Demarkation) innerhalb des Temperaturbereiches von 5° C bis über 30° C stets vorhanden ist, daß aber die Auslösung dieser Reaktion stark von den Umwelttemperaturen, mit andern Worten von der durch die Temperatur stark beeinflussbaren Wachstumsgeschwindigkeit des Parasiten abhängt.

Tabelle 1.

Reaktionsfähigkeit der verschiedenen durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeiten des Parasiten.

Temperatur	Durchmesser in mm je Tag	Reaktionsfähigkeit und -form
5° C	0	} Bildung der gummösen Demarkationszone
12° C	0,20	
16° C	0,32	
Grenze der Reaktionsfähigkeit		
18° C	0,82	} Keine gummöse Demarkationszone; durch Toxine und Abbauprodukte vergifteter Saum
21° C	1,33	
Grenze der Diffusionsgeschwindigkeit der Toxine		
23° C	2,83	} Keine gummöse Demarkationszone; kein vergifteter Saum; Toxine vom Pilz aktiv vorgetragen
26° C	2,94	
27° C	2,78	
29° C	2,24	

Die Pflanze vermag sich, wie es aus Abbildung 7 und Tabelle 1 direkt ersichtlich ist, dem Befall mittels der gummösen Demarkation nur zu erwehren, wenn der Parasit im Durchmesser täglich höchstens um einen halben Millimeter (um $\frac{1}{2}$ mm in einer Richtung) zunimmt. Vergrößert sich der Infektionsfleck um mehr als einen halben Millimeter im Durchmesser, so kommt die Wirtspflanze mit der Bildung einer wirksamen gummösen Demarkationszone zu spät.

Die Außentemperatur steuert somit im Beispiel der Blattdürre des Mohns in vollem Umfange die Ausbreitungsgeschwindigkeit und Leistungsfähigkeit des Parasiten. Die Umwelttemperatur entscheidet folglich direkt darüber, ob die gummöse Demarkationszone zustande kommen kann oder nicht.

Dieses Beispiel mag andeuten, daß eine Befähigung zur Bildung pflanzlicher Abwehrreaktionen unter Umständen latent vorhanden sein kann und daß solche Reaktionen teilweise nur unter eng umschriebenen Umweltbedingungen ausgelöst werden können.

Zusammenfassung.

An Hand der Blattdürre des Mohns (*Pyrenophora calvescens* [Fr.] Sacc. auf *Papaver somniferum* L.) wird gezeigt, daß pflanzliche Abwehrreaktionen gelegentlich nur unter eng umschriebenen Umweltbedingungen ausgelöst werden können. Als typische Abwehrreaktion kommt hier eine gummöse Demarkationsreaktion in Frage, deren Bildung ganz von der Umwelttemperatur abhängt, vorausgesetzt, daß anfangs gesundes, nicht geschwächtes Blattgewebe zur Verfügung stand.

Der Parasit dringt nach dem Botrytis-cinerea-Typus in das Blattgewebe ein und breitet sich ohne Haustorienbildung interzellulär im Blattgewebe aus. Zuerst werden die Wirtszellen von den Toxinen des Pilzes vergiftet, und erst dann kann der Parasit die für ihn notwendige Nahrung aufnehmen. Bei den Temperaturen von 18—21° C ist die Vergiftung makroskopisch an einem breiten Band gelbgrüner Zellen zu beobachten. Bei den Optimaltemperaturen verläuft jedoch das Wachstum des Pilzes schneller, als die Diffusion der Toxine und der Abbauprodukte der zerstörten Zellen vor sich geht, wodurch der vergiftete Saum wegfällt. Die Toxine werden in diesem Fall vom Pilz aktiv vorgetragen. Die Toxine des Parasiten einerseits und die Abbauprodukte der von ihm zerstörten Zellen andererseits reizen das Wirtsgewebe zur gummösen Demarkationsreaktion an, die, wenn es die Außenweltbedingungen erlauben, von jeder anfänglich gesunden Zelle der an die Befallszone angrenzenden Gewebepartie selbständig eingeleitet werden kann.

Unterhalb 16° C und oberhalb zirka 30° C, das sind Temperaturen, bei welchen der Parasit täglich bis höchstens 0,32 mm im Durchmesser

zu wachsen vermag, ist es der Wirtspflanze möglich, mittels einer 10—20—30 Zellagen breiten gummösen Demarkationszone auf den Befall zu reagieren. Bei den dazwischenliegenden Temperaturen hat die Wirtspflanze wegen der schnellen Entwicklung des Parasiten keine Zeit mehr, dem Befall wirksam entgegenzutreten (vgl. Abbildungen 7 und 8). Unter konstanten Temperaturverhältnissen wird unter 16° C nur ein kleiner, unter dem Einfluß der eben eingedrungenen Hyphen stehender Zellkomplex nach ungefähr einer Woche mittels einer kleinen gummösen Demarkationszone abgekapselt. Der Hof vergifteter Zellen, und damit der Durchmesser der Demarkationszone, wird bei sinkenden Temperaturen immer kleiner, was parallel zur abnehmenden Entwicklungsfähigkeit des Parasiten bei abnehmender Temperatur geht. Wird dem Parasiten mittels optimaler Temperaturen (zum Beispiel 25° C) vorerst eine rasche Ausbreitung ermöglicht, so kann die Wirtspflanze erst bei einem Temperaturwechsel (eine Erhöhung auf über 30° C oder eine Herabsetzung auf 16 und weniger Grad C) auf den Befall reagieren, da dadurch das Wachstum des Parasiten gestoppt wird und die Wirtspflanze nun genügend Zeit erhält, beliebig große Infektionsflecken mittels einer gummösen Demarkationszone wirksam abzuschließen.

Résumé.

Parfois les réactions de défense des végétaux ne peuvent être provoquées que dans des conditions spécifiques de l'extérieur. Le dessèchement des feuilles de pavot en est un exemple. Les toxines du parasite d'une part et les produits de la destruction des cellules qui en sont dévorées, d'autre part, stimulent l'hôte. Sous leur influence se forme une zone gommeuse de démarcation qui, dans des conditions favorables, peut isoler les tissus foliaires infectés par une bande d'une largeur de 10—20—30 couches de cellules. Dans les conditions de températures optimales pour le parasite il pousse très vite et submerge entièrement son hôte en peu de jours. Si le développement du parasite est ralenti ou même arrêté par des températures basses (au-dessous de 16° C) ou des températures hautes (au-dessus de 30° C), l'hôte a suffisamment de temps pour réagir. C'est donc la température de l'extérieur qui décide de la possibilité d'une réaction gommeuse de démarcation.

Zitierte Literatur.

- C z a p e k, F. : 1913. Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. 1 : 673—678. Verl. Springer, Berlin.
- F r e y - W y ß l i n g, A. : 1935. Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Verl. Springer, Berlin.
- G ä u m a n n, E. : 1944. Schweiz. Zeitschr. f. Pathol. u. Bakteriolog., 7 (4): 407-441.
—, 1946. Pflanzliche Infektionslehre. Verl. Birkhäuser, Basel.
- T u n m a n n, O., und R o s e n t h a l e r, L. : 1931. Pfl.-Mikrochemie, 2. Aufl. Verl. Borntraeger, Berlin.
- Z o g g, H. : 1945. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 55: 240-269.
—, 1945. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. (125. Jahresvers.) : 172.
-