

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 57 (1947)  
  
**Artikel:** Die physiologischen Grundlagen des parasitogenen Welkens I  
**Autor:** Gäumann, Ernst / Jaag, Otto  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-40544>

### **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:** 11.01.2026

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

# Die physiologischen Grundlagen des parasitogenen Welkens I

Von Ernst Gäumann und Otto Jaag.

(Aus dem Institut für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule  
in Zürich.)

Eingegangen am 6. Dezember 1946.

Inhalt.	Seite
Einleitung . . . . .	5
1. Kapitel: Die Methode . . . . .	5
2. Kapitel: Die Wasserbilanz abgeschnittener Tomatenpflanzen bei unge- hinderter Wasseraufnahme . . . . .	11
3. Kapitel: Welkeversuche mit Lycomarasmin . . . . .	17
Zusammenfassung . . . . .	31
Zitierte Literatur . . . . .	36

## Einleitung.

Über einige allgemeine Fragen der Welkekrankheiten der Pflanzen haben wir neulich in einer vorläufigen Mitteilung berichtet (G ä u m a n n und J a a g , 1946). In der vorliegenden Arbeit möchten wir die methodischen Grundlagen unserer Messungen und einige Welkeversuche mit Lycomarasmin (einem Welkestoff aus *Fusarium lycopersici* Sacc., dem Erreger der Tomatenwelke) schildern.

Unsere Untersuchungen wurden durch einen Beitrag aus den Arbeitsbeschaffungskrediten des Eidg. Militärdepartementes unterstützt, dem wir auch hier unsern Dank abstatten.

## 1. Kapitel.

### Die Methode.

Da das parasitogene Welken wahrscheinlich mit einer Störung des Wasserhaushaltes der affizierten Pflanzen in Beziehung steht, so suchten wir zunächst die *Wasserbilanz* dieser Pflanzen genau zu verfolgen: wie gestalten sich unter dem Einfluß des Welkestoffes die *Wasseraufnahme* und die *Wasserabgabe* unter *konstanten* äußern Bedingungen ?

Unsere Versuchseinrichtung wurde bereits in einer frühern Arbeit (G ä u m a n n und J a a g , 1936) beschrieben. Als Versuchsraum diente ein Keller, dessen Temperatur durch elektrische Heizung konstant gehalten wurde. Die hölzerne Versuchskabine (Abbildung 1 K) besaß einen Inhalt von rund 7 m<sup>3</sup>; die von der Versuchspflanze abgegebene Wassermenge war also, im Vergleich zur aufsaugenden Luftmasse, gering.

Eine Luftpumpe preßte Luft aus dem Freien durch eine Trocknungs-, bzw. durch eine Befeuchtungsanlage. Die Trocknung erfolgte durch Adsorption des Wassers mittels Silikagels (kolloider Kieselsäure). Die Befeuchtung erfolgte in einem Blechkasten durch Zerstäuben von Leitungswasser gegen eine Heizplatte, deren Temperatur auf der jeweils notwendigen Höhe automatisch reguliert wurde. Der trockene und der

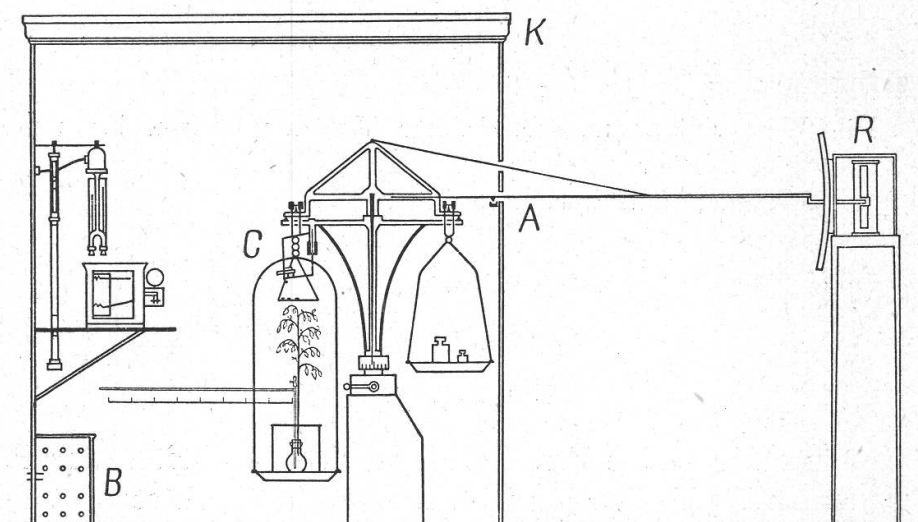


Abbildung 1.  
Schematischer Schnitt durch den Versuchsraum.

feuchte Luftstrom wurden in einem zweiten Blechkasten gemischt, auf die gewünschte Temperatur korrigiert und sodann durch den Behälter B, dessen Wandungen mit zahlreichen Öffnungen versehen waren, in die Versuchskabine eingeleitet. Durch Änderung der Hahnstellung, z. B. durch steigende Gaben von trockener und verminderte Gaben von feuchter Luft, wurden die jeweils gewünschten Feuchtigkeitsgrade empirisch gewonnen; im Laufe der Jahre erreichte die Fertigkeit eine beachtliche Höhe.

In den « guten » Versuchsserien — namentlich im Dunkeln — schwankte die Lufttemperatur in der Versuchskabine während 8 bis 10 Stunden höchstens  $\pm 0,05^\circ \text{C}$ , die Luftfeuchtigkeit um höchstens  $\pm 1\%$ . Setzten wir dagegen die Beleuchtungseinrichtung — eine Gruppe von 10 Philips-Fluoreszenzlampen vom Typ TL 100 W — in Betrieb, so erreichte die Schwankung  $\pm 0,1^\circ$ , gelegentlich sogar  $\pm 0,2^\circ \text{C}$ .



Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurden in der Versuchskabine und im Versuchsraum stets möglichst identisch gehalten. Dank der dauernden Zufuhr von Luft herrschte in der Kabine stets ein leichter Überdruck, wobei die Luft durch die Spalte des verlängerten Waagebalkens an der rechten Seitenwand entweichen konnte. Am Standort der Versuchspflanze war mit den üblichen Mitteln (Zigarettenrauch und Ammoniak-Schwefelsäure) keine Luftströmung festzustellen; die Luft war « unbewegt ».

Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit wurden durch ein elektrisch betriebenes Aßmannsches Aspirationspsychrometer mit Zehntelsgrad-einteilung bestimmt. Die Befeuchtung des Musselins erfolgte mit destil-

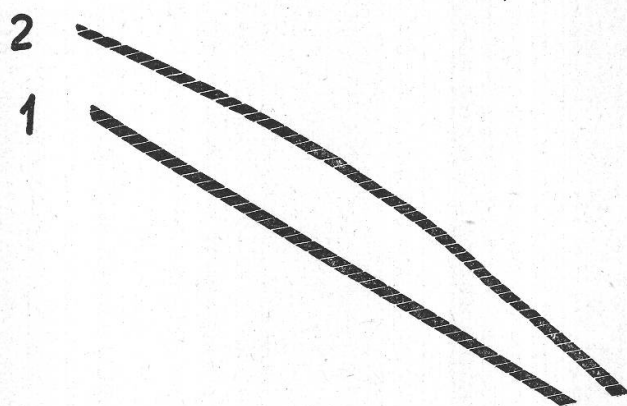


Abbildung 2.

Ausschnitt aus zwei Transpirationsphotogrammen.

1 : ungestörte, regelmäßige Wasserabgabe.

2 : unregelmäßige, ansteigende Wasserabgabe;  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

liertem Wasser von Raumtemperatur mittels einer besonderen Hebelvorrichtung durch die Kabinenwand hindurch. Die Ablesungen wurden bei geschlossener Versuchskabine durch eine Glasscheibe hindurch ausgeführt. Ein Thermograph und ein Haarhygroph dienten zur Sichtbarmachung eventueller Störungen. Auch der Luftdruck wurde stets im Innern der Kabine bestimmt.

Auf der rechten Seite der Kabine stand, in einem 60 cm hohen Betonsockel fest mit dem Fußboden vermauert, die Präzisionswaage (Schneiden und Lager aus besonders gehärtetem Material), die uns in den frühern Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration gedient hatte. Der Waagebalken war nach rechts durch drei Metallstäbe stabil auf 209 cm verlängert und trug an seinem Ende in einer Metallfassung ein Glühlämpchen mit einer Linse, deren Lichtbündel bei *R* auf das Bromsilberpapier einer Registriertrommel fiel. Diese letztere legte stünd-



lich einen Weg von 12 mm zurück. Zwischen Lämpchen und Photopapier war ein Maßstab aus Glas eingesetzt, dessen Skala mitphotographiert wurde; der Wert der Skalenteile wurde bei der jeweiligen Belastung der Waage geeicht. Da die Temperatur des Versuchsraumes konstant war (Veränderungen der Hebellänge also unterblieben) und da die Waage höchstens im Winkel von  $\pm 2\frac{1}{2}$  Grad beansprucht wurde, so darf der Arcus gleich der Tangens gesetzt werden. Durch die Auswertung der Skalenteile auf dem Photogramm läßt sich somit die von der Versuchspflanze in der Zeiteinheit abgegebene Wassermenge, ferner die Art der Wasserabgabe, ob regelmäßig oder ruckweise, unmittelbar feststellen. Zwei Photogrammausschnitte sind in Abbildung 2 wiedergegeben.

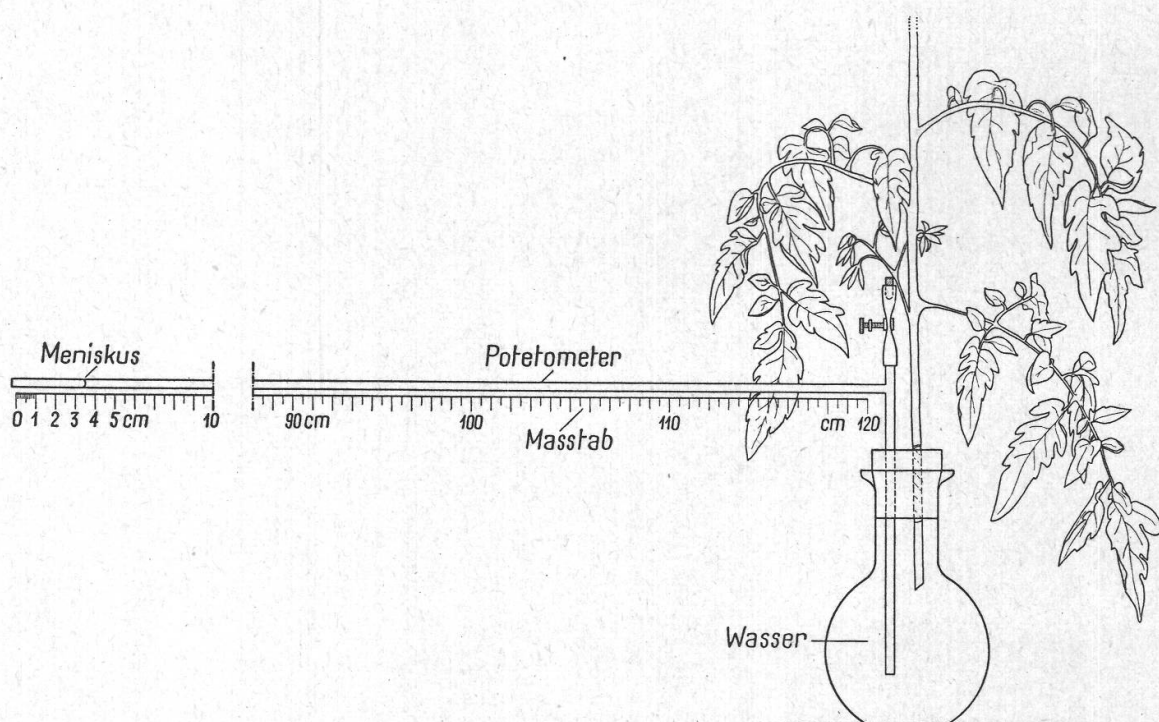


Abbildung 3.

Versuchspflanze, in den Rezipienten eingesetzt mit Potetometer. Millimeterpapier vereinfacht dargestellt. 1 : 5.

Eine Reihe von Vorversuchen lehrte, daß die verwendeten Antibiotika nicht nur die Wasserabgabe, sondern auch die Flüssigkeitsaufnahme, also die gesamte Wasserbilanz in entscheidender Weise beeinflussen. Damit erwuchs uns die Aufgabe, während der gesamten Versuchsdauer diese beiden Vorgänge *gleichzeitig* zu verfolgen.

So bauten wir in unsere Apparatur ein Potetometer ein, das, wie die Versuchspflanze, mit seinem einen Ende den Gummistopfen des Flüssigkeitsgefäßes durchstieß und in das Wasser, bzw. Antibiotikum

eintauchte. Da der luftdicht verschlossene Rezipient vollständig gefüllt war, konnte das durch Transpiration abgegebene Wasser nur aus dem Potetometerrohr *A* der Abbildung 3 nachgezogen werden. Dieses war so dimensioniert, daß das Wasser (oder jede andere in Frage kommende Flüssigkeit) im horizontal liegenden Rohr einen scharfen, senkrecht stehenden Meniskus bildete, dessen jeweiliger Stand an einem auf der Hinterseite des Glasrohrs fest montierten Streifen aus Millimeterpapier jederzeit abgelesen werden konnte. Durch Wägung einer das Rohr füllenden Quecksilbermenge wurde dessen Rauminhalt, bzw. dessen innerer Durchmesser genau ermittelt. Dabei ergab sich eine lichte Weite von 2,3 mm; eine Wassersäule von 1 cm Länge im Rohr entsprach demnach 0,17 cm<sup>3</sup>, bzw. ebensoviel Gramm Flüssigkeit.

Während die *Wasserabgabe* photoautomatisch registriert wurde, mußte die *Flüssigkeitsaufnahme* während des Versuches dauernd durch Ablesung ermittelt werden. Dies bedeutete eine Erschwerung der Arbeit namentlich zur Nachtzeit, und so waren, insbesondere in der Zeit zwischen etwa 22 und 7 Uhr des folgenden Tages, lange Zeitintervalle zwischen den Ablesungen nicht zu vermeiden.

Indessen wurde dieser Nachteil dadurch verringert, daß wir die Versuche in den Morgenstunden, meist zwischen 7—8 Uhr, ansetzten und so die Periode der starken Veränderungen während der ersten Versuchsstunden in beliebig kurzen Intervallen festhalten konnten. Bis zu den Abend- oder den frühen Nachtstunden hatten die Schwankungen stark abgenommen, so daß auch längere Ablesungsintervalle ein getreues Bild der Flüssigkeitsaufnahme vermittelten.

Die im Versuch verwendeten Pflanzen (bei Tomaten Sorte Tuckerswood) wurden durch Aussaat in gereinigtem Quarzsand herangezogen. Nachdem die Jungpflanzen eine Länge von ca. 15 cm erreicht hatten, wurden sie unmittelbar über dem Boden abgeschnitten und so lange in Leitungswasser gehalten, bis sie einen Schopf von Wasserwurzeln gebildet hatten. Alsdann wurden ihrer 15 bis 20 in glasierte Tontöpfe übertragen, die mit einer ca. 7 cm hohen Schicht Hoaglandscher Nährlösung teilweise gefüllt waren. Vorversuche hatten gelehrt, daß das Wurzelwerk nur teilweise in die Nährlösung eintauchen darf, ansonst, offenbar infolge ungenügender Sauerstoffversorgung und dadurch bedingter abnormaler Salzaufnahme, die Pflanzen etiolieren.

An einem Gitter aus dünnen Holzstäben wurden darum die einzelnen Pflanzen in der Weise befestigt, daß das Wurzelwerk mit etwa einem Drittel seiner Länge in die Nährlösung eintauchte, während die stengelnähern Wurzelpartien in feuchter Luft standen. Durch Holzleisten, die über das Tongefäß gelegt und überdies mit einer Schicht feuchten Mooses zugedeckt waren, wurden die Wurzeln dem Licht entzogen. Mittelst



dieser Methode gelang es uns, jederzeit gesunde, kräftige und vollgrüne Versuchspflanzen zur Verfügung zu haben.

In zahlreichen Vorversuchen hatten wir festgestellt, daß Pflanzen, die mitsamt ihrem Wurzelwerk in den Versuch genommen wurden, infolge einer nicht näher zu definierenden Störung zunächst während etwa einer Stunde eine Steigerung sowohl der Wasseraufnahme als der Wasserabgabe erfahren und daß hernach beide Kurven dauernd abfallen. Auf dieser Grundlage aber war es nicht möglich, die Wirkung unserer Antibiotika zu prüfen. So verwendeten wir fortan Pflanzen, die zwar in Wasserkultur gezogen, aber unter Wasser unmittelbar über dem Wurzelwerk abgeschnitten und unverzüglich in Leitungswasser, bzw. in Knopsche Nährlösung übertragen wurden.

Auch jetzt verhielten sie sich in ihrer Wasserbilanz anfänglich noch unstabil. Wie bei den bewurzelten Pflanzen stiegen, wie wir im 2. Kapitel näher schildern werden, Wasseraufnahme und -abgabe zunächst während kurzer Zeit etwas an, um hernach in beträchtlichem Maße abzufallen. Nach 8—12 Stunden aber hatte die Wasserbilanz eine weitgehende Stabilität erlangt, die gemäß unsern Vorversuchen wohl 40—50 Stunden anhielt.

Wollten wir also die Einwirkung unserer Antibiotika feststellen, so durften wir sie der Versuchspflanze nicht vorsetzen, solange sich diese noch in der Periode der Adaptation befand, sondern erst, nachdem ihr Wasserhaushalt eine hinlängliche Stabilität erlangt hatte.

Wir stellten deshalb jeweils nachmittags etwa um 16 Uhr die für den nächsten Tag vorgesehene Versuchspflanze in Wasser, so daß wir erwarten konnten, daß sie bis morgens etwa 7 Uhr eine hinlängliche Stabilität erlangt hatte.

Um den Nullpunkt für das Verhalten der Pflanze *in Wasser* zu erhalten, prüften wir am Schluß der Adaptationsperiode während 2—4 Stunden nach der beschriebenen Methode ihre Wasserbilanz, d. h. ihre Flüssigkeitsaufnahme und Wasserabgabe. Diese Periode stellt also in sämtlichen Versuchen den ersten Abschnitt unserer Kurven dar. Daß eine weitgehende Stabilität tatsächlich erreicht war, geht aus dem horizontalen Verlauf dieses ersten Kurvenabschnittes in den Abbildungen 4 usw. hervor.

Dann ersetzten wir das Wasser im Rezipienten durch das Antibiotikum, indem wir den Gummistopfen samt der Versuchspflanze rasch abhoben, eine Arbeit, die nur wenige Sekunden in Anspruch nahm.

Der nach oben verlängerte, senkrecht stehende Teil des Potetometers war durch ein kurzes Stück Gummischlauch verlängert; es diente dazu, mittelst eines Quetschhahns das System derart zu fixieren, daß die Flüssigkeit das Potetometerrohr vollständig ausfüllte. Nunmehr ent-



sprach der Flüssigkeitsverlust im Potetometer genau der von der Pflanze aufgenommenen Wassermenge.

Nach Beendigung des Versuches wurde die photoautomatisch registrierte Wasserabgabe für dieselben Zeitintervalle, während denen die Wasseraufnahme ermittelt worden war, errechnet, und so konnte die Wasserbilanz für die betreffende Zeitspanne und, aus der Differenz gegenüber dem vorausgehenden Zeitintervall, auch das Frischgewicht der Versuchspflanze am Ende jedes Versuchsintervalls ermittelt werden.

Da wir den *abgeschnittenen* Stengel der Versuchspflanze in das Antibiotikum tauchen, so fällt die Frage dahin, inwiefern das Wurzelwerk das Antibiotikum zu filtrieren vermag. Auch biologisch kommen wir auf diesem Wege den natürlichen Verhältnissen am nächsten; der krankmachende Pilz lebt ja im *Innern* der erkrankenden Pflanzen (meist in der Wurzel- und Fußregion) und läßt von hier aus seine giftigen Stoffwechselprodukte unmittelbar in die Leitungsbahnen dringen.

## 2. Kapitel.

### Die Wasserbilanz abgeschnittener Tomatenpflanzen bei unbehinderter Wasseraufnahme.

Die Wasserbilanz unserer Versuchspflanzen wird zweifelsohne durch das Abschneiden des Wurzelwerkes (wie es im vorangehenden Kapitel beschrieben wurde) traumatisch gestört. Durch eine Reihe von Versuchen sollte der Verlauf dieser Störung unter den Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverhältnissen der spätern Welkeversuche systematisch erfaßt werden; denn die Welkestoffe dürfen naturgemäß erst zur Einwirkung gelangen, wenn die traumatische Störung ihr Ende, bzw. ihren konstanten Wert erreicht hat.

Einige dieser Versuche seien hier kurz geschildert.

#### 1. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage:* Wie gestalten sich die Wasseraufnahme und die Wasserabgabe abgeschnittener Tomatensprosse bei ungehinderter Wasseraufnahme im *Dunkeln* (*kutikulare* Transpiration) ?

Die Versuchspflanze war rund 70 cm hoch und besaß rund 10 Blätter (da die Blätter den verschiedensten Altersstufen angehören, ist es eine Ermessensfrage, bis zu welcher Jugendlichkeit man sie mitzählen will) mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 12,1 dm<sup>2</sup> und einer Stengel- und Stieloberfläche von rund 2,1 dm<sup>2</sup>. Frischgewicht der Pflanze zu Beginn des Versuches 41,20 g, am Schluß des Versuches 39,00 g; Trockengewicht am Schluß des Versuches 3,96 g.

Tabelle 1.

Die Wasseraufnahme und die kutikulare Transpiration eines abgeschnittenen Tomatensprosses, bei unbehinderter Wasseraufnahme, im Dunkeln (Versuchsreihe 1).

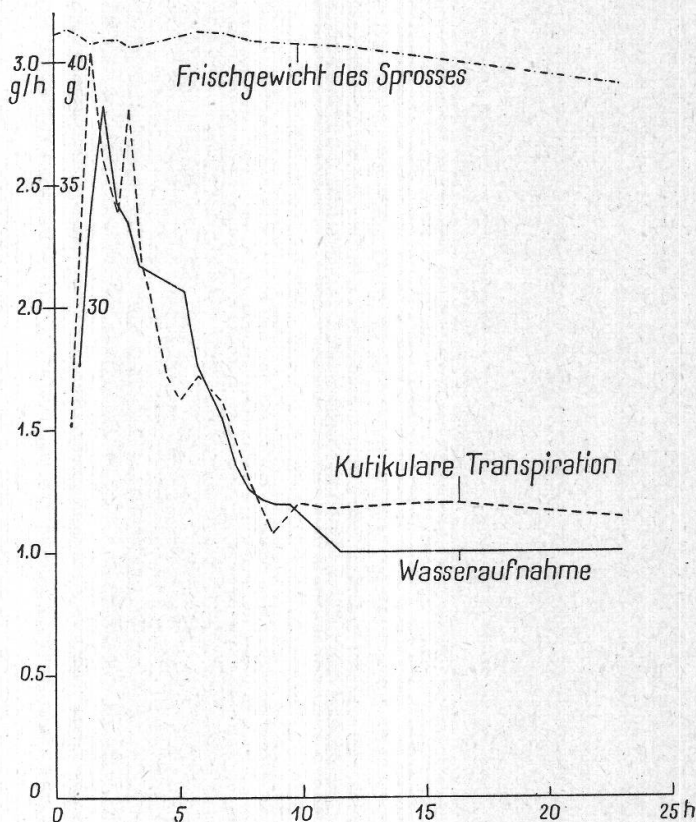
Zeit	Wasseraufnahme insgesamt		Wasserabgabe insgesamt		Gewinn	Verlust	Frischgewicht
	mg	mg/h	mg	mg/h	mg/h	mg/h	
8.45	—	—	—	—	—	—	41,20
9.00	440	1760	—	—	—	—	—
9.15	440	1760	760	1520	240	—	41,32
9.45	880	1760	1080	2160	—	400	41,12
10.15	1190	2380	1510	3020	—	640	40,80
10.45	1410	2820	1300	2600	220	—	40,91
11.15	1210	2420	1190	2380	40	—	40,93
11.45	1160	2320	1400	2800	—	480	40,69
12.15	1090	2180	1080	2160	20	—	40,70
12.45	—	—	1030	2060	—	—	—
13.15	—	—	860	1720	—	—	—
13.45	—	—	810	1620	—	—	—
14.00	3600	2060	—	—	—	—	—
14.30	880	1760	1220	1630	248	—	41,26
15.00	830	1660	—	—	—	—	—
15.30	770	1540	1630	1630	—	30	41,23
16.00	680	1360	—	—	—	—	—
16.30	630	1260	1620	1620	—	310	40,92
17.00	610	1220	—	—	—	—	—
17.30	600	1200	1300	1300	—	90	40,83
18.10	780	1170	—	—	—	—	—
18.30	—	—	1080	1080	—	—	—
19.30	—	—	1190	1190	—	—	—
20.15	2300	1100	890	1190	—	29	40,75
23.15	3150	1050	—	—	—	—	—
1.30	—	—	6300	1200	—	—	—
7.45	8590	1010	7190	1150	—	153	39,00

Nach dreistündiger Akklimatisierung im Versuchsraum wurde die Pflanze unmittelbar über dem Wurzelwerk abgeschnitten und in Leitungswasser auf die Transpirationswaage gebracht. Lufttemperatur 20,0—20,3°; rel. Feuchtigkeit 69—71 %. Um den Gang der Arbeit zu veranschaulichen, stellen wir in Tabelle 1 die Urwerte dar und in Abbildung 4 den Verlauf der Wasseraufnahme und -abgabe und des Gesamtfrischgewichtes der Versuchspflanze.



Die Zahlenreihen lassen während einer gewissen Zeit eine durch das Abschneiden des Wurzelwerkes bedingte *traumatische Störung der Wasserbilanz* erkennen, die sich zunächst in einem steilen Anstieg sowohl der Wasseraufnahme als der Wasserabgabe von rund 1,7 g/h auf 2,8 g/h äußert. Das Abschneiden des Wurzelwerkes hat somit bei unsern in Nährlösungen vorkultivierten Versuchspflanzen nicht etwa zur Folge, daß sich nun die Sprosse mit Wasser vollsaugen würden; ihre Wasseraufnahme und Wasserabgabe wachsen vielmehr in ähnlicher Weise an, und das Frischgewicht des Sprosses bleibt sich ungefähr gleich (rund 41 g), sondern es handelt sich um eine traumatische Steigerung des *Umsatzes*, ausgelöst durch den groben operativen Eingriff.

Abbildung 4.  
Die Wasserbilanz eines abgeschnittenen Tomatensprosses bei unbehinderter Wasseraufnahme im *Dunkeln* (Versuch 1).  
*Abszisse:*  
Stunden nach Versuchsbeginn.



2—3 Stunden nach Versuchsbeginn setzt eine rückläufige Bewegung sowohl der Wasseraufnahme als der kutikularen Transpiration ein, und die Wasseraufnahme des Sprosses sinkt auf rund 1,0 g/h, die kutikulare Transpiration auf rund 1,2 g/h; beide sind somit um rund einen Drittel tiefer als in unverletztem Zustande zu Versuchsbeginn. Auf diesem Niveau bleiben sie während der folgenden 15 Stunden stehen. Da im Falle dieses Beispiels die kutikulare Transpiration nach Ablauf der traumatischen Phase dauernd etwas größer bleibt als die Wasseraufnahme, so nimmt das Gesamtfrischgewicht des Sprosses bis zum Schluß des Versuches um etwa 2 g ab. Für den Wasserhaushalt des Sprosses ist diese Verschiebung vollkommen belanglos.



Die traumatische Störung dauert also im Falle dieses Beispiels rund 10 Stunden; erst nach Ablauf dieser Zeitspanne wird man den betreffenden Sproß für Welkeversuche verwenden dürfen. Diese Mindestfrist von etwa 10 Stunden, damit der abgeschnittene Tomatensproß ein neues biologisches Gleichgewicht erlangen kann, muß bei Transpirationsversuchen in Dunkelheit allgemein innegehalten werden. Abbildung 5 stellt kommentarlos ein analoges Beispiel dar.

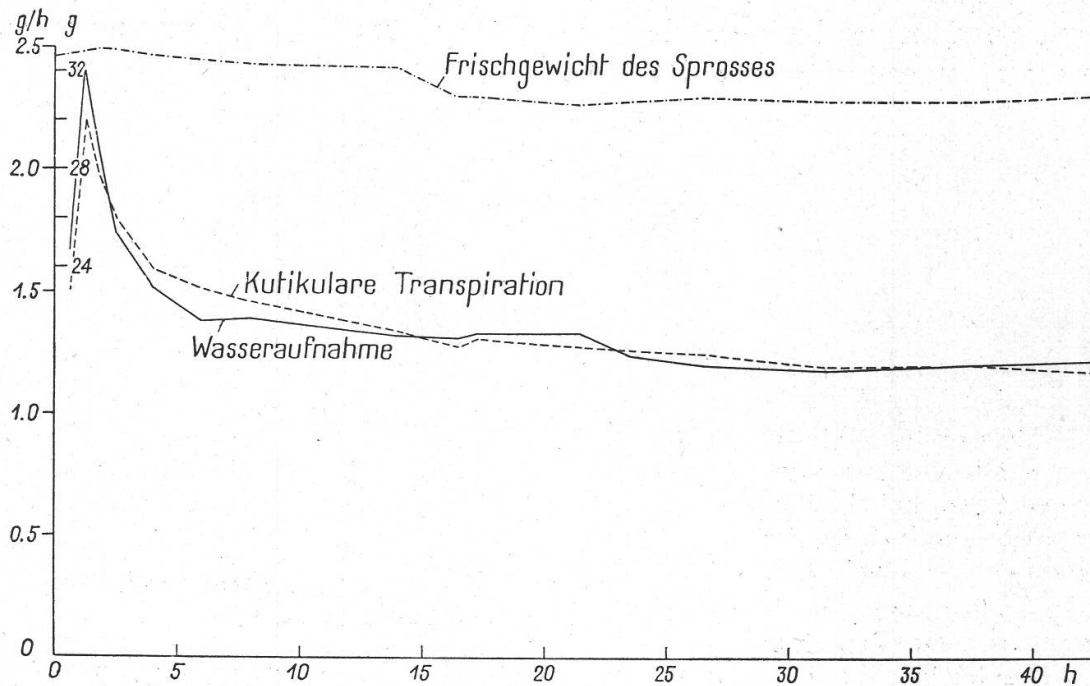


Abbildung 5.

Die Wasserbilanz eines abgeschnittenen Tomatensprosses bei unbehinderter Wasseraufnahme im *Dunkeln*.

*Abszisse* : Stunden nach Versuchsbeginn.

Dieselbe Frage ist nun auch für die Versuche im *Licht*, also bei kutikularer und stomatärer Transpiration, zu prüfen. Als Modellbeispiel schildern wir die

## 2. Versuchsreihe.

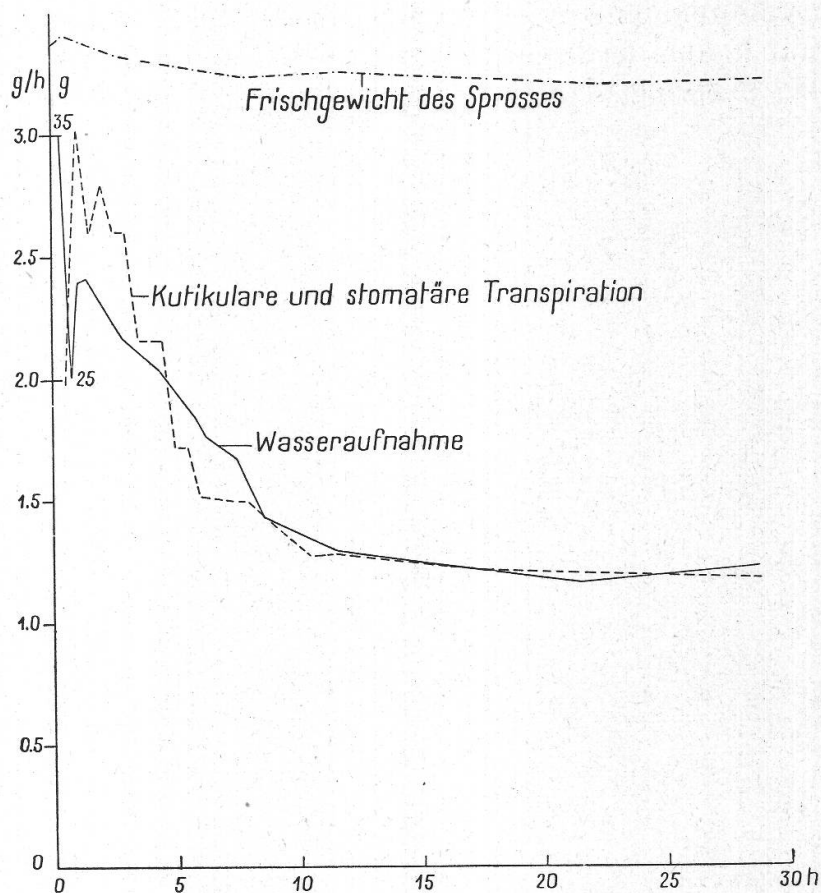
*Versuchsfrage* : Wie gestalten sich die Wasseraufnahme und die Wasserabgabe abgeschnittener Tomatensprosse bei ungehinderter Wasseraufnahme im *Licht* (*kutikulare und stomatäre Transpiration*) ?

Die Blattfläche der Versuchspflanze betrug, einfach gerechnet, 10,5 dm<sup>2</sup>, die Fläche des Stengels und der Blattstiele rund 1,8 dm<sup>2</sup>, das

Frischgewicht des Sprosses bei Beginn des Versuches 38,76 g, am Schluß des Versuches 36,69 g, das Trockengewicht am Schluß des Versuches 3,79 g. Lufttemperatur 20,0—20,2°; rel. Feuchtigkeit 70—72 %.

Abbildung 6.  
Die Wasserbilanz  
eines abgeschnittenen  
Tomaten-  
sprosses bei unbe-  
hinderter Wasser-  
aufnahme im *Licht*  
(Versuchsreihe 2).

*Abszisse:*  
Stunden nach  
Versuchsbeginn.



Wie in der ersten Versuchsreihe, so setzt auch in Abbildung 6 unmittelbar nach dem Abschneiden des Wurzelwerkes die bekannte traumatische Steigerung der Transpiration ein, auf die nach etwa 2 Stunden ein allmähliches Absinken der Transpirationsleistung folgt. Die Wasseraufnahme läßt dagegen beim vorliegenden Beispiel keine traumatische Steigerung erkennen, sondern sie zeigt nur das spätere Abgleiten. Das Gesamtfrischgewicht des Sprosses nimmt deshalb während der ersten 7 Stunden um etwa 2 ½ g ab, ohne daß daraus eine grobsinnliche Störung im Aussehen der Pflanze entstehen würde.

Ungefähr 12 Stunden nach Versuchsbeginn hat der Sproß auch bei der Transpiration im Lichte sein neues biologisches Gleichgewicht gefunden, so daß Wasseraufnahme, Wasserabgabe und Frischgewicht bis zum Abbruch des Versuches (nach insgesamt 28 Stunden) konstant bleiben. Dasselbe Verhalten zeigt ein anderer Sproß in Abbildung 7.

Neben diesem normalen Verhalten gab es jedoch gelegentlich Zeiten, in welchen bei den jeweiligen Kontrollpflanzen die Kurven der Wasseraufnahme und der Wasserabgabe nach Ablauf der Karenzzeit nicht *waagrecht* verliefen, sondern dauernd leicht absanken. Äußere Symptome einer Schädigung traten nicht zutage; die Anomalie bestand nur in dem leichten Rückgang des Wasserumsatzes, der sich aber gerade bei unsern genauen Messungen störend auswirkte.

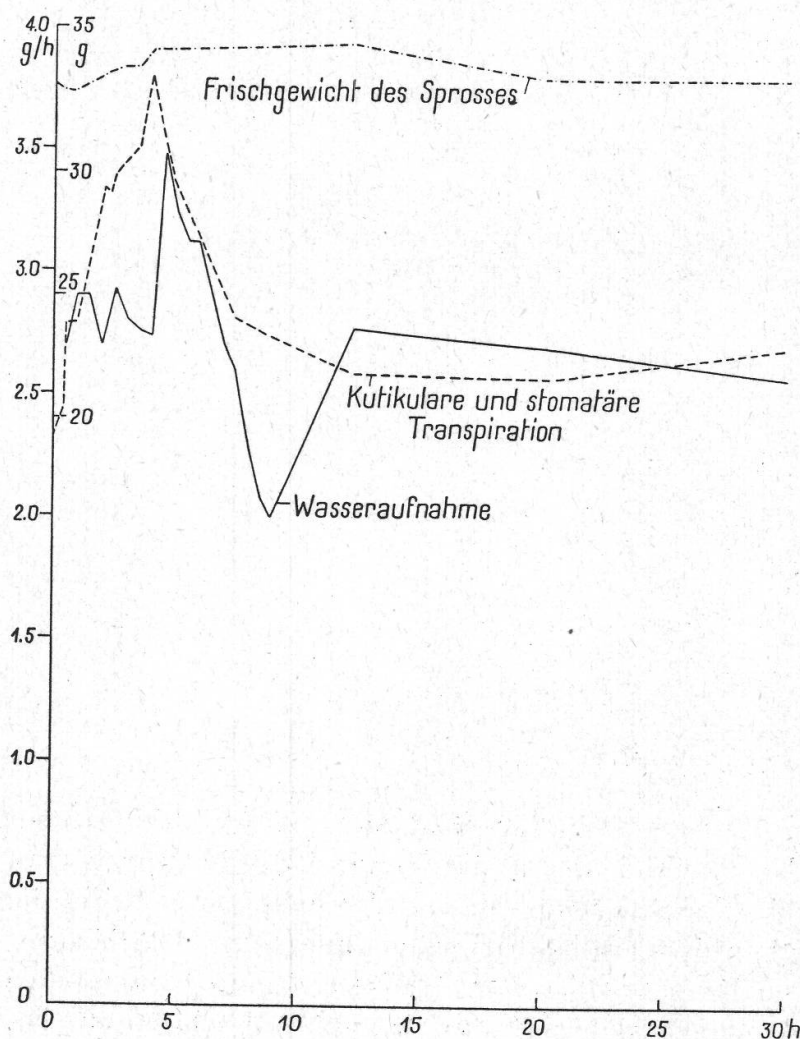


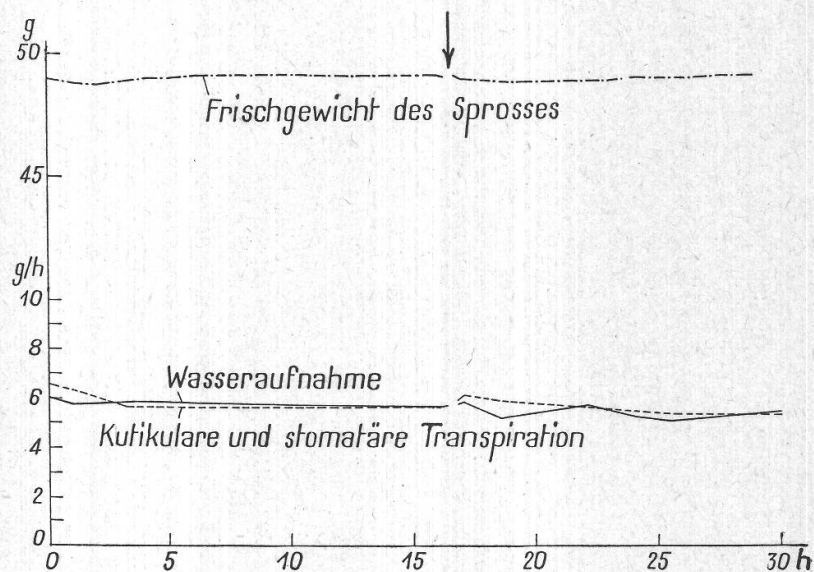
Abbildung 7.  
Die Wasserbilanz eines abgeschnittenen Tomatensprosses bei unbehinderter Wasseraufnahme im *Licht*.  
*Abszisse:*  
Stunden nach Versuchsbeginn.

Wir vermochten die Ursache dieser innern Störung nicht festzustellen, vermuten aber, daß sie mit einer Hypotonie des Leitungswassers zusammenhängt; denn sie ließ sich durch Zugabe von 1 ‰ Kochsalz beheben. Knopsche Lösung, die physiologisch einleuchtender gewesen wäre, ließ sich nicht verwenden, weil die Tomaten sie schlecht ertragen und weil Nebenwirkungen des Eisens usw. auf die Wirkung der Welkestoffe in Erwägung zu ziehen waren. Wo die Versuche unter Zugabe von Kochsalz durchgeführt wurden, ist dies besonders vermerkt.



Zum Abschluß des vorliegenden Kapitels haben wir noch eine dritte methodologische Vorfrage zu prüfen. Bei den später zu besprechenden Versuchen mit Welkestoffen werden nämlich die abgeschnittenen Tomatensprosse zunächst eine Anzahl Stunden, bis sich die traumatische Störung ausgeglichen hat, in Leitungswasser gestellt und erst dann in die Toxinlösung hinübergebracht. Wir fragen uns, ob durch dieses Herausnehmen aus dem Wasser und Hinüberstellen in die Toxinlösung eine Störung des Wasserumsatzes ausgelöst wird. Abbildung 8 zeigt, daß dies nicht der Fall ist: der Wasserumsatz des Versuchssprosses wird, falls die Manipulation erst nach Abschluß der Adaptation erfolgt, von ihr nicht in meßbarer Weise beeinflusst.

Abbildung 8.  
Die Wasserbilanz  
eines abgeschnittenen Tomatensprosses im *Lichte*,  
bei Übertragung  
von einem Gefäß in  
ein anderes (gekennzeichnet durch  
einen Pfeil). Erklärung im Text.  
*Abszisse:*  
Stunden nach  
Versuchsbeginn.



### 3. Kapitel.

#### Welkeversuche mit Lycomarasmin.

Lycomarasmin ist ein Welkestoff, der durch das *Fusarium lycopersici* Sacc., dem Erreger der *Tomatenwelke*, gebildet wird. Chemisch ist er ein Polypeptid mit der Summenformel  $C_9H_{15}O_7N_3$  und einem Molekulargewicht von 277,3 (Plattner und Clauson-Kaas, 1944, 1945).

#### 4. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage:* Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse *im Lichte* (also bei kutikularer und stomatärer Transpiration), wenn statt Wasser dauernd Lycomarasmin in der Verdünnung von  $10^{-2}$  mol nachgeschoben wird?

Die als Beispiel ausgewählte Pflanze besaß eine Fläche (einfach gerechnet) von  $11,5 \text{ dm}^2$ , eine Stengel- und Stielfläche von ungefähr  $2,0 \text{ dm}^2$ , ein Anfangsfrischgewicht von  $41,60 \text{ g}$ , ein Frischgewicht am Schluß des Versuches von  $33,86 \text{ g}$  und ein Trockengewicht von  $4,12 \text{ g}$ . Lufttemperatur  $20,0\text{—}20,2^\circ$ ; rel. Luftfeuchtigkeit  $70\text{—}72 \%$ .

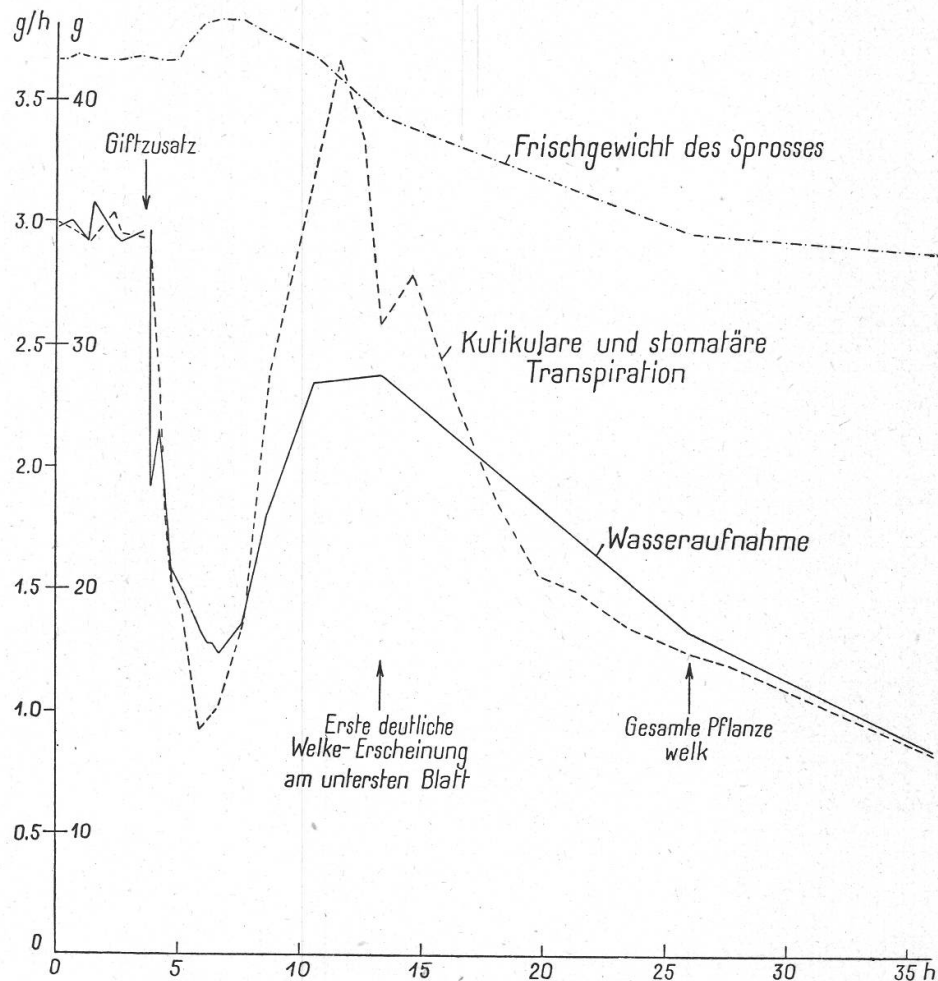


Abbildung 9.

Der Einfluß von  $10^{-2}$  mol Lycomarasmin bei dauerndem Nachschub auf den Wasserhaushalt einer Tomatenpflanze im *Licht*.

*Abszisse*: Stunden nach Versuchsbeginn (nach G ä u m a n n und J a a g, 1946).

Die Pflanze wurde, wie in allen spätern Versuchen (so daß wir in Zukunft diese Einzelheiten nicht mehr wiederholen werden), am vorangehenden Nachmittag im Versuchsraum akklimatisiert. Am Abend wurde das Wurzelwerk abgeschnitten und die Pflanze über Nacht in Leitungswasser auf die Transpirationswaage gestellt. Am folgenden Morgen, von 8 Uhr weg, wurde zunächst während  $3\frac{1}{2}$  Stunden ihre Wasseraufnahme und Wasserabgabe verfolgt (Abbildung 9, zuäußerst links); beide waren, praktisch gesprochen, konstant.



Um 11.30 Uhr wurde die Pflanze aus dem Leitungswasser in die  $10^{-2}$  mol Lycomarasminlösung gestellt, und damit begann der eigentliche Versuch. Wasseraufnahme und Wasserabgabe sanken in den folgenden 2 Stunden steil auf nahezu *einen Drittel* ab, und zwar derart gleichsinnig, daß die Wasserbilanz des Sprosses anfänglich ausgeglichen blieb. Es erfolgte sogar (wegen eines überaus starken Absinkens der Transpiration) eine vorübergehende *Zunahme* des Gesamtfrischgewichts um etwa 1,5 g; dies ist ein bloßer Zufall ohne tiefere Bedeutung.

Dieses steile Absinken der Wasseraufnahme und der Wasserabgabe ist offenbar der Ausdruck einer eigentlichen *Schockwirkung des Lycomarasmins*. Das bloße Hinüberstellen des Sprosses von einem Wassergefäß in ein anderes löst ja, wie Versuch 3 (Abbildung 8) zeigte, keine derartigen Störungen aus; *sondern es muß sich unmittelbar um einen toxischen Effekt des Lycomarasmins selbst handeln*.

Diese Annahme setzt die Erfüllung von zwei Bedingungen voraus: 1. daß das Lycomarasmin innerhalb der fraglichen Zeit durch die gesamte Versuchspflanze verteilt wurde, und 2. daß es imstande ist, in ihr entscheidende, plasmatische Schädigungen auszulösen.

Die erste Voraussetzung läßt sich auf direktem Wege nicht prüfen, da wir die Geschwindigkeit, mit der das Lycomarasmin in der Pflanze aufsteigt, noch nicht unmittelbar zu messen vermögen. Um hierfür einen Anhaltspunkt zu gewinnen, haben wir zwei Modellversuche mit fluoreszierenden Farbstoffen von ähnlichem Molekulargewicht wie Lycomarasmin unter der Quarzlampe durchgeführt, nämlich mit rund  $10^{-3}$ -mol-Lösungen von Uvitex Ciba und von Eosin.

*Uvitex Ciba* ist das Dinatriumsalz einer stark fluoreszierenden aromatischen Disulfosäure und besitzt ein Molekulargewicht von 464. Schon nach 5 Minuten ist der fluoreszierende Farbstoff in den *Spitzen der jüngsten Blätter* erkennbar; ihre Hydathoden leuchten auf. Fast gleichzeitig (nach etwa 6 Minuten) wird der Farbstoff in den Blattstielen des untersten (d. h. ältesten) Blattes als kontinuierliche Bahn (Faden) sichtbar. Zwei Minuten später leuchten auch die Blattstiele des zweituntersten und des drittuntersten Blattes auf, und nach Ablauf einer Viertelstunde ist der Farbstoff in den Stielen sämtlicher Blätter nachweisbar. Nach weitem 20 Minuten leuchten auch die obersten Blätter gesamthaft auf, was beweist, daß nunmehr der Farbstoff durch die feinsten Leitungsbahnen regelmäßig und allgemein in der Blattspreite auch der jüngsten Blätter verteilt ist. Uvitex Ciba benötigt somit etwas mehr als eine halbe Stunde, um sämtliche Gewebe des Tomatensprosses zu durchdringen.

*Eosin* ist das Natriumsalz des Tetrabromfluoresceins und besitzt ein Molekulargewicht von rund 690. Es läßt sich zuerst nach etwa 9 Minu-



ten im untersten Blattstiel nachweisen, dann in den Leitungsbahnen des untersten Stengelabschnittes. Von hier aus wird es nach etwa 12 Minuten im Blattstiel und in den Blattfiederstielen des zweituntersten, dann des drittuntersten Blattes sichtbar. Nach etwa 30 Minuten leuchten auch die jüngsten Blätter leicht auf. Somit benötigt auch das Eosin rund eine halbe Stunde, um durch sämtliche Gewebe des Sprosses transportiert zu werden.

Mit einer ähnlichen Wanderungsgeschwindigkeit dürfen wir bei der erheblich kleineren Lycomarasminmolekel rechnen, so daß wirklich das Lycomarasmin schon nach einer halben Stunde durch den gesamten Tomatensproß verteilt sein und die in Frage stehende Schockwirkung auslösen kann.

Die Richtigkeit der zweiten Voraussetzung, daß Lycomarasmin ein ausgesprochenes Plasmagift ist, läßt sich durch direkte Beobachtung an *Modellobjekten* bestätigen. Wir werden demnächst in einer besondern Arbeit unter Mitwirkung von R. B r a u n zeigen, daß das Lycomarasmin 1. die *äußere Plasmagrenzschicht*, die der Zellulosewand anliegt (die sogenannte Plasmahaut) schädigt (Sistierung der Plasmaströmung bei *Tradescantia* und *Elodea*), 2. daß es auch die *innere*, die Vakuole umschließende Plasmagrenzschicht, die Vakuolenwand, das Tonoplasma, zerstört (Diffusion von Anthocyan durch das Plasma und die beiden Grenzschichten ins Freie), und 3. daß es die *osmotischen Eigenschaften* der beiden Plasmagrenzschichten vernichtet (Aufhebung der Deplasmolyse).

Wir vermuten somit, daß das Lycomarasmin in der ersten halben Stunde nach Versuchsbeginn in die Protoplasten der Gewebezellen eintritt und sie schwer schädigt (Schockwirkung), vielleicht sogar abtötet (jedenfalls ist dies bei einigen Modellbeispielen der Fall).

Nach Überwindung der Schockphase erfolgt eine überraschend *scharfe Umknickung* der Kurven, und es steigen sowohl die Wasseraufnahme als die Wasserabgabe vorübergehend steil an und erreichen etwa in der 8.—10. Versuchsstunde einen Höhepunkt :

Die *Wasseraufnahme* des Sprosses steigt innerhalb 3 Stunden von rund 1,3 g/h auf nahezu 2,4 g/h; sie bleibt somit noch immer um rund 20 % unter der Wasseraufnahme des intakten Sprosses zur Zeit des Versuchsbeginnes zurück. Dies ist eine Zufälligkeit des hier ausgewählten Beispiels; in andern Versuchsreihen schnellte die Wasseraufnahme bis um rund einen Drittel über die ursprüngliche Quote hinaus.

Die gleichzeitige *Wasserabgabe* erreicht den Betrag von rund 3,7 g/h; sie ist also deutlich größer als zu Beginn des Versuches und überdies um

rund die Hälfte größer als die gleichzeitige Wasseraufnahme. In andern Beispielen stieg die Wasserabgabe sogar bis auf das Doppelte des Anfangswertes; in allen Fällen war sie aber erheblich *größer* als die Wasseraufnahme. In einem bestimmten Augenblick ist die übersteigerte Wasserabgabe zu Ende, und die Kurve knickt überraschend scharf nach unten um.

Etwa 2 Stunden nach dem Paroxysmus des Wasserumsatzes beginnt das unterste Blatt des Sprosses Welkeerscheinungen zu zeigen. Das Gesamtfrischgewicht des Sprosses beträgt in diesem Zeitpunkt 39,4 g und ist somit nur um 2,2 g kleiner als im intakten Zustande bei Beginn des Versuches. Da der Sproß bei Versuchsbeginn 37,5 g Feuchtigkeit enthielt, so machen die 2,2 g Wasserverlust zu Beginn des manifesten Welkens *bloß 6 % des anfänglich vorhandenen Wassers aus*.

Etwa 12 Stunden nach dem Auftreten der ersten manifesten Welkesymptome am untersten Blatt ist die gesamte Pflanze welk und schlaff. Die Wasseraufnahme und Wasserabgabe werden jedoch durch diesen Zusammenbruch nicht beeinflußt, sondern beide sinken nach dem Höhepunkt um die 8. Versuchsstunde dauernd ab, erst steiler, dann langsamer, ohne daß sich der äußere Zusammenbruch des Sprosses in ihrem Verlauf ausprägen würde. Zur Zeit des Zusammenbruches beträgt das Wasserdefizit des gesamten Sprosses 6,9 g, d. h. rund 18 % der zu Beginn des Versuches im Sproß vorhandenen Feuchtigkeit.

Die folgenden Merkmale scheinen bei diesem Kurvenverlauf der 4. Versuchsreihe wesentlich zu sein :

1. Die *Schockwirkung* nach dem Zusatz des Lycomarasmins. Sie setzt sowohl die Wasseraufnahme als die Wasserabgabe des Sprosses auf rund einen Drittel herab, also beide in ähnlichem Ausmaß, so daß das Gesamtfrischgewicht der Versuchspflanze nicht spürbar beeinflußt wird. Diese Schockwirkung dauert etwa 3 Stunden und dürfte unmittelbar auf den Zeitabschnitt folgen, in welchem das Lycomarasmin in die Protoplasten der Gewebezellen eintrat.

2. Die *vorübergehende Übersteigerung der Wasserabgabe* nach Ablauf der Schockphase, und zwar im Falle des vorliegenden Beispieles um rund 50 % über die gleichzeitige Wasseraufnahme hinaus. Es muß in den transpirationsnahen Blattgeweben ein *vorübergehendes Überangebot an Feuchtigkeit* erfolgen, damit unter konstanten äußern Bedingungen eine entsprechende Übersteigerung der Verdunstung über das Normalmaß und über die Wasseraufnahme hinaus einsetzen kann.

3. Die *zeitliche Unabhängigkeit* des Auftretens der Krankheits-symptome vom Verlauf des Wasserhaushaltes : Die ersten Welkesymptome können schon während des Paroxysmus der Wasserabgabe auftreten oder auch zwei Stunden später, und der endgültige Kollaps der



Versuchspflanze zeichnet sich in den Kurven des Wasserhaushaltes überhaupt nicht ab.

4. Die *sachliche Unabhängigkeit* des Auftretens der Krankheits-symptome vom Verlauf des Wasserhaushaltes: Zur Zeit des Auftretens der ersten Welkesymptome herrscht im Laubwerk der Versuchspflanze der Abbildung 9 ein Wasserdefizit von 2,2 g, das sind bloß 6 % der zu Versuchsbeginn in den Geweben vorhandenen Feuchtigkeit; wir werden später im Anschluß an Abbildung 11 sehen, daß unsere Pflanzen

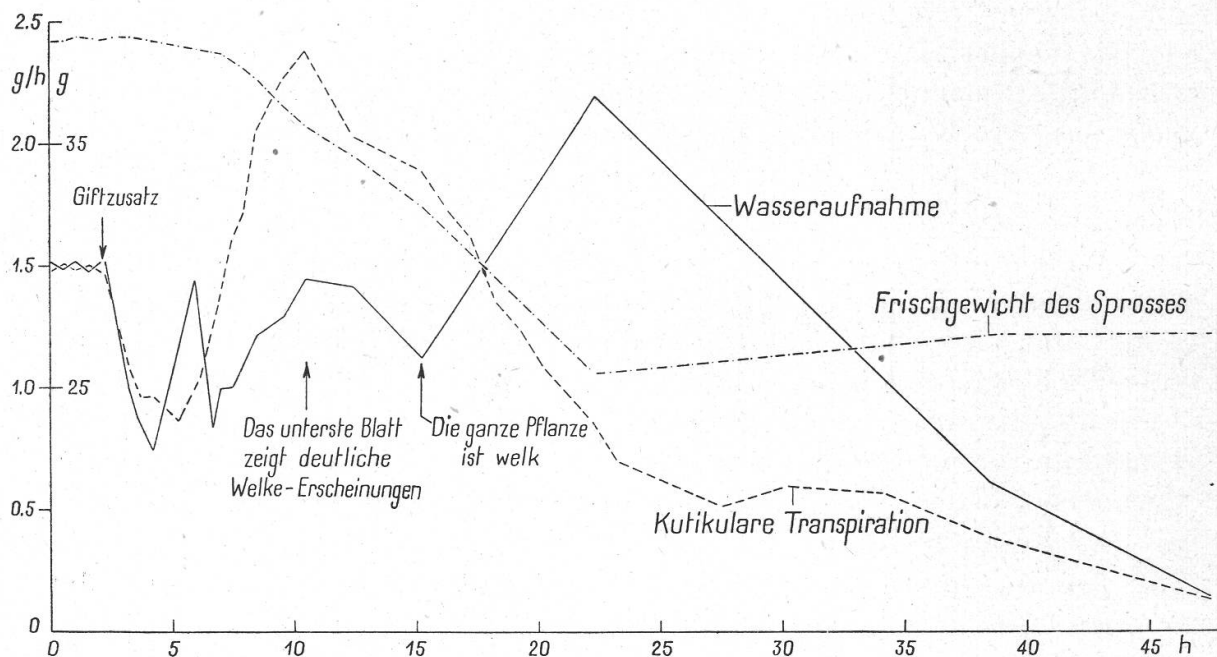


Abbildung 10.

Der Einfluß von  $10^{-2}$  mol Lycomarasmin bei dauerndem Nachschub auf den Wasserhaushalt einer Tomatenpflanze im *Dunkeln*.

*Abszisse*: Stunden nach Versuchsbeginn.

Wasserdefizite von 15 % ohne irgendwelche Welkesymptome ertragen können. Der im Verlaufe der Erkrankung eventuell eintretende Wasser-verlust kann somit auf keinen Fall die *Ursache* des pathologischen Welkens sein.

## 5. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage*: Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse im *Dunkeln* (also bei bloß kutikularer Transpiration), wenn statt Wasser dauernd Lycomarasmin in der Verdünnung von  $10^{-2}$  mol nachgeschoben wird?

Dieser Versuch stellt die unmittelbare Parallele zur 4. Versuchsreihe dar. Er sollte zeigen, ob das *Ausmaß* der Transpiration einen un-

mittelbaren Einfluß auf den Zeitpunkt des Welkens besitzt, und ob darüber hinaus dem *Lichte* eine besondere Bedeutung beim Welkevorgang zukommt (photochemischer Effekt).

Die hier als Beispiel gewählte Pflanze besaß eine Blattfläche (einfach gerechnet) von 10,9 dm<sup>2</sup> und eine Stiel- und Stengelfläche von rund 1,8 dm<sup>2</sup>, ein Frischgewicht zu Anfang des Versuches von 39,25 g, am Schluß des Versuches von 27,21 g und ein Trockengewicht am Schluß des Versuches von 3,65 g. Lufttemperatur 20,0—20,2°; rel. Feuchtigkeit 70—72 %.

Die soeben für die Abbildung 9 besprochenen Merkmale treten uns auch in den Kurven der Abbildung 10 wieder entgegen, insbesondere:

1. die anfängliche *Schockwirkung* mit dem steilen Abfall sowohl der Wasseraufnahme als der Wasserabgabe; auch das *Ausmaß* der Störung ist ähnlich wie im Lichte, sinken doch beide Kurven auf nahezu den halben Betrag hinab (die Wasseraufnahme zeigt um die 6. Versuchsstunde aus unbekannten Gründen eine kleine Unebenheit);

2. die starke *Übersteigerung der Wasserabgabe* nach Ablauf der Schockphase. Sie ist um rund die Hälfte größer als zur Zeit des Versuchsbeginneres und um mehr als die Hälfte größer als die gleichzeitige Wasseraufnahme;

3. die ersten Welkesymptome treten wieder *nach* dem Transpirationssparoxysmus auf. Das Wasserdefizit beträgt in diesem Zeitpunkt 3,4 g, also rund 10 % der anfänglich vorhandenen Feuchtigkeit.

Die Intensität der Transpiration und die Dunkelheit üben somit bei der hohen Lycomarasminkonzentration von 0,01 mol keinen meßbaren Einfluß auf den zeitlichen Ablauf des Welkevorganges im Dunkeln aus; dieser gestaltet sich vielmehr ähnlich wie im Lichte.

## 6. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage*: Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse im *Licht*, wenn statt Wasser dauernd Lycomarasin in der Verdünnung von 10<sup>-3</sup> mol nachgeschoben wird? Die Konzentration des Lycomarasmins ist somit zehnmal geringer als in der 4. Versuchsreihe.

Die hier zu besprechende Pflanze besaß eine Blattfläche (einfach gerechnet) von 13,3 dm<sup>2</sup>, eine Stengel- und Stielfläche von rund 2,6 dm<sup>2</sup>, ein Frischgewicht zu Beginn des Versuches von 57,86 g, am Schluß des Versuches von 33,98 g und ein Trockengewicht von 4,50 g. Lufttemperatur 20,0—20,3°; rel. Feuchtigkeit 70—71 %.



Die Kurven der Abbildung 11 verlaufen ähnlich wie in Abbildung 9. Die Schockwirkung tritt nach ungefähr derselben Zeit ein, setzt jedoch den Wasserumsatz bloß auf  $\frac{2}{3}$  (statt, wie in der korrespondierenden Ab-

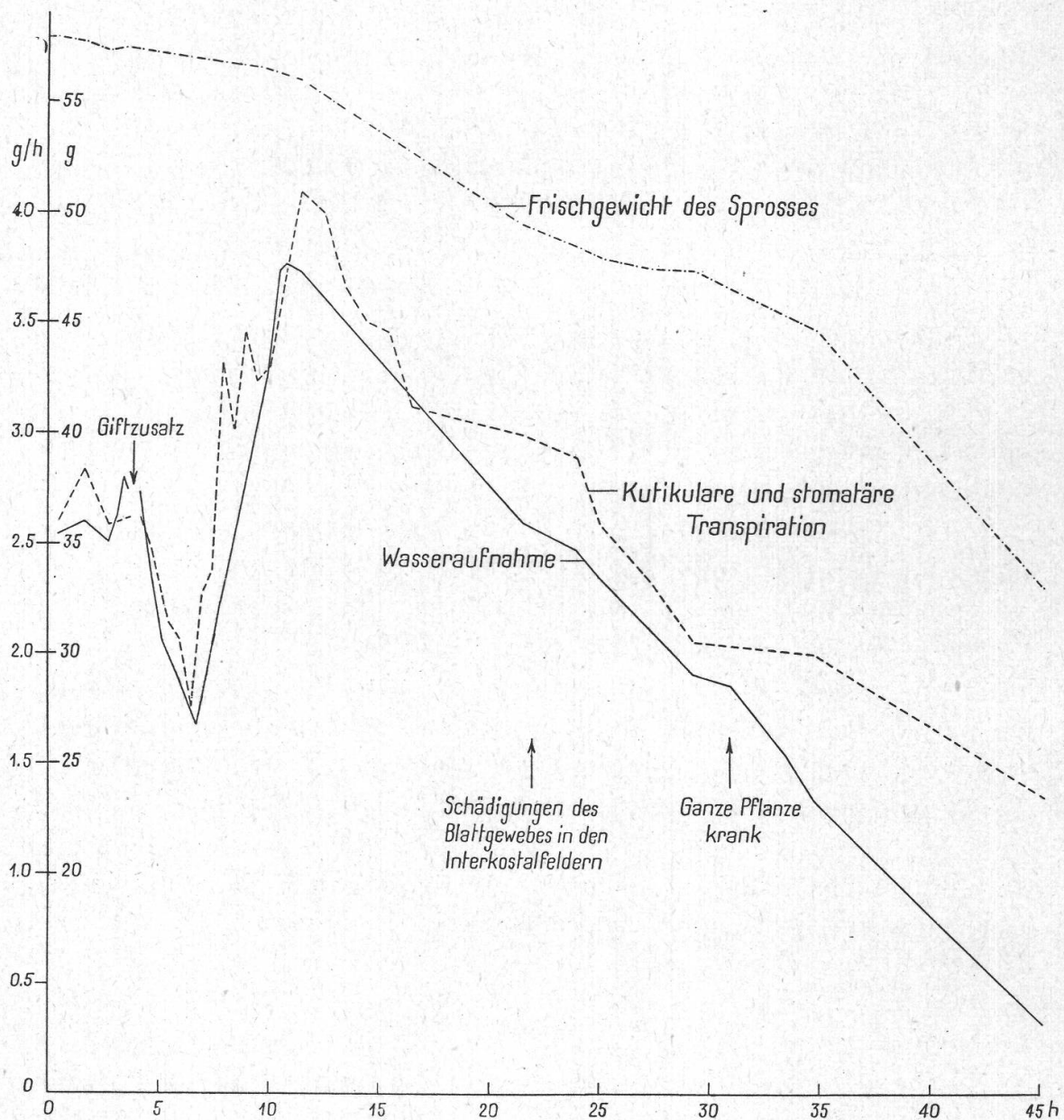


Abbildung 11.

Der Einfluß von  $10^{-3}$  mol Lycomarasmin bei dauerndem Nachschub auf den Wasserhaushalt einer Tomatenpflanze im *Licht*.

*Abszisse:* Stunden nach Versuchsbeginn (nach Gäumann und Jaag, 1946).

bildung 9, auf  $\frac{1}{3}$ ) herab. Nach der Schockphase steigen die Wasseraufnahme und insbesondere die Wasserabgabe wiederum steil an; die letztere überwiegt derart, daß das Frischgewicht dauernd absinkt.

Erst 10 Stunden nachdem der Höhepunkt des Wasserumsatzes überschritten ist, beginnt die Schädigung der Versuchspflanze manifest

zu werden: In den Interkostalfeldern sozusagen aller Blättchen werden « Wasserflecken » erkennbar, und die Blattränder rollen sich leicht ein. Der Wasserverlust beträgt in diesem Zeitpunkt 8,9 g, das sind rund 17 % der zu Versuchsbeginn in der Pflanze vorhandenen Feuchtigkeit. Nach weitem 9 Stunden ist die ganze Pflanze krank und teilweise vertrocknet.

Wesentlich für die Versuche mit  $10^{-3}$  mol Lycomarasmin im Lichte scheinen die folgenden Punkte zu sein :

1. daß die Schockwirkung *innerhalb derselben Zeit* eintritt wie bei der Verdünnung von  $10^{-2}$  mol;

2. daß auf die Schockphase wieder eine vorübergehende Übersteigerung des Wasserumsatzes, insbesondere der Wasserabgabe, folgt, und zwar in ähnlichem Ausmaße wie bei der Verdünnung von  $10^{-2}$  mol;

3. daß jedoch manifeste Schädigungen *erst etwa 10 Stunden* nach dem Überschreiten des Höhepunktes des Wasserumsatzes auftreten, und zwar in einer milderer Form als bei der Verdünnung von  $10^{-2}$  mol. Durch die zehnmal stärkere Verdünnung des Lycomarasmins wird somit bloß der Zeitpunkt des Auftretens der *Welkesymptome* hinausgeschoben, nicht aber der Zeitpunkt der *Schockphase*;

4. daß das Wasserdefizit beim Auftreten der ersten Symptome rund 17 % beträgt, also gleichviel wie in der 4. Versuchsreihe zur Zeit des gänzlichen Zusammenbruches. Es kann somit wieder nicht in erster Linie der Wasserverlust sein, der *primär* den Zusammenbruch bedingte.

## 7. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage:* Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse im *Dunkeln*, wenn statt Wasser dauernd Lycomarasmin in der Verdünnung von  $10^{-3}$  mol nachgeschoben wird? Diese Versuchsreihe bildet die unmittelbare Parallele zur 6. Versuchsreihe.

Die hier zu besprechende Versuchspflanze besaß eine Blattfläche (einfach gerechnet) von 5,7 dm<sup>2</sup>, eine Stengel- und Blattstielfläche von rund 1,2 dm<sup>2</sup>, ein Frischgewicht zu Beginn des Versuches von 40,70 g, am Schluß des Versuches von 36,71 g und ein Trockengewicht am Schluß des Versuches von 8,64 g. Lufttemperatur 20,0—20,1°; rel. Luftfeuchtigkeit 69—72 %.

Im Gegensatz zu Abbildung 11 löst in Abbildung 12 die Übertragung der Versuchspflanze in die Lycomarasminlösung keine Schockwirkung und keine vorübergehende Übersteigerung der Wasserabgabe aus. Dies ist eine Zufälligkeit des in Frage stehenden Objektes; in andern Versuchsreihen war dagegen während 3—4 Stunden eine schwache Schockwirkung erkennbar. Die einzige Störung besteht in Abbildung 12 in einer *dauernden leichten* Übersteigerung der Transpiration, so daß



der Wassergehalt der Versuchspflanze am Schluß des rund 31stündigen Versuches um rund 12 % geringer ist als zu Versuchsbeginn. Erst 28 Stunden nach Versuchsbeginn treten an der Versuchspflanze leichte Welkesymptome auf, jedoch derart undeutlich, daß der unbefangene Beobachter sie nicht wahrgenommen haben würde. Leider mußte der Versuch kurz hernach abgebrochen werden; denn länger als 48 Stunden (rund 16 Stunden Vorbereitungszeit und 31 Stunden Versuch) dürfen Tomatensprosse in Dunkelheit nicht im Versuch stehen, wenn man sie nicht quälen will.

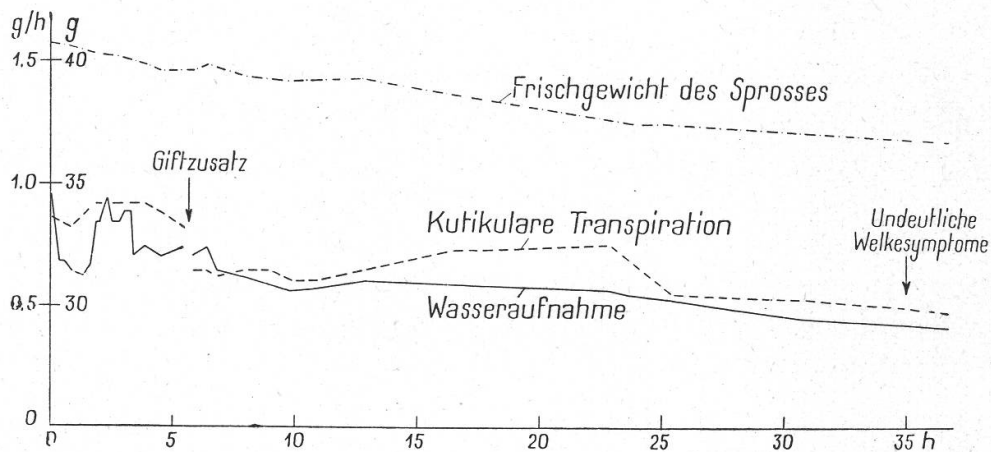


Abbildung 12.

Der Einfluß von  $10^{-3}$  mol Lycomarasmin bei dauerndem Nachschub auf den Wasserhaushalt einer Tomatenpflanze im *Dunkeln*.

*Abszisse* : Stunden nach Versuchsbeginn.

Das Lycomarasmin vermag somit in der Verdünnung von  $10^{-3}$  mol im *Dunkeln* wohl noch eine leichte Störung des Wasserhaushaltes, nämlich eine leichte *Übersteigerung* der Wasserabgabe und dadurch eine gewisse Absenkung des Frischgewichtes der Versuchspflanze auszulösen, dagegen keine wesentlichen grobsinnlichen Krankheitsmerkmale mehr. *Somit besteht bei der Wirkung des Lycomarasmins ein photischer Effekt: Die Protoplasten reagieren im Lichte stärker auf das Lycomarasmin als in Dunkelheit.*

## 8. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage* : Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse im *Licht*, wenn statt Wasser dauernd Lycomarasmin in der Verdünnung von  $10^{-4}$  mol nachgeschoben wird ? Die Konzentration des Lycomarasmins ist somit hundertmal geringer als in der 4. Versuchsreihe.

Die hier zu besprechende Versuchspflanze besaß eine Blattfläche (einfach gerechnet) von  $7,3 \text{ dm}^2$ , eine Stengel- und Stielfläche von rund

1,6 dm<sup>2</sup>, ein Frischgewicht zu Beginn des Versuches von 52,30 g, am Schluß des Versuches von 45,54 g und ein Trockengewicht am Schluß des Versuches von 7,80 g. Lufttemperatur 20,0—20,5°; rel. Luftfeuchtigkeit 69—73 %.

Der Giftzusatz führt in Abbildung 13 zu einer (schwachen) Schockwirkung, auf die vorübergehend ein unregelmäßiger Anstieg der Wasser-

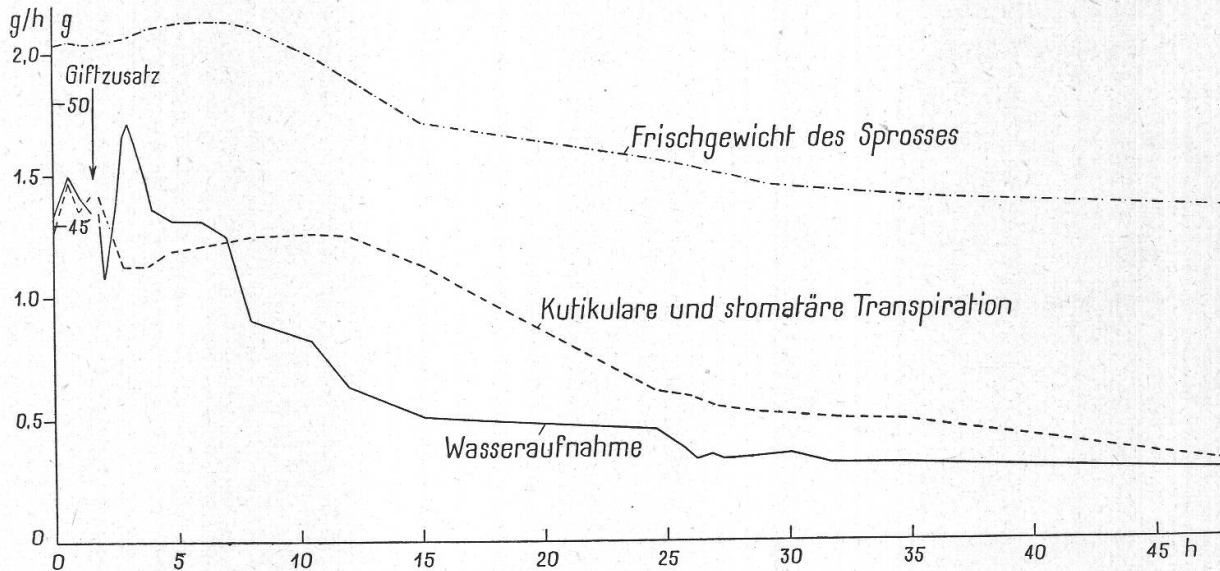


Abbildung 13.

Der Einfluß von  $10^{-4}$  mol Lycomarasmin bei dauerndem Nachschub auf den Wasserhaushalt einer Tomatenpflanze im *Licht*.

*Abszisse*: Stunden nach Versuchsbeginn (nach G ä u m a n n und J a a g, 1946).

aufnahme und der Wasserabgabe folgt; da die letztere auf die Dauer überwiegt, so sinkt das Frischgewicht der Versuchspflanze im Laufe des Versuches von 52,34 auf 45,54 g; sie verliert somit *volle 15 %* ihrer ursprünglichen Feuchtigkeit. Dennoch ist sie am Schluß des Versuches, *nach 48 Stunden, noch vollkommen frisch und turgeszent*. Wir ersehen daraus erneut, daß es z. B. in Abbildung 9 nicht der Wasserverlust von 2,2 g sein konnte, der das pathologische Welken der Versuchspflanze bedingte.

Das Lycomarasmin löst somit in der Verdünnung von  $10^{-4}$  mol im *Lichte keine grobsinnlichen Welkesymptome* mehr aus, sondern nur noch eine *Störung der Wasserbilanz*.

## 9. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage*: Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse im *Dunkeln*, wenn statt Wasser dauernd Lycomarasmin in der Verdünnung von  $10^{-4}$  mol nachgeschoben wird?



Die als Beispiel gewählte Pflanze besaß eine Blattfläche (einfach gerechnet) von rund  $10 \text{ dm}^2$ , eine Stengel- und Stielfläche von  $1,60 \text{ dm}^2$ , ein Frischgewicht zu Beginn des Versuches von  $50,80 \text{ g}$ , am Schluß des Versuches von  $44,24 \text{ g}$  und ein Trockengewicht am Schluß des Versuches von  $5,32 \text{ g}$ . Lufttemperatur  $20,0\text{--}20,3^\circ$ ; rel. Luftfeuchtigkeit  $70\text{--}73 \%$ .

Der Giftzusatz führt zunächst während etwa 5 Stunden zu einer vorübergehenden, leichten, unregelmäßigen Schockwirkung, worauf die Wasseraufnahme und die Wasserabgabe während etwa 13 Stunden auf

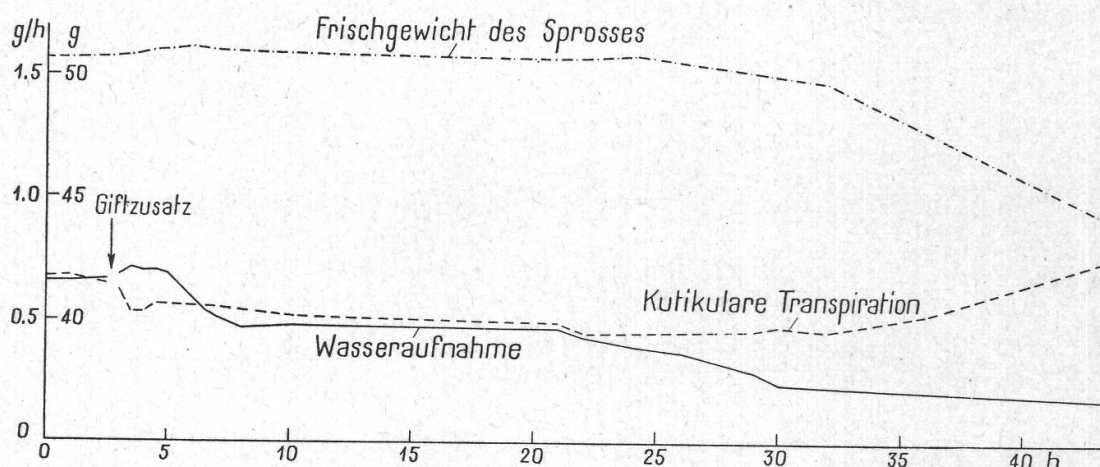


Abbildung 14.

Der Einfluß von  $10^{-4}$  mol Lycomarasmin bei dauerndem Nachschub auf den Wasserhaushalt einer Tomatenpflanze im *Dunkeln*.

Abszisse: Stunden nach Versuchsbeginn.

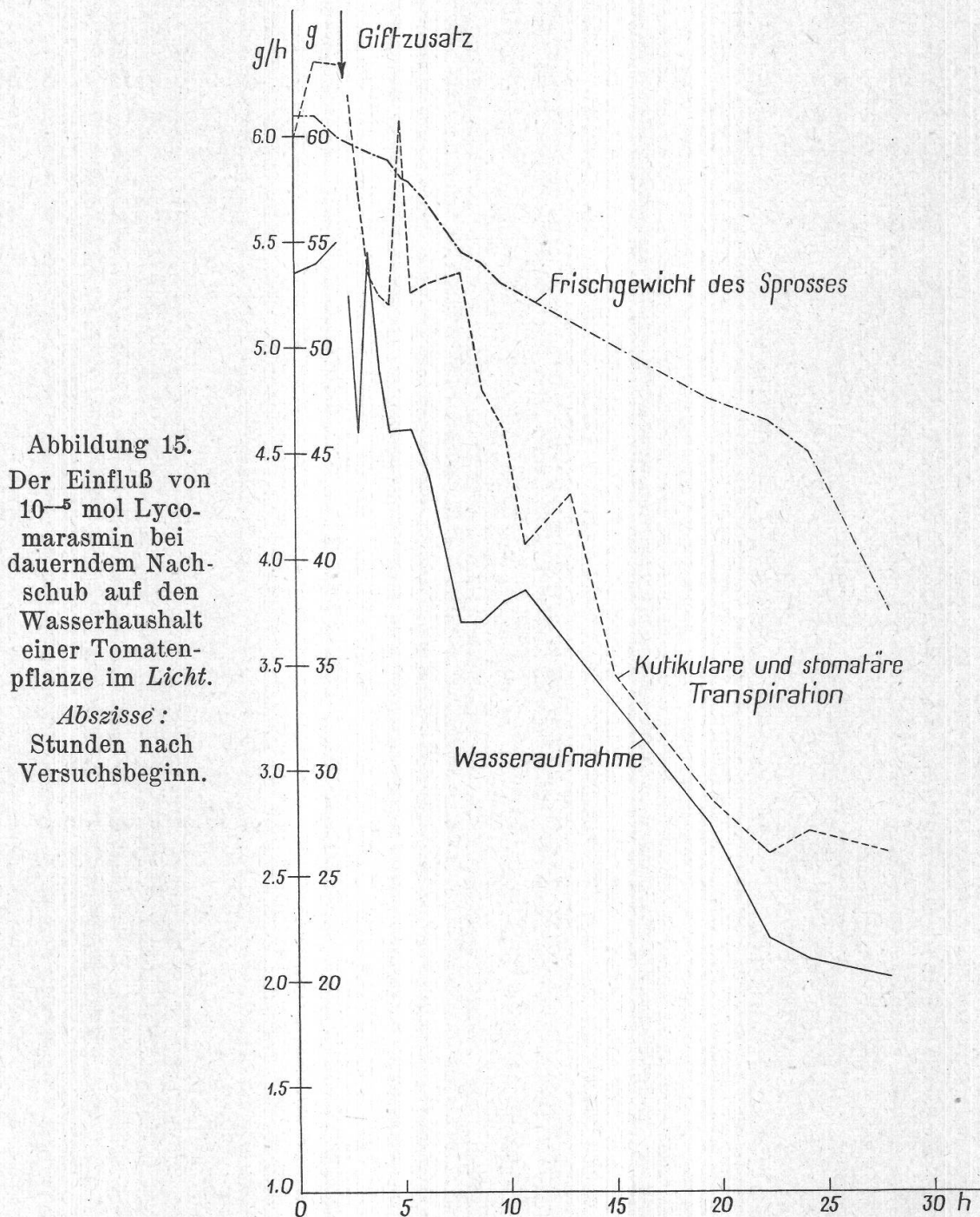
ungefähr dem normalen Niveau konstant bleiben. Erst rund 18 Stunden nach Versuchsbeginn tritt eine deutliche Störung des Wasserhaushaltes der Versuchspflanze ein: die Wasseraufnahme fällt erst steil, dann langsamer ab, wogegen die Wasserabgabe erst langsam, dann steiler zunimmt.

Bei Abbruch des Versuches nach rund 40 Stunden hat die Versuchspflanze infolge der Übersteigerung der Wasserabgabe im letzten Drittel des Versuches  $6,56 \text{ g}$  Wasser verloren, das sind rund  $14 \%$  ihres ursprünglichen Feuchtigkeitsgehaltes; *dennoch sieht sie noch vollkommen frisch und gesund aus*. Die Lycomarasminzugabe bewirkt somit, wie in den Versuchen 7 und 8, bloß noch eine *leichte Störung des Wasserhaushaltes*, dagegen innert nützlicher Frist *keine grobsinnlichen Krankheitserscheinungen*.

## 10. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage:* Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse im *Lichte*, wenn statt Wasser dauernd Lycomarasmin in der Verdünnung von  $10^{-5}$  mol nachgeschoben wird?

Die hier zu besprechende Versuchspflanze besaß 11 Blätter mit einer Fläche (einfach gerechnet) von  $12,0 \text{ dm}^2$ , einer Stengel- und Stielfläche von rund  $2,2 \text{ dm}^2$ , einem Frischgewicht zu Beginn des Versuches



von  $62,5 \text{ g}$ , am Schluß des Versuches von  $39,81 \text{ g}$ . Lufttemperatur  $21,1$ — $21,3^\circ$ ; Luftfeuchtigkeit  $55$ — $56 \%$ .

Die Ergebnisse (Abbildung 15) sind gleich wie in Abbildung 13: Lycomarasin löst in der Verdünnung von  $10^{-5}$  mol im Lichte wohl noch ein dauerndes Absinken des Wasserumsatzes aus, jedoch keinerlei



manifeste Störungen mehr, obschon die Versuchspflanze bei Abbruch des Versuchs *volle 43 % ihres ursprünglichen Wassergehaltes* verloren hatte.

### 11. Versuchsreihe.

*Versuchsfrage:* Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt abgeschnittener Tomatensprosse im *Dunkeln*, wenn statt Wasser dauernd Lycoramarasin in der Verdünnung von  $10^{-5}$  mol nachgeschoben wird?

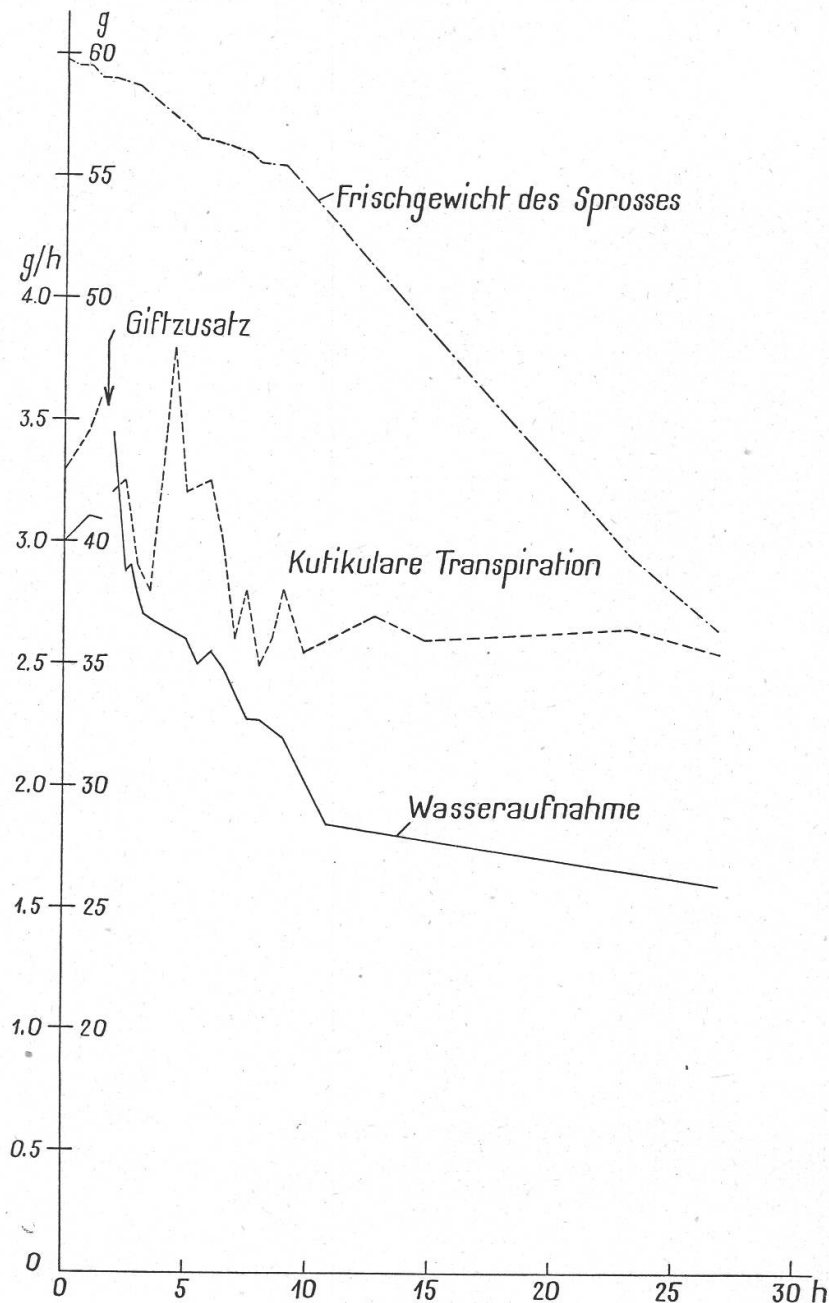


Abbildung 16.  
Der Einfluß von  $10^{-5}$  mol Lycoramarasin bei dauerndem Nachschub auf den Wasserhaushalt einer Tomatenpflanze im *Dunkeln*.

*Abszisse:*  
Stunden nach Versuchsbeginn.

Die hier zu besprechende Versuchspflanze besaß eine Blattfläche (einfach gerechnet) von  $11,0 \text{ dm}^2$ , eine Stengel- und Stielfläche von rund

1,6 dm<sup>2</sup>, ein Frischgewicht zu Beginn des Versuches von 59,6 g, am Schluss des Versuches von 31,57 g. Lufttemperatur 21,1—21,3°; Luftfeuchtigkeit 56—57 %.

Der Zusatz von Lycomarasmin in der Verdünnung von 10<sup>-5</sup> mol löst wiederum, auch im Dunkeln, keine manifeste Störungen mehr aus, sondern nur noch eine dauernde Übersteigerung der Transpiration, welche letztere vor allem nach der zehnten Versuchsstunde erheblich über die stark eingeschränkte Wasseraufnahme hinausragt. Bei Abbruch des Versuches nach 25stündiger Einwirkung des Giftes hatte die Versuchspflanze, obschon sie äußerlich noch vollkommen gesund aussah, volle 56 % ihres ursprünglichen Flüssigkeitsgehaltes verloren.

### Zusammenfassung.

1. Es wird eine Versuchsmethodik beschrieben, die es ermöglicht, die Wasseraufnahme und die kutikulare und stomatäre Transpiration abgeschnittener Tomatensprosse unter konstanten äußern Bedingungen ununterbrochen zu verfolgen.
2. Die Giftwirkung des *Lycomarasmins*, eines von *Fusarium lycopersici* Sacc., dem Erreger der *Tomatenwelke* gebildeten Welkestoffes, läßt vier Phasen erkennen :
  - a) Der Zusatz des Giftes zur Nährlösung löst zunächst während etwa 2—3 Stunden eine *Schockphase* aus; diese äußert sich nicht in *manifesten* Symptomen, sondern nur in einer Störung der *Wasserbilanz*, indem sowohl die Wasseraufnahme als die Transpiration gleichsinnig absinken, d. h. gedrosselt werden. Der *Zeitpunkt* des Auftretens des Schockeffektes wird durch die Lycomarasminkonzentration nicht beeinflusst, sondern nur das *Ausmaß* des Schockeffektes: Bei der Konzentration von 10<sup>-2</sup> mol Lycomarasmin sinken die Kurven der Wasseraufnahme und der Wasserabgabe auf etwa  $\frac{1}{3}$ , bei der Konzentration von 10<sup>-3</sup> mol Lycomarasmin auf etwa  $\frac{2}{3}$  des ursprünglichen Betrages ab; bei der Konzentration von 10<sup>-4</sup> und 10<sup>-5</sup> mol Lycomarasmin ist die Schockwirkung nur noch schwach erkennbar.
  - b) Nach Überwindung der Schockphase biegen die Kurven sowohl der Wasseraufnahme als der Wasserabgabe bei den Konzentrationen von 10<sup>-2</sup> und 10<sup>-3</sup> mol Lycomarasmin steil nach oben um und leiten eine Phase der vorübergehenden *Übersteigerung der Transpiration*, gelegentlich auch eine Übersteigerung der Wasseraufnahme, *über das Normalmaß hinaus* ein. Die Transpiration kann während dieser Zeit bis um etwa die Hälfte größer sein als die gleichzeitige Wasseraufnahme; somit muß, im Anschluß an



die Schockphase, Feuchtigkeit aus den Zellinhalten in den Transpirationsstrom hinausgetreten sein; das Gesamtfrischgewicht des Sprosses nimmt dementsprechend ab.

- c) Nach etwa 5—8 Stunden geht die Phase der vorübergehenden Übersteigerung der Transpiration unvermittelt zu Ende und wird durch eine *Phase der Lähmung des Wasserhaushaltes* abgelöst. Die Kurven der Transpiration und der Wasseraufnahme sinken nunmehr bei sämtlichen hier besprochenen Lycomarasminkonzentrationen ( $10^{-2}$ — $10^{-5}$  mol) dauernd ab. Da die Transpiration dauernd größer bleibt als die gleichzeitige Wasseraufnahme, so verliert der Sproß weiterhin an Frischgewicht.
- d) *Unabhängig vom Verlauf des Wasserhaushaltes* setzt bei den in Frage kommenden Lycomarasminkonzentrationen eine *Phase der manifesten Erkrankung* ein: Bei der Konzentration von  $10^{-2}$  und  $10^{-3}$  mol Lycomarasmin treten in den Sprossen sichtbare Schädigungen auf, die schließlich zum *irreversibeln pathologischen Welken* führen. Die Welkesymptome erscheinen stets *nach* dem Überschreiten des Kulminationspunktes der Wasserabgabe, und zwar bei der Konzentration von  $10^{-2}$  mol Lycomarasmin gleichzeitig mit dem Paroxysmus oder etwa 2—5 Stunden nach demselben, bei der Konzentration von  $10^{-3}$  mol Lycomarasmin frühestens 10 Stunden nach dem Überschreiten des Höhepunktes. Das Auftreten der äußern Erkrankungssymptome zeichnet sich in den Kurven des Wasserhaushaltes nicht ab. Bei den Konzentrationen von  $10^{-4}$  und  $10^{-5}$  mol Lycomarasmin werden keine Welkesymptome mehr ausgelöst, sondern nur noch eine *pathologische Übersteigerung der Wasserabgabe*, so daß die Versuchspflanzen bis die Hälfte ihres Feuchtigkeitsvorrates verlieren können.
3. Es wird die Theorie entwickelt, daß die primäre Ursache des pathologischen Welkens *nicht* im Wasserverlust zu suchen sei, sondern daß das Wasserdefizit, wie das pathologische Welken selbst, eine *Folge* der Vergiftung der Protoplasten der Wirtszellen durch die toxischen Stoffwechselprodukte des Erregers, insbesondere eine *Folge der Veränderung der Semipermeabilität der Plasmagrenzschichten* darstelle. Die Schockwirkung fällt mit dem Eintritt des Lycomarasmins in die Gewebe zusammen.

Bei der Konzentration von  $10^{-2}$  und  $10^{-3}$  mol Lycomarasmin werden die Plasmagrenzschichten in einem Ausmaß geschädigt, daß *mit dem Wasser auch Zellinhaltsstoffe* in den Transpirationsstrom der Zellwände hinaustreten. Das zusätzliche Angebot von Wasser führt zur Phase 2: zur vorübergehenden Übersteigerung der Transpiration

über das Normalmaß hinaus. Das Hinaustreten von Zellinhaltsstoffen in den Transpirationsstrom der Zellwände zerstört die osmotischen Voraussetzungen des Turgors und führt zum irreversiblen pathologischen Welken (Phase 4).

Bei der Konzentration von  $10^{-4}$  und  $10^{-5}$  mol Lycomarasmin wird bloß der Wasserhaushalt der Protoplasten gestört, dagegen nicht die Semipermeabilität der Plasmagrenzschichten für Zellinhaltsstoffe. Deshalb erfolgt bloß eine dauernde *Übersteigerung der Transpiration* und dementsprechend eine Abnahme des Frischgewichtes der Versuchspflanzen, dagegen kein pathologisches Welken: trotz des hohen Wasserverlustes treten keine manifesten Welkesymptome auf; denn *diese* sind in erster Linie die Folge der Zerstörung der Semipermeabilität für *Zellinhaltsstoffe*.

4. Da bei der Lycomarasminkonzentration von  $10^{-3}$  mol kräftige Welkesymptome nur im Lichte auftreten, dagegen (bei gleichem Wasserverlust) nicht im Dunkeln, so wird vermutet, daß bei der Giftwirkung des Lycomarasmins auch ein *photischer Effekt* mitspielt.
5. Die vorgetragenen Ergebnisse lassen einige Zweifel an der Richtigkeit der Vorstellung aufkommen, wonach es ausschließlich der durch die Verdunstung gesteuerte Kohäsionszug sei, der das Wasser in den Leitungsbahnen hebt und in den Zellwänden weiterführt. Falls diese Vorgänge ausschließlich auf mechanischen Grundlagen ruhten, so wäre schwer zu verstehen, warum die Wasseraufnahme und mit ihr der Wassernachschub trotz gleichbleibender äußerer Verhältnisse dauernd absinkt, nachdem die Protoplasten geschädigt worden sind. Vielleicht sind die Protoplasten der Zellen des Blattgewebes an der Wasserbewegung doch nicht so ganz unbeteiligt, wie dies nach den Arbeiten von Strugger (1938, 1939) und Rouschal (1940) den Anschein haben mag.

## Les bases physiologiques du flétrissement parasitogène I.

### Résumé.

- 1° On présente une méthode de recherches qui permet de suivre l'absorption de l'eau et la transpiration cuticulaire et stomatique des pousses de tomate, dans des conditions extérieures constantes.
- 2° L'action toxique de la *lycomarasmine*, corps à propriétés flétrissantes produit par le *Fusarium lycopersici* Sacc., agent du *flétrissement des tomates*, laisse reconnaître 4 phases :
  - a) D'abord une *phase de choc* provoquée par l'addition du poison à la solution nutritive, phase qui dure de 2 à 3 heures. Elle ne pré-



sente aucun symptôme extérieur, mais seulement une perturbation dans le *bilan de l'eau* : l'absorption de l'eau ainsi que la transpiration diminuent dans les mêmes proportions. La concentration de lycomarasmine n'influence pas le *moment* où l'effet de choc se manifeste, mais bien l'*intensité* de l'effet de choc. Les courbes d'absorption et de sortie de l'eau diminuent des deux tiers, par rapport aux valeurs initiales, pour une concentration de lycomarasmine de  $10^{-2}$  mol; elles diminuent d'un tiers pour des concentrations de lycomarasmine de  $10^{-3}$  mol; quant aux concentrations de lycomarasmine de  $10^{-4}$  et  $10^{-5}$  mol, elles permettent à peine de reconnaître les phénomènes de choc.

- b) Dès que la phase de choc a été surmontée, on voit les courbes d'absorption et de sortie de l'eau se relever rapidement, ceci aux concentrations de lycomarasmine de  $10^{-2}$  et  $10^{-3}$  mol, et introduire une phase passagère de *transpiration excessive*, parfois aussi une absorption d'eau supérieure à la normale. Durant cette période, la transpiration peut être jusqu'à la moitié plus grande que l'absorption simultanée d'eau. Par suite de cette phase de choc, il faut donc que de l'humidité du contenu cellulaire passe dans le courant de transpiration; le poids frais total de la pousse diminue en conséquence.
- c) Après 5 à 8 heures, cette phase passagère de transpiration excessive prend subitement fin et est remplacée par la *phase de la paralysie des échanges aqueux*. Les courbes de la transpiration et de l'absorption de l'eau subissent une baisse continue, et ceci pour toutes les concentrations de lycomarasmine discutées dans ce travail ( $10^{-2}$  à  $10^{-5}$  mol). La transpiration demeurant toujours plus grande que l'absorption simultanée de l'eau, la pousse continue à perdre de son poids frais.
- d) *Indépendamment du cours des échanges aqueux* — ceci pour les concentrations de lycomarasmine entrant en question — apparaît la *phase où se manifeste la maladie* : les concentrations de lycomarasmine de  $10^{-2}$  et  $10^{-3}$  mol provoquent, dans les pousses, des dégâts visibles menant au *flétrissement pathologique irréversible*. Les symptômes de flétrissement apparaissent toujours *après* que le point culminant de la sortie d'eau ait été franchi: pour les concentrations de lycomarasmine de  $10^{-2}$  mol, en même temps que le paroxysme, ou 2—5 heures après; pour les concentrations de lycomarasmine de  $10^{-3}$  mol, au plus tôt 10 heures après le point culminant. L'apparition des symptômes extérieurs de la maladie ne se marquent pas sur la courbe des échanges aqueux. Les concentrations de lycomarasmine de  $10^{-4}$  et  $10^{-5}$  mol ne déclenchent plus aucun symptôme de flétrissement, mais seulement une *sortie*

*d'eau excessive de caractère pathologique*, si bien que la plante examinée perd jusqu'à la moitié de ses réserves d'humidité.

- 3° On développe la théorie suivante : La cause primaire du flétrissement pathologique ne réside *pas* dans la perte d'eau. Le déficit en eau, comme le flétrissement pathologique lui-même, sont une *conséquence* de l'intoxication des cellules de l'hôte par les produits toxiques du métabolisme de l'agent infectieux et, en particulier, une *conséquence de la détérioration de la semiperméabilité des couches périphériques du plasma*.

Les concentrations de lycomarasmine de  $10^{-2}$  et  $10^{-3}$  mol détériorent à ce point les couches de plasma périphérique que des *constituants du plasma sont aussi entraînés avec l'eau* dans le courant de transpiration des membranes cellulaires. L'apport supplémentaire d'eau mène à la phase 2 : transpiration excessive, mais passagère, au-dessus de la normale. La sortie du contenu cellulaire dans le courant de transpiration des membranes cellulaires modifie les conditions osmotiques prévues de la turgescence et mène au flétrissement pathologique irréversible. (Phase 4.)

Les concentrations de lycomarasmine de  $10^{-4}$  et  $10^{-5}$  mol détériorent seulement le bilan aqueux du protoplasma, mais pas la semiperméabilité des couches périphériques du plasma pour les constituants du plasma lui-même. De ce fait, on a seulement un *excès de transpiration* constant et, en conséquence, une diminution du poids frais de la plante étudiée, et non un flétrissement pathologique : malgré la grande perte d'eau, il n'y a aucun symptôme manifeste de flétrissement, car *ceux-ci* sont dûs en premier à la détérioration de la semiperméabilité pour les *composants du plasma*.

- 4° Puisque les concentrations de lycomarasmine de  $10^{-3}$  mol ne donnent de forts symptômes de flétrissement qu'en présence de lumière et non à l'obscurité (avec des pertes d'eau égales), on peut supposer que dans l'intoxication à la lycomarasmine, il intervient un effet *photique*.
- 5° Les résultats rapportés plus haut donnent quelques doutes quant à la théorie de la cohésion qui veut que seule la cohésion du filet d'eau conditionné par la transpiration permette à l'eau de monter dans les vaisseaux, et de se diriger dans les membranes cellulaires. Si ces procédés ne reposaient que sur des bases mécaniques, il serait difficile de comprendre pourquoi, après que les protoplastes ont été détériorés, l'absorption de l'eau et, de ce fait, l'apport consécutif d'eau diminuent continuellement, malgré les conditions identiques. Peut-



être les protoplastes des cellules des tissus foliaires ne sont pas sans action sur les mouvements de l'eau, comme les travaux de Strugger (1938, 1939) et de Rouschal (1940) semblaient le démontrer.

---

**Zitierte Literatur.**

- G ä u m a n n, E. und J a a g, O., 1936. Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration. (Ber. schweiz. Bot. Ges., **45**, 411—518.)
- — 1946. Über das Problem der Welkekrankheiten bei Pflanzen. (Experientia, **2**, 215—220.)
- P l a t t n e r Pl. A. und C l a u s o n - K a a s, N., 1944. Über ein Welke erzeugendes Stoffwechselprodukt von *Fusarium lycopersici* Sacc. (Helv. chim. Acta, **28**, 188—195.)
- — 1945. Über Lycomarasmin, den Welkstoff aus *Fusarium lycopersici* Sacc. (Experientia, **1**, 195—196.)
- R o u s c h a l, E., 1940. Fluoreszenzoptische Messungen der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes an krautigen Pflanzen, mit Berücksichtigung der Blattspurleitflächen. (Flora, N.F. **34**, 229—256.)
- und S t r u g g e r, S., 1940. Der fluoreszenz-histochemische Nachweis der kutikulären Rekretion und des Salzweges im Mesophyll. (Ber. deutsch. Bot. Ges., **58**, 50—69.)
- S t r u g g e r, S., 1938. Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen I. (Flora, N.F. **33**, 56—68.)
- 1939. Idem II und III. (Biol. Cbl., **59**, 274—288, 409—442.)
-