

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 III
Autor: Gäumann, Ernst / Jaag, Otto
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-40555>

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: 09.01.2026

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

Die physiologischen Grundlagen des parasitogenen Welkens III

Von Ernst Gäumann und Otto Jaag.

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

Eingegangen am 20. Juni 1947.

In zwei frühern Mitteilungen (G ä u m a n n und J a a g , 1947, diese Berichte, S. 3 und S. 132) besprachen wir das Welkeverhalten von Tomatenpflanzen unter der Einwirkung von *Lycomarasmin*, einem Welkegift von *Fusarium lycopersici* Sacc., dem Erreger der Tomatenwelke, und von *Patulin* (Clavacin), einem unspezifischen Antibioticum, das durch verschiedene Penicillien usw. gebildet wird. Die vorliegende Arbeit möchte über zwei weitere Teilfragen berichten:

1. *Kapitel.* Wie gestaltet sich der Wasserhaushalt unserer Tomatenpflanzen bei natürlichem, spontanem Welken infolge *Wassermangels*, und inwiefern ist dieses spontane, physiologische Welken reversibel?

2. *Kapitel.* Wie gestaltet sich das toxische Welken bei hoher Luftfeuchtigkeit (« Welken ohne Wasserverlust »).

Der Kommission zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung des Eidgenössischen Militärdepartementes, die den vorliegenden Zyklus durch einen Beitrag unterstützte, möchten wir auch hier unsern Dank wiederholen.

1. Kapitel.

Das spontane, physiologische Welken der Tomatenpflanzen.

Bei den zu prüfenden Pflanzen wurde der Wurzelschopf, wie üblich, weggeschnitten; hernach wurde das Stengelende kurze Zeit in ein warmes Paraffin-Vaselin-Gemisch getaucht, das nach dem Herausnehmen erstarrte und die Wundfläche wasser- und luftdicht abschloß. Dann wurde die Pflanze an der Waage aufgehängt und in ihrer Wasserabgabe verfolgt.

1. Versuchsreihe.

Versuchsfrage: Wie gestaltet sich die Wasserabgabe eines abgeschnittenen Tomatensprosses in Dunkelheit, wenn der Wassernachschub während kurzer Zeit ausbleibt?

Sproß 35 cm lang; Blattfläche, einfach gerechnet, rund 8,6 dm², Stengel- und Blattstielfläche rund 0,5 dm². Frischgewicht ohne Paraffinfuß 22,5 g, Trockengewicht rund 2,3 g, Wassergehalt also rund 20,2 g. Lufttemperatur 21,0—21,5° C, rel. Feuchtigkeit 38—40 %.

Schon eine halbe Stunde nach Versuchsbeginn fangen die Blätter an, etwas schlaff und in ihrer Färbung etwas matt zu werden. 1½ Stunden nach Versuchsbeginn läßt die Pflanze « den Kopf hängen »; sie hat in diesem Zeitpunkt 1,5 g Wasser verloren, d. s. rund 7 % ihres ursprünglichen Wassergehaltes. Nach fünf Stunden ist die Pflanze vollkommen welk: Stengel, Blattstiele, Fiederblattstiele und Fiederblättchen sind schlaff und hängen nieder; der Wasserverlust beträgt 2,5 g, d. s. rund 12 % des ursprünglichen Wassergehaltes.

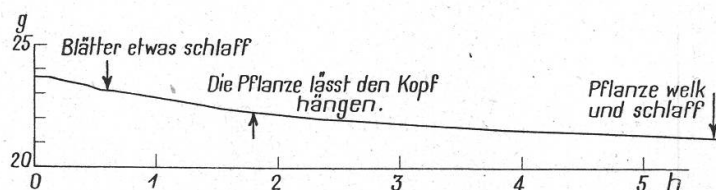


Abbildung 1.

Der Verlauf der Wasserabgabe eines Tomatensprosses in Dunkelheit bei kurzfristigem Ausbleiben des Wassernachschubes in verhältnismäßig trockener Luft (Versuchsreihe 1).

Nunmehr wird der « Fuß » der Pflanze 3 cm über der Stengelbasis abgeschnitten, und der Sproß wird in Wasser zurückgestellt. Er beginnt sich sogleich zu erholen; nach 15 Minuten sind der Blattstiel, die Fiederblattstiele und die Blattfiedern des untersten Blattes wieder turgeszent und lassen nicht mehr erkennen, daß sie eine Viertelstunde vorher noch welk waren. Die Straffung schreitet gegen den Wipfel hin fort, und nach 1¼ Stunden ist die Versuchspflanze wieder vollkommen frisch. Auch nach zwei Wochen waren an ihr keinerlei Schädigungen zu erkennen.

Ein physiologisches Welken vom Ausmaß des eben geschilderten ist somit vollkommen reversibel.

2. Versuchsreihe.

Versuchsfrage: Wie gestaltet sich die Wasserabgabe eines abgeschnittenen Tomatensprosses in Dunkelheit, wenn der Wassernachschub lange Zeit ausbleibt?

Sproß rund 60 cm hoch, 12 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 13,2 dm² und einer Stengel- und Stielfläche von 1,8 dm². Frischgewicht 59,8 g, Trockengewicht 6,25 g. Lufttemperatur 21,0° C, rel. Feuchtigkeit 38—42 %.

1¼ Stunden nach Versuchsbeginn sind die Fiederblättchen und die Blattstiele schlaff; der Wasserverlust beträgt in diesem Zeitpunkt 4,6 g, d. s. rund 8 % des ursprünglichen Feuchtigkeitsgehaltes. 4½ Stunden nach Versuchsbeginn läßt die Pflanze bei einem Wasserverlust von rund 11 % den Kopf hängen. 31 Stunden nach Versuchsbeginn, bei einem Wasserverlust von 28 %, ist sie vollkommen welk. 47 Stunden nach Versuchsbeginn, bei einem Wasserverlust von rund 35 %, wurde ihr Aussehen photographisch festgehalten (Abbildung 3).

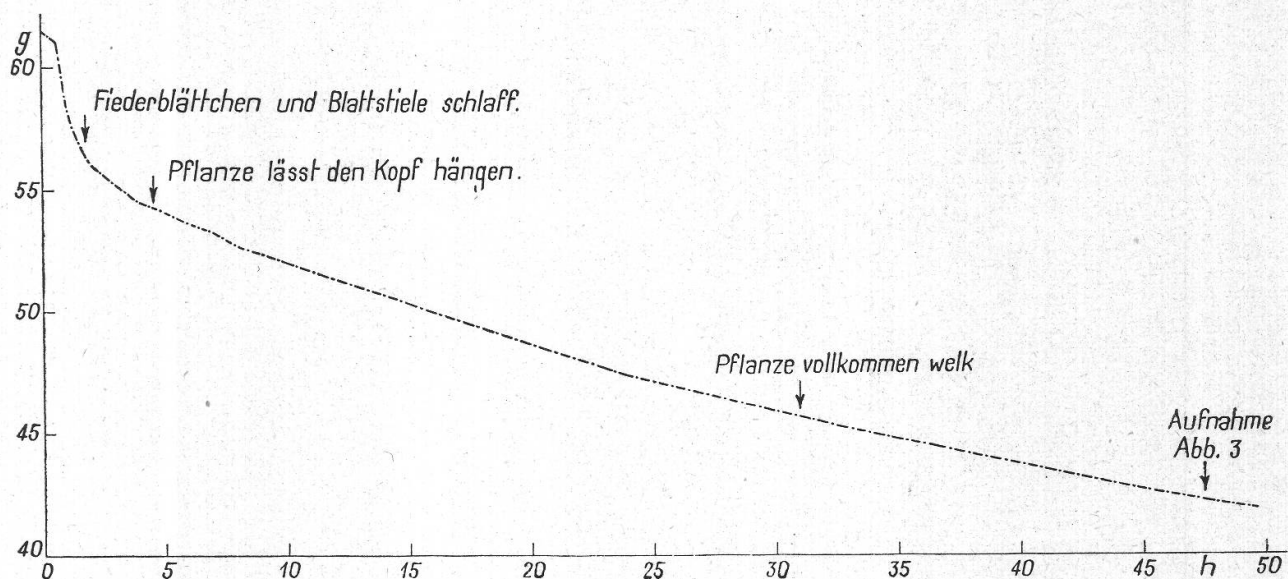


Abbildung 2.

Der Verlauf der Wasserabgabe eines Tomatensprosses in Dunkelheit bei langfristigem Ausbleiben des Wassernachschubes in verhältnismäßig trockener Luft (Versuchsreihe 2).

49 Stunden nach Versuchsbeginn wurde der Paraffinfuß weggeschnitten, und die Pflanze wurde in Wasser gestellt. Schon nach einer halben Stunde war zu erkennen, daß sie sich erholen will. Nach 2½ Stunden waren die beiden Achselsprosse über dem untersten und dem zweituntersten Blatt schon völlig frisch und turgeszent. Im Verlauf von 24 Stunden erholte sich die Pflanze weiter, wobei sie 5,5 g mehr Wasser aufnahm, als sie wegtranspirierte; die oberen Blätter, der Sproßwipfel und die Achseltriebe erlangten ihre volle Frische zurück. Am untersten Blatt wurde zwar der Stiel wieder steif, aber die Fiedern erholten sich nicht mehr. Sie blieben dürr und fühlten sich papieran. Auch am zweiten bis vierten Blatt blieben kleinere Partien der Spreite dauernd geschädigt, meist verdorrt.

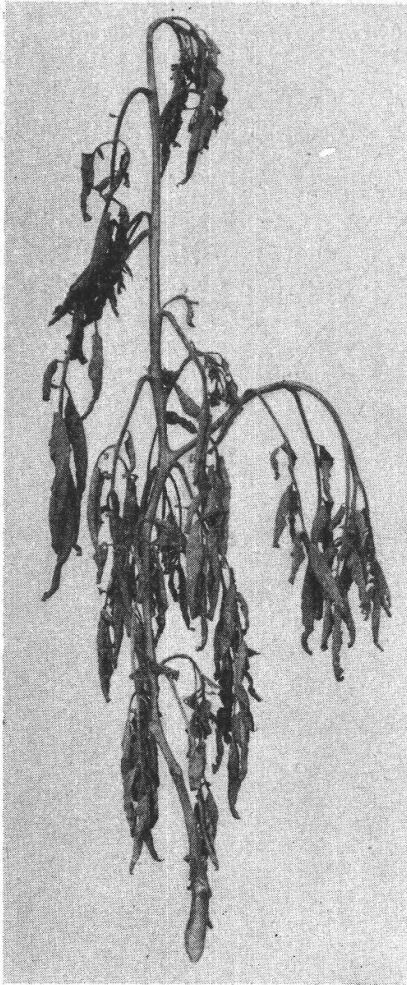


Abbildung 3.
Welke Tomatenpflanze nach
Verlust von rund 35 % ihres
ursprünglichen Feuchtigkeits-
gehaltes. Rund $\frac{1}{6}$ nat. Größe.

3. Versuchsreihe.

Versuchsfrage: Wie gestalten sich die Wasserabgabe und hernach die Wasseraufnahme eines abgeschnittenen Tomatensprosses im Licht, wenn der Wassernachschub lange Zeit ausbleibt?

Pflanze etwa 80 cm hoch; 18 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 16,3 dm² und einer Stengel- und Stielfläche von rund 2,3 dm². Frischgewicht 50,0 g, Trockengewicht 5,2 g. Lufttemperatur 21,0—21,2° C, rel. Feuchtigkeit 93—95 %.

Nach 48 Stunden hat die Versuchspflanze 9,01 g Wasser verloren, d. s. 20 % ihres ursprünglichen Feuchtigkeitsgehaltes. Ihre sämtlichen Blätter sind welk und hängen nieder; nur der Wipfelsproß und die Achselsprosse sind noch frisch und turgeszent.

Nun wird der Fuß weggeschnitten, und die Pflanze wird in Wasser gestellt. Im Verlauf einer Stunde nimmt sie gierig über 2,7 g Wasser auf (d. s. rund $\frac{1}{2}$ ihres Verlustes) und beginnt in den oberen Partien sich zu erholen; dann geht die Wasseraufnahme auf das Normalmaß zurück; die Erholung schreitet weiter und erreicht nach 10—15 Stunden

einen stabilen Zustand: die gesamte Pflanze ist nunmehr wieder turgeszent mit Ausnahme der beiden untersten Blätter, welche zu vergilben beginnen, und des dritt- und viertuntersten Blattes, deren endständige Fiederblättchen lokale Schädigungen aufweisen.

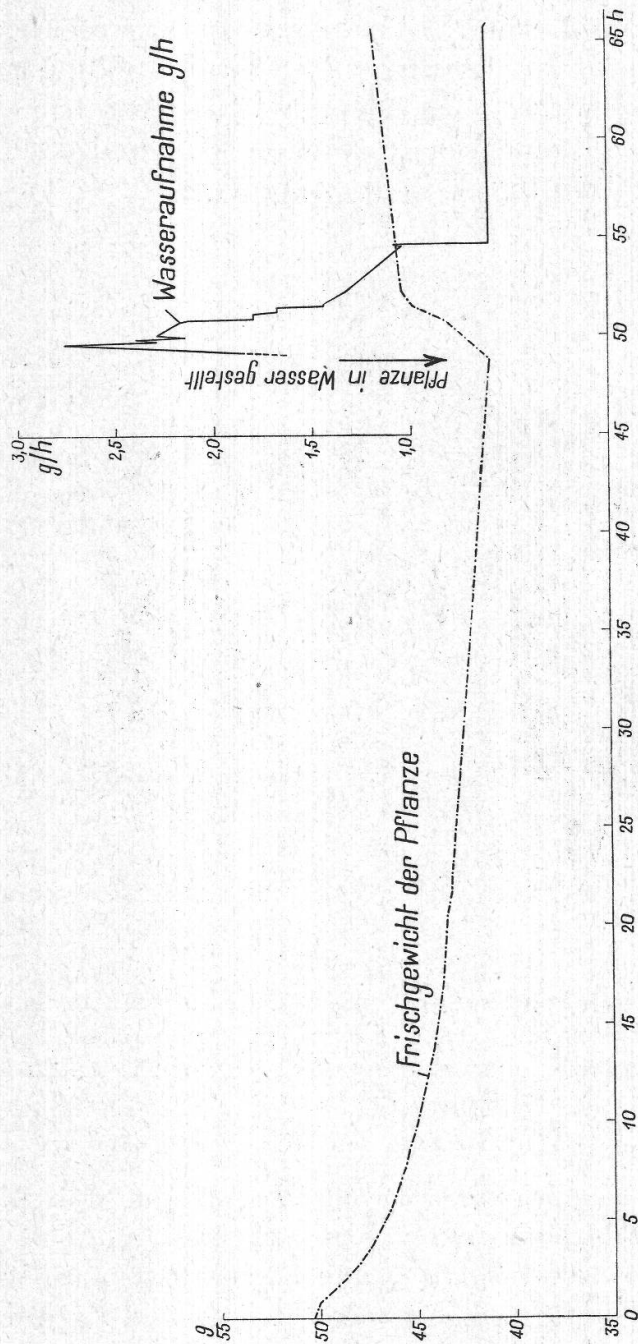


Abbildung 4.

Der Verlauf der Wasserabgabe eines Tomatensprosses bei langfristigem Ausbleiben des Wasser- nachschubes in sehr feuchter Luft im Lichte (Versuchsreihe 3). 48 Stunden nach Versuchs- beginn wurde die Pflanze ins Wasser zurückgestellt und in ihrer Wasseraufnahme geprüft.

Das durch einen Wasserverlust von 20 % ausgelöste spontane Welken ist somit im Lichte nur bei den jüngern Sproßteilen reversibel; die ältern Blätter nehmen dauernden Schaden.

Diese Versuche wurden in großer Zahl wiederholt, insbesondere in Zusammenarbeit mit Herrn dipl. ing. agr. M. Luisier. Sie zeigen immer wieder, 1. daß sich unsere Tomatenpflanzen bei Wasserverlust von etwa 10 % vollkommen erholen können (Abbildung 5, Pflanze Nr. 4), 2. daß bei höhern Wasserverlusten, bis etwa 20 %, die beiden untern Blätter und einige Fiederblättchen des dritt- und viertuntersten Blattes zu vergilben und unter Umständen zu vertrocknen pflegen, während der übrige Sproß wieder turgeszent wird (Abbildung 5, Pflanze Nr. 3), und 3. daß endlich bei noch höheren Wasserverlusten, bis 40 %, der gesamte Sproß in Mitleidenschaft gezogen wird und nach Rückkehr in Wasser nie mehr vollkräftig aussieht (Abbildung 6).

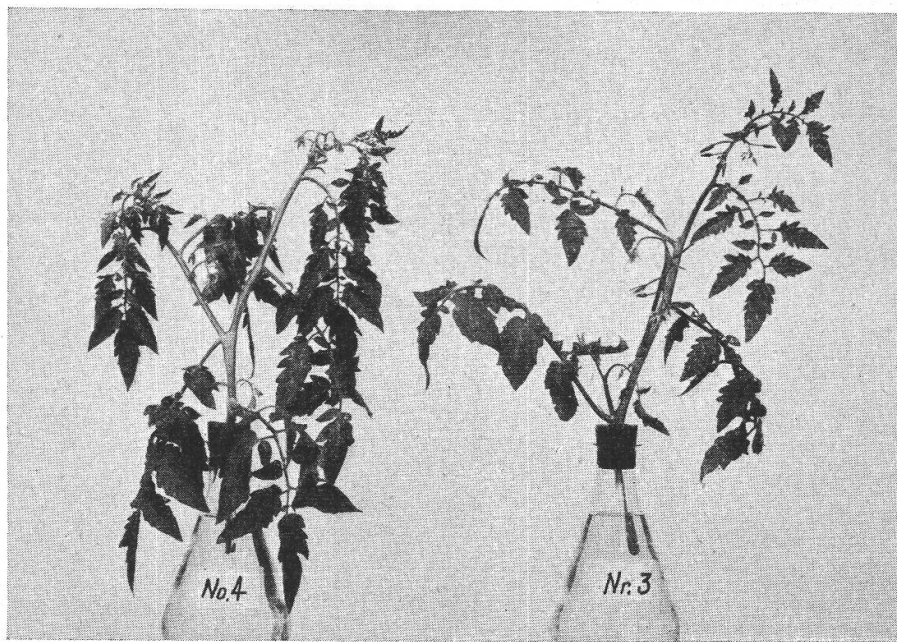


Abbildung 5.

Das Verhalten von spontan welkenden Tomatenpflanzen nach Überführung in Wasser, Nr. 4 nach einem spontanen Wasserverlust von 8 %, Nr. 3 nach einem spontanen Wasserverlust von 20 %.

Rund $\frac{1}{6}$ nat. Größe. Erklärung im Text.

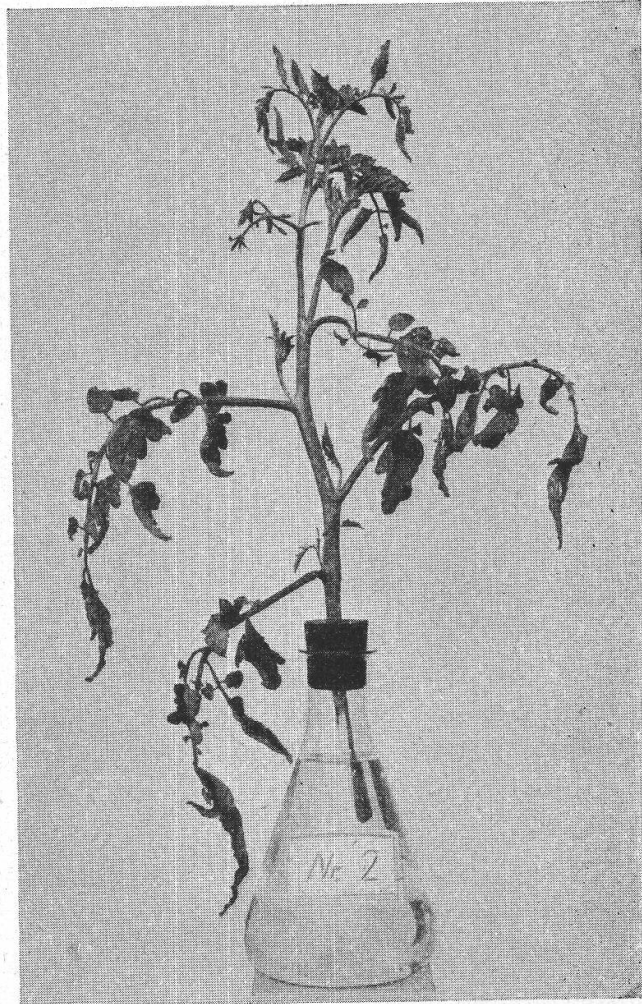
Bemerkenswert ist ferner bei diesen Versuchen, daß die Kurven des Wasserverlustes sämtlicher Versuchspflanzen stets *gleichmäßig*, ausgeglichen, verlaufen; es sind somit keine hydroaktiven Spaltöffnungseffekte zu erkennen, wie sie z. B. Stålfelt beobachtete. Wir möchten nicht bezweifeln, daß sie bestehen, sondern nur feststellen, daß sie sich im Rahmen des *gesamten* Wasserumsatzes eines pflanzlichen Individuums ausebnen und deshalb als solche nicht in Erscheinung treten.

Endlich sind wir uns bewußt, daß die Wasserbilanz nur *eine* Seite des physiologischen und pathologischen Welkens beschlägt und daß bei

den welkenden Individuen auch der Verlauf der Atmung, der Stickstoffwanderung usw. zu berücksichtigen sein wird. Wir haben diese Ausweitung des Arbeitsprogrammes vorläufig zurückgestellt und uns aus zeitlichen Gründen zunächst bloß auf einen Vergleich der *Wasserbilanz* der spontan und der toxischen welkenden Tomatenpflanzen beschränkt.

Abbildung 6.

Die unvollständige Erholung einer Tomatenpflanze, die nach einem spontanen Wasserverlust von 33,2 % in Wasser zurückgebracht wurde. Rund $\frac{1}{4}$ nat. Größe. Erklärung im Text.



Aus unsern Versuchen, die ja mit derselben Tomatensorte unter denselben äußern Bedingungen ausgeführt wurden wie die früher besprochenen pathogenen Reihen, geht zunächst hervor, daß das *Krankheitsbild* des spontanen, physiologischen Welkens *anders beschaffen* ist als die Symptome des pathologischen, parasitogenen Welkens.

Das physiologische Welken erfaßt von Anfang an den Gesamtsproß. Fast gleichzeitig erschlaffen Fiederblätter, Fiederblatt- und Blattstiele sowie der Sproßwipfel, und die Welke schreitet kontinuierlich fort, bis schließlich alle Organe am Stengel niederhängen.

Anderer Art ist die Wirkung des Patulins (Clavacins). Die verschiedenen Veränderungen und Schädigungen treten nicht gleichzeitig in Erscheinung, sondern folgen stets in derselben Weise aufeinander: Rillenbildung und Verfärbung an Stengel und Blattstielen, Knickungen über der Ansatzstelle der Blätter, Dunkelfärbung der Blattnerven und Entfärbung des Blattgewebes längs der Gefäßbündel. Wieder anders zeigt sich die Welke, die durch das Lycomarasmin ausgelöst wird. Stengel und Blattstiele bleiben zunächst unverändert turgeszent und steif. An den Blättern werden jedoch Schädigungen sichtbar, die von der Blattspitze, vom Blattrande oder auch von den Interkostalfeldern ausgehen und fortschreiten, bis alle Fiederblättchen welk, verdorrt und brüchig geworden sind.

Das physiologische und das toxigene Welken sind somit in ihrem Krankheitsbilde *qualitativ verschieden*.

Neben diesen qualitativen Unterschieden in der Art des Krankheitsbildes bestehen zwischen dem physiologischen und dem toxigenen Welken auch *quantitative* Verschiedenheiten hinsichtlich der *Lage der Welkeschwelle*.

Bei Pflanzen mit derselben Vorkultur tritt unter denselben Versuchsbedingungen das spontane, physiologische Welken stets bei *ungefähr demselben Wasserdefizit* auf, nämlich bei einem Wasserverlust von etwa 10 %: hier hängen die Blätter und der Wipfel bereits schlaff hernieder; das spontane, physiologische Welken kann deshalb durch eine entsprechende Steuerung der *Wasserbilanz* stets reproduziert werden. Bei steigenden Wasserverlusten ändert sich nur noch das *Ausmaß der Wiederherstellbarkeit* des Welke-Effektes; während dieser nach einem Wasserverlust von bis etwa 10 % noch vollkommen reversibel ist, bleiben bei Wasserverlusten von etwa 20 % dauernde Schädigungen der untersten Blätter zurück, und bei Wasserverlusten von etwa 40 % erfährt das gesamte Individuum eine nachhaltige, irreversible Schädigung.

Anders beim pathologischen, toxigenen Welken. Hier hängt die Welkeschwelle nicht in erster Linie vom Wasserverlust, sondern *ceteris paribus* von der *Konzentration des Welketoxins* ab. Bei Lycomarasmin-Konzentrationen von 10^{-2} - und 10^{-3} -molar erfolgt ein vollständiges Welken bei Wasserverlusten von etwa 18—21 %, also bei einem doppelt so hohen Wasserverlust, als notwendig wäre, um ein spontanes, physiologisches Welken auszulösen. *Das Welketoxin wirkt somit der Erschlaffung der Pflanze entgegen*: die Erschlaffung, das « Welkwerden », erfolgt unter dem Einfluß des Lycomarasmins erst bei einem doppelt so hohen Wasserverlust wie das spontane, physiologische Welken. *Das Welketoxin steift somit die Pflanzen aus*.

Bei der Lycomarasmin-Konzentration von 10^{-5} -molar kann die Welkeschwelle experimentell überhaupt nicht mehr überschritten werden; hier bleiben die Pflanzen auch bei Wasserverlust von 43, bzw. 56 % noch völlig turgeszent. *Der Aussteifungseffekt des Lycomarasmins ist also in diesem Falle wirkungsvoller als der Turgorverlust infolge des weitgehenden Wasserverlustes.* Beim spontanen, physiologischen Welken wäre ein derartiges Verhalten, wir wiederholen es, ausgeschlossen; hier tritt schon bei einem Wasserverlust von rund 10 % regelmäßig ein völliges Welken des gesamten Sprosses ein.

Wir stellen uns somit vor, daß beim toxischen Welken zwei Prinzipien einander entgegenwirken: 1. *der Welke-Effekt*, ausgelöst durch den Turgorverlust infolge Schädigung der Semipermeabilität der Plasmagrenzschichten, und 2. *der Aussteifungs-Effekt*, der die grünen pflanzlichen Gewebe starrer werden läßt. Wir vermögen die physikalisch-chemischen Grundlagen des Aussteifungseffektes noch nicht zu erkennen. Vielleicht handelt es sich um einen besondern Versteifungsstoff nach Art der *Koagulase*. In diesem Falle würde der Aussteifungseffekt vielleicht mit der früher besprochenen *Schädigung der wasserhaltenden Kraft des Plasmas* zusammenhängen: infolge der Koagulasewirkung läßt das Plasma bisher gebundenes Wasser « los », so daß dieses in den Transpirationsstrom der Zellwände hinaustritt.

Eine ähnliche Aussteifung oder Verhärtung der erkrankenden Individuen ist in der Welkeliteratur wiederholt erwähnt worden; so wird hin und wieder dargelegt, daß erkrankende Pflanzen, statt zu « welken », « starr » und « steif » werden.

2. Kapitel.

Das toxische Welken bei hoher Luftfeuchtigkeit.

In unsern frühern Mitteilungen wurde die Auffassung vertreten, daß das toxische Welken, im Gegensatz zum physiologischen Welken, *nicht* mit dem Wasserverlust in einem ursächlichen Zusammenhang stehe, sondern auf einer Schädigung der Semipermeabilität der Plasmagrenzschichten beruhe, die ihrerseits zu einer Störung der osmotischen Voraussetzungen des Turgors führe. Falls diese Auffassung richtig ist, so muß das toxische Welken auch in feuchtigkeitsgesättigter Luft eintreten, wenn die Transpiration auf ein Minimum sinkt und infolgedessen nur ein unwesentlicher Wasserverlust der Versuchspflanzen eintritt.

Mit dieser Frage « *Welken ohne Wasserverlust* » beschäftigen sich die 4. bis 6. Versuchsreihe, die hier als Beispiele aus unserem Material ausgewählt wurden.

4. Versuchsreihe.

Versuchsfrage: Wie gestalten sich die Wasserbilanz und der Welke-Effekt, wenn die Versuchspflanze in einer nahezu feuchtigkeitsgesättigten Atmosphäre im Dunkeln einer 10^{-2} -molaren Patulinlösung ausgesetzt wird?

Versuchspflanze rund 70 cm hoch, 13 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von rund 18 dm^2 und einer Stengel- und Blattstielfläche von rund 3 dm^2 . Frischgewicht 66,47 g, Trockengewicht 6,21 g. Lufttemperatur $20,2\text{--}20,4^\circ \text{C}$, rel. Feuchtigkeit 93–95 %.

Die Wasseraufnahme und die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze erfahren durch den Zusatz des Giftes keine wesentliche Veränderung; immerhin ist die Wasseraufnahme zunächst etwas größer als die (infolge der hohen Luftfeuchtigkeit stark gehemmte) Transpira-

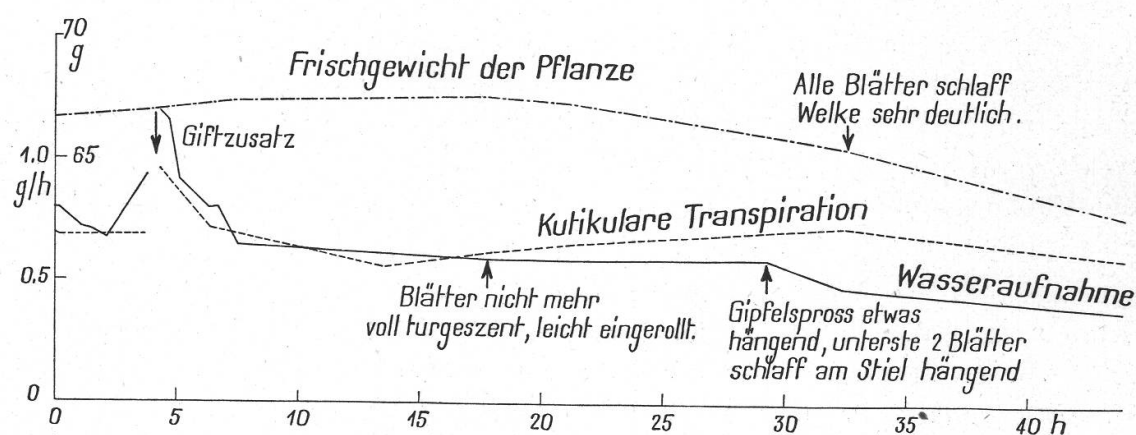


Abbildung 7.

Der Gang des Welkens einer Tomatenpflanze in einer 10^{-2} -molaren Patulinlösung in nahezu feuchtigkeitsgesättigter Luft im Dunkeln (Versuchsreihe 4).

tion, so daß das Frischgewicht der Pflanze vorübergehend um 0,6 g ansteigt; dies ist eine Zufälligkeit des vorliegenden Versuches und somit ohne tiefere Bedeutung.

14 Stunden nach dem Giftzusatz sind die Blätter nicht mehr voll turgeszent, sondern leicht eingerollt; in diesem Zeitpunkt besitzt die Pflanze immer noch die rund 0,6 g mehr Wasser als zur Zeit des Giftzusatzes.

28½ Stunden nach Versuchsbeginn ist die Pflanze vollkommen welk und schlaff; ihr Wasserverlust gegenüber dem Zeitpunkt des Giftzusatzes beträgt 1,5 g, d. s. 2,5 % ihres gesamten Feuchtigkeitsgehaltes. Wir dürfen somit feststellen, daß das toxische Welken (wie zu beweisen war) in dieser Versuchsreihe *ohne wesentlichen Wasserverlust* auftritt.

Über eine weitere Frage, die sich in diesem Zusammenhange stellt, nämlich über die Beziehung der aufgenommenen Patulinmenge zu der

Ausprägung des Krankheitsbildes, werden wir später in einem andern Zusammenhange berichten. Im vorliegenden Falle nahm die Pflanze bis zum Zeitpunkte des Welkens 24,97 g der 10^{-2} -molaren Patulinlösung auf; diese entsprechen einer Patulinmenge von 38,5 mg, d. s. 579 mg Patulin je kg Frischgewicht.

Daß aber das toxische Welken auch in feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre nicht nur eine Funktion der aufgenommenen Giftmenge ist, sondern überdies durch andere Faktoren, z. B. durch die Lichteinwirkung, mitbedingt wird, mögen die beiden folgenden Versuchsreihen zeigen.

5. und 6. Versuchsreihe

Versuchsfrage: Wie gestalten sich die Wasserbilanz und der Welkeeffekt, wenn die Versuchspflanzen in einer nahezu feuchtigkeitsgesättigten Atmosphäre im Lichte, bzw. im Dunkeln, einer 10^{-3} -molaren Patulinlösung ausgesetzt werden?

Versuchspflanze der 5. Reihe rund 80 cm hoch, 11 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 12,3 dm² und einer Stengel- und Blattstielfläche von rund 2,5 dm², Frischgewicht 70,4 g, Trockengewicht 6,2 g. Lufttemperatur 21,0—21,2 °C, rel. Feuchtigkeit 93 %.

Versuchspflanze der 6. Reihe rund 70 cm hoch, 13 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 14,3 dm² und einer Stengel- und Blattstielfläche von 2,6 dm², Frischgewicht 62,2 g, Trockengewicht 6,4 g. Lufttemperatur 21,0—21,2 °C, rel. Feuchtigkeit 94—95 %.

Bei der Versuchspflanze Nr. 5 erfolgt auf den Giftzusatz ein steiler, aber gleichsinniger Abfall der Wasseraufnahme *und* der Transpiration, so daß das Frischgewicht der Pflanze sich gleich bleibt. Nach 10 bis 15 Stunden erreichen beide Funktionen einen ungefähr konstanten Wert. 35 Stunden nach Versuchsbeginn ist die Pflanze leicht welk und läßt den Kopf hängen; in diesem Zeitpunkt hat sie 54,37 g 10^{-3} -molarer Patulinlösung aufgenommen, d. s. 8,37 mg Patulin, bzw. 119 mg je kg Frischgewicht.

Ihr Frischgewicht betrug im Zeitpunkt des beginnenden Welkens 70,46 g, also gleich viel wie zu Beginn des Versuches; *somit trat das Welken wieder ohne Wasserverlust ein.*

Der Versuch wurde noch während mehr als 24 Stunden fortgesetzt; in der ganzen Zeit nahm die Pflanze 105,5 g Patulinlösung auf, entsprechend rund 232 mg Patulin je kg Frischgewicht; doch nahmen die Welkesymptome an Intensität nicht mehr zu.

Vollkommen anders verhält sich die Schwesterpflanze im Dunkeln (Abbildung 9); sie wurde während rund 60 Stunden, bis sie zu vergilben begann, im Versuch behalten und nahm während dieser Zeit 73,5 g Patulinlösung, entsprechend rund 182 mg Patulin je kg Frischgewicht auf, also rund gleich viel wie die Versuchspflanze Nr. 5. Sie

zeigt jedoch keinerlei funktionelle Störungen und auch keine Schädigungen oder Welke-Erscheinungen; demnach muß beim Zustandekommen des Welke-Effektes in der 5. Versuchsreihe ein *photischer Effekt* mit-

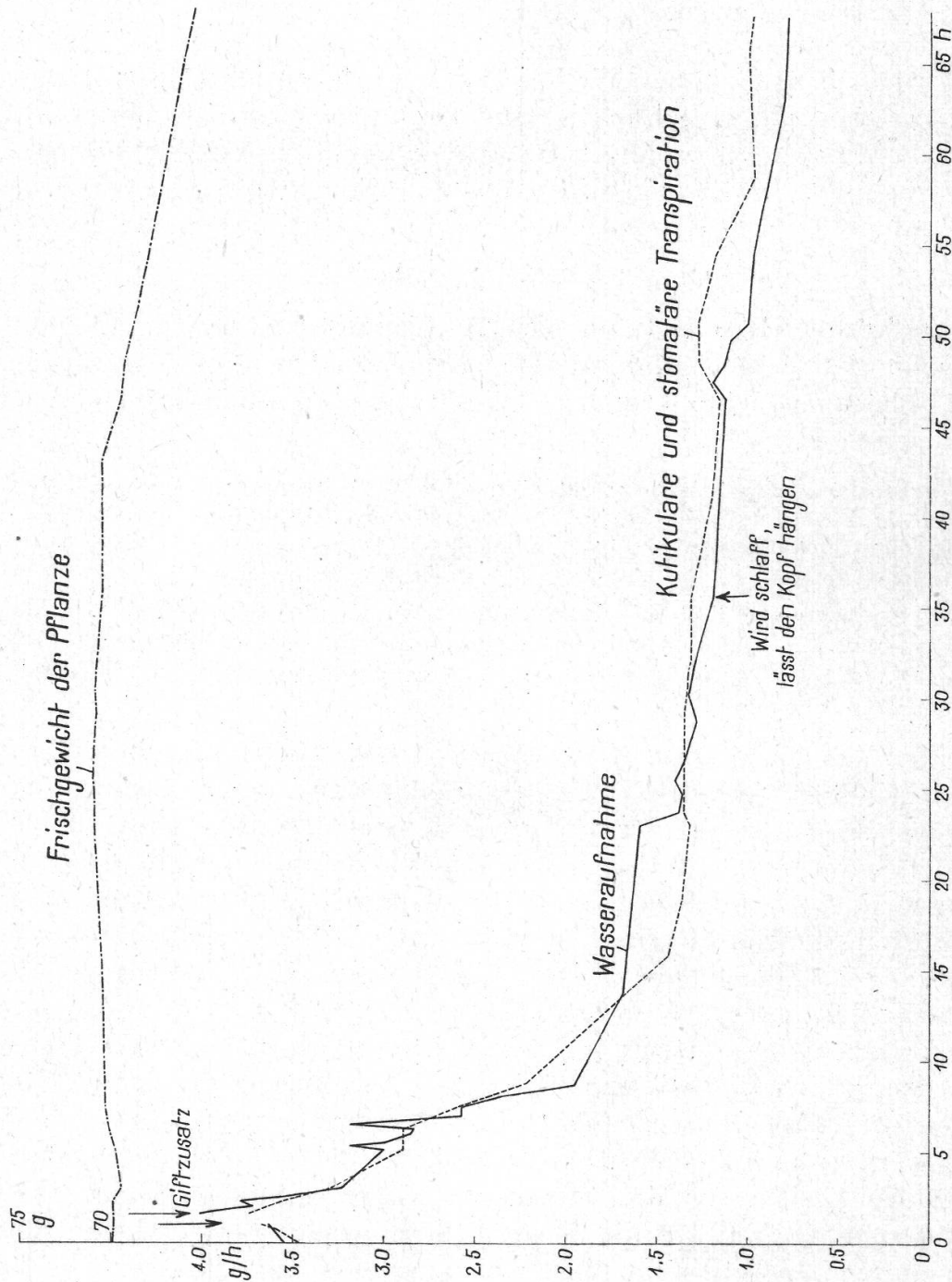


Abbildung 8.

Der Gang des Welpens einer Tomatenpflanze in einer 10^{-3} -molaren Patulinlösung in einer nahezu feuchtigkeitsgesättigten Atmosphäre im Licht (Versuchsreihe 5).

beteiligt sein, wie wir ihn schon früher für die Lycomarasmin-Welke beschrieben haben.

Das *pathologische Welken ohne Wasserverlust* und der früher besprochene *pathologische Wasserverlust ohne Welken* (bei Giftkonzen-

trationen von 10^{-4} - und 10^{-5} -molar) beweisen, daß die Ursachen des physiologischen und des pathologischen Welkens auf einer ganz andern Ebene liegen. Beim *physiologischen* Welken wird der Turgorverlust von innen her durch einen *Wasserverlust* ausgelöst; beim *toxischen* Welken wird dagegen der Turgorverlust an der Grenzschicht durch eine Störung des *Mechanismus*, nämlich der *osmotischen Voraussetzungen* des Turgors, zuwegegebracht; deshalb kann das toxische

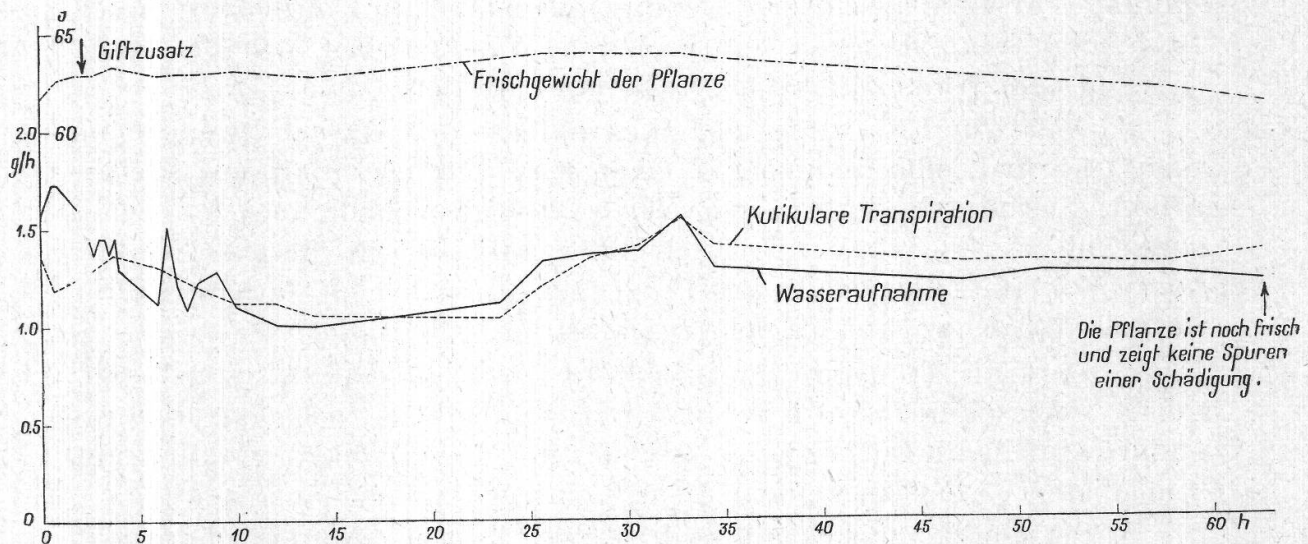


Abbildung 9.

Der Gang des Welkens einer Tomatenpflanze in einer 10^{-3} -molaren Patulinlösung in einer nahezu feuchtigkeitsgesättigten Atmosphäre *im Dunkeln* (Versuchsreihe 6).

Welken bei gedrosselter Transpiration, in einer feuchtigkeitsgesättigten Atmosphäre, *auch ohne Wasserverlust* eintreten.

Zusammenfassung.

1. Das Krankheitsbild des spontanen, physiologischen Welkens, das infolge Wassermangels auftritt, ist von demjenigen des toxischen Welkens *qualitativ* verschieden. Während das physiologische Welken von Anfang an den gesamten Sproß erfaßt, treten beim toxischen Welken zunächst lokale Schädigungen auf, die sukzessive weiterschreiten. Diese Schädigungen sind ihrerseits bei der Patulin- und bei der Lycomarasmin-Vergiftung verschieden geartet.

2. Zwischen dem physiologischen und dem toxischen Welken bestehen auch *quantitative Unterschiede hinsichtlich der Lage der Welschwelle*. Das physiologische Welken tritt bei dem verwendeten Versuchsmaterial *ceteris paribus* stets bei einem Wasserdefizit von rund 10 % auf. Mit steigenden Wasserverlusten ändert sich nur noch das Ausmaß der Wiederherstellbarkeit des Welke-Effektes: das physiolo-

gische Welken ist bei einem Wasserverlust von 10 % vollkommen reversibel; bei 20 % Wasserverlust erfahren die untersten Blätter, bei 40 % erfährt die gesamte Pflanze eine irreversible Schädigung. Beim toxigenen Welken hängt dagegen die Welkeschwelle nicht in erster Linie vom Wasserverlust, sondern von der Konzentration des Welketoxins ab; so tritt bei Lycomarasmin-Konzentrationen von 10^{-2} - und 10^{-3} -molar ein vollständiges Welken erst bei Wasserverlusten von rund 20 % auf, also bei rund doppelt so hohen Wasserverlusten als notwendig wäre, um ein spontanes Welken auszulösen. Bei der Lycomarasmin-Konzentration von 10^{-5} -molar kann dagegen nur noch ein Wasserverlust von bis 50 %, dagegen kein Welke-Effekt mehr ausgelöst werden.

3. Auf Grund der unterschiedlichen Lage der Welkeschwelle beim spontanen und beim toxigenen Welken wird vermutet, daß dem Welke-Effekt, der durch den Turgorverlust infolge Schädigung der Semi-permeabilität der Plasmagrenzschichten ausgelöst wird, ein *Aussteifungseffekt* entgegenwirkt, der die grünen pflanzlichen Gewebe starrer werden läßt. Er wirkt vielleicht nach Art einer *Koagulase*.

4. Wird die Transpiration in nahezu feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre eingeschränkt, so tritt das toxigene Welken *auch ohne Wasserverlust* ein; damit ist erwiesen, daß das toxigene Welken wirklich mit dem Wasserverlust in keinem ursächlichen Zusammenhang steht.

5. Bei den Versuchen mit gedrosselter Transpiration wurde erneut ein photischer Effekt beobachtet, indem das toxigene Welken in einem gewissen Bereich nur im Lichte einsetzt.

Résumé.

1. Le flétrissement physiologique spontané, apparaissant par suite de perte d'eau, se différencie *qualitativement* du flétrissement d'origine toxique. Tandis que le flétrissement physiologique englobe dès le début la pousse entière, le flétrissement toxique ne provoque, au début, que des détériorations locales qui progressent successivement. Les détériorations provoquées par la patuline et la lycomarasmine diffèrent aussi entre elles.

2. Le flétrissement physiologique et le flétrissement toxique présentent des *différences quantitatives* en ce qui concerne le *seuil de flétrissement*. Le flétrissement physiologique apparaît toujours, *ceteris paribus*, lorsqu'il y a un déficit d'eau de 10 %, ceci pour le matériel employé dans les essais. Si les pertes sont plus élevées, ce n'est que le degré de réversibilité du phénomène qui varie. Le flétrissement *physiologique* provoqué par une perte d'eau de 10 % est entièrement réversible. A 20 % ce sont les feuilles inférieures, à 40 % la plante entière qui subissent des dégâts irréversibles. Le seuil du flétrissement *toxique* ne dépend pas en premier lieu de la perte d'eau, mais de la concentration des toxines

de flétrissement. La lycomarasmine, à des concentrations moléculaires de 10^{-2} et 10^{-3} , ne provoque de flétrissement total que lorsqu'il y a perte d'eau de 20 %, donc le double de la perte d'eau nécessaire pour provoquer le flétrissement spontané. Une concentration moléculaire de lycomarasmine de 10^{-5} ne provoque plus de flétrissement, mais seulement une perte d'eau allant jusqu'à 50 %.

3. La position différente des seuils du flétrissement spontané et du flétrissement toxique permet la supposition suivante: à *l'effet de flétrissement*, provoqué par la perte de turgescence qui suit la détérioration de la semi-perméabilité des zones limites du plasma, s'opposerait *l'effet de durcissement*, rendant les tissus verts des plantes plus rigides. Cet effet de durcissement agirait en quelque sorte comme une *coagulase*.

4. Si l'on diminue la transpiration en opérant dans une atmosphère presque saturée d'eau, on obtient aussi le flétrissement toxique même s'il n'y a *pas de perte d'eau*, ce qui démontre que le flétrissement toxique n'a aucun rapport causal avec la perte d'eau.

5. Les essais avec transpiration réduite montrent à nouveau un effet photique; en effet, le flétrissement toxique ne se déclanche dans certains cas qu'à la lumière.

Anmerkung während des Druckes.

Im Anschluß an einen Vortrag, den der Erstunterzeichnete auf dem 4. Internationalen Mikrobiologenkongreß in Kopenhagen, 20. bis 26. Juli 1947, über Welkeprobleme hielt, entspann sich eine lebhafte Aussprache, zu der insbesondere F. M. Muller (Groningen) wesentliche Gesichtspunkte beitrug. Es wurde dabei klar, daß wahrscheinlich die Schädigung der wasserhaltenden Kraft des Plasmas und die Schädigung der Semipermeabilität der Plasmagrenzschichten auf demselben Koagulase-Effekt der Welkegifte beruhen; nur ist die *Sensibilitätsschwelle* in den beiden Fällen verschieden: das Plasma spricht schon bei niedern Konzentrationen auf die Toxine an, die Plasmagrenzschicht erst bei höhern. Daß einige Welketoxine, z. B. Lycomarasmin und Patulin, den postulierten Koagulase-Effekt besitzen, wurde u. a. durch den Zweitunterzeichneten mit Hühnereigelb gezeigt, das schon bei niedriger Toxinkonzentration ausfällt; diese Versuche sollen mit Hilfe von Modellsubstanzen erweitert werden.