

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 80 (1970)

Artikel: Über den Einfluss des Herbizids Prometryn auf das Wachstum und den Gehalt an Stickstoff von *Pisum sativum* L.

Autor: Schulke, Gerhard

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-56311>

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 13.01.2026

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

Über den Einfluss des Herbizids Prometryn auf das Wachstum und den Gehalt an Stickstoff von *Pisum sativum* L.

Von *Gerhard Schulke*

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel)

Manuskript eingegangen am 17. November 1969

Inhalt

Einleitung. – Methode. S. 342 – Ergebnisse. Beeinflussung knöllchenfreier Erbsenpflanzen durch Prometryn. S. 347. Beeinflussung knöllchentragender Erbsenpflanzen durch Prometryn. Einfluss auf die Aktivität der Nitratreduktase und den Gehalt an Protein und Nitrat. S. 367 – Diskussion. S. 368 – Zusammenfassung. S. 370 – Literatur. S. 371

Einleitung

Aus wirtschaftlichen Gründen versucht man in den letzten Jahren immer mehr, Unkräuter, das heisst an einem bestimmten Standort unerwünschte Pflanzen, mit chemischen Mitteln, sogenannten Herbiziden, zu bekämpfen. Diese Herbizide gehören den verschiedensten chemischen Stoffgruppen an, und ihre phytotoxische Wirkung wird auf die unterschiedlichsten physiologischen Störungen zurückgeführt (siehe Übersicht bei Crafts, 1961; Audus, 1964; Moreland, 1967; Tielecke, 1967).

Während die *Totalherbizide*, wie zum Beispiel Natriumchlorat, Arseniate, heute ihrer allgemeinen Giftigkeit wegen in der Landwirtschaft an Bedeutung verloren haben, nimmt die Anwendung der *Selektivherbizide*, die nur Unkräuter vernichten, Kulturpflanzen aber nicht schädigen sollen, zu. Die selektive Wirkung geht auf die verschiedensten Ursachen zurück, wie zum Beispiel Aufhebung der phytotoxischen Wirkung durch Abbau, Fixierung oder Komplexbildung oder Unterschiede im Verteilungs- oder Aufnahmevermögen, wobei die morphologische Ausbildung (Blattform, Behaarung, Kutikula, Wurzellänge) massgebend sein kann.

Es besteht allerdings die Möglichkeit, dass das gleiche Herbizid je nach Konzentration und Zeitpunkt der Anwendung selektiv oder total wirken kann.

Neben den Wuchsstoffherbiziden, deren bekanntester Vertreter die 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D) zu den ersten typisch selektiven Unkrautbekämpfungs-mitteln gehört, sind gewisse Carbamat- und Harnstoffderivate und in den letzten Jahren die *Triazine* (Simazin, Atrazin, Propazin, Prometryn u. a.) ebenfalls als herbizid wirksame Verbindungen erkannt worden (Gast, Knüsli und Gysin, 1955, 1956; Gysin, 1962; Information J. R. Geigy AG, 1957–1962; Ebert und Müller, 1968).

Aus Untersuchungen an Obstbäumen (Ries u. a., 1963; Karnatz, 1964), Maispflanzen (Freney, 1965; Ries und Gast, 1965; Tweedy und Ries, 1967; Gramlich und Davis, 1967) und Roggenpflanzen (Ries u. a., 1967) geht zu-

dem hervor, dass Triazine, insbesondere Simazin und Atrazin, in bestimmten subherbiziden Konzentrationen und unter geeigneten Umweltsbedingungen den Stickstoffgehalt der behandelten Pflanzen gegenüber unbehandelten Pflanzen erhöhen.

Während die phytotoxische Wirkung der Triazine auf einer Hemmung der Hill-Reaktion zu beruhen scheint (Moreland u. a., 1959, 1962; Exer, 1958, 1961; Ebert und Müller, 1968), ist die Ursache der Beeinflussung des Stickstoffhaushaltes noch weitgehend ungeklärt. Immerhin stellten Tweedy und Ries (1967) sowie Ries u. a. (1967) folgendes fest: Werden Mais- oder Roggenpflanzen bei niedriger NO_3^- -Konzentration der Nährlösung und bei niedriger Temperatur mit subherbiziden Konzentrationen von Simazin behandelt, so steigt der Stickstoff- und Proteingehalt der Pflanzen an, und ebenso nimmt die *Nitratreduktaseaktivität* der Blattextrakte zu.

Diese Beobachtungen bildeten den Ausgangspunkt für die vorliegende Arbeit mit dem Ziel, den Einfluss eines geeigneten Triazins auf das Wachstum und den Stickstoffgehalt knöllchenfreier (NO_3^- -gefütterter) und knöllchentragender Erbsenpflanzen zu untersuchen.

Es muss ja von physiologischem Interesse sein, die Wirkung von Stoffen zu untersuchen, die in das Wachstum und speziell auch in den Stickstoffhaushalt von höheren Pflanzen (Dikotylen) *wirkstoffartig* eingreifen können. Das Interesse wird noch gesteigert, wenn zu den Versuchen Leguminosen verwendet werden, deren Stickstoffhaushalt durch die Fähigkeit zur symbiotischen Bindung des Luftstickstoffes in den Wurzelknöllchen erweitert wird.

Methode

Versuchsobjekt

Für die Versuche wurde *Pisum sativum* L., Sorte «Senator», verwendet. Ich wählte diese Erbsensorte, weil Vorversuche ergaben, dass die niedrigere, früher blühende Sorte «Wunder von Kelvedon» eine wesentlich geringere Menge an Trockensubstanz lieferte, was aus analytischen Gründen ungünstiger erschien, und dass sie auf das verwendete Herbizid weniger stark reagierte.

Nährlösung

Um die Wirkung *eines* Stoffes auf eine Pflanze untersuchen zu können, muss zunächst einmal unter definierten, überblickbaren Bedingungen gearbeitet werden. Die normale Ackererde stellt für derartige Untersuchungen ein viel zu kompliziertes System dar, weil ihre chemischen und physikalischen Eigenschaften sowie die vorhandenen Fremdorganismen die Ergebnisse in unüberblickbarer Weise beeinflussen können. Auch sterile, mit Nährlösung versehene Sandkulturnen erschienen wenig geeignet, weil es beim Versuchsabbruch leicht zu Verletzungen des Wurzelsystems kommen kann.

Da auch bekannt war, dass Triazine leicht durch das Wurzelsystem aufgenommen werden (Davis u. a., 1959; Crafts, 1961), entschloss ich mich, für meine Versuche definierte, sterilisierte Nährösungen zu verwenden.

Als Grundnährösung für die *knöllchenfreien* Erbsenpflanzen wurde eine modifizierte Knopf-Nährösung verwendet. Sie enthielt als N-Quelle 0,9 g Nitrationen pro Liter (die Hälfte der von Bürgin-Wolff [1959, 102] verwendeten Menge), weil aus Arbeiten von Tweedy und Ries (1967) und Ries u. a. (1967) hervorging, dass bei Verwendung von Ammoniumionen Simazin den Proteingehalt von Maispflanzen nicht erhöht. Die Nährösung enthielt: 1,4 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{ H}_2\text{O}$, 0,25 g $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{ H}_2\text{O}$, 0,25 g KNO_3 , 0,068 g KH_2PO_4 , 0,233 g K_2HPO_4 (erst nach dem Sterilisieren tropfenweise unter Schütteln aus besonderem Zusatzrohr zugege-

ben, dadurch nur geringfügiger Niederschlag; siehe Bürgin-Wolff, 1959), 3 Tropfen einer 5% FeCl_3 -Lösung, 1 ml Hoaglandsche A-Z-Lösung a (aus Bergmann, 1958, 66), aufgefüllt mit entsalztem Wasser auf 1 l.

Als Kulturmedium für die *knöllchentragenden* Erbsenpflanzen diente eine stickstofffreie Nährlösung, die gleich hergestellt wurde wie die nitrathaltige. Die Nitrate wurden durch 1 g $\text{CaCl}_2 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$ und 0,25 g KCl ersetzt (Bürgin-Wolff, 1959, 79).

Die Nährösungen wurden im Autoklav eine halbe Stunde bei 1 atü sterilisiert. Der Anfangs-pH-Wert beider Nährösungen betrug zirka 6,5.

Es wurden nur analysenreine Chemikalien verwendet. Das in einem Ionenaustauscher entsalzte Wasser hatte einen spezifischen Widerstand von rund 2 Millionen Ohm.

In bestimmten Versuchen wurde der Nitratgehalt der Nährösung verändert; genauere Angaben können aus der Beschreibung dieser Versuche entnommen werden.

Herbizidzugabe

Durch Vorversuche wählte ich aus den drei Triazinen Prometryn, Propazin und Simazin das Prometryn für meine Versuche aus, da es die geringste Toxizität gegenüber Erbsenpflanzen aufwies und am besten wasserlöslich war. Auch schien die Verwendung dieses Triazins deshalb interessant, weil es sich von dem bekannten Simazin unter anderem dadurch in der chemischen Struktur unterscheidet, dass die Cl-Gruppe durch eine SCH_3 -Gruppe ersetzt ist. In einigen Versuchen wurde indessen zu Vergleichszwecken auch Simazin zugegeben.

Die chemischen Eigenschaften der beiden Herbizide seien kurz einander gegenübergestellt (Information J.R.Geigy AG, Basel, 1957 und 1962; Ebert und Müller, 1968).

Prometryn

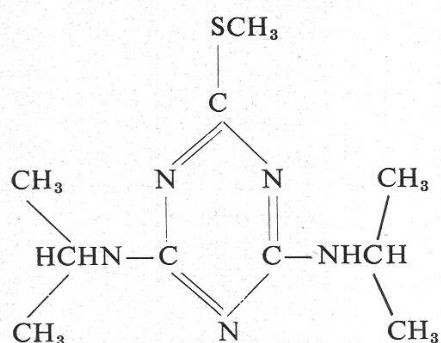
Chemische Bezeichnung:

2-Methylthio-4,6-bis-(isopropylamino)-s-triazin

Empirische Formel:

$\text{C}_{10}\text{H}_{19}\text{N}_5\text{S}$

Strukturformel:



Molekulargewicht:

241,4

1 ppm = $4,1 \cdot 10^{-6}$ Mol

Schmelzpunkt:

118–120 °C

Löslichkeit in Wasser:

bei 20 °C = 48 ppm

Simazin

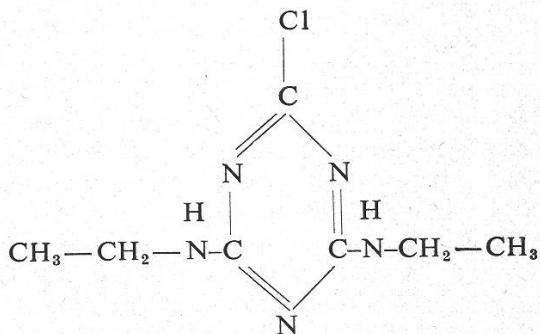
Chemische Bezeichnung:

2-Chlor-4,6-bis-äthylamino-s-triazin

Empirische Formel:

$\text{C}_7\text{H}_{12}\text{N}_5\text{Cl}$

Strukturformel:



Molekulargewicht:

201,7

1 ppm = $4,9 \cdot 10^{-6}$ Mol

Schmelzpunkt:

225–227 °C

Löslichkeit in Wasser:

bei 20 °C = 3,5 ppm

Sowohl Prometryn (99,9% aktive Substanz) als auch Simazin (99,8% aktive Substanz) wurden zunächst in Aceton gelöst. Aus dieser Stammlösung wurden dann unter Zugabe von steriles, entsalztem Wasser die erforderlichen Verdünnungen hergestellt.

Zu je 200 ml Nährösung wurde je 1 ml Herbizidlösung gegeben, deren Konzentration so berechnet war, dass nach der Zugabe die Nährösung die gewünschte Anfangskonzentration auf-

wies. Nach der Zugabe enthielten die Nährösungen maximal 0,01 ml Aceton. Vorversuche zeigten, dass diese geringe Menge das Pflanzenwachstum nicht beeinflusst.

Die Volumenzunahme der Nährösung durch die Herbizidzugabe und die Volumenabnahme durch Verdampfen von Wasser beim Sterilisieren konnten bei der Berechnung vernachlässigt werden, weil sie sehr geringfügig waren und sich teilweise kompensierten.

Über die Thermostabilität der verwendeten Triazine konnte ich nichts Genaues erfahren, so dass bei der Sterilisation Vorsicht geboten war. Gaschromatographische Prometrynanalysen von Nährösungen mit 0,1 ppm Prometryn, die sterilisiert oder nicht sterilisiert worden waren, ergaben innerhalb der Fehlergrenzen der Methodik keine Unterschiede. Da jedoch auch Versuche mit Prometrynkonzentrationen < 0,01 ppm durchgeführt wurden, die Empfindlichkeit des Prometrynnachweises indessen 0,02 ppm betrug, wurden die Herbizide nach der Sterilisation zugegeben. Die Applikation erfolgte aseptisch in einer sterilen Impfkammer. Alle verwendeten Glaswaren wurden vor der Zugabe gut mit Alkohol und Aceton desinfiziert. Zum Verdünnen wurde steriles, entsalztes Wasser verwendet.

Ausführung der Versuche

Aufzucht der Erbsenpflanzen

Um jeden Einfluss von Fremdorganismen auszuschliessen, wurden die Pflanzen im wesentlichen nach der von Burlet (1940), Rudin (1956) und Bürgin-Wolff (1959) hier ausgearbeiteten Methode aseptisch mit steriles Wurzelsystem aufgezogen.

Möglichst gleich grosse, gesunde, unverletzte und benetzbar gemachte Erbsensamen (Burlet, 1940) wurden während 20 Minuten mit Brom 1 : 900 desinfiziert (die von Bürgin-Wolff 1959, 78, angegebene Bromkonzentration und Einwirkungszeit erwies sich für meine Erbsensamen als zu hoch). Nach 24ständigem Quellen im sterilisierten Quellapparat (Burlet, 1940) wurden die Samen in Keimröhren (Rudin, 1956) im Dunkeln bei 25 °C zum Keimen gebracht. Nach 8 bis 10 Tagen wurden gleichmässige und kräftige Keimlinge ausgewählt (Spross ca. 5 cm, Wurzel ca. 7 cm) und aseptisch auf Fernbachkolben gesetzt, die 200 ml Nährösung enthielten und mit Aluminiumfolie umwickelt wurden. In den meisten Versuchen wurden 8 bis 9 Tage nach dem Setzen die Kotyledonen abgeschnitten (Müller, 1963), um eine weitere Stickstoff- und Infektionsquelle auszuschalten. Nach einer weiteren kurzen Vorkultur von einigen Tagen (siehe Versuchsbeschreibungen) wurden wiederum gleichmässig gewachsene Pflanzen ausgesucht und auf Fernbachkolben mit herbizidhaltiger Nährösung umgesetzt, so dass bei Versuchsbeginn stets für alle Pflanzen das gleiche Nährösungsvolumen und eine genau definierte Herbizidkonzentration vorlagen.

Bei *längerer Versuchsdauer* wurde bei den Versuchen mit *einmaliger Herbizidapplikation* zu Versuchsbeginn in bestimmten Abständen frische, sterile Nährösung oder bei den Mangelversuchen steriles, entsalztes Wasser zugegeben. Bei *mehrmaliger Herbizidapplikation* wurden Fernbachkolben mit seitlichem Stutzen verwendet, durch die zirka alle 5 bis 6 Tage ein vollständiger aseptischer Wechsel der herbizidhaltigen Nährösung ausgeführt werden konnte.

Mit der letzten Methode konnte die Zusammensetzung der Nährösung während der ganzen Versuchsdauer praktisch konstant gehalten und der pH-Wert der Nährösung sowie das Nährösungsvolumen fortwährend überwacht werden.

Alle Manipulationen an den Pflanzen: Setzen auf Keimröhren und auf Fernbachkolben, Abschneiden der Kotyledonen, Zugaben der Nährösungen, Nährösungswechsel, Herbizidapplikation, wurden in einer desinfizierten Impfkammer unter Verwendung sterilisierter Überkleider und Geräte durchgeführt.

Die Pflanzen wurden in klimatisierten Gewächshäusern kultiviert. Normalerweise betrug das Temperaturmittel zirka 22 °C (nachts ca. 19 °C, tags 24 °C) und die durchschnittliche relative Luftfeuchtigkeit zirka 70 %. Durch zusätzliche Beleuchtung mit hinsichtlich Stärke und Zusammensetzung des Lichtes geeigneten Fluoreszenzlampen konnte eine Tageslänge von 14 Stunden eingehalten werden (Abweichungen sind bei den Versuchsbeschreibungen angegeben).

Zugabe der Knöllchenbakterien

In den Versuchen mit knöllchenträgenden Erbsenpflanzen wurde den Versuchspflanzen etwa 8 Tage nach dem Entfernen der Kotyledonen (Müller, 1963) eine Bakteriensuspension einer Reinkultur von *Rhizobium leguminosarum* Frank, Stamm H 47, aseptisch zugegeben.

Die Bakterien wurden auf neutralem Hefe-Mannit-Agar (Bürgin-Wolff, 1959) nach mehrmaligem Überimpfen in Kolleschalen 10 Tage bei zirka 23 °C im Dunkeln kultiviert. Unter

Verwendung von 20 ml sterilem Leitungswasser pro Schale wurde eine Bakteriensuspension hergestellt und je 3 ml dieser Suspension den die Versuchspflanzen enthaltenden Nährösungskolben aseptisch zugefügt, wobei für jede Pflanze eine neue Pipette verwendet wurde.

Aufarbeitung des Versuchsmaterials

Abbruch der Versuche

Nach dem Herausheben der Pflanzen aus der Nährösung wurden die Wurzeln mehrfach mit entsalztem Wasser abgespült und zwischen Filterpapier abgeklopft. Anschliessend wurden die Pflanzen in Wurzel und Spross oder einzelne Sprossorgane (Stiel, Blätter, Früchte) und gegebenenfalls Kotyledonen aufgeteilt. Die Bakterienknöllchen der knöllchentragenden Erbsenpflanzen wurden mit einer scharfen Rasierklinge vom Wurzelsystem getrennt. In der Folge wurden bestimmt: Zahl der Laubblätter, Sprosslänge (Kotyledonarknoten bis Sprossvegetationspunkt), Hauptwurzellänge, in einigen Versuchen die Blattflächen und der Stengeldurchmesser (Ausführung siehe Versuchsbeschreibungen), Zahl, Farbe und Grösse der Bakterienknöllchen, ferner das Frischgewicht und nach 14stündiger Trocknung bis zur Gewichtskonstanz bei 75 °C (um N-Verluste durch leichtflüchtige N-Verbindungen, wie z.B. Amide, zu vermeiden; Paech und Tracey, 1956; Keyssner und Tauböck in Klein, 1933; Freiberg und Clark, 1952) das Trockengewicht der einzelnen Pflanzenteile. Zudem wurden stets das Restnährösungsvolumen und der pH-Wert der Kulturlösungen gemessen.

Meistens wurden die Organe einer Pflanze separat aufgearbeitet. In einigen Versuchen wurden jedoch auch die Organe von je 2 oder 3 Pflanzen einer Bedingung zusammengegeben und als eine Einheit weiterverarbeitet.

Bestimmung des Gesamtstickstoffs

Veraschung: Nach dem Pulverisieren des getrockneten Pflanzenmaterials (Mikroschlagmühle, Modell Culatti), erneuter Trocknung bis zur Gewichtskonstanz (6 Stunden) und genauer Einwaage wurde das Material in 50 ml fassenden Kjeldahlkölbchen verascht. Damit auch bei Anwesenheit von Nitrat der Gesamtstickstoff erfasst werden konnte, war vor der eigentlichen Veraschung eine Vorbehandlung mit Salicylschwefelsäure und Natriumthiosulfat notwendig (Paech und Tracey, 1956; Bradstreet, 1965). Je nach mittlerem Trockengewicht (meistens 100–300 mg) wurden 2–3 ml 5% Salicylschwefelsäure in die Kölbchen gegeben, unter wiederholtem Umschütteln eine Stunde stehen gelassen und nach Zugabe von 0,25–0,35 g Natriumthiosulfat kurz erwärmt. Nach dem Abkühlen erfolgte dann die eigentliche Veraschung auf speziellen elektrischen Heizapparaten unter Zugabe von 5 ml konzentrierter Schwefelsäure, einer Spatelspitze Katalysator (1 Teil Kupfersulfat + 3 Teile Kaliumsulfat), Erwärmen und mehrmaligem Zutropfen von reinem 30% Wasserstoffsuperoxyd (Lieb in Klein, 1931). Die Veraschungsdauer betrug 45 bis 60 Minuten.

Destillation: Von den auf 20 ml verdünnten Proben wurden meistens 2 ml zur Gesamtstickstoffbestimmung in der Mikrokjeldahlapparatur nach Parnas und Wagner (Parnas, 1938) verwendet. Nach Zugabe von 7 ml einer Lösung von 30% Natronlauge + 5% Natriumthiosulfat in Wasser wurde 8 Minuten destilliert. Als Vorlage dienten 10 ml 0,01*n* Salzsäure, die mit 0,01*n* Natronlauge titriert wurden. Anstelle von Methylrot wurde dabei ein Mischindikator (40 mg Methylrot + 10 mg Methylenblau in 100 ml 95% Alkohol) verwendet, dessen Umschlagspunkt (rot-grün) deutlicher sichtbar war als jener des Methylrots. Aus dem Verbrauch an Natronlauge konnte die als Ammoniumion vorliegende Menge Stickstoff berechnet werden.

Bezugsgrössen: Der Stickstoffgehalt (in mg) wurde 1. auf eine Pflanze bzw. die Teile einer Pflanze («absoluter N-Gehalt»), 2. auf 1 g Trockengewicht (N-Gehalt/TG in mg/g, «relativer N-Gehalt») bezogen. In einigen Versuchen wurde für den Vergleich Gesamt-N-Gehalt, Proteingehalt, Nitratgehalt, Nitratreduktaseaktivität auch das Frischgewicht als Bezugsgrösse verwendet. Ein recht anschauliches Bild erhält man, wenn man die Werte der behandelten Pflanzen auf die der Kontrollpflanzen bezieht (Kontrollen = 100%).

Genauigkeit der Methode: Die durchschnittliche Genauigkeit der Methode (durchschnittliche Abweichung mehrerer Analysenwerte vom Mittelwert) konnte aus wiederholten Analysen des gleichen Pflanzenmaterials und von Proben mit Glycin oder Glycin + Kaliumnitrat ermittelt werden. Sie betrug bei einem N-Gehalt der analysierten Proben von 0,08–0,2 mg/ml etwa $\pm 2\%$, bei einem N-Gehalt von 0,3–1,5 mg/ml $\pm 1,5$ bis $\pm 1\%$.

Streuung: Die Streuung der Mittelwerte (s_x) der Trockengewichts- und Stickstoffbestimmungen lag meistens unter 10%; sie betrug im Durchschnitt etwa $\pm 5\%$. Da die Anzahl Pflanzen

pro Versuchsbedingung (meistens 6–8) wegen des mit der sterilen Aufzucht verbundenen Arbeitsaufwandes notgedrungen klein bleiben musste, war es unbedingt notwendig, möglichst homogenes Pflanzenmaterial zu verwenden. Dies wurde bis zum eigentlichen Versuchsbeginn (Herbizidapplikation) folgendermassen zu erreichen versucht: 1. durch sorgfältiges Verlesen des Samenmaterials, 2. durch Auslese möglichst gleichartiger Keimlinge (die Keimpflanzenzahl betrug etwa das Vierfache der Anzahl benötigter Versuchspflanzen), 3. durch weitere Auslese gleichgrosser Pflanzen nach einer Vorkultur, 4. durch Bildung von Blöcken mit unter sich möglichst gleichartigen Pflanzen entsprechend der Anzahl Versuchsbedingungen (Linder, 1953). Bei diesem Vorgehen musste allerdings eine Verschmälerung der «induktiven Basis» der Versuche in Kauf genommen werden, so dass die Ergebnisse und Schlussfolgerungen meiner Versuche nur für mittlere bis kräftig gewachsene Erbsenpflanzen gültig sind (Keimpflanzen: Spross ca. 5 cm, Wurzel ca. 7 cm).

Trotz dieser Auslese lag die Streuung der Analysenmethode weit unter der Streuung des biologischen Materials (Streuung zwischen den Pflanzen einer Versuchsbedingung). In Tabelle 1 sind die Werte für einen Versuch zusammengestellt, bei dem die biologische Streuung besonders klein war. Die statistisch nachgewiesenen Veränderungen des N-Gehaltes beruhen also nicht auf Fehlern in der Stickstoffbestimmungsmethode.

Tabelle 1

Analytische und biologische Streuung der Gesamtstickstoffbestimmung. Eingewogenes Material: 100–300 mg. N-Gehalt der Probe: 0,3–0,8 mg/ml. Anzahl Einzelwerte n: 5. \bar{x} = Mittelwerte.

$$\pm s\% = \text{Streuung in Prozent} \quad (\pm S = \pm \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}})$$

$$\pm s_{\bar{x}} \% = \text{Streuung des Mittelwertes in Prozent} \quad (\pm S_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n(n-1)}})$$

Streuung	analytisch			biologisch + analytisch		
	\bar{x}	$\pm s\%$	$\pm s_{\bar{x}}\%$	\bar{x}	$\pm s\%$	$\pm s_{\bar{x}}\%$
N in mg/Pflanze (Blätter)	31,9	1,6	0,6	31,8	3,7	1,6
N/TG in mg/g	52,3	1,5	0,8	52,9	3,2	1,5
Blätter	590	0,3	0,1	601	4,3	2,0
TG in mg						
Wurzel	251	0,8	0,4	302	7,3	3,3

Bestimmung der Aktivität der Nitratreduktase und des Gehaltes an Protein und Nitrat

Um die Arbeit abzurunden, wurden in einigen Versuchen noch die Nitratreduktaseaktivität, der Proteingehalt und der Nitratgehalt von Sprossextrakten untersucht. Die Bestimmungen konnten zum Teil in der Firma Geigy AG, Basel, nach dort modifizierten Methoden durchgeführt werden.

Nitratreduktaseaktivität: Die Nitratreduktaseaktivität wurde mit der von Gilck und Ebert (1968) veränderten Methode nach Beevers, Flesher und Hageman (1964) bestimmt.

Zur Extraktgewinnung wurde das gewogene (Frischgewicht) und in flüssigem Stickstoff gefrorene Sprossmaterial mit der 5fachen Menge einer Mischung aus gleichen Teilen von 0,1M Tris-Puffer¹ (pH 7,8), $3 \cdot 10^{-4}$ M EDTA² (pH 7,8) und 0,01M Cystein in einem Mixer unter

fortwährender Kühlung aller Geräte zerkleinert und anschliessend durch ein Tuch gepresst. 0,2 ml Enzymextrakt wurden sodann mit einem Gemisch aus 1 ml 0,1M Kaliumphosphatpuffer (pH 7), 0,2 ml 0,1M Kaliumnitrat, 0,1 ml dest. Wasser und 0,5 ml $1,36 \cdot 10^{-3}$ M NADH³ versetzt, 15 Minuten bei 25 °C inkubiert und die Reaktion mit 1 ml 1% Sulfanilamid gestoppt. Nach dem Zentrifugieren wurde 1 ml von 0,02% N-1-Naphthyläthylendiamin in 0,75n HCl zugegeben, die Absorption nach 5 Minuten bei einer Wellenlänge von 540 m μ gegen eine Nullprobe gemessen, die Nitritkonzentration aus einer Eichkurve abgelesen und die Aktivität in μ Mol NO₂⁻/h/g Frischgewicht oder auf den Proteingehalt bezogen angegeben.

Proteingehalt: Die Proteinbestimmungen wurden nach der Methode von Lowry u.a. (1951) ausgeführt.

Nach dem Ausfällen der Proteine mit Trichloressigsäure (10%), Zentrifugieren und Waschen wurde der Rückstand in 0,01n NaOH gelöst und auf ein bestimmtes Volumen verdünnt, 0,3 ml der Testlösung wurden mit 0,3 ml 0,01n NaOH, 3 ml einer Mischung (50:1) der Reagenzlösungen A (2% Na₂CO₃ in 0,1n NaOH) und B (0,5% CuSO₄ · 5 H₂O in 1% Natriumtartrat) und 0,3 ml der verdünnten Folin-Phenol-Reagenzlösung (Folin und Ciocalteu, 1927, 629; Lowry u.a., 1951, 265) versetzt, die Absorption bei einer Wellenlänge von 500 m μ (für hohen Proteingehalt – starke Färbung) oder 750 m μ (niedriger Proteingehalt) gemessen und der Proteingehalt aus einer Eichkurve abgelesen.

Nitratbestimmung: Im wässrigen Pflanzenextrakt (ca. 100 mg Trockengewicht/20 ml) wurde der Nitratgehalt nach der von Eastin (1966) und Woolley u.a. (1960) modifizierten Methode von Nelson u.a. (1954) bestimmt. 1 ml Pflanzenextrakt wurde mit 9 ml Reagenzlösung (41,625 g Citronensäure, 5,550 g MnSO₄ · H₂O, 0,2 mg Cu als CuSO₄, 1,111 g Sulfanilamid und 22 mg N-1-Naphthyl-äthylen-diamin-dihydrochlorid in 1 Liter wässriger Lösung) versetzt, das Nitrat mit Zinkpulver zu Nitrit reduziert, nach 3 Minuten das Zink durch Filtration entfernt und die Absorption des rot gefärbten Diazoniumsalzes bei 540 m μ gemessen. Der Nitratgehalt konnte wiederum mittels einer Standardkurve festgestellt werden.

Statistische Auswertung

Um unkontrollierbare äussere Einflüsse möglichst auszuschalten, wurden die Pflanzen in den Gewächshäusern «zufällig» unter Verwendung von Zufallszahlen aufgestellt (Linder, 1953). Die Resultate wurden statistisch geprüft durch Varianzanalysen und signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten mit dem t-Test gesichert (Fisher, 1946; Linder, 1964; Documenta Geigy, 1960). In einigen Fällen erfolgte auch ein Vergleich mehrerer Mittelwerte mit dem Duncan-Test (Documenta Geigy, 1960). Signifikanz wurde angenommen, wenn die Irrtumswahrscheinlichkeit weniger als 5% betrug ($P < 0,05$). Ein Teil der Berechnungen konnte mit der elektronischen Datenverarbeitungsmaschine IBM 1620 der Universität Basel ausgeführt werden; ich danke Herrn Dr. P. Schürmann aus unserem Institut für die Überlassung der Programme. In den Tabellen wurden die Werte, die gegenüber den Kontrollen im t-Test für $P < 0,005$ (Tab. 2) und $P < 0,05$ (alle übrigen Tabellen) signifikant sind, *kursiv* gedruckt.

Experimentelle Ergebnisse

Beeinflussung knöllchenfreier Erbsenpflanzen durch Prometryn

Die Wirkung eines Stoffes auf eine Pflanze hängt vor allem von seiner Konzentration, dem Entwicklungszustand der Pflanze im Moment der Applikation und der Versuchsdauer ab. Da in der Literatur keine Angaben über die Wirkung von Prometryn auf Erbsenpflanzen in Flüssigkeitskulturen gefunden wurden, war es notwendig, zunächst den Einfluss dieser Faktoren zu klären. Um die Verhältnisse einfach zu gestalten, wurden die Erbsenpflanzen zunächst knöllchenfrei unter optimalen Wachstumsbedingungen (ca. 22 °C, 70% relative Luftfeuchtigkeit, Tageslänge 14 Stunden, für Fruchtbildung 16 Stunden, pH der Nährlösung 6,5, NO₃⁻-Gehalt der Nährlösung $9 \cdot 10^{-1}$ g/l) kultiviert. Diese Bedingungen erlauben

¹ Tris-Puffer = 2-Amino-2-hydroxymethyl-1,3-propandiol.

² EDTA = Äthylendiamintetraessigsäure.

³ NADH = Nicotinamid-adenin-dinucleotid, reduziert.

auch einen Vergleich mit den später durchgeföhrten Versuchen an knöllchenträgenden Erbsenpflanzen.

Einfluss der Prometrynkonzentration

Schon aus Vorversuchen wurde deutlich, dass bereits sehr niedrige Prometrynkonzentrationen auf Erbsenpflanzen unter den erwähnten Versuchsbedingungen herbizid wirken:

Eine Anfangskonzentration der Nährlösung an Prometryn von 10^{-4} Mol wirkt auf 13tägige Erbsenpflanzen nach einer Versuchsdauer von 14 Tagen toxisch auf das Wachstum. Bei einem Vergleich der behandelten mit unbehandelten Kontrollpflanzen kann man folgendes feststellen: Verbunden mit einer starken Hemmung des Sprosslängenwachstums und nekrotischen Erscheinungen ist eine starke Erniedrigung des Trockengewichts der Blätter, Stengel und Wurzeln der behandelten Pflanzen zu beobachten, wie aus Tabelle 2 hervorgeht. Auch der absolute N-Gehalt der ganzen Pflanze, der Blätter und Wurzeln ist stark erniedrigt. Interessant ist, dass der N-Gehalt des Stengels trotz Erniedrigung des Trockengewichts gleich bleibt, was an die Möglichkeit einer Akkumulation von aufgenommenem Nitrat im Stengel denken lässt. Aus der starken Erniedrigung des prozentualen Anteils der Blätter der behandelten Pflanzen am Gesamt-N-Gehalt bzw. -Trockengewicht einer Pflanze kann ersehen werden, dass vor allem die Blätter durch herbizid wirkende Prometrynkonzentrationen beeinflusst werden. Infolge der starken Wachstumshemmung der behandelten Pflanzen ist ihr N-Gehalt pro Trockengewicht (mg/g) gegenüber Kontrollpflanzen stark erhöht.

Tabelle 2

Einfluss einer Prometrynkonzentration von 10^{-4} M auf das Trockengewicht und den N-Gehalt knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 13 Tage. Versuchsdauer: 14 Tage. Mittelwerte aus: 6 Pflanzen. Einmalige Prometrynzugabe zu Versuchsbeginn

Prometrynkonzentration Mol	Organ	Trockengewicht (TG)			Absoluter N-Gehalt			N-Gehalt pro TG	
		mg	in %	in % der Kontrolle	mg	in %	in % der Kontrolle	mg/g	in % der Kontrolle
0	Blätter	132	53	100	9,2	58	100	69,6	100
	Stengel	62	25	100	3,3	21	100	53,0	100
	Wurzel	56	22	100	3,4	21	100	59,6	100
	pro Pflanze	250	100	100	15,9	100	100	63,4	100
10^{-4}	Blätter	34	35	26	3,8	42	42	111,4	160
	Stengel	35	37	56	3,4	37	101	95,5	180
	Wurzel	27	28	48	1,9	21	57	71,9	120
	pro Pflanze	96	100	38	9,1	100	57	94,8	149

Da bei Verwendung von 13 Tage alten Keimpflanzen, wie aus diesen Vorversuchen hervorging, das Pflanzenmaterial am Versuchsende doch noch sehr inhomogen war, wurde in den folgenden Versuchen das Prometryn erst in einem Pflanzenalter von 23 Tagen appliziert, was die Möglichkeit einer weiteren Auswahl gleichaltriger Pflanzen vor Versuchsbeginn bot.

Eine Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol hemmt das Wachstum und den N-Gehalt der behandelten Pflanzen noch schwach (Tab. 3); indessen sind bei dieser Konzentration keine Welkungerscheinungen mehr zu beobachten, und auch

Tabelle 3

Einfluss höherer Konzentrationen an Prometryn auf Trockengewicht und N-Gehalt knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 23 Tage. Versuchsdauer: 14 Tage. Mittelwerte aus: 12 Pflanzen. Einmalige Herbizidzugabe zu Versuchsbeginn

Prometrynkonzentration Mol	Organ	Trockengewicht			Absoluter N-Gehalt			N-Gehalt pro TG	
		mg	in %	in % der Kontrolle	mg	in %	in % der Kontrolle	mg/g	in % der Kontrolle
0	Blätter	236	55	100	14,1	63	100	59,9	100
	Stengel	113	27	100	4,6	20	100	40,6	100
	Wurzel	77	18	100	3,9	17	100	50,8	100
	pro Pflanze	426	100	100	22,6	100	100	53,1	100
$4 \cdot 10^{-10}$	Blätter	272	54	115	17,0	61	121	62,4	104
	Stengel	133	26	117	5,7	21	123	42,6	105
	Wurzel	99	20	128	5,1	18	130	51,6	102
	pro Pflanze	504	100	118	27,8	100	123	55,1	104
$4 \cdot 10^{-9}$	Blätter	252	55	107	15,2	62	108	60,1	100
	Stengel	114	25	100	4,6	19	99	40,4	100
	Wurzel	93	20	120	4,6	19	118	50,3	99
	pro Pflanze	459	100	108	24,4	100	108	53,1	100
$4 \cdot 10^{-8}$	Blätter	253	56	107	15,1	63	107	59,7	100
	Stengel	107	24	94	4,3	18	94	40,3	99
	Wurzel	88	20	114	4,4	19	113	50,2	99
	pro Pflanze	448	100	105	23,8	100	105	53,1	100
$4 \cdot 10^{-7}$	Blätter	176	58	75	11,5	65	81	65,8	110
	Stengel	69	23	61	3,4	19	75	50,5	124
	Wurzel	56	19	72	2,8	16	72	51,0	100
	pro Pflanze	301	100	71	17,7	100	78	58,8	111

das prozentuale Verhältnis Blätter, Stengel, Wurzel des Trockengewichtes und des absoluten N-Gehaltes ist gegenüber Kontrollpflanzen nicht mehr verändert. Da bei weiterer Konzentrationerniedrigung (je um eine Zehnerpotenz) keine Wachstumshemmung gegenüber Kontrollpflanzen mehr festgestellt werden konnte, stellt eine Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol den Übergang zwischen dem herbiziden und dem subherbiziden Konzentrationsbereich dar.

Im subherbiziden Konzentrationsbereich konnte bei Applikation von $4 \cdot 10^{-10}$ und $4 \cdot 10^{-12}$ Mol Prometryn eine Wachstumsförderung, das heisst eine Erhö-

Tabelle 4

Einfluss niederer Konzentrationen an Prometryn auf Trockengewicht und N-Gehalt knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 23 Tage. Versuchsdauer: 26 Tage. Mittelwerte aus: 5 bis 6 Pflanzen. Einmalige Prometrynzugabe zu Versuchsbeginn

Prometrynkonzentration Mol	Organ	Trockengewicht			Absoluter N-Gehalt			N-Gehalt pro TG	
		mg	in %	in % der Kontrolle	mg	in %	in % der Kontrolle	mg/g	in % der Kontrolle
0	Blätter	601	55	100	31,8	61	100	52,9	100
	Stengel	302	28	100	11,8	23	100	38,9	100
	Wurzel	181	17	100	8,4	16	100	46,1	100
	pro Pflanze	1084	100	100	52,0	100	100	48,0	100
$4 \cdot 10^{-16}$	Blätter	589	54	98	31,7	61	100	53,9	102
	Stengel	305	28	101	11,2	22	95	36,6	94
	Wurzel	190	18	105	8,8	17	105	46,2	100
	pro Pflanze	1084	100	100	51,7	100	99	47,6	99
$4 \cdot 10^{-14}$	Blätter	631	54	105	31,9	60	100	50,6	96
	Stengel	322	28	107	11,8	22	100	36,8	95
	Wurzel	209	18	115	9,7	18	115	46,2	100
	pro Pflanze	1162	100	107	53,4	100	103	45,9	98
$4 \cdot 10^{-12}$	Blätter	791	59	132	38,9	64	122	49,2	93
	Stengel	337	25	112	11,3	19	96	33,7	87
	Wurzel	223	16	123	10,3	17	123	45,8	99
	pro Pflanze	1351	100	125	60,5	100	116	44,7	93
$4 \cdot 10^{-10}$	Blätter	756	60	126	36,9	66	116	48,8	92
	Stengel	317	25	105	10,1	18	86	31,9	82
	Wurzel	193	15	107	8,8	16	105	45,7	99
	pro Pflanze	1266	100	117	55,8	100	107	44,1	92

hung des Trockengewichtes und des absoluten N-Gehaltes festgestellt werden (Tab. 3 und 4). Da der N-Gehalt pro Trockengewicht nicht zunimmt, beruht die Erhöhung des N-Gehaltes auf jener des Trockengewichts.

Die maximale Wachstumsförderung ist bei einer Konzentration von $4 \cdot 10^{-12}$ Mol zu beobachten, wobei besonders die Blätter und Wurzeln beeinflusst erscheinen (Tab. 4); die weiteren Untersuchungen wurden daher mit den interessanten Konzentrationen $4 \cdot 10^{-12}$ Mol (Wachstumsförderung) und $4 \cdot 10^{-7}$ Mol (leichte Wachstumshemmung) durchgeführt.

Einfluss des Zeitpunktes der Applikation

Da in der Feldpraxis der Applikationstermin eines Herbizides wichtig ist, schien eine Variation des Alters, das die Pflanzen im Moment der Prometrynzugabe erreicht hatten, interessant. Die Zugabe des Prometryns erfolgte dabei zu Pflanzen, die 9, 14, 20, 26 und 32 Tage alt waren. Um eine Schädigung des Pflanzenwachstums zu vermeiden, konnten in den ersten beiden Altersstadien die Kotyledonen nicht entfernt werden.

Tabelle 5

Einfluss von Prometryn (PM) auf das Trockengewicht knöllchenfreier Erbsenpflanzen bei Prometrynzugabe in verschiedenen Altersstadien der Pflanzen. Versuchsdauer: 21 Tage; a₁: 26 Tage. Mittelwerte aus: 5 bis 6 Pflanzen. Einmalige Prometrynzugabe bei Versuchsbeginn. a₁ und a₂: Kotyledonen nicht entfernt. b: Kotyledonen entfernt. Alter der Pflanzen: vom Setzen auf Keimröhren bis zum Versuchsbeginn

Alter bei PM-Zugabe	PM-Konzentration	Trockengewicht									
		Tag	Mol	Blätter		Stengel		Wurzel		pro Pflanze	
				mg	in % der Kontrolle	mg	in % der Kontrolle	mg	in % der Kontrolle	mg	in % der Kontrolle
a ₁	9		0	136	100	80	100	50	100	266	100
			$4 \cdot 10^{-12}$	129	95	75	94	47	94	251	94
			$4 \cdot 10^{-7}$	119	88	71	89	48	96	238	90
a ₂	14		0	130	100	64	100	48	100	242	100
			$4 \cdot 10^{-12}$	128	99	64	100	46	96	238	98
			$4 \cdot 10^{-7}$	105	81	59	92	43	90	207	86
b	20		0	222	100	100	100	88	100	410	100
			$4 \cdot 10^{-12}$	297	134	120	120	106	121	523	127
b	26		0	385	100	203	100	133	100	721	100
			$4 \cdot 10^{-12}$	406	105	204	100	134	101	744	103
b	32		0	518	100	289	100	157	100	964	100
			$4 \cdot 10^{-12}$	526	101	295	102	178	113	999	103

Tabelle 6

Einfluss von Prometryn (PM) auf den N-Gehalt knöllchenfreier Erbsenpflanzen bei Prometrynzugabe in verschiedenen Altersstadien der Pflanzen
Legende siehe Tabelle 5

Alter bei PM- Zugabe Tage	PM- Konzent- ration Mol	Absoluter N-Gehalt				N-Gehalt pro TG			
		Blätter	Stengel	Wurzel	pro Pflanze	Blätter	Stengel	Wurzel	pro Pflanze
		mg in % der Kontr.	mg/g in % der Kontr.	mg/g in % der Kontr.					
a ₁ 9	0	9,6	100	4,0	100	2,4	100	16,0	100
	4 · 10 ⁻¹²	9,2	96	3,9	98	2,5	104	15,6	98
	4 · 10 ⁻⁷	9,0	94	3,9	98	2,5	104	15,4	96
a ₂ 14	0	9,4	100	3,6	100	2,9	100	15,9	100
	4 · 10 ⁻¹²	9,4	100	3,3	92	2,8	97	15,5	97
	4 · 10 ⁻⁷	8,0	85	3,0	83	3,0	103	14,0	88
b 20	0	13,8	100	4,4	100	4,6	100	22,8	100
	4 · 10 ⁻¹²	17,3	125	4,7	107	5,5	120	27,5	121
								58,3	94
b 26	0	22,7	100	7,9	100	7,2	100	37,8	100
	4 · 10 ⁻¹²	23,9	105	8,4	106	7,4	103	39,7	105
								58,8	100
b 32	0	26,8	100	10,5	100	7,7	100	45,0	100
	4 · 10 ⁻¹²	27,1	101	11,5	109	8,9	115	47,5	105
								51,5	100

Während die wachstumshemmende Wirkung einer Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol bereits bei Applikation zu 9 Tage alten Pflanzen einsetzt, ist die wachstumsfördernde Wirkung bei einer Applikation zu zirka 20 Tage alten Pflanzen am stärksten (Tab. 5 und 6). Dieses Verhalten kann damit erklärt werden, dass in diesem Alter die Pflanzen das stärkste Wachstum aufweisen (log-Phase der Wachstumskurve) und damit eine Beeinflussung des Wachstums am augenscheinlichsten wird. Bei einer Applikation zu 14 Tage und zu 26 Tage alten Pflanzen war bei einer Versuchsdauer von 21 Tagen keine Wirkung mehr zu erkennen.

Einfluss der Versuchsdauer

Aus Versuchen mit variierter Versuchsdauer waren Hinweise über die Wirkungsdauer des Herbizids auf die Pflanzen zu erwarten. Zunächst wurde das Verhalten der Pflanzen während der nichtreproduktiven Entwicklungsphase un-

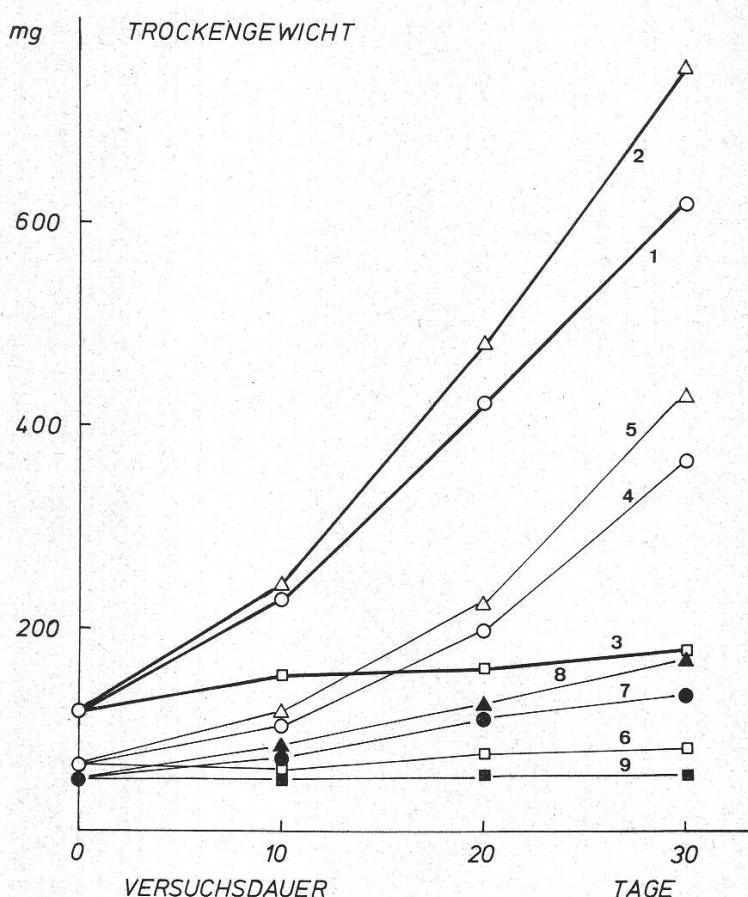


Abbildung 1

Einfluss von Prometryn verschiedener Konzentration auf das Trockengewicht knöllchenfreier Erbsenpflanzen bei variierter Versuchsdauer (vegetative Entwicklungsphase). Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn 21 Tage. Mittelwerte aus 6 Pflanzen. Einmalige Prometrynzugabe bei Versuchsbeginn

Kontrolle:	1 Blätter	4 Stengel	7 Wurzeln
$4 \cdot 10^{-12}$ M Prometryn:	2 Blätter	5 Stengel	8 Wurzeln
$4 \cdot 10^{-7}$ M Prometryn:	3 Blätter	6 Stengel	9 Wurzeln

tersucht. Nach einmaliger Prometrynapplikation am Versuchsbeginn wurde dabei ein Teil des Pflanzenmaterials jeweils nach 0, 10, 20 und 30 Tagen geerntet. Aus den Abbildungen 1 und 2 ist zu entnehmen, dass sich vor allem die hemmende, aber auch die fördernde Wirkung des Prometryns auf das Trockengewicht und den absoluten N-Gehalt der Blätter, Stengel und Wurzeln gegenüber Kontrollpflanzen mit zunehmender Versuchsdauer verstärkt. Dabei tritt die wachstums-hemmende Wirkung des Prometryns bei einer Konzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol gegenüber Kontrollpflanzen bereits nach einer Versuchsdauer von 10 Tagen deutlich hervor, während die wachstumsfördernde Wirkung bei einer Konzentration von $4 \cdot 10^{-12}$ Mol erst nach 20 und noch besser nach 30 Tagen signifikant wird.

Der N-Gehalt pro Trockengewicht nimmt in allen Fällen mit zunehmender Versuchsdauer ab (Abb. 3). Dabei ist kein Unterschied im Verhalten der Kontrollpflanzen und der mit der wachstumsfördernden Konzentration behandelten Pflanzen festzustellen, während der N-Gehalt pro Trockengewicht der Blätter und

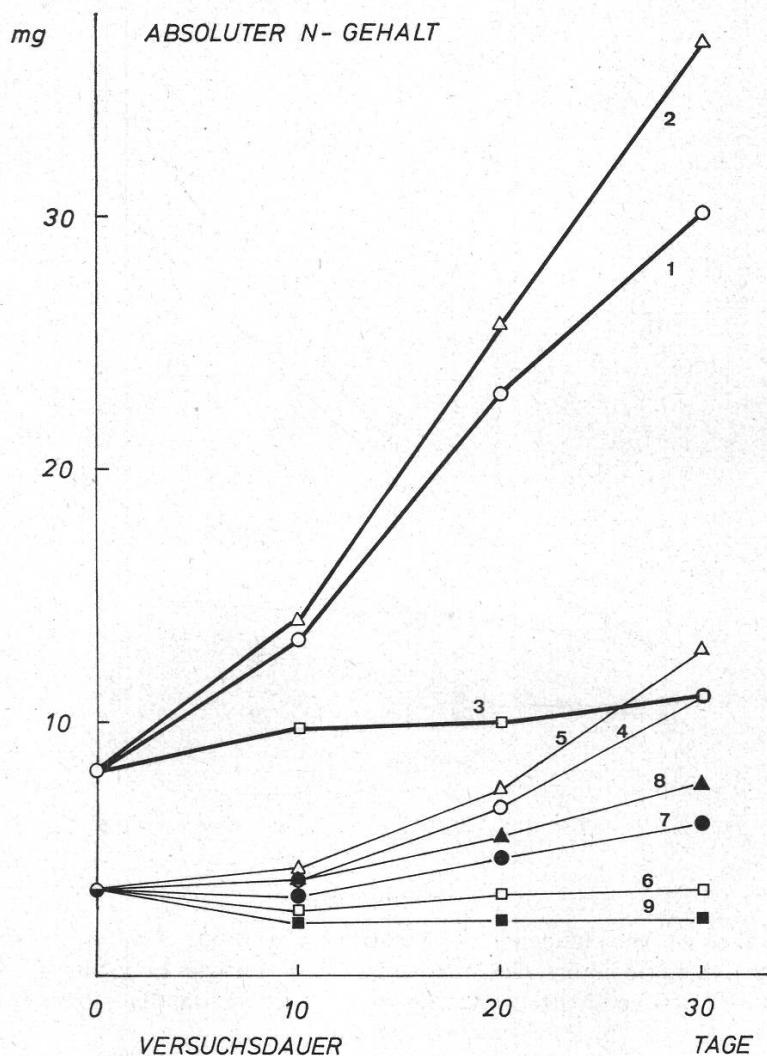


Abbildung 2

Einfluss von Prometryn verschiedener Konzentration auf den absoluten N-Gehalt knöllchen-freier Erbsenpflanzen bei variierter Versuchsdauer. Erläuterungen wie in Abbildung 1

Stengel der mit der herbiziden Konzentration behandelten Pflanzen bereits nach 10 Tagen signifikant gegenüber Kontrollpflanzen erhöht ist. Diese Erhöhung ist auf das gehemmte Wachstum der behandelten Pflanzen zurückzuführen.

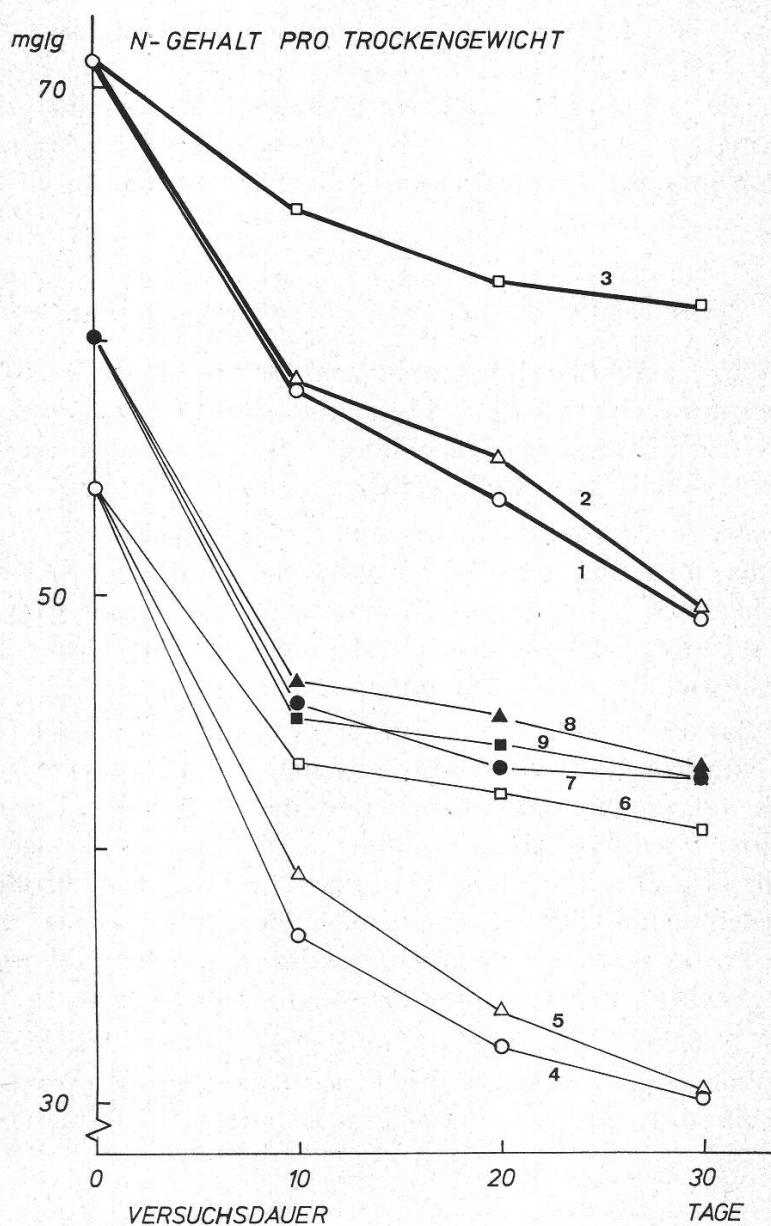


Abbildung 3

Einfluss von Prometryn verschiedener Konzentration auf den relativen N-Gehalt knöllchenfreier Erbsenpflanzen bei variierter Versuchsdauer. Erläuterungen wie in Abbildung 1

Die stärkere Prometrynwirkung bei langer Versuchsdauer kann dabei jedoch nicht nur auf eine längere Einwirkungsdauer seitens der Nährösung zurückgeführt werden. Da das Herbizid nur während der Hauptwachstumsphase der Pflanzen wirkungsvoll aufgenommen wird, bestehen Hinweise, dass schon durch eine relativ kurzfristige Prometrynaufnahme physiologische Vorgänge während der ganzen Wachstumsperiode beeinflusst werden. Diese Hypothese wird auch durch folgenden Versuch gestützt:

Werden die beiden Prometrynkonzentrationen nicht einmalig am Versuchsbeginn, sondern durch den im methodischen Teil beschriebenen sporadischen Nährösungswechsel mehrmals appliziert und dadurch während der ganzen Versuchsdauer praktisch konstant gehalten, so ist nach einer Versuchsdauer von 20 Tagen kein Unterschied in der Wirkung des Herbizids zwischen den beiden Applikationsarten festzustellen. Da bei einmaliger Applikation die Konzentration des Prometryns in der Nährösung mit Verlängerung der Versuchsdauer abnimmt, wäre bei mehrmaliger Applikation und bei gleichbleibender Aufnahme oder Wirkungsweise auch in späteren Entwicklungsstadien der Pflanzen eine Erhöhung der Wirkung zu erwarten gewesen.

Beeinflussung der reproduktiven Entwicklungsphase

Ries u. a. (1967) fanden bei Erbsenpflanzen, die bis zur Reife in Gegenwart einer Simazinkonzentration von $5 \cdot 10^{-8}$ Mol aufgezogen wurden, eine Erhöhung des Proteingehaltes der Erbsensamen gegenüber Kontrollpflanzen um 40% bei gleichbleibendem Samen- und Pflanzengewicht.

In Vorversuchen erwies sich bei der von mir verwendeten Erbsensorte und bei meiner Versuchsanordnung eine Simazinkonzentration von $4 \cdot 10^{-10}$ Mol noch als wachstumshemmend. In diesem Zusammenhang erschien es von besonderem Interesse, die Wirkung der wachstumsfördernden Prometrynkonzentration auf die reproduktive Entwicklungsphase zu untersuchen.

Die Erbsenpflanzen wurden dazu bei einer Tageslänge von 16 Stunden und sporadischem Nährösungswechsel während einer Versuchsdauer von 50 Tagen bis zur Fruchtreife aufgezogen. Die Hülsen und die Samen der Erbsenpflanzen wurden getrennt analysiert. Wie aus Abbildung 4 zu erkennen ist, ist das Trockengewicht und der absolute N-Gehalt der Blätter, Stengel, Wurzeln, Hülsen und Samen der behandelten Pflanzen gegenüber Kontrollpflanzen erhöht. Der N-Gehalt pro g Trockengewicht ist gegenüber unbehandelten Pflanzen unverändert oder für die Erbsensamen sogar signifikant erniedrigt.

Der erhöhte N-Gehalt der Pflanzen und ihrer Früchte ist also vor allem auf das stärkere Wachstum zurückzuführen. Eine über diese Wachstumssteigerung hinausgehende Stimulierung des N-Gehaltes konnte nicht festgestellt werden.

Tabelle 7

Einfluss von Prometryn auf die Fruchtbildung knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 20 Tage. Versuchsdauer: 50 Tage. Tageslänge: 16 Stunden. Mittelwerte aus: 6 Pflanzen

Prometrynkonzentration Mol	Anzahl Hülsen pro Pflanze	Anzahl Samen pro Pflanze			Anzahl Samen pro Hülse		
		reife	Anlagen	gesamt	reife	Anlagen	gesamt
0	1,6	1,4	6,6	8,0	0,9	4,1	5,0
$4 \cdot 10^{-12}$	1,4	4,6	2,8	7,4	3,3	2,0	5,3

Wie aus der Tabelle 7 hervorgeht, ist die Anzahl der Hülsen pro Pflanze bei Kontrollpflanzen und behandelten Pflanzen gleich. Die Anzahl der reifen Samen pro Pflanze und Hülse ist dagegen bei den mit Prometryn behandelten Pflanzen signifikant grösser. Da die Kontrollpflanzen eine entsprechend höhere Anzahl Samenanlagen aufweisen, kann auf eine schnellere Entwicklung der behandelten Pflanzen geschlossen werden.

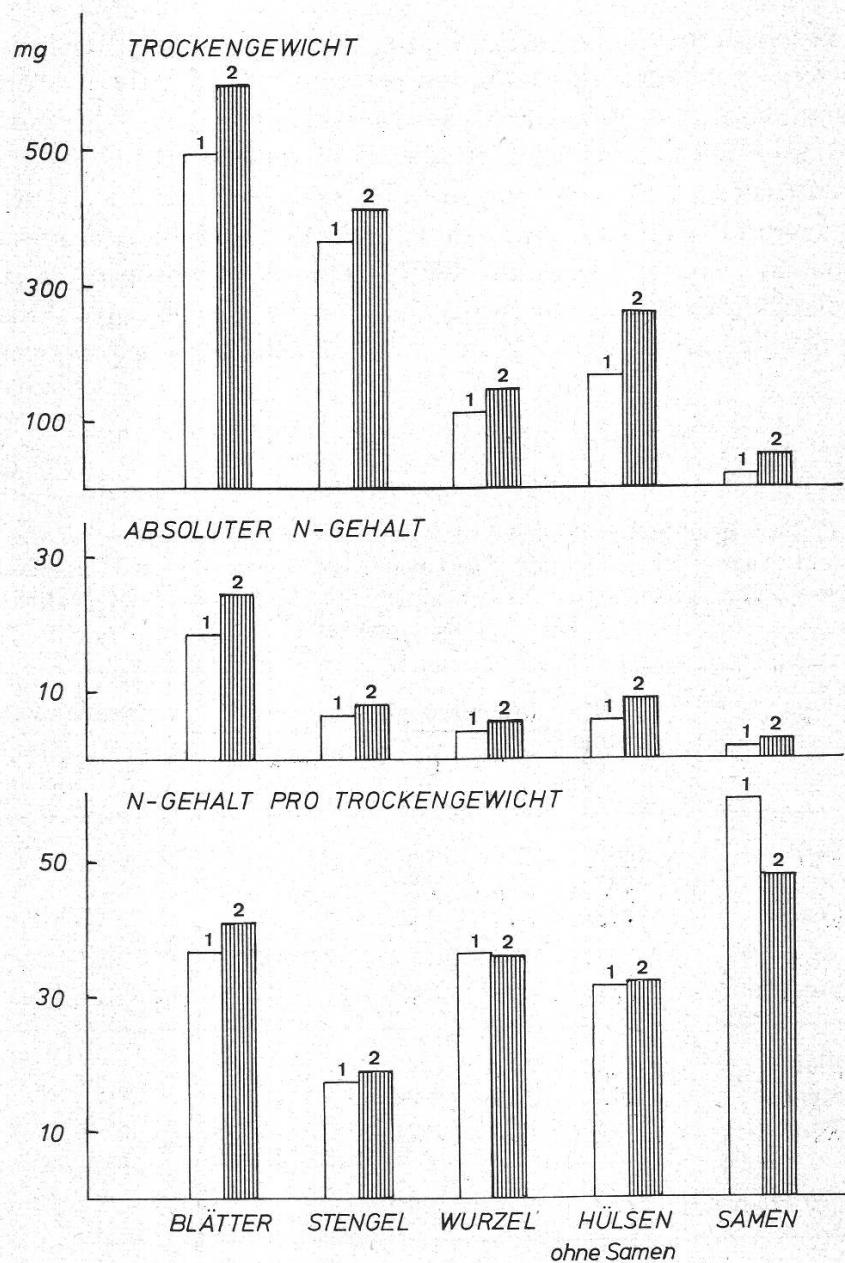


Abbildung 4

Einfluss von Prometryn auf das Trockengewicht und den N-Gehalt knöllchenfreier Erbsenpflanzen (reproduktive Entwicklungsphase). Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn 20 Tage. Versuchsdauer 50 Tage. Tageslänge 16 Stunden. Mittelwerte aus 6 Pflanzen. 1: Kontrolle; $2: 4 \cdot 10^{-12} \text{M}$ Prometryn

Beeinflussung des Wassergehaltes und der Nährösungsaufnahme

Verschiedene Autoren (Smith und Buchholtz, 1962; Wills u. a., 1963) berichten über eine Hemmung der Transpiration durch Triazine. Mikroskopische Untersuchungen zeigten, dass eine Turgorsenkung der Schliesszellen, verbunden mit der Schliessung der Stomata, verantwortlich ist für die reduzierte Transpiration. Die Turgorsenkung wird dabei auf die Hemmung der Photosynthese zurückgeführt, die die CO_2 -Konzentration in den Zellen ansteigen lässt, wobei die Glycolsäuresynthese und damit die Kohlehydratsynthese in den Schliesszellen gehemmt werden soll.

Mit einer besonderen Versuchsanordnung untersucht Krihning (1965 b) den Einfluss schwachhemmender Simazinkonzentrationen ($2,5 \cdot 10^{-5}$ Mol) auf abgeschnittene Tomatensprosse. Bei allmählichem Abgleiten des Wasserumsatzes während der 30stündigen Versuchsdauer ist die Transpiration (Wägung des Sprosses) während der meisten Zeit geringer als die gleichzeitige Flüssigkeitsaufnahme (Potetometermessung), während bei Kontrollpflanzen der Wasserumsatz während der Versuchsdauer praktisch konstant bleibt und die Transpiration während des grössten Untersuchungszeitraumes höher ist als die gleichzeitige Flüssigkeitsaufnahme. Für dieselbe Simazinkonzentration findet sie bei Plasmolyseuntersuchun-

Tabelle 8

Wassergehalt und Nährösungsaufnahme knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 21 Tage. Versuchsdauer: 20 Tage. Mittelwerte aus: 6 Pflanzen. Sporadischer Nährösungswechsel. Die verdunstete Wassermenge pro Versuchskolben wurde kompensiert.

TG = Trockengewicht

Prometrynkonzentration Mol	Organ	TG in mg	Wassergehalt		Aufgenommene Nährösung	
			in g	pro Frischgewicht in g/g	in ml	pro Frischgewicht in ml/g
0	Blätter	490	2,97	0,86		
	Stengel	239	1,90	0,89		
	Wurzel	138	1,57	0,92		
	pro Pflanze	867	6,44	0,89	362	51
$4 \cdot 10^{-12}$	Blätter	620	4,04	0,87		
	Stengel	295	2,39	0,89		
	Wurzel	195	1,95	0,91		
	pro Pflanze	1110	8,38	0,89	453	49
$4 \cdot 10^{-7}$	Blätter	152	1,39	0,90		
	Stengel	80	0,98	0,92		
	Wurzel	68	1,03	0,94		
	pro Pflanze	300	3,40	0,92	278	74

gen an Petiolen von *Solanum tuberosum* eine leichte Turgeszenzerhöhung und eine erhöhte Wasserdurchlässigkeit des Plasmalemmas (Krihning, 1965 a). Die irreversible toxogene Welke bei Behandlung mit anderen herbiziden Substanzen führt sie in Übereinstimmung mit Gäumann und Jaag (1947, 1950) auf eine Schädigung der Semipermeabilität der Plasmagrenzschichten zurück.

Meine Untersuchungen über den Wassergehalt und die Nährösungsaufnahme knöllchenfrei in nitrathaltiger Nährösung aufgezogener Erbsenpflanzen ergaben Resultate, die im Einklang vor allem mit den Ergebnissen von Krihning (1965 b) zu stehen scheinen. Entsprechend der Wachstumsförderung und der Wachstumshemmung ist bei der subherbiziden Prometrynkonzentration der Wassergehalt und die aufgenommene Nährösungsmenge pro Pflanze gegenüber Kontrollpflanzen erhöht und bei der herbiziden Prometrynkonzentration erniedrigt (Tab. 8). Für die wachstumshemmende Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol ist aber eine erhöhte Nährösungsaufnahme und ein erhöhter Wassergehalt pro Frischgewicht festzustellen. Dieses Ergebnis lässt ebenfalls darauf schliessen, dass die Wasseraufnahme bei dieser Konzentration höher ist als die gleichzeitige Wasserabgabe durch die Transpiration. Bei meinen Pflanzen war bei der leicht wachstumshemmenden Konzentration ein auffallend «frisches» Aussehen und kein Welken zu beobachten. Erst bei stark toxischen Prometrynkonzentrationen traten Welkungsscheinungen auf.

Allerdings ist noch anzumerken, dass in meinen Versuchen bei der Bestimmung des Wassergehaltes die Trocknung des Pflanzenmaterials in allen Versuchen, um N-Verluste zu vermeiden, konstant bei 75 °C erfolgte, das gebundene Kristallwasser indessen erst bei einer Trocknungstemperatur von 105 °C restlos entfernt wird.

Beeinflussung des Habitus

Aus Versuchsergebnissen von Karnatz (1964) ist zu entnehmen, dass nicht nur der Stickstoffgehalt der Blätter, sondern auch die Blattgrösse und die Triebänge von mit Simazin und Atrazin behandelten Apfelbäumen gegenüber unbehandelten Bäumen zunimmt.

Tabelle 9

Laubblattzahl und Sprosslänge knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 21 Tage. Mittelwerte aus: 6 Pflanzen. Laubblattzahl bei Versuchsbeginn: 4. Sprosslänge bei Versuchsbeginn: zirka 18 cm

Versuchsdauer Tage	Prometrynkonzentration Mol	Laubblattzahl	Sprosslänge cm
20	0	10	62
	$4 \cdot 10^{-12}$	10	63
	$4 \cdot 10^{-7}$	9	42
30	0	13	76
	$4 \cdot 10^{-12}$	14	81
	$4 \cdot 10^{-7}$	10	45

Auch in meinen Untersuchungen konnte schon rein visuell bei der wachstumsfördernden Konzentration neben einer Kräftigung des Pflanzenwachstums vor allem eine deutliche Vergrösserung der Blattflächen beobachtet werden. Wie aus Tabelle 9 hervorgeht, ist eine Vergrösserung der Sprosslänge und der Laubblattzahl bei der wachstumsstimulierenden Konzentration erst nach langer Versuchsdauer (30 Tage) zu beobachten, während eine Verkleinerung der Sprosslänge und der Laubblattzahl bei der wachstumshemmenden Konzentration bereits nach 20 Tagen zu erkennen ist.

Um die Vergrösserung der Blattflächen auch zahlenmässig festzulegen, wurden die Blätter der Pflanzen nach Versuchsabbruch photokopiert und später die Blattflächen planimetrisch ausgemessen. Ferner wurden zwischen dem 7. und 8. Blattansatz Stengelquerschnitte durchgeführt und diese im Vergrösserungsapparat 8fach vergrössert, photokopiert und planimetriert.

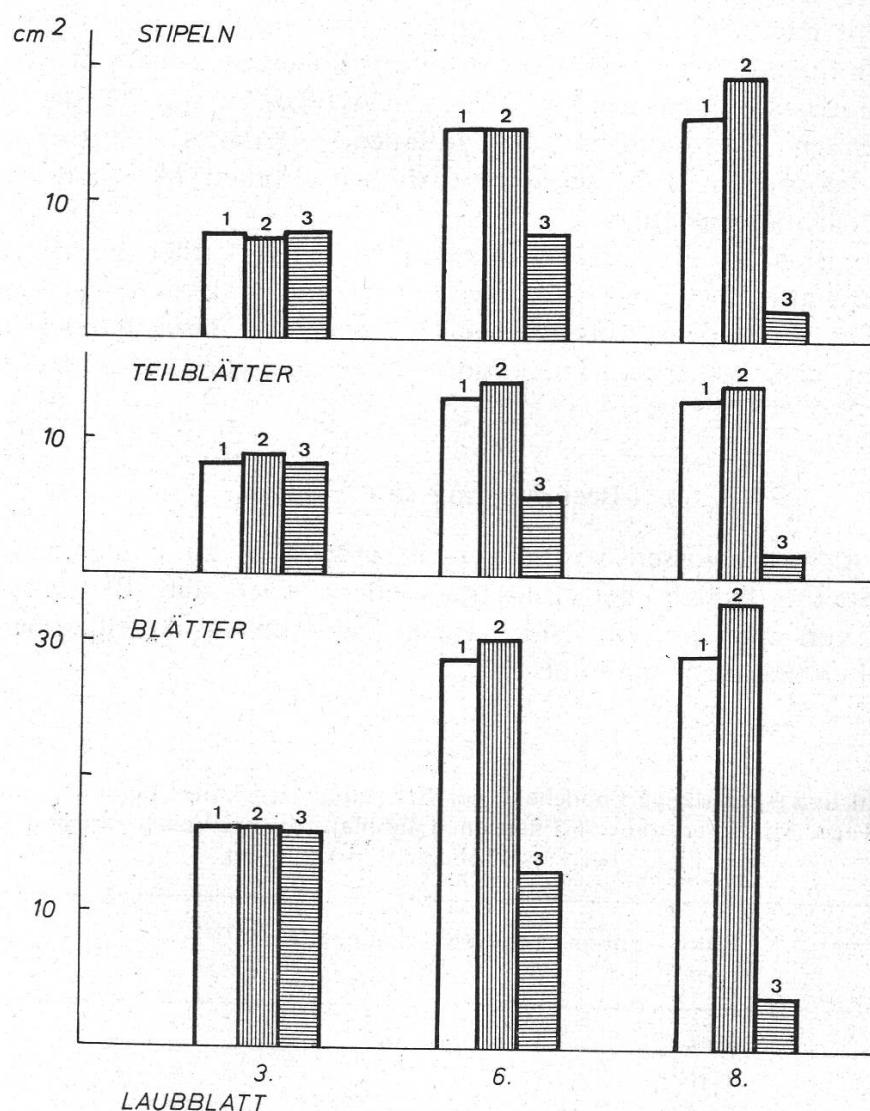


Abbildung 5

Einfluss von Prometryn auf die Blattfläche knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn 21 Tage. Versuchsdauer 20 Tage. Laubblattzahl bei Versuchsbeginn 4. Mittelwerte aus 6 Pflanzen. 1: Kontrolle; 2: $4 \cdot 10^{-12}$ M Prometryn; 3: $4 \cdot 10^{-7}$ M Prometryn

Wie aus der graphischen Darstellung der Ergebnisse in Abbildung 5 zu erkennen ist, wird schon nach einer relativ kurzen Versuchsdauer von 20 Tagen die Gesamtblattfläche des 8. Laubblattes bei der wachstumsfördernden Konzentration gegenüber Kontrollpflanzen signifikant vergrößert. Diese Vergrößerung ist dabei vor allem auf eine Zunahme der *Stipelfläche* zurückzuführen. Die starke Verkleinerung der Blattflächen bei der herbiziden Konzentration ist schon beim 6. Laubblatt zu erkennen. Mikroskopische Untersuchungen von Blattquerschnitten zeigten neben einer Vermehrung bzw. Verringerung der Anzahl parenchymatischer Zellen keine weiteren histologischen Veränderungen.

Die bei den beiden Behandlungen zu beobachtenden grösseren bzw. kleineren Stengelquerschnittsflächen scheinen vor allem auf eine Vergrößerung bzw. Verkleinerung der Markhöhle zurückzugehen (Tab. 10).

Tabelle 10

Einfluss von Prometryn auf die Stengeldicke knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 21 Tage. Versuchsdauer: 20 Tage. Mittelwerte aus 5 Querschnitten und 6 Pflanzen. Schnitte zwischen dem 7. und 8. Blattansatz. Lineare Vergrößerung: 8fach (Vergrösserungsapparat)

Prometrynkonzentration Mol	Gesamtfläche		Markhöhle		Gesamtfläche – Markhöhle	
	mm ²	in % der Kontrolle	mm ²	in % der Kontrolle	mm ²	in % der Kontrolle
0	382	100	100	100	282	100
$4 \cdot 10^{-12}$	497	130	140	140	357	127
$4 \cdot 10^{-7}$	183	48	35	35	148	53

Einfluss verschiedener Konzentrationen an Nitrat

Zusammenfassend kann aus den bisherigen Versuchen in bezug auf den N-Gehalt festgehalten werden, dass eine spezielle Stimulierung des N-Gehaltes bei unverändertem Trockengewicht gegenüber den Kontrollpflanzen bei optimalen Versuchsbedingungen nicht festzustellen ist. Aus der Literatur geht hervor, dass die Versuchsbedingungen bei der Beeinflussung des N-Gehaltes eine wichtige Rolle zu spielen scheinen. So konnten Ries und Gast (1965) und Tweedy und Ries (1967) bei Behandlung von Maispflanzen mit Simazin eine Erhöhung des N-Gehaltes nur bei Nitratmangel des Nährmediums feststellen.

Es war daher naheliegend, auch in meinen Versuchen die Nitratkonzentration der Nährlösung zu erniedrigen. Wie zu erwarten, ist das Wachstum sowohl der behandelten als auch der unbehandelten Pflanzen bei niedrigem Nitratgehalt schlechter als bei höherem (Tab. 11). Bezogen auf die Kontrollpflanzen ist das Verhalten der mit subherbizider Konzentration behandelten Pflanzen etwas unklar, tendiert jedoch auf eine Abschwächung der wachstumsfördernden Wirkung bei Erniedrigung des Nitratgehaltes.

Eindeutig und recht interessant sind die Ergebnisse, die mit der herbiziden Konzentration erhalten wurden. Während bei einem Nitratgehalt von $9 \cdot 10^{-1}$ g/l

das Trockengewicht des Sprosses gegenüber Kontrollpflanzen erniedrigt ist, ist bei einer Nitratkonzentration von $9 \cdot 10^{-3}$ g/l das Trockengewicht der behandelten und unbehandelten Pflanzen gleich. Dies ist vor allem darauf zurückzuführen, dass bei Erniedrigung der Nitratdosis das Wachstum der Kontrollpflanzen stärker gehemmt wird als das der behandelten Pflanzen.

Überraschenderweise ist dabei der absolute N-Gehalt des Sprosses der behandelten Pflanzen eindeutig und signifikant erhöht. Eine bei einer Nitratkonzentration der Nährlösung von $9 \cdot 10^{-1}$ g/l herbizidwirkende Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol bewirkt also bei einer Nitratkonzentration der Nährlösung von $9 \cdot 10^{-3}$ g/l (gleich $14 \cdot 10^{-3}$ Mol N) eine Stimulierung des N-Gehaltes des Sprosses gegenüber nichtbehandelten Pflanzen. Dieses Ergebnis stimmt gut mit den Resultaten der anfangs zitierten Arbeiten überein, in denen eine Erhöhung des N-Gehaltes bei einer N-Konzentration der Nährlösung von etwa $3 \cdot 10^{-3}$ Mol bei mit Simazin behandelten Maispflanzen gefunden wurde. Sprosslänge, Laubblattzahl, Wassergehalt und Nährlösungsaufnahme sind bei Behandlung gleich wie bei Nichtbehandlung.

Tabelle 11

Einfluss verschiedener Nitratkonzentrationen der Nährlösung. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 20 Tage. Versuchsdauer: 21 Tage. Mittelwerte aus: 6 Pflanzen

NO_3^- -Konz. (g/l)	Prometrynkonzentration Mol	Trockengewicht mg		Absoluter N-Gehalt mg		N-Gehalt/TG mg/g	
		Spross	Wurzel	Spross	Wurzel	Spross	Wurzel
$9 \cdot 10^{-1}$	0	512	95	27,0	4,2	52,8	43,7
	$4 \cdot 10^{-12}$	603	97	31,8	4,3	52,7	44,0
	$4 \cdot 10^{-7}$	444	73	22,7	2,7	51,1	37,6
$9 \cdot 10^{-2}$	0	480	166	11,2	3,1	23,3	18,8
	$4 \cdot 10^{-12}$	456	156	10,9	2,9	23,9	18,5
	$4 \cdot 10^{-7}$	440	124	14,7	2,6	33,4	20,6
$9 \cdot 10^{-3}$	0	320	161	6,1	2,9	18,9	18,1
	$4 \cdot 10^{-12}$	355	171	6,5	3,1	18,3	17,6
	$4 \cdot 10^{-7}$	326	151	7,0	2,8	21,4	18,5

Eine Erhöhung des N-Gehaltes der Pflanze wird in meinen Versuchen bei einer für das Erbsenwachstum optimalen Temperatur von zirka 20°C beobachtet. Bei Tweedy und Ries (1967) wurde bei mit Simazin behandelten Maispflanzen eine Erhöhung des N-Gehaltes nur bei unteroptimaler Temperatur festgestellt. Hingegen konnte ich im überoptimalen Temperaturbereich (ca. 29°C) bei normaler Nitratkonzentration eine starke Zunahme der herbiziden Wirkung beobachten. Da Sheets (1959 b, zitiert in Crafts, 1961) bei höherer überoptimaler Temperatur eine grösse Simazinkonzentration in den Wurzeln der behandelten Pflanzen finden konnte als bei niederer Temperatur, führe ich diese stärkere Wirkung auf eine erhöhte Prometrynaufnahme der Pflanzen zurück.

Die Variation weiterer denkbarer Faktoren, wie Tageslänge und pH-Wert der Nährösung, führte zu keinen eindeutigen Resultaten.

Beeinflussung knöllchentragender Erbsenpflanzen durch Prometryn

Einfluss auf das Pflanzenwachstum und die Knöllchenbildung

Die Prometrynkonzentrationen, die bei knöllchenfreien Erbsenpflanzen wachstumshemmende und wachstumsfördernde Effekte zeigten, wurden nun auf ihre Wirksamkeit gegenüber knöllchentragenden Erbsenpflanzen geprüft.

In Vorversuchen konnte kein Einfluss dieser Konzentrationen auf das Rhizobienwachstum des zur Impfung benutzten Rhizobienstammes festgestellt werden. Als Wachstumsmass wurde dabei der Durchmesser der Rhizobienkolonien auf herbizidhaltigen und herbizidfreien Hefe-Mannit-Agar-Platten verwendet. Die Impfung erfolgte mit einer äusserst spitz ausgezogenen Pipette (Müller, 1963). Zu dem gleichen Ergebnis kommt auch Kaszubiak (1966). Simazin und Prometryn wirken in einer Thornton-Flüssigkeitskultur in Konzentrationen von 10 g bis 10 mg/ml nicht toxisch auf die getesteten Rhizobienstämme (u.a. *R. leguminosarum*).

Um die Wirkung des Herbizids auf das Pflanzenwachstum und die Knöllchenbildung zu untersuchen, wurden die Prometrynkonzentrationen von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol und $4 \cdot 10^{-12}$ Mol im Moment der Rhizobienimpfung appliziert.

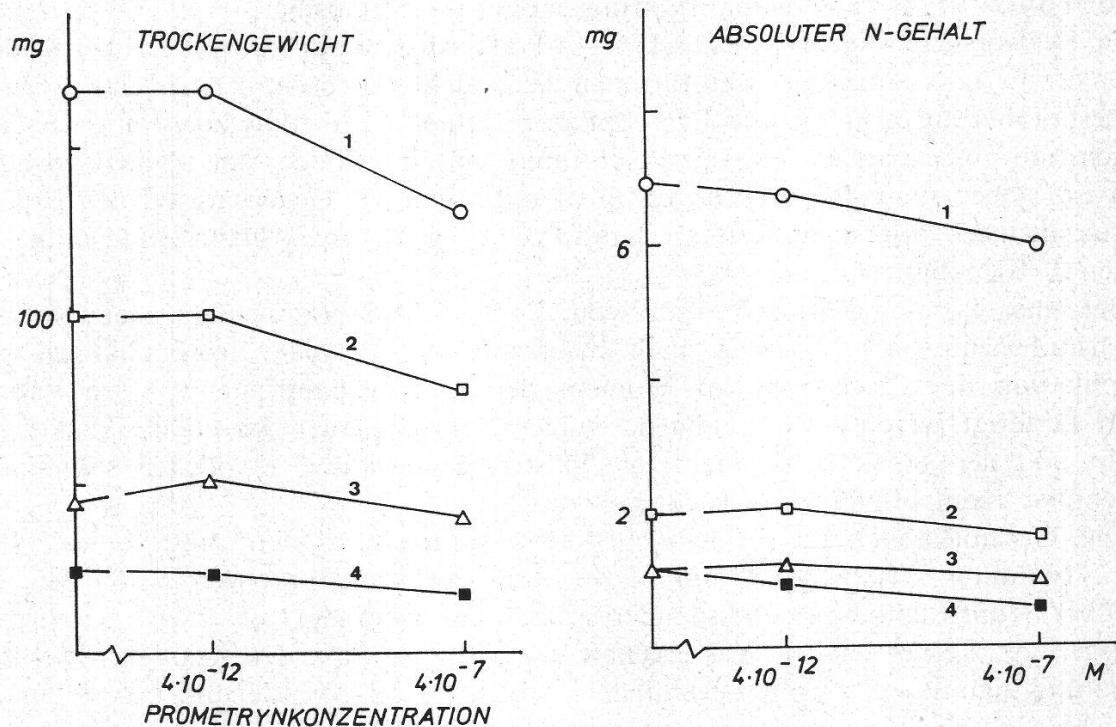


Abbildung 6

Einfluss von Prometryn auf Trockengewicht und N-Gehalt knöllchentragender Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn 23 Tage. Versuchsdauer 28 Tage. Mittelwerte aus 8 Pflanzen. 1 Blätter, 2 Stengel, 3 Wurzeln, 4 Knöllchen

Die bei nitrathaltiger Nährösung und knöllchenfreien Erbsenpflanzen festgestellte Stimulierung des Pflanzenwachstums und des N-Gehaltes bei einer Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-12}$ Mol konnte bei knöllchentragenden Erbsenpflanzen in N-freier Nährösung nicht bestätigt werden.

Das Trockengewicht und der absolute N-Gehalt der Blätter, Stengel, Wurzeln und Knöllchen ist bei dieser Konzentration gegenüber Kontrollpflanzen nicht signifikant (Abb.6) verändert.

Dieses Verhalten könnte einmal darauf zurückgeführt werden, dass die verwendete Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-12}$ Mol bei knöllchentragenden Erbsenpflanzen zu hoch ist. Eine Repetition dieser Versuche mit einer Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-10}$ Mol und $4 \cdot 10^{-14}$ Mol verlief ebenfalls negativ.

Indessen war in meinen Flüssigkeitskulturen das Wachstum der knöllchentragenden Pflanzen gegenüber nitratgefütterten Pflanzen allgemein bedeutend schlechter. Da bei Erbsenpflanzen in nitrathaltiger Nährösung bei schlechterem Wachstum der Kontrollpflanzen eine Tendenz zur Abnahme der stimulierenden Wirkung des Prometryns vorhanden war, könnte dabei auch dieser Wachstumsunterschied eine Rolle spielen. Ferner wäre es möglich, dass die Wirkungslosigkeit des Prometryns auf Unterschiede in der N-Ernährung zwischen nitratgefütterten und knöllchentragenden Erbsenpflanzen zurückzuführen ist. So konnten zum Beispiel schon Tweedy und Ries (1967) bei mit Simazin behandelten Maispflanzen eine Erhöhung des Wachstums und des Proteingehaltes nur bei Verwendung von *Kaliumnitrat* als N-Quelle für die Pflanzen, nicht dagegen bei Applikation von *Ammoniumsulfat* feststellen. Da bei der symbiotischen N-Fixierung der Leguminosen ebenfalls zunächst die NH_4^+ -Stufe durchlaufen werden soll (MacKee, 1962; Fedorow, 1952), wäre diese Erklärungsmöglichkeit plausibel.

In Feldversuchen stellt Ebert (1967, private Mitteilung) bei mit subherbiziden Prometryn- und Simazinkonzentrationen behandelten Erbsenpflanzen eine Wachstumsstimulierung fest. Da die Erbsenpflanzen unter Feldbedingungen ein besseres Wachstum zeigen als in Flüssigkeitskulturen und im Boden stets Nitrat vorhanden ist, stehen diese Beobachtungen nicht unbedingt im Gegensatz zu den Ergebnissen meiner Untersuchungen an knöllchenfrei in N-freier Nährösung aufgezogenen Erbsenpflanzen.

Bei einer Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol konnte demgegenüber die wachstumshemmende Wirkung auch bei knöllchentragenden Erbsenpflanzen bei Applikation des Prometryns im Moment der Rhizobienimpfung in allen Versuchen bestätigt werden. Bei genügend langer Versuchsdauer wird das Trockengewicht und der absolute N-Gehalt der Blätter, Stengel und Knöllchen signifikant gegenüber Kontrollpflanzen erniedrigt (Abb.6).

Die Gesamtknöllchenzahl bleibt bei allen Konzentrationen unverändert. Wie aus Abbildung 7 hervorgeht, nimmt die Zahl der roten (aktiven) Knöllchen gegenüber Kontrollpflanzen ab, die der grünen bis braunen (inaktiven) Knöllchen dagegen zu. Ferner ist der Wassergehalt pro Frischgewicht der Knöllchen bei Behandlung signifikant erhöht gegenüber Knöllchen von nichtbehandelten Pflanzen (Tab. 12).

Aus diesen Ergebnissen ziehe ich folgende Schlussfolgerungen:

Das trotz gleicher Knöllchenzahl gegenüber Kontrollpflanzen erniedrigte Trockengewicht der Knöllchen (Abb.7) ist auf den höheren Wassergehalt, nicht dage-

gen auf eine Verkleinerung der Knöllchengröße zurückzuführen. Da dabei die Anzahl der roten, aktiven Knöllchen zunimmt, die der grünen, inaktiven ab-

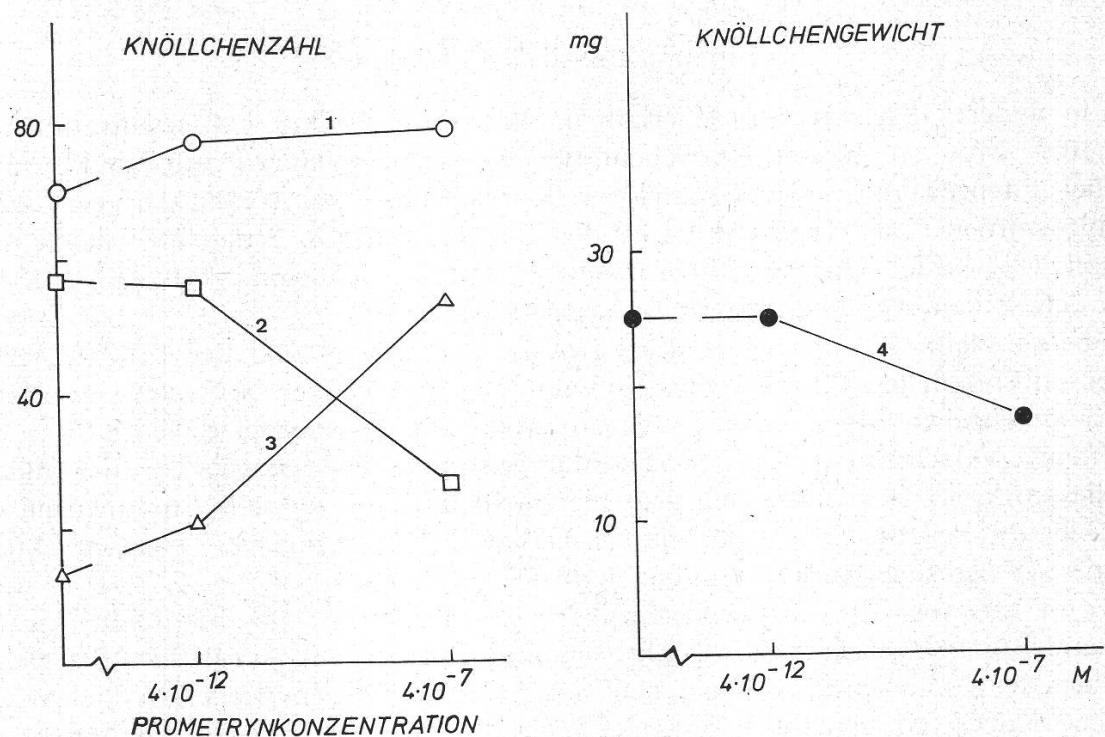


Abbildung 7

Einfluss von Prometryn auf Knöllchenzahl und Knöllchengewicht knöllchenträgender Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn 23 Tage. Versuchsdauer 28 Tage. Mittelwerte aus 8 Pflanzen. 1 Gesamtknöllchenzahl, 2 rote Knöllchen, 3 grüne Knöllchen, 4 Knöllchengewicht

Tabelle 12

Einfluss von Prometryn auf den Wassergehalt knöllchenträgender Erbsenpflanzen (Zugabe der Bakteriensuspension bei Versuchsbeginn). Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 23 Tage. Versuchsdauer: 28 Tage. Mittelwerte aus: 8 Pflanzen

Prometrynkonzentration Mol	Organ	Wassergehalt	
		in g	pro Frischgewicht in g/g
0	Blätter	0,96	0,85
	Stengel	0,73	0,88
	Wurzel	0,15	0,79
	Knöllchen	0,12	0,80
$4 \cdot 10^{-7}$	Blätter	0,93	0,88
	Stengel	0,71	0,90
	Wurzel	0,19	0,83
	Knöllchen	0,12	0,92

nimmt, kann daraus auf eine kürzere Lebensdauer der aktiven Knöllchen geschlossen werden. Dies kann in Zusammenhang gebracht werden mit dem gehemmten Wachstum der Gesamtpflanze.

Einfluss auf die N-Fixierung

Ein anderes Ergebnis wurde erhalten, wenn eine Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol zu bereits knöllchentragenden Erbsenpflanzen appliziert wurde, wobei Pflanzen mit ungefähr gleicher Knöllchenzahl zu Versuchsbeginn ausgewählt wurden. Das Trockengewicht der Blätter, Stengel, Wurzeln, Früchte und Knöllchen wurde dabei gegenüber Kontrollpflanzen nicht verändert (Tab. 13), was auf den späten Applikationstermin zurückzuführen ist.

Ebenso bleibt der N-Gehalt des Sprosses, der Wurzel und der Früchte gegenüber unbehandelten Pflanzen unbeeinflusst. Dagegen ist der N-Gehalt der Blätter etwa im gleichen Massen erhöht, wie der N-Gehalt der Stengel erniedrigt ist, was auf eine Verschiebung von N-Verbindungen aus den Stengeln in die Blätter schliessen lässt. Es handelt sich also hier nicht um eine spezielle Stimulierung des N-Gehaltes des Sprosses, wie wir sie bei den Nitratmangelversuchen bei knöllchenfreien Erbsenpflanzen gefunden hatten.

Vor allem aber ist eine starke Erniedrigung des N-Gehaltes der Knöllchen bei Behandlung im Vergleich zur Nichtbehandlung festzustellen (Tab. 13). Bei gleichbleibender Knöllchenzahl ist bei den behandelten Pflanzen wiederum die Anzahl grüner Knöllchen gegenüber unbehandelten Pflanzen erhöht. Da das Wachstum der Pflanzen nicht beeinflusst wurde, kann aus der Erniedrigung des N-Gehaltes der Knöllchen bei gleichzeitigem Leghämoglobinverlust (Grünwerden der Knöllchen) auf eine Hemmung der N-Fixierung geschlossen werden.

Tabelle 13

Einfluss von Prometryn auf das Wachstum und den N-Gehalt knöllchentragender Erbsenpflanzen (Prometrynzugabe nach Bildung der Knöllchen). Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 41 Tage. Versuchsdauer: 21 Tage. Mittelwerte aus: 8 Pflanzen

Prometrynkonzentration Mol	Organ	Trockengewicht		Absoluter N-Gehalt		N-Gehalt/TG	
		mg	in % der Kontrolle	mg	in % der Kontrolle	mg/g	in % der Kontrolle
0	Blätter	160	100	4,8	100	29,7	100
	Stengel	138	100	2,2	100	15,6	100
	Wurzel	60	100	1,1	100	17,9	100
	Früchte	25	100	1,2	100	47,0	100
	Knöllchen	26	100	0,9	100	35,1	100
$4 \cdot 10^{-7}$	Blätter	161	101	5,4	112	33,8	114
	Stengel	125	91	1,1	77	13,3	85
	Wurzel	55	92	1,1	100	19,2	107
	Früchte	27	108	1,3	96	41,6	89
	Knöllchen	24	92	0,6	67	26,8	76

Einfluss auf die Aktivität der Nitratreduktase und den Gehalt an Protein und Nitrat

Da Tweedy und Ries (1967) und Ries u.a. (1967) die Erhöhung des Protein-gehaltes bei mit nichttoxischen Simazinkonzentrationen behandelten Mais- und Roggenpflanzen in Verbindung mit einer Erhöhung der Nitratreduktaseaktivität brachten, wurden bei knöllchenfreien, mit den beiden Prometrynkonzentrationen behandelten Erbsenpflanzen in Nährösungen mit Nitratmangel der Proteingehalt und die Nitratreduktaseaktivität der Sprosse untersucht. Gleichzeitig wurden die Pflanzensprosse auf Nitratvorkommen analysiert, weil Ries u.a. (1967) die Möglichkeit einer durch vermehrte Nitrataufnahme induzierten Erhöhung der Nitrat-reduktaseaktivität und damit des Proteingehaltes nicht ausschliessen.

Ein Teil des unter gleichen Bedingungen aufgezogenen Pflanzenmaterials wurde dabei sofort nach dem Abbruch zur Nitratreduktasebestimmung verwendet, der andere Teil getrocknet und dann der Gesamt-N-Gehalt (Kjeldahl) und der Nitratgehalt bestimmt.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 14 zusammengestellt. Um einen Vergleich zu erleichtern, wurden alle Werte auf das Frischgewicht bezogen.

Während für eine Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-12}$ Mol gegenüber Kontrollpflanzen keine Unterschiede gefunden wurden, sind für eine Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol bei einem Temperaturmittel von zirka 22 °C die Nitratreduktaseaktivität, der Proteingehalt und der Gesamt-N-Gehalt erhöht (Tab. 14).

Bei den Kontrollpflanzen und den mit der niedrigen Prometrynkonzentration behandelten Pflanzen konnte mit der verwendeten Methode kein Nitrat im Spross nachgewiesen werden. Dagegen konnte bei den mit der hohen Prometrynkonzentration behandelten Pflanzen ein Nitratgehalt von 0,5 mg/g Frischgewicht gefunden werden. Dieses Ergebnis konnte auch an Pflanzenmaterial aus früheren Ver suchen bestätigt werden.

Werden die Pflanzen bei 28 °C aufgezogen, so erhält man im Prinzip ein ähnliches Resultat, nur wird eine Interpretation und ein Vergleich der Ergebnisse erschwert, da bei dieser überoptimalen Temperatur das Pflanzenwachstum und damit das Frischgewicht allgemein, besonders aber das der mit der hohen Prometrynkonzentration behandelten Pflanzen gehemmt wird.

Tabelle 14

Einfluss von Prometryn auf den Proteingehalt, den Nitratgehalt und die Nitratreduktaseaktivität der Sprosse knöllchenfreier Erbsenpflanzen. Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn: 16 Tage. Versuchsdauer: 30 Tage. Mittelwerte aus: 4 Pflanzen. Temperaturmittel: 22 °C. Tageslänge: 14 Stunden. Nitratmangel der Nährösung: $9 \cdot 10^{-8}$ NO₃⁻ (g/l). FG = Frischgewicht

Prometrynkonzentration Mol	Gesamt-N/FG (Kjeldahl) mg/g	Protein/FG mg/g	Nitrat/FG mg/g	Nitratreduktaseaktivität $\mu\text{M NO}_2^-/\text{h/g FG}$
0	2,7	2,5	—	2,00
$4 \cdot 10^{-12}$	2,2	2,9	—	1,44
$4 \cdot 10^{-7}$	3,9	3,3	0,5	3,98

Der Nitratgehalt des Sprosses bei Behandlung mit einer Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol lässt also auf eine erhöhte Nitrataufnahme als primären Vorgang bei der Nitratreduktaseaktivität- und Proteinerhöhung schliessen.

Diskussion

Die gefundenen Resultate zeigen, dass die Wirkung von Prometryn auf Erbsenpflanzen vor allem von der verwendeten Konzentration, den Aufzuchs- und Versuchsbedingungen abhängt.

Bei knöllchenfreien, in nitrathaltiger Nährlösung steril aufgezogenen Erbsenpflanzen kann man einen herbiziden, toxischen Konzentrationsbereich ($> 4 \cdot 10^{-7}$ Mol), einen Übergangsbereich, der je nach Versuchsbedingungen das Wachstum hemmt oder bei unbeeinflusstem Wachstum den N-Gehalt des Sprosses stimuliert ($4 \cdot 10^{-7}$ Mol), und einen subherbiziden, wachstumsfördernden Konzentrationsbereich ($4 \cdot 10^{-12}$ Mol) unterscheiden.

Man kann sich die schwierige, aber interessante Frage nach den Ursachen dieser wachstumshemmenden und wachstumsfördernden Wirkungen des Prometryns auf die höhere Pflanze stellen. Während die Resistenz bestimmter Pflanzen gegenüber herbiziden Substanzen oft auf eine chemische Veränderung oder einen Abbau der Herbizide in der Pflanze zurückzuführen ist (z.B. Hurter, 1966), beruht die herbizide oder auch stimulierende Wirkung der Herbizide auf einer Beeinflussung des Wirkstoffes oder der umgewandelten Substanz von biochemischen oder physiologischen Vorgängen in der Pflanze.

Für die toxische Wirkung der Triazine wird in der Literatur vor allem die Hemmung der Hill-Reaktion (Hill, 1937) und damit der Photolyse des Wassers und der Photosynthese angeführt (Moreland u.a., 1959, 1962; Exer, 1958, 1961; Ebert und Müller, 1968), obwohl der Wirkungsmechanismus noch nicht in allen Einzelheiten abgeklärt ist. Als Folge der Hemmung der Hill-Reaktion soll die NADP-Reduktion und damit die CO_2 -Assimilation und die Kohlehydratbildung unterbunden werden. So wurde von Gast (1958) bei Behandlung von *Coleus Blumei* Benth. eine Hemmung der Stärkebildung in den Blättern, die auf eine gehemmte Kohlehydratbildung zurückzuführen ist, gefunden. Neben der Photosynthesehemmung beschreibt Roth (1958) eine Erhöhung der Atmung bei *Elodea*.

Die gemeinsame phytotoxische Wirkung (Störung der Photosynthese) verschiedener Herbizide (Phenylharnstoffverbindungen, Triazine, Acylanilide) versucht van Overbeck (1962) in Zusammenhang mit ihrer strukturellen Ähnlichkeit zu bringen. Alle diese Herbizide besitzen N-H-Gruppen und daneben eine C=O-Gruppe oder bei den Triazinen eine C=N-Gruppe. Verbindungen mit einer derartigen Struktur besitzen die Fähigkeit, Wasserstoffbrücken zu bilden und auf diese Weise mit den aktiven Zentren von Enzymen zu reagieren und sie durch kompetitive Hemmung zu blockieren. Eine Ausnahme bildet allerdings das Triazin Chlorazin, das keine Iminogruppe besitzt und dennoch phytotoxisch wirksam ist (Good, 1961), so dass diese Deutung allein für die biochemische Aktivität der Triazine nicht oder nicht immer gültig sein kann.

Die durch die Photosynthese bewirkte Hemmung der Transpiration ist schon früher ausführlich diskutiert worden.

Meine bei stark toxisch wirkenden Prometrynkonzentrationen festgestellte besonders starke Hemmung des Blatttrockengewichtes weist ebenfalls auf die Blätter als primären Ort der Hemmung hin.

Die Stimulierung des N-Gehaltes des Sprosses bei unverändertem Trockengewicht gegenüber Kontrollpflanzen in einer Nährlösung mit Nitratmangel bei einer Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol und die gleichzeitige Erhöhung der Nitratreduktaseaktivität pro Frischgewicht stimmen gut mit den schon früher zitierten Ergebnissen von Ries u.a. (1967) überein, wenn diese Effekte auch nicht so ausgeprägt waren wie bei diesen Autoren. Als mögliche Angriffspunkte des Triazins in den N-Metabolismus vermuten Ries u.a. entweder eine erhöhte Nitrataufnahme aus der Nährlösung, welche dann sekundär eine Erhöhung der Nitratreduktaseaktivität bewirkt, oder eine spezifische Erhöhung der Synthese, Aktivierung oder Stabilität der Nitratreduktase. Der in meinen Versuchen gefundene Nitratgehalt des Sprosses der mit der schwach herbizid wirkenden Prometrynkonzentration behandelten Pflanzen weist auf eine Erhöhung der Nitrataufnahme als primären Vorgang hin.

Die zu beobachtende Wachstumsstimulierung knöllchenfreier Erbsenpflanzen bei einer Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-12}$ Mol ohne spezielle Erhöhung des N-Gehaltes und der Nitratreduktaseaktivität pro Frischgewicht ist dagegen nicht nur oder nicht primär mit einer Beeinflussung des N-Haushaltes zu interpretieren. Die Vergrößerung der Stipelflächen und der Stengelquerschnittsflächen bei dieser Konzentration sowie die bei langer Versuchsdauer zu beobachtende Verlängerung des Sprosses gegenüber Kontrollpflanzen lassen eher auf eine primäre Beeinflussung des Wachstums an sich schliessen. Rein hypothetisch könnte man dabei an eine vermehrte Bildung oder Aktivierung von Wuchsstoffen denken. Eine andere Deutungsmöglichkeit gibt Gräser (1967), der bei mit Simazin behandelten etiolierten und assimilierenden Maiskeimlingen bei Wachstumshemmung Konzentrationsrückgänge der löslichen Adenosinnucleotide, bei Wachstumsstimulierung eine Erhöhung des Nucleotidgehaltes findet. Als Primärreaktion für die fördernden Wachstumswirkungen der s-Triazine nimmt er daher eine Beeinflussung des RNS-Stoffwechsels an.

Knöllchentragende, in N-freier Nährlösung aufgezogene Erbsenpflanzen unterscheiden sich in ihrem Verhalten gegenüber Prometryneinwirkung von den knöllchentragenden, nitratgefütterten Erbsenpflanzen. Eine Wachstumsstimulierung im subherbiziden Konzentrationsbereich wurde hier nicht gefunden.

Daraus geht hervor, dass für eine wachstumsstimulierende Wirkung auch die Ernährung der Pflanze eine Rolle spielt. Ferner muss aus den Versuchen mit knöllchentragenden Erbsenpflanzen geschlossen werden, dass bei der schwach herbiziden Konzentration nicht nur eine Hemmung des Wachstums der Gesamt pflanze, sondern auch eine Hemmung der N-Fixierung vorliegt.

Alle diese Beobachtungen und Interpretationen weisen darauf hin, dass Prometryn und wohl auch andere Triazine nicht nur einen physiologischen Vorgang zu beeinflussen vermögen, sondern wahrscheinlich an mehreren Stellen in den Stoffwechsel der höheren Pflanze eingreifen.

Zusammenfassung

1. Es wurde die Wirkung herbizider und subherbizider Prometrynkonzentrationen auf das Wachstum und den N-Gehalt knöllchenfreier in nitrathaltiger Nährlösung und knöllchentragender in N-freier Nährlösung kultivierter Erbsenpflanzen untersucht.
2. Die Prometrynwirkung hängt ab von den verwendeten Konzentrationen, dem Zeitpunkt der Applikation, der Versuchsdauer und dem Nitratgehalt der Nährlösung.
3. Bei optimalen Wachstumsbedingungen aufgezogenen knöllchenfreien Erbsenpflanzen wirkt eine Anfangskonzentration der Nährösung von 10^{-4} Mol Prometryn stark hemmend auf das Wachstum und den absoluten N-Gehalt der Pflanzen; der auf das Trockengewicht bezogene N-Gehalt ist erhöht. Bei einer Konzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol Prometryn ist die wachstumshemmende Wirkung abgeschwächt. Eine Prometrynkonzentration von $4 \cdot 10^{-12}$ Mol wirkt stimulierend auf das Wachstum und in gleichem Masse auf den N-Gehalt der Pflanzen.
4. Der Wassergehalt und die Nährösungsaufnahme pro Frischgewicht der knöllchenfreien Pflanzen ist bei der schwach wachstumshemmenden Prometrynkonzentration erhöht, das heißt, gegenüber Kontrollpflanzen ist die Wasserabgabe geringer als die gleichzeitige Flüssigkeitsaufnahme.
5. Nitratmangel der Nährösung schwächt den wachstumshemmenden und wachstumsfördernden Effekt des Prometryns gegenüber Kontrollpflanzen ab. Bei einer sonst wachstumshemmenden Konzentration von $4 \cdot 10^{-7}$ Mol wird dabei der absolute N-Gehalt des Sprosses bei gleichbleibendem Trockengewicht stimuliert. Die Nitratreduktaseaktivität, der Proteingehalt und der Nitratgehalt pro Frischgewicht sind dabei gegenüber Kontrollpflanzen erhöht.
6. Verlängerung der Versuchsdauer verstärkt die wachstumshemmenden und wachstumsfördernden Effekte.
7. Die beste wachstumsfördernde Wirkung wird bei einer Applikation des Prometryns bei zirka 20 Tage alten Pflanzen gefunden.
8. Bei der wachstumsfördernden Konzentration ist eine Vergrößerung der Stielpflächen und Stengelquerschnittsflächen sowie bei längerer Versuchsdauer der Sprosslängen zu beobachten.
9. Das Trockengewicht und der absolute N-Gehalt der Hülsen und Samen sind bei der wachstumsfördernden Konzentration erhöht, die Anzahl der reifen Samen pro Hülse nimmt zu. Unbehandelte Pflanzen weisen aber eine entsprechend höhere Anzahl Samenanlagen auf.
10. Im Gegensatz zu den knöllchenfreien Erbsenpflanzen kann bei knöllchentragenden, in N-freier Flüssigkeitskultur gezogenen Erbsenpflanzen keine Wachstumsstimulierung beobachtet werden.
11. Die wachstumshemmende Wirkung des Prometryns dagegen kann auch bei knöllchentragenden Erbsenpflanzen bei einer Applikation im Moment der Rhizobienzugabe bestätigt werden. Das Knöllchentrockengewicht wird dabei bei gleichbleibender Knöllchenzahl verringert, der auf das Frischgewicht bezogene Wassergehalt der Knöllchen erhöht. Die Anzahl der aktiven Knöllchen nimmt ab, die der inaktiven zu.

12. Bei Applikation der schwach wachstumshemmenden Prometrynkonzentration zu bereits knöllchentragenden Erbsenpflanzen wird der absolute N-Gehalt der Knöllchen erniedrigt (Hemmung der N-Fixierung).

13. Es werden verschiedene mögliche Mechanismen für die wachstumshemmende und wachstumsfördernde Wirkung des Prometryns diskutiert.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Basel auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber ausgeführt. Für sein Interesse an dieser Arbeit und dafür, dass er mir die Mittel des Instituts zur Verfügung gestellt hat, möchte ich ihm ganz herzlich danken. Ferner bin ich Frau Dr. E. Ebert und Herrn Dr. A. Gast, Mitarbeiter der Firma Geigy AG, Basel, für ihre wertvollen Hinweise, die kostenlose Überlassung der verwendeten Triazine und für die Erlaubnis, die Protein- und Nitratreduktaseaktivitätsbestimmungen in ihren Laboratorien durchführen zu dürfen, zu grossem Dank verpflichtet.

Mein Dank gilt auch Frau Dr. U. Ebner und Herrn cand. phil. II H. Ellgehausen, die mir bei der sterilen Aufzucht der Pflanzen behilflich waren.

Literatur

- Audus L.J. 1964. The physiology and biochemistry of herbicides. Academic Press, London, New York.
- Beevers L., D. Flesher und R.W. Hageman. 1964. Studies on the pyridine nucleotide specificity of nitrate reductase in higher plants and its relationship to sulfhydryl level. *Biochim. Biophys. Acta* **89**, 453-464.
- Bergmann W. 1958. Methode zur Ermittlung mineralischer Bedürfnisse der Pflanzen. *Handb. d. Pflanzenphysiologie* **4**, 37-89. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Bradstreet R.B. 1965. The Kjeldahl method for organic nitrogen. Academic Press, New York, London.
- Bürgin-Wolff A. 1959. Untersuchungen über die Infektion von Wurzeln durch Knöllchenbakterien. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **69**, 75-111 (Diss. Basel).
- Burlet E. 1940. Über die pflanzliche Organkultur und ihre Anwendung bei physiologischen Untersuchungen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **50**, 519-544 (Diss. Basel).
- Crafts A.S. 1961. The chemistry and mode of action of herbicides. Interscience Publishers, New York, London.
- Davis D.E., H.H. Funderburk Jr. und N.G. Sansing. 1959. The absorption and translocation of C^{14} -labeled simazine by corn, cotton and cucumber. *Weeds* **7**, 300-309.
- Documenta Geigy. 1960. Wissenschaftliche Tabellen. 6. Auflage. J.R. Geigy AG, Basel.
- Eastin E.F. 1966. Effects of atrazine and hydroxyatrazine on nitrogen metabolism of selected plant species. Diss. Auburn Univ.
- Ebert E. 1967. Wachstums- und ertragsfördernde Wirkung von Simazin und Prometryn in Erbsen. (Geigy AG, Basel, unveröffentlicht.)
- und P.W. Müller. 1968. Aspects biochimiques des herbicides à base de triazines. *Experientia* **24**, 1-8.
- Exer B. 1958. Über Pflanzenwachstumsregulatoren. *Experientia* **14**, 135-138.
- 1961. Hemmung der Hill-Reaktion durch Herbizide. *Weed Res.* **1**, 233-244.
- Fedorow M.W. 1952. Biologische Bindung des atmosphärischen Stickstoffs. Übers.: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1960.
- Fisher R.A. 1946. Statistical methods for research workers. Oliver & Boyd, Edinburgh, London.
- Folin O. und V. Cialteu. 1927. On tyrosine and tryptophane determinations in proteins. *J. of Biological Chemistry* **73**, 627-649.
- Freiberg S.R. und H.E. Clark. 1952. Effects of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid upon the nitrogen metabolism and water relations of soybean plants grown at different nitrogen levels. *Botanical Gazette* **113**, 322-333.
- Freney J.R. 1965. Increased growth and uptake of nutrients by corn plants treated with low levels of simazine. *Austral. J. of Agric. Res.* **16**, 257-263.

- Gast A. 1968. Über Wachstumsregulatoren. Beiträge zur Kenntnis der phytotoxischen Wirkung von Triazinen. *Experientia* **14**, 134–139.
- E. Knüsli und H. Gysin. 1955. Über Pflanzenwachstumsregulatoren. 1. Mitt. Chlorazin, eine phytotoxisch wirksame Substanz. *Experientia* **11**, 107–111.
- Gäumann E. und O. Jaag. 1947. Die physiologischen Grundlagen des parasitogenen Welkens I–III. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **57**, 3–34, 132–148 und 227–241.
- 1950. Über das toxigene und das physikalisch induzierte Welken. *Phytopath. Z.* **16**, 226–256.
- Geigy AG. 1957–1962. Information aus der Abteilung für Schädlingsbekämpfung. Basel.
- Gilck H. und E. Ebert. 1968. Methodische Versuche zur Bestimmung der Aktivität von Nitrat-reduktase bei höheren Pflanzen. (Geigy AG, Basel, unveröffentlicht.)
- Good N.E. 1961. Inhibitors of the Hill-reaction. *Plant Physiol.* **36**, 788–803.
- Gramlich J.V. und D.E. Davis. 1967. Effect of atrazine on nitrogen metabolism of resistant species. *Weeds* **15**, 157–160.
- Gräser H. 1967. Die Wirkung von s-Triazinen auf Wachstum und Stoffwechsel von *Zea Mays*. *Wissenschaftl. Zschr. der Universität Rostock. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, Heft 4/5, 565–568.
- Gysin H. 1962. Triazine herbicides. Their chemistry, biological properties and mode of action. *Chemistry and Industry* 1962, 1393–1400.
- Hill R. 1937. Oxygen evolved by isolated chloroplasts. *Nature, London*, **139**, 881.
- Hurter J. 1966. Abbauprodukte von Simazin in Gramineen. *Experientia* **22**, 741–742.
- Karnatz H. 1964. Weitere Versuchsergebnisse bei der Bekämpfung von Ungräsern in Obstanlagen. *Mitt. OVR Alten Landes* **19**, 109–117.
- Kaszubiak H. 1966. Effect of herbicides on *Rhizobium*. I. Susceptibility of *Rhizobium* to herbicides. *Acta microbiol. pol.* **15**, 357–364. Ref. in *Weed abstracts* **17**, 1402.
- Keyssner E. und K. Tauböck. 1933. Die Stickstoffbilanz. Bestimmung der Stickstofffraktionen in der Pflanze. In Klein G. 1933. *Handb. d. Pflanzenanalyse*, Band 4, 2. Hälfte. Springer, Wien.
- Krihning J. 1965 a. Untersuchungen über die Einwirkung herbizider Substanzen auf physiologische Vorgänge in Kulturpflanzen. I. Die Plasmolyse der Protoplasten der Blattstielepidermis von *Solanum tuberosum* L. *Phytopath. Z.* **52**, 241–268.
- 1965 b. Untersuchungen über die Einwirkung herbizider Substanzen auf physiologische Vorgänge in Kulturpflanzen. II. Der Wasserhaushalt abgeschnittener Sprosse von *Lycopersicon esculentum* Mill. *Phytopath. Z.* **52**, 372–394.
- Lieb H. 1931. Bestimmung des Stickstoffs. In Klein G. 1931. *Allgemeine Methoden der Pflanzenanalyse*. Jul. Springer, Wien.
- Linder A. 1953. Planen und Auswerten von Versuchen. Eine Einführung für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Birkhäuser, Basel, Stuttgart.
- 1964. Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. 4. Auflage. Birkhäuser, Basel.
- Lowry O.H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr und R.J. Randall. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. of Biological Chemistry* **193**, 265–275.
- MacKee H.S. 1962. Nitrogen metabolism in plants. Clarendon Press, Oxford.
- Moreland D.E. 1967. Mechanisms of action of herbicides. *Annual Rev. of Plant Physiol.* **18**, 365–386.
- W.A. Gentner, J. Hilton und K.L. Hill. 1959. Studies on the mechanism of herbicidal action of 2-chloro-4,6-bis(ethylamino)-s-triazine. *Plant Physiol.* **34**, 432–435.
- und K.L. Hill. 1962. Interference of herbicides with the Hill-reaction of isolated chloroplasts. *Weeds* **10**, 229–236.
- Müller E.P. 1963. Nichtsymbiotische Fixierung des Luftstickstoffs durch *Pisum sativum* L. und *Zea Mays* L. unter dem Einfluss von Cyanocobalamin (Vitamin B₁₂). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **73**, 347–380.
- Nelson J.L., L.T. Kurtz und R.H. Bray. 1954. Rapid determination of nitrates and nitrites. *Analytical Chemistry* **26**, 1081–1082.
- Paech K. und M.V. Tracey. 1956. Modern methods of plant analysis. Vol. 1. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Parnas J.K. 1938. Über die Ausführung der N-Bestimmung nach Kjeldahl in der Modifikation von Parnas und Wagner. *Z. für analytische Chemie* **114**, 261–275. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

- Ries S.K., H.Chmiel, D.R.Dilley und P.Filner. 1967. The increase in nitrate reductase activity and protein content of plants treated with simazine. Proc. of the Nat. Acad. Sci. **58**, 526-532.
- und A.Gast. 1965. The effect of simazine on nitrogenous components of corn. Weeds **13**, 272-274.
- R.P.Larsen und A.L.Kenworthy. 1963. The apparent influence of simazine on nitrogen nutrition of peach and apple trees. Weeds **11**, 270-273.
- Roth W. 1958. Substances régulatrices de la croissance végétale. Experientia **14**, 137-140.
- Rudin P. 1956. Versuche zur Physiologie der Knöllchenbildung bei *Pisum sativum* L. Phytopath. Z. **26**, 57-80 (Diss. Basel).
- Smith D.W. und W.P.Buchholtz. 1962. Transpiration rate reduction in plants with atrazine. Science **136**, 263-264.
- Tielecke H. 1967. Pflanzenschutzmittel. Akademie-Verlag, Berlin.
- Tweedy J.A. und S.K.Ries. 1967. Effect of simazine on nitrate reductase activity in corn. Plant physiol. **42**, 280-282.
- Van Overbeck J. 1962. Physiological responses of plants to herbicides. Weeds **10**, 170-174.
- Wills G.D., D.E.Davis und H.W.Funderburk Jr. 1963. The effect of atrazine on transpiration in corn, cotton and soybeans. Weeds **11**, 253-255.
- Woolley J.T., G.P.Hicks und R.H.Hageman. 1960. Rapid determination of nitrate and nitrite in plant material. Agric. and Food Chemistry **8**, 481-482.