

DIE UMKEHR VOM PHOTOSTABILEN IN PHOTOLABILE REAKTIONSTYPEN BEI KAFFEE-BÄUMEN, HERVORGERUFEN DURCH STICKSTOFFMANGEL¹

von

Ludwig Müller²

SUMMARY

The coffee tree is under normal environmental conditions photically completely stable. The maximum concentration of chlorophyll occurs in the leaves fully exposed to the sun. Nitrogen deficiency causes in the plastids a change regarding their resistance to the photobiologic effect of the sun rays. The photically stable condition turns into an unstable one, causing a chlorosis to develop. The degree of unstableness depends completely on the nitrogen content in the exposed leaves, since the amount of chlorophyll is directly proportional to the nitrogen concentration. Thus all types of unstableness can be found, from completely stable to extremely unstable, containing less green pigments than aureate forms, which are genetically fixed. The reason why the sun rays have a greatly intensifying effect when the nitrogen concentration in the leaves is lower than normal is unknown. This phenomenon explains, however, why coffee plantations without shade need more nitrogen. The chlorosis caused by nitrogen deficiency is completely reversible if the nitrogen deficiency has not yet been so intensive as to affect the viability of the plastids. If nitrogen becomes again available, for instance during the rainy season, the chlorosis disappears and the leaves show again the intensive green color of normal ones. Thus there exists but one type of constitutional photical resistance: the stable one. Environmental conditions, however, can modify this behavior and induce degrees of unstableness.

EINLEITUNG

Der Chlorophyllgehalt lebender Blätter ist über kurze Zeitperioden hinweg relativ konstant. Wenngleich des öfteren tägliche Schwankungen des Chlorophyllgehaltes (in einigen Fällen von über 100 %) gefunden wurden (BUKATSCH 1939, 1940; STEUER 1945; WENDEL 1957), so konnten doch im Verlauf anderer Arbeiten (MONTFORT und ZÖLLNER 1942; SEYBOLD 1942; EGGLE 1944; BAUER 1958; SEYBOLD und FALK 1959) diese Ergebnisse widerlegt werden. Allerdings kann ein rascher Abbau der Chlorophylle, der meist irreversibel ist, unter extremen Bedingungen auch in wenigen Stunden, vor allem bei stark lichtempfindlichen (photolabilen) Pflanzentypen beobachtet werden (MUNDING 1952; MONTFORT, FELGNER und MÜLLER 1952a), doch dürfte dies bei Pflanzen am natürlichen Standort, unter den dort herrschenden Umweltsbedingungen, wohl kaum der Fall sein.

Änderungen des Chlorophyllgehaltes über grössere Zeitspannen hinweg sind wohlbekannt. Einer der wichtigsten, den Pigmentgehalt beeinflussenden Faktoren, ist der Entwicklungszustand der Blätter. Während ihrer Entfaltung und Wachstum sowie späterhin in der Periode des Alterns, treten erhebliche Veränderungen im Farbstoffgehalt ein (SEYBOLD 1943; MONTFORT, FELGNER und MÜLLER 1952b). Diese Veränderungen des Chlorophyllspiegels sind ein natürlicher Prozess, der in jedem Blatt abläuft (vgl. EGGLE 1960a). Ob es sich hierbei um einen einmaligen Anstieg und Abbau der Farbstoffmenge handelt (MONTFORT 1953), oder ob mehrfache Schwankungen im Chlorophyllgehalt auftreten (MONTFORT und KRESS-RICHTER 1950), hängt vor allem von dem Reaktionstypus ab, zu dem die betreffende Pflanze gehört, sowie auch von den Witterungsbedingungen und anderen Umwelteinflüssen.

Ausserdem muss berücksichtigt werden, dass sich nicht alle Blätter einer Pflanze in der gleichen Weise verhalten, was seinen Grund in der unterschiedlichen Zusammensetzung des Lichtfeldes hat, dem sie ausgesetzt sind (MONTFORT 1948). Bei den Vertretern des sogenannten photolabilen Typus (MONTFORT 1953) trifft man den höchsten Chlorophyllgehalt im Grünschatten³ an; in der Sonne ist er bei den extrem labilen Typen, wie z.B. bei Aurea-Formen, ausserordentlich niedrig und macht nur wenige

¹ Meinem verstorbenen Lehrer, Herrn Prof. Dr. Camill Montfort in grösster Verehrung und tiefster Dankbarkeit gewidmet.

² Professor Emeritus, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica.

³ Für die Charakterisierung der Lichtfelder siehe MATERIAL UND METHODIK.

Prozente des Schattenwertes aus. Der Chlorophyllgehalt in den Sonnenblättern dieses Typus hängt jedoch sehr vom vorherrschenden Strahlungsklima ab, vor allem davon, ob eine längere, anhaltende Strahlungsperiode herrscht (MONTFORT und KRESS-RICHTER 1950), was dadurch deutlich wird, dass die Chlorophyllfarbstoffe bei einer Trübweatherperiode wieder ansteigen können.

Anders hingegen verhält sich der photostabile Gegentypus. Hier ist der höchste Chlorophyllgehalt in den Blättern anzutreffen, die der intensivsten Strahlung ausgesetzt sind (Süd-Sonne). Es gibt hierbei nur einen Anstieg des Chlorophyllgehaltes und später eine allmähliche Zerstörung der grünen Pigmente. Nur kurz vor dem Abfall der Blätter kann es vorkommen, dass sich bei diesem Typus durch die herbstlichen Abbauerscheinungen das Maximum des Chlorophyllgehaltes auf die Blätter strahlungsärmerer Lichtfelder verschiebt (MONTFORT, FELGNER und MÜLLER 1952b). Zwischen den beiden angeführten Extremen gibt es alle Übergänge (MONTFORT 1950), oft unter fast identisch erscheinenden Umweltsbedingungen (HAGER 1957). Eine derartige Vielfalt von Reaktionstypen kann man auch bei Kaffeebäumen (*Coffea arabica* L. und *Coffea canephora* P.) antreffen, wie in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden wird. Andererseits ist es auch möglich, dass bei Kaffeepflanzen eine vollkommene Umwandlung des photobiologischen Reaktionsverhalten an derselben Pflanze stattfinden kann.

Die kausalen Zusammenhänge zwischen den mannigfaltigen chlorotischen Erscheinungen und der mineralischen Ernährung der Pflanzen sind schon lange bekannt (EGLE 1960a). So ist der photisch bedingte Chlorophyllverlust schon seit längerer Zeit mit einer unzureichenden Stickstoffversorgung der Pflanzen in Verbindung gebracht worden (z. B. NAGEL 1940; STEEMANN-NIELSEN 1940; AACH 1953; EGLE 1960b;). MOTHEs und BAUDISCH (1958) haben bereits vor längerer Zeit gezeigt, dass durch akuten N-Mangel praktisch chlorophyllfrei gewordene Blätter bei entsprechender Stickstoffversorgung wieder ergrünen können; sie wiesen nachdrücklich darauf hin, "dass gewöhnliche Hungerchlorosen in weitem Masse reversibel sind, dass aber durch Starklicht bedingte Ausbleichungen irreversibel sein können" (S. 522).

Dass sich die einzelnen Komponenten der mineralischen Ernährung der Pflanzen recht unterschiedlich auf die Lichtstabilität ihrer Chloroplastenpigmente auswirken können, hat SAGROMSKY (1956a,b) an verschiedenen Versuchsobjekten gezeigt. Bezüglich ihres Reaktionsverhalten können Blattorgane in verschiedenen Entwicklungsstadien beträchtliche Unterschiede aufweisen (SAGROMSKY 1957).

Wie bei vielen Kulturpflanzen treten auch bei Kaffeebäumen chlorotische Erscheinungen auf, die vielfach auf mangelnde Stickstoffernährung zurückgeführt werden können. Aus diesem Grunde erschien es in der vorliegenden Arbeit angebracht, die Lichtstabilität der grünen Blattpigmente in engstem Zusammenhang mit der jeweils gleichzeitig ermittelten Höhe des Stickstoffspiegels in den gleichen Blättern zu verfolgen, um eventuell aus einer Gegenüberstellung der Pigment- und N-Werte Rückschlüsse auf die Ursachen des verschiedenartigen photobiologischen Reaktionsverhaltens der betreffenden Pflanzen ziehen zu können.

MATERIAL UND METHODIK

Als Bezugsgrösse für die Chlorophyllbestimmungen wurde die Oberfläche der Kaffeeblätter gewählt. Die Entnahme der Proben erfolgte mittels eines Korkbohrers. Sowohl für die Chlorophyll- als auch Stickstoffbestimmungen wurden jeweils insgesamt 5 Stanzstücke aus 5 verschiedenen Blättern entnommen, die aus dem gleichen Lichtfeld stammten. Das Material wurde zur Abtötung des Gewebes und Inaktivierung der Chlorophyllasen eine Minute lang in siedendes Wasser getaucht und sodann bei 35°C getrocknet. Nach Ermittlung des Trockengewichtes wurden aus den Trockenpräparaten die Pigmente mit 95% Äthylalkohol extrahiert (siehe MONTFORT 1950). Die quantitative Bestimmung des Gesamtchlorophylls (a + b) wurde in einem Beckman Spektralphotometer (Modell B) bei einer Wellenlänge von 660 nm vorgenommen. Bei den in der vorliegenden Arbeit angeführten Werten handelt es sich also stets um Relativwerte; als 100% wurde jeweils der höchste Chlorophyllgehalt des betreffenden Baumes angesetzt. Die Trennung der Plastidenpigmente erfolgte mittels Dünnschichtchromatographie unter Benutzung verschiedener Lösungsmittel (siehe HAAGER und MEYER-BERTENRATH 1966, 1967). und anschliessender Eluierung der Pigmentzonen. Die quantitative Bestimmung wurde ebenfalls mit dem Beckman B Spektralphotometer bei geeigneten Wellenlängen ausgeführt.

Der Stickstoffgehalt wurde an den frischen Stanzstücken, die mit demselben Korkbohrer den gleichen Blättern entnommen wurden, bestimmt. Die Analysen erfolgten nach dem Mikro-Kjeldahl Verfahren (MÜLLER 1961) unter Benutzung von Kupfer- und Selenalzen als Katalysatoren. Die Werte sind in mg N der Stanzstücke oder als Prozent bezogen auf das Trockengewicht angegeben.

Der Gehalt der Blätter an Stärke wurde mikroskopisch, nach Färbung der Stärkekörner mit IKI, in Querschnitten beobachtet; für die Identifizierung der fettartigen Einlagerungen wurde eine Färbung mit Sudan IV-Glycerin vorgenommen.

Alle Laborarbeiten sowie die Düngungsexperimente wurden im Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica, ausgeführt.

Bei der Charakterisierung der Qualität und Quantität des Lichtgenusses der Blätter hat MONTFORT (vergl. MONTFORT, FELGNER und MÜLLER 1952b) vier Haupt-Lichtfelder unterschieden: Grünschatten (im Innern der Baumkrone), Blauschatten: (auf der Nordseite der Baumkrone, vor direktem Sonnenlicht abgeschirmt), Ost-Sonne (nach Osten orientiert, nur von der intensitätsschwächeren Morgensonne direkt bestrahlt), Süd-Sonne (nach Süden gerichtet, der direkten Mittagssonne ausgesetzt). Bei den in Äquatornähe (10° nördl. Breite) wachsenden Versuchspflanzen erwies es sich als notwendig eine Charakterisierung der Lichtfelder vorzunehmen, die in einigen Punkten von der von Montfort vorgenommenen Einteilung abweichen musste. Es war nämlich zu berücksichtigen, dass die Einstrahlungsrichtung der Mittagssonne in Äquatornähe im Verlauf des Jahres wechselt, wodurch viele Blätter der Baumkrone in verschiedenen Jahreszeiten recht unterschiedlichen Lichtfeldern ausgesetzt sind, was z.B. die Abgliederung des Lichtfeldes "Blauschatten-Nord" unmöglich macht. Es ist daher folgende für das Lichtklima des Standortes der Untersuchungen zweckmässige Einteilung der Lichtfelder vorgenommen worden, wobei die von MONTFORT für das Lichtklima der nördlichen gemässigten Zone gebrauchte Bezeichnungen in Klammern mitangegeben sind: Sonne (Süd-Sonne), Schwache Sonne (Ost-Sonne), Schwacher Schatten (Blauschatten-Nord) und Grünschatten (Grünschatten), wobei unter "Schwacher Sonne" eine leichte Beschattung und unter "Schwachem Schatten" eine stärkere Beschattung der betreffenden Blätter zu verstehen ist.

Fernerhin erschien es angebracht, das Spross-System der untersuchten Kaffeebäume in zwei Teile aufzugliedern: Einen oberen Abschnitt, bestehend aus der Krone mit den einjährigen Ästen, und einem unteren Abschnitt, welcher die mehrjährigen Äste, die an ihrem zweijährigen Abschnitt Früchte tragen, umfasst. Die heranreifenden Früchte verursachen eine erhebliche Verringerung des Gehaltes an Stickstoff (und von anderen Nährstoffen wie Kalium, Magnesium, Phosphor) in den Blättern des gleichen Astteils, was häufig eine Verstärkung der chlorotischen Erscheinungen in den Blättern der fruchttragenden Ästen bei Nährstoffmangel zur Folge hat (TRENCH und BECKLEY 1935; MÜLLER 1958, 1959a, 1959b).

Wegen des geringen Umfanges einiger Kronen, bedingt durch die Kürze der einjährigen Äste, konnte in diesem Abschnitt nicht immer eine klare Abgrenzung der vier Lichtfelder vorgenommen werden. In diesen Fällen wurde vorgezogen, die Einteilung der Blätter der Krone in nur drei Lichtfelder vorzunehmen, nämlich Sonne, Schwache Sonne und Schatten.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

I. Die Einstufung des Kaffeebaumes nach seiner photobiologischen Resistenz.

Der Kaffeebaum weist unter durchschnittlichen Anbaubedingungen, auch wenn er vollkommen dem direkten Einfluss der starken Tropensonne ausgesetzt ist, stets einen erhöhten Chlorophyllgehalt in den am stärksten bestrahlten Blättern auf, was sich schon durch die intensiv-dunkelgrüne Färbung seiner Sonnenblätter kund gibt. Somit kann man ihn mit voller Berechtigung zu dem photostabilen Typus zählen (Fig. 2 und 8). Diese Beobachtung steht jedoch im Gegensatz zu den Befunden von FRANCO (1941), der einen erhöhten Chlorophyllgehalt in den Schattenblättern von Kaffeebäumen gefunden hat, die, wie üblich in Brasilien, in voller Sonne aufgewachsen waren. Jedoch besteht hierbei die grosse Wahrscheinlichkeit, dass es sich bei denen von ihm untersuchten Bäumen um den modifizierenden Einfluss ähnlicher Umweltsbedingungen handelt, von denen in dieser Arbeit berichtet wird.

Unter besonderen Umständen kann man nämlich auch Kaffeepflanzen antreffen, deren der Sonne ausgesetzten Blätter goldgelb, manchmal sogar fast weisslich erscheinen. Untersucht man die Pigmentzusammensetzung der vergilbten Blätter (Fig. 1), so ergibt sich, dass beide Chlorophylle gleichstark erblichen sind, ebenso Violaxanthin und Neoxanthin, und vor allem das Luteinopoxyd für den gelben Farbton verantwortlich ist. Die Erniedrigung der einzelnen Pigmentkomponenten in den Chloroplasten ist spezifisch für jede Mangelerscheinung eines mineralischen Nährstoffes (ESTRADA C. 1971).

Blattanalysen lassen grundsätzlich eine Abhängigkeit des Chlorophyllgehaltes von der Strahlungsintensität erkennen (lichtökologischer Chlorophyllspiegel). Es finden sich hierbei alle Übergänge (der Übersichtlichkeit halber sind in Figur 2 nur drei hauptsächliche Typen angegeben), von dem vollkommen

stabilen einerseits, bis zu dem extrem labilen Typus andererseits, bei dem in den vergilbten Blättern der Chlorophyllgehalt nur noch wenige Prozente des in Schattenblättern ermittelten Wertes ausmacht. Somit lässt sich feststellen, dass bei Kaffee Bäume mit recht verschiedener physiologischen Resistenz gegenüber Strahlungseffekten des Sonnenlichtes gibt, ähnlich wie es MONTFORT (1953) bei Buchen fand.

Es ist bekannt, dass es Spielarten von normalerweise dunkelgrünen Pflanzen gibt, die sehr geringe Chlorophyllwerte in den der vollen Sonne ausgesetzten Blättern aufweisen, sogenannte Aurea- oder Chlorina-Formen. Diese Abarten sind genetischer Natur, was man leicht feststellen kann wenn gelegentlich an der photolabilen Pflanze ein Rückschlag in die photostabile Stammform auftritt (MONTFORT und KRESS-RICHTER 1950). Vom Kaffee ist indes, ausser einer panachierten (variegaten) Form, noch keine derartige Spielart bekannt geworden. Es lag daher nahe, die Gründe zu untersuchen, welche die extreme Photolabilität einiger Kaffeebäume oder sogar auch ganzer Pflanzungen verursachen, und zu klären, ob es sich hierbei um eine konstitutionelle Prägung der Abstufungen der Photolabilität handelt, oder ob hierfür allein andere Faktoren, wie z.B. Umweltseinflüsse verantwortlich zu machen sind. Verstärkt wurde das Interesse an diesen Untersuchungen noch durch die Beobachtung, dass diese extrem photolabilen Kaffeebäume zu gewissen Jahreszeiten, vornehmlich während der Regenzeit, wieder eine normalgrüne Färbung annehmen. Zwar können auch goldgelb aussehende Blätter von Aurea-Formen während einer Trübweatherperiode wieder Chlorophyll bilden und ergrünen (MONTFORT und KRESS-RICHTER 1950), sie erreichen hierbei jedoch niemals den hohen Chlorophyllgehalt der normal-grünen Stammform. Die Blätter von extrem photolabilen Kaffeebäumen erlangen jedoch beim Wiederergrünen den normalen Chlorophyllgehalt photostabiler Reaktionstypen.

II. Die Ursache der Photolabilität beim Kaffee

Schon seit geraumer Zeit sind die typischen Symptome der verschiedenartigen Chlorosen, sowie auch die Ursachen die zur Ausprägung der chlorotischen Erscheinungen führen, an vielen Kulturpflanzen eingehender studiert worden (z.B. HAMBIDGE 1941; MULDER 1953; WALLACE 1953; BARBER *et al.* 1964; CHAPMAN 1966; CHILDERS 1966; BOULD *et al.* 1984; SCAIFE und TURNER 1984; WINSOR und ADAMS 1987) Man hat hierbei erkannt, dass nicht nur Mangel an verschiedenen lebensnotwendigen Mineralstoffen, sondern auch eine exzessive Anreicherung von gewissen Elementen, die zu toxischen Konzentrationen führen kann, ähnliche oder gar gleiche Chlorose-Symptome verursachen kann (MÜLLER 1959a; HAAG und MALAVOLTA 1960).

Über das Auftreten einer stark ausgeprägten Chlorose in Kaffeebäumen wurde zum ersten Male aus Afrika berichtet (BECKLEY 1931); als Ursache wurde der Mangel an Stickstoff angegeben. Seit diesem Zeitpunkt sind wiederholt derartige Beobachtungen an dieser Kulturpflanze gemacht worden (RAYNER und PEREIRA 1947; PEREIRA 1948, 1950; COSTA und MENDES 1951; SILBERSCHMIDT 1952; LOUÉ 1955; MÜLLER 1956, 1958, 1959a; CULOT 1959; SOUTHERN und HART 1969; CHEBABI und GONÇALVES 1970; etc.), wobei als Ursache der Ausbleichungserscheinungen neben Stickstoffmangel des öfteren auch der Mangel an anderen Elementen (Kalium, Magnesium, Phosphor, Mangan, Eisen, Schwefel, u.a.) verantwortlich gemacht worden ist. Es konnte gezeigt werden, dass sowohl in Nährlösungen (FRANCO und MENDES 1949; LOUÉ 1955; CIBES und SAMUELS 1959; OCHAVILLO 1956; CHAVERRI und CARVAJAL 1959, etc.), als auch auf dem Felde (MOWRY 1953; MÜLLER 1958, 1959a, 1966) der Mangel bestimmter Mineralstoffe auch beim Kaffee stets eine charakteristische, elementspezifische Chlorose hervorruft. Die Erscheinungsbilder dieser Chlorosen lassen sich recht gut unterscheiden und können somit zur Diagnose der Betreffenden Mangelercheinungen herangezogen werden (MÜLLER 1959a).

Viele der Vergilbungserscheinungen bei Kaffee (vor allem solche die in älteren Blätter auftreten), die durch den Mangel an Mineralstoffen hervorgerufen werden, lassen keine direkten Beziehungen zu einem strahlungsinduzierten Chlorophyllverlust erkennen. Einige jedoch, insbesondere die durch Stickstoff- (in weit weniger Ausmass aber auch Mangan- und Schwefel-) mangel verursachten, zeigen eine stark ausgeprägte Abhängigkeit vom Strahlungsklima des Standortes bzw. vom Lichtfeld, denen die Blätter an den verschiedenen Stellen der Baumkrone ausgesetzt sind (Fig. 4). Normalerweise zeigt der Kaffeebaum ein Maximum des Stickstoffgehaltes in den von der vollen Sonne bestrahlten Blättern, wenn man diese Werte

mit dem an flächengleichen Grünschattenblättern desselben Baumes ermittelten N-Gehalt vergleicht (Fig. 3 und 9). Hierbei ist noch zu bedenken, dass Sonnenblätter mit durchschnittlich 250 μ viel dicker sind als Grünschattenblätter mit 180 μ . Werden diese Werte jedoch auf Trockengewicht umgerechnet, so ergibt sich daher eine nur geringe Erhöhung des Stickstoffgehaltes in den Sonnenblättern gegenüber den Schattenblättern, oder aber beide Werte sind annähernd gleich. Nur ausnahmsweise ist der Wert der Sonnenblätter etwas geringer, wofür der hohe Stärkegehalt (bis über 25% des Trockengewichtes; vergl. COOIL und NAKAYAMA 1953) der Sonnenblätter verantwortlich zu machen ist. Keinesfalls ist jedoch bei normalen Bäumen der Stickstoffgehalt der Sonnenblätter niedriger als der von Schattenblättern; derartige Befunde (TANADA 1946; LOUÉ 1954; LAINS e SILVA und LAINS e SILVA 1956, 1957) dürften auf einen, wenn auch geringfügigen, Stickstoffmangel beruhen.

Vergleicht man die Stickstoffwerte mit dem Chlorophyllgehalt, so ergibt sich, dass die höchsten Chlorophyllwerte gleichfalls in den Blättern vorkommen, die der maximalen Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind. Folglich ist, wie bereits erwähnt, der Kaffeebaum dem photostabilen Typus zuzurechnen. Dies trifft sowohl für *Coffea arabica* (Fig. 2 und 3) als auch für *Coffea canephora* (Robusta Kaffee) zu (Fig. 8 und 9).

Sobald jedoch die Stickstoffzufuhr ungenügend wird, ändert sich das Bild grundlegend. An Stelle einer Anreicherung von Stickstoff in den Sonnenblättern findet eine erhebliche Verringerung statt (Fig. 5). Diese Abnahme zeigt eine direkte Abhängigkeit von der Strahlungsintensität (lichtökologischer Stickstoffspiegel) und macht sich daher in den Grünschatten-Blättern am wenigsten oder gar nicht bemerkbar (Fig. 5), soweit nicht eine zu weit fortgeschrittene Stickstoffarmut bereits zu einer Vergilbung der alten Blätter und starkem Blattfall, mit teilweiser Vertrocknung der fruchtenden Ästen (sog. "die-back") geführt hat. Es tritt nicht, wie man erwarten könnte, eine gleichmässige Reduktion des Stickstoffgehaltes in den Blättern aus den verschiedenen Lichtfeldern ein, sondern ein schon geringer Mangel an Stickstoff im Boden hat einen besonders drastischen Effekt in den stark besonnten Blättern (Figs. 5 und 7). Die Ursache dieser physiologisch-biochemischen Strahlenwirkung auf den Stickstoffgehalt der Sonnenblätter ist noch völlig unbekannt. Ob hierfür der Verlust an diesem Element in gasförmigen Zustand verantwortlich gemacht werden kann (PEARSALL und BILLIMORIA 1937; FRANK 1954) erscheint sehr fraglich.

Diese Beziehungen erklären auch die Beobachtungen der Praxis, dass Kaffeepflanzungen ohne Schattenbäume einem Stickstoffmangel gegenüber weitaus empfindlicher sind als solche die beschattet sind. Daher müssen Sonnenpflanzungen stets eine stärkere N-Düngung erfahren, wenn man einen auch geringfügigen Mangel an diesem wichtigen Element vermeiden will, der sich dann in den stärker besonnten Blättern zwangsweise in einem wesentlich verstärkten Mangel und auch Chlorose auswirken muss. In Brasilien, wo der Kaffee immer ohne Schattenbäume angebaut wird, betrachtet man daher einen N-Gehalt von 3% (auf das Trockengewicht bezogen) im 3. oder 4. Blattpaar (von der Endknospe aus gerechnet), als Minimumwert (MEDCALF *et al.* 1955), während in Mittelamerika, wo fast alle Kaffeepflanzungen Schattenspende haben, der Durchschnittswert des Stickstoffgehaltes zwischen 2,5% und 3% liegt (CHAVERRI *et al.* 1957; MÜLLER 1958, 1959a, 1959b, 1966; ESPINOSA 1961).

Die gleichen Korrelationen, die bei mangelnder Stickstoffversorgung der Kaffeebäume zwischen dem Lichtfeld und dem N-Gehalt ihrer Blätter bestehen, sind in ähnlicher Weise auch bezüglich ihres Chlorophyllspiegels anzutreffen. Sobald die Stickstoffversorgung der Bäume unter den "kritischen" Wert absinkt, werden die Chloroplasten der stärker besonnten Blätter photolabil, was einen Abbau des Chlorophylls zur Folge hat. Hierbei wird das Verhältnis der grünen zu den gelben Plastidenfarbstoffe zunächst zu Gunsten der Carotinoide verschoben (vergl. HAGER 1957), was sich durch das Auftreten eines intensiven Gelbtones bemerkbar macht. Jedoch verblasst dieser Farbton bei sehr akuter Mangelerscheinung und die Blätter erscheinen dann fast weisslich.

Ein Vergleich des Stickstoffgehaltes der Blätter aus den verschiedenen Lichtfeldern mit ihrem jeweiligen Chlorophyllgehalt (Fig. 2 und 3, 4 und 5, 6 und 7, 8 und 9) zeigt eine auffällige Parallelität. Diese Abhängigkeitsbeziehung der beiden Werte ist bereits von DEAN und BEAUMONT (1943) an Hand der Farbtöne der Blätter erkannt worden; sie konnten jedoch damals keine analytisch gesicherten Beweise hierfür erbringen. Aus den jetzt vorliegenden Analysendaten geht eindeutig hervor, dass diese Form der Photolabilität der Pigmentausrüstung von Kaffeeblättern in einem ursächlichen Zusammenhang mit Veränderungen ihres Stickstoffgehaltes steht. Es muss jedoch betont werden, dass andere

Mangelerscheinungen, wie z.B. Mangan- oder Schwefelmangel, ebenfalls eine Umwandlung des photosynthetischen Reaktionsverhaltens der Blätter von Kaffeebäumen verursachen können.

Normalerweise besitzen die Sonnenblätter des Kaffeebaumes eine erhebliche Reserve an Stärke. Im Blattquerschnitt erscheinen alle Zellen prall gefüllt mit Stärkekörnern. Mit zunehmender Beschattung macht sich ein Rückgang im Stärkegehalt bemerkbar, und in den Grünschaten-Blättern lassen sich nur noch vereinzelte Stärkekörner erkennen. Die Blätter der Krone haben in der Regel einen höheren Stärkegehalt als die des fruchttragenden Abschnittes im unteren Teil des Baumes, bei denen besonders zur Zeit des Heranreifens der Früchte eine starke Verarmung an Stärke eintritt (COOIL und NAKAYAMA 1953). Untersucht man hingegen die Blätter eines Baumes, die durch Stickstoffmangel stark photolabil geworden sind, so ergibt sich, dass in den ausgebleichten Sonnenblättern überhaupt keine Stärkekörner gefunden werden können, hingegen ölartige Einschlüsse. Die Anzahl dieser Einschlüsse verringert sich mit zunehmender Beschattung der Blätter, wobei im Lichtfeld Schwacher Schatten an ihrer Stelle wieder vereinzelte Stärkekörner auftreten. In den Grünschaten-Blättern findet man Stärkekörner in der gleichen Menge wie bei photostabilen Bäumen. Das Fehlen von Reservekohlehydrate in den vergilbten Blättern bei akutem Stickstoffmangel, wie bereits von TRENCH und BECKLEY (1935) beobachtet, hat oft dazu geführt, dass als primäre Ursache dieser Chlorose ein Mangel an Kohlehydrate verantwortlich gemacht worden ist. Eine ähnliche Vergilbungerscheinung kann tatsächlich durch eine reduzierte photosynthetische Leistung oder durch andere physiologische (FRANCO 1956) oder parasitologische (besonders Wurzelkrankheiten) Ursachen auftreten (CARVAJAL 1984), meist in Zusammenhang mit dem Vertrocknen und Absterben ("die-back") von Zweigen (SYLVAIN 1952). Diese Chlorosen lassen sich von der durch Stickstoffmangel hervorgerufenen oft nur sehr schwer unterscheiden. Es darf jedoch als gesichert angenommen werden, dass in der Natur häufig mehrere dieser Faktoren zusammenkommen und dann als Resultat eine Vergilbung der Blätter auftritt.

III. ZUR FRAGE DER REVERSIBILITÄT DER AUSBLEICHUNGSERSCHINUNGEN

Der atlantische Einflussbereich in Costa Rica zeichnet sich durch grössere Niederschlagsmengen (2000-3000 mm) und das Fehlen einer ausgeprägten Trockenzeit aus, was ein ununterbrochenes Wachstum der Kaffeebäume erlaubt, wobei mehrere kleine rhythmische Wachstumsperioden innerhalb eines Jahres hintereinander auftreten. Verfolgt man in diesen Pflanzen den Jahreslauf des Stickstoffgehaltes im vierten Blattpaar (von dem Vegetationspunkt aus gerechnet), so ergibt sich, bedingt durch das relativ gleichmässige Klima, dass keine grösseren Schwankungen auftreten; die Stickstoffkonzentration bewegt sich zwischen 2,6% und 2,8%, bezogen auf das Trockengewicht (Fig. 10). In Abhängigkeit davon zeigt auch der Chlorophyllgehalt der Blätter kaum Schwankungen und sie sind das ganze Jahr hindurch stets dunkelgrün. Es gibt mehrere Blühperioden, stets nach kurzer Trockenheit, sodass sich die Ernte auf einen längeren Zeitabschnitt erstreckt, von Ende August bis Januar.

Anders hingegen verhält es sich mit denjenigen Kaffeebäumen, die in dem pazifischen Bereich des Landes gedeihen. Dort gibt es eine ausgesprochene Trockenzeit, praktisch ohne jegliche Niederschläge, die von etwa Mitte November bis Ende April reicht. Die Abhängigkeit des Kaffeebaumes vom Klima ist hier weit deutlicher ausgeprägt. Etwa 8 Tage nach Einsetzen des ersten starken Regens blühen die Kaffeepflanzen und gleichzeitig beginnt auch die Wachstumsaktivität. Während der Regenzeit reifen dann die Früchte heran und die Ernte fällt etwa mit dem Ende der Regenzeit zusammen, wenn sich das Wachstum wieder verlangsamt und dann zum Stillstand kommt, sodass sich die Pflanzen während der Trockenzeit in einem Ruhezustand befinden. Wenn man den Jahreslauf des Stickstoffgehaltes in den Blättern dieser Bäume studiert, besonders in denjenigen die auf relativ nährstoffarmen alten vulkanischen (Andesit-) Böden wachsen, so erhält man ein grundverschiedenes Bild gegenüber dem atlantischen Bereich (Fig. 10).

Während des Heranreifens der Früchte haben Kaffeebäume einen erhöhten Bedarf an Stickstoff. Jedoch erniedrigt sich die im Boden zur Verfügung stehende Menge dieses Elementes im Verlauf der Regenzeit, vor allem durch Auswaschen von Nitraten in tiefere Horizonte. Hierdurch tritt kurz vor der Ernte eine kritische Periode ein, in der die Bäume an N-Mangel zu leiden beginnen. Der Mangel intensiviert sich noch während der Trockenzeit, da dann der im Boden verbliebene oder neu fixierte Stickstoff durch das Fehlen der notwendigen Feuchtigkeit der Pflanze nicht zugänglich ist (BRAY 1954). Der Stickstoffgehalt in den

Blättern sinkt daher während der Trockenzeit weiterhin ab, ausnahmsweise bis auf unter 1,5%, ein Wert der unter dem "Kritischen Niveau" liegt und sichtbare Mangelsymptome (Chlorose) vor allem in den besonnten Blättern zur Folge hat. Wie zu erwarten, verstärkt sich diese Chlorose noch bis Ende der Trockenzeit. Mit dem Einsetzen der ersten stärkeren Regenfälle stehen dem Kaffeebaum plötzlich wieder grössere Mengen an Stickstoff im Boden zur Verfügung, was einen rapiden Anstieg dieses Elementes, manchmal bis auf 4%, in den Blättern zur Folge hat (Fig. 10).

Eine Bodendüngung des Kaffees während der Trockenzeit zur Behebung des Stickstoffmangels erweist sich als erfolglos (PEREIRA 1948; MÜLLER 1966), sofern nicht gleichzeitig genügend Wasser zur Verfügung gestellt wird, wie z.B. durch Bewässerung (OTOMOSO 1974). Jedoch können durch Spritzung des Laubes mit einer Harnstofflösung (5%) gute Erfolge erzielt werden (MÜLLER 1959a, 1966). Auch eine Anreicherung von organischen Stoffen ("mulch"), wodurch eine grössere Menge Wasser im Boden gebunden wird, kann den Stickstoffmangel während der Trockenzeit reduzieren (BECKLEY 1931; MEDCALF 1956; ROBINSON und MITCHELL 1964).

Diese starken Schwankungen des Stickstoffgehaltes spiegeln sich auch im Chlorophyllgehalt wider. Gegen Ende der Regenzeit, zu Beginn des eintretenden Stickstoffmangels, beginnen die Blätter sich langsam gelblich zu verfärben. Bereits BECKLY (1931) und PEREIRA (1950) haben auf das Verstärken der Chlorose während der Trockenzeit hingewiesen, die ja nichts anderes als eine lange Schönwetterperiode ist. Die Intensivierung der Vergilbungserscheinungen durch eine längere Strahlungsperiode wurde in den nördlichen Breiten von MONTFORT und KRESS-RICHTER (1950) und HAGER (1957) beschrieben.

Zu Anfang der Regenzeit, etwa zwei Wochen nach dem steilen Anstieg des N-Gehaltes in den Blättern, beginnen sich diese durch Neubildung der Chlorophylle wieder dunkelgrün zu färben; die Kaffeepflanzen erscheinen dann vollkommen photostabil. Die Zeitspanne zwischen Stickstoffanstieg und Ergrünung erklärt sich aus einer Verzögerung der Pigmentbildung (MÜLLER 1966), die ein nur allmählich anlaufender Prozess ist. Es lässt sich somit ein jahreszeitlicher Rhythmus im Chlorophyllgehalt und damit in der Färbung dieser Kaffeebäume erkennen, was eine Umwandlung von einem photolabilen in einen photostabilen Typus und umgekehrt entspricht. Diese Erscheinung wiederholt sich Jahr für Jahr.

Neben diesem Naturversuch lässt sich der Wechsel in der Zugehörigkeit zu einem bestimmten photischen Reaktionstypus auch an den gleichen Pflanzen im Experiment verfolgen. Hierzu wurden in der atlantischen Seite von Costa Rica, im Gelände des CATIE, Turrialba, einige Robusta-Kaffeebäume aus der Kaffeegenbank am Urwaldrand ausgewählt, deren der Sonne exponierten Blätter während der Erntezeit fahlgelb waren. Ausser dieser kleinen Gruppe zeigten die übrigen Bäume keinerlei Chlorose, sondern hatten die tiefdunkelgrüne Färbung des normalen photostabilen Kaffeebaumes. Wie gezeigt werden konnte, liess sich die starke Chlorose der Sonnenblätter auf einen sehr lokal begrenzten Stickstoffmangel in dem lateritischen Boden zurückführen.

Das Experiment selbst wurde an drei Bäumen ausgeführt, zwei die stark vergilbt waren (photolabil) und ein dritter, normal dunkelgrün aussehender (photostabil). Die Figuren 5, 7 und 9 zeigen den Stickstoffgehalt dieser Versuchspflanzen in den verschiedenen Lichtfeldern (lichtökologischer Stickstoffspiegel) jeweils in vier aufeinanderfolgenden Jahren. Die Proben wurden immer im Dezember entnommen und stammten stets von der jüngsten Blattgeneration, da ja die Lebensdauer der Blätter bei Stickstoffmangel nur etwa ein Jahr an Stelle der normalen zwei Jahre beträgt.

Der photolabile Baum (Fig. 5) litt von Jahr zu Jahr immer mehr unter zunehmenden N-Mangel; dies macht sich auch in einer intensiveren Vergilbung in fast allen Lichtfeldern bemerkbar (Fig. 4). Im 4. Jahr zeigte der Baum so starke Mangelercheinungen, dass wegen des starken Blattfalls und Absterben der fruchtenden Ästen kaum noch gut ausgeprägte Schattenblätter angetroffen werden konnten. Daher sind die Werte für Schattenblätter in Bezug auf Stickstoff und Chlorophyll im 4. Jahr niedriger als zu erwarten wäre. Beachtlich ist der Unterschied im Chlorophyllgehalt des gleichen Blattes zwischen der kaum bestrahlten Schattenhälfte und der voll bestrahlten Sonnenhälfte, während der N-Gehalt nur einen geringen, wenn auch deutlich ausgeprägten Unterschied aufweist. Analysen der übrigen mineralischen Bestandteile zeigten ebenfalls Unterschiede zwischen den beiden Blatthälften; so war der Gehalt an Phosphor, Kalzium und Magnesium in der bestrahlten, stark vergilbten Blatthälfte wesentlich höher, worauf jedoch hier nicht näher eingegangen werden soll.

Der andere labile Baum wurde nach Entnahme der ersten Proben, Ende Dezember und wiederum im März des folgenden Jahres mit je 500 g Harnstoff gedüngt. Es zeigte sich, dass in dem 2. Jahr sowohl der Stickstoff- als auch der Chlorophyllgehalt sehr stark angestiegen waren (Fig. 6 und 7) und die höchsten Werte in den am stärksten bestrahlten Sonnenblättern auftraten. Dies entsprach einer Umkehr von dem extrem labilen in einen vollkommen photostabilen Typus. Als Vergleich betrachte man die Werte des photostabilen normalen Baumes (Fig. 8 und 9), die sich in den vier Jahren praktisch nicht veränderten.

Nach Entnahme der Proben im 2. Jahr wurde der jetzt photostabil gewordene Baum nicht gedüngt, was als Folge eine Rückkehr zum extrem photolabilen Reaktionstypus in dem darauf folgenden Jahr zur Folge hatte. Eine Wiederholung der Stickstoffdüngung, zur Zeit der Probenentnahme im Dezember des gleichen Jahres, zeigte den gleichen Effekt wie zwei Jahre zuvor: der Baum war in dem darauffolgenden Jahr vollkommen photostabil. Dieser Vorgang beweist, dass die Umkehr vom photolabilen in einen photostabilen Reaktionstypus und umgekehrt, vollkommen reversibel ist und sich an derselben Pflanze wiederholen kann. Man kann daher von einer konstitutionellen Abstufung der Strahlenresistenz bei Kaffee im Sinne Montforts (MONTFORT 1950; MONTFORT, FELGNER und MÜLLER 1952b) nicht sprechen. Es gibt nur den einen Reaktionstypus, den photostabilen, und alle anderen Reaktionstypen (photolabile Abstufungen) werden allein in diesem Falle durch die Stickstoffkonzentration bestimmt und nicht durch eine "innere Veranlagung".

Es soll darauf hingewiesen werden, dass man öfters in grösseren Plantagen kleinere Gruppen oder einzelne Bäume antrifft, die photolabil (chlorotisch) sind, im Kontrast zu all den anderen, photostabilen (dunkelgrünen) Kaffeepflanzen. Hierbei handelt es sich stets um einen, wenn auch flächenmässig sehr begrenzten, Mineralstoffmangel und nicht um konstitutionelle Unterschiede gegenüber der Strahlenresistenz der Pigmentausrüstung. Ähnliches dürfte auch für die Beobachtungen von HAGER (1957) gelten, dass verschiedene, dicht nebeneinander wachsenden Pflanzen in den Alpen unterschiedliches Verhalten gegenüber der dort, im Vergleich zum Tiefland, stärkeren Sonnenstrahlung zeigten. Eigene frühere Beobachtungen an Germer und anderen Alpenpflanzen ergaben eindeutig, dass es Unterschiede in der Bodenfruchtbarkeit auf kleinstem Raum gibt; schon durch die ungleichmässige Verteilung des Kuhlages können lokale Unterschiede, vor allem im Stickstoffgehalt, auftreten. Man kann daher nicht von einem gänzlichen Ausschalten des Standorteinflusses im Sinne von HAGER (1957) sprechen, wenn man den Chlorophyllgehalt von Sonnen- und Schattenblättern vergleicht. Die Wichtigkeit des Standorteinflusses, insbesondere der Bodenfruchtbarkeit, auf den Chlorophyllgehalt ist schon seit längerem bekannt (SCHERTZ 1929; STROTT 1938; STEEMANN-NIELSEN 1940; etc.).

An Kaffeebäumen, die von Zeit zu Zeit an sehr starkem Stickstoffmangel leiden, können Blätter angetroffen werden, die creme-weiße Flecken oder Teile aufweisen, die von dem umgebenden grünen Gewebe abstechen, was an panachierte Blätter erinnert. Jedoch sind diese Flecken nicht sehr scharf abgegrenzt und unregelmässiger. Blattquerschnitte lassen erkennen, dass in den weisslichen Teilen die Zellen ihre Chloroplasten verloren haben, aber dennoch am Leben geblieben sind. Ähnliche Beobachtungen wurden bereits von MONTFORT (1950) und MUNDING (1952) an anderen Pflanzen gemacht. Es zeigte sich, dass wenn der Stickstoffmangel an Intensität eine bestimmte Schwelle überschreitet, die vorher zu "Chromoplasten" gewordenen Chloroplasten gänzlich alle Pigmente verlieren und dann degenerieren. Dies steht im Gegensatz zu den Befunden von MOTHES und BAUDISCH (1958) an Tabak, der ebenfalls unter Stickstoffmangel litt.

Die Zerstörung der Chloroplasten hat zur Folge, dass in den betroffenen Zellen kein Chlorophyll mehr gebildet werden kann, auch wenn wieder reichlich Stickstoff zur Verfügung steht; daher bleiben sie weisslich. Da die obere Epidermis und das Palisadenparenchym eine filtrierende Wirkung gegenüber der Sonnenstrahlung haben, kann es allerdings vorkommen, dass in einigen Schwammparenchym-Zellen doch noch einzelne Chloroplasten am Leben bleiben und wieder ergrünen können. Deshalb kann der Chlorophyllgehalt der weisslichen Teile etwas höher liegen als der korrespondierender Stellen in panachierten Blättern, wo es nur Chloroplasten in den Schliesszellen gibt. Die Stickstoffwerte sind sowohl im grünen als auch im weisslichen Teil in diesen beiden Blatttypen fast gleich (Tabelle) und höher als in einem unter akutem Stickstoffmangel leidenden Blatt. Die Ausbleichungserscheinungen (Chlorosen) sind daher nur vollkommen reversibel, wenn sich die Chloroplasten nur bis "Chromoplasten" umgewandelt haben und nicht wie bei sehr intensivem N-Mangel durch den Strahlungseffekt bereits degeneriert sind.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Der Kaffeebaum ist unter normalen Umweltsbedingungen dem vollkommen photostabilen Typus hinzuzurechnen. Das Maximum des Chlorophyllgehaltes befindet sich in den der prallen Tropensonne ausgesetzten Blättern.
2. Stickstoffmangel führt in den Plastiden zu einer Änderung der physiologischen Resistenz gegenüber der photobiologischen Wirkung der Sonnenstrahlung: Photostabilität macht einer Photolabilität Platz, was sich vor allem durch den Chlorophyllschwund (Chlorose) kund gibt. Der Grad der Labilität hängt voll und ganz von der Stickstoffkonzentration in den Blättern ab. Im allgemeinen reflektiert der Chlorophyllgehalt den Stickstoffgehalt in direkter Abhängigkeit. Dieses führt dazu, dass man alle Übergänge, vom ausgesprochen photostabilen bis zum extrem photolabilen Typus finden kann.
3. Die extreme Photolabilität, bei der die Chlorophyllwerte der Sonnenblätter in Bezug auf die Schattenwerte sogar noch unter denen von Aurea- oder Chlorina-Formen liegen können, hat jedoch im Gegensatz zu diesen letzteren eine rein ernährungsphysiologische Ursache; Aurea-Typen, die genetisch bedingt sind, sind bei Kaffee nicht bekannt.
4. Der Chlorophyllgehalt, wie auch der Stickstoffgehalt von Blättern aus dem Lichtfeld Grünschaten sind sowohl bei dem photostabilen als auch bei dem extrem labilen Typus fast gleich. Lediglich die der Sonne ausgesetzten Blätter weisen beim photolabilen Typus eine Verringerung beider Werte auf. Die Ursache dieses reduzierenden Effektes der Strahlung auf die Stickstoffkonzentration und damit auch indirekt auf den Chlorophyllgehalt, sobald der Pflanze nicht genügend Stickstoff zur Verfügung steht, ist unbekannt. Hieraus erklärt sich, dass Kaffeepflanzungen ohne Schattenbäume einen erhöhten Stickstoffbedarf haben. Selbstverständlich trägt hierzu auch die erhöhte Produktivität einer Sonnenpflanzung bei. Wenn nämlich die Versorgung mit Stickstoff ungenügend ist, beziehen die heranreifenden Früchten dieses Element durch Translokation von den alten Blättern der gleichen Nodien, was eine Chlorose und Abfall dieser Blätter oder sogar Absterben der fruchtenden Äste herbeiführen kann.
5. Die durch Stickstoffmangel hervorgerufenen Ausbleichungserscheinungen sind vollkommen reversibel, soweit sie nicht allzuweit fortgeschritten sind. Sobald Stickstoff den Pflanzen zugänglich wird, wie beim Einsetzen der Regenzeit, tritt nach einer etwa zwei-wöchentlichen Verzögerungsperiode wieder eine Ergrünung ein. Der Vorgang Ausbleichung - Wiederergrünung kann sich an derselben Pflanze, denselben Blättern, beliebig wiederholen. Sofern aber die Strahlung bei starker Chlorose bereits die Chloroplasten angegriffen hat und zu einer Zerstörung ihrer Struktur geführt hat, ohne dass hierbei der Gewebe- oder Zelltod eintritt, erfolgt keine Wiederergrünung. Die betroffenen Flächen behalten ihre intensiv-gelblich-weiße Farbe in scharfen Kontrast zu den wiederergrünenden Teilen der Blätter, die weniger gelitten hatten.

SCHLUSSFOLGERUNG

In seinem letzten Arbeitsgebiet über die photochemische Wirkung des Sonnenlichtes auf Plastiden und Chlorophyllgehalt von Laubblättern hat MONTFORT schon früh verschiedene Reaktionstypen aufgestellt, vor allem in Bezug auf den unterschiedlichen Effekt der Strahlung auf Sonnen- und Schattenblätter der gleichen Pflanze. Er unterschied, was im Laufe seiner weiteren Arbeiten immer mehr zum Ausdruck kam, vor allem zwei konstitutionelle Gegentypen in ihrem Verhalten bezüglich der Stabilität der grünen Farbstoffe gegenüber der Sonnenstrahlung: photostabile und photolabile Typen. Unter den letzteren, bei denen in besonnenen Blättern der Chlorophyllgehalt unter dem der Schattenblätter der gleichen Pflanze liegt, gibt es allerdings verschiedenes Verhalten, vom wenig photolabilen bis zum extrem photolabilen Typus, bei dem die Sonnenblätter vollkommen vergilbt sind.

MONTFORT zweifelte nicht an der erblichen Fixierung des Reaktionstypus, zumal alle Objekte, deren lichtökologischer Chlorophyllspiegel er über mehrere Jahre hindurch verfolgte, diese stets das gleiche Verhalten zeigten.

Wie BALL und WILD (1996) in ihrer ausgezeichneten Zusammenfassung: "Camill Montfort und sein Werk im Spannungsfeld von Ökologie und Physiologie" hervorhoben, hat MONTFORT in seinen letzten Arbeiten versucht eine kausale Beziehung zwischen den natürlichen Lichtfeldern und dem Chlorophyllspiegel der Blattgewebe zu finden. Leider war es ihm durch seinen allzufrühen Tod nicht mehr vergönnt, auf diesem Gebiet weiter zu arbeiten. "Selbst heute ist dieser Zusammenhang noch lange nicht endgültig geklärt" (BALL und WILD, 1996).

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Erklärung der kausalen Zusammenhänge zwischen den von MONTFORT aufgestellten zwei gegensätzlichen photochemischen Reaktionstypen sein. Es konnte bewiesen werden, dass der normalerweise stets photostabile Kaffeebaum sich durch Stickstoffmangel in einen extrem photolabilen Typus verwandeln kann. Der Prozess ist vollkommen reversibel und kann sich beliebig wiederholen, was beweist, dass eine konstitutionelle Fixierung, wie es MONTFORT forderte, nicht vorliegen kann, sondern dass es nur einen, photostabilen, Typus gibt und das Auftreten der verschiedenen labilen Typen allein Umweltseinflüssen zuzuschreiben ist.

Das Auftreten von photolabilen Pflanzen in sonst photostabilen Kulturen ist von vielen Nutzpflanzen bestens bekannt. Die typischen Ausbleichungserscheinungen der grünen Pigmente werden herangezogen, um die Ursache dieser Chlorosen zu erkennen und sie durch gezielte Düngungsverfahren zu korrigieren und damit die Pflanzen wieder photostabil zu machen, was sich dann auch in einem erhöhter Ertrag widerspiegelt.

Bei panachierten Blättern ist der geringere Chlorophyllgehalt der helleren Stellen rein genetisch festgelegt. Jedoch bei den sogenannten Aurea-Formen, die genetisch bedingt einen niedrigeren grünen Pigmentgehalt in allen Blättern aufweisen, ist im Sonnenlicht nur der photolabile Typus zu finden, selbst wenn keine Probleme mit der mineralischen Ernährung oder anderen Faktoren vorliegen; es handelt sich in diesem Falle um eine konstitutionell fixierte Photolabilität.

LITERATUR

AACH, H.G. Über Abbau und Regeneration der Chloroplastenfarbstoffe bei *Chlorella*. Arch. Mikrobiol. 19:166-173. (1953).

BALL, R. und A. WILD. Camill Montfort und sein Werk im Spannungsfeld von Ökologie und Physiologie. In: Palmarum Hortus Francofurtensis. Palmengarten, Stadt Frankfurt am Main. Wissenschaftliche Berichte. PHF 4. pp. 3-22. (1996).

BARBER, S.A. et al. Hunger Signs in Crops. A Symposium. David Mc Kay Co., New York. 461 p. (1964).

BAUER, A. Die Konstanz des Chlorophyllgehaltes bei Laubblättern im Laufe eines Tages. Planta (Berlin) 51:84-98. (1958).

BECKLEY, V.A. The yellowing of coffee. Kenya Dept. Agric. Bulletin 3. 6 p. (1931).

BOULD, C., E. J. HEWITT und P. NEEDHAM. Diagnosis of Mineral Disorders in Plants. Vol. 1. Principles. Chemical Publishing Co., New York. 174 p. (1984).

BRAY, R.H. A nutrient mobility concept of soil-plant relationship. Soil Science 78:9-22. (1954).

BUKATSCH, F. Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpiner Pflanzen I. Z. ges. Naturwiss. 5:263-272. (1939).

BUKATSCH, F. Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpiner Pflanzen II. Z. ges. Naturwiss. 6:197-198. (1940).

- CARVAJAL, J.F. Cafeto- Cultivo y Fertilización. Editores: Inst. Intern. de la Potasa. Worblaufen-Bern (Schweiz). 251 p. (1984).
- CHAPMAN, H.D. ed. Diagnostic Criteria for Plants and Soils. Univ. of California, Div. Agric. Sci. 793 p. (1966).
- CHAVERRI R., G. und J.F. CARVAJAL C. Síntomas de deficiencias de los elementos fósforo, calcio, azufre y hierro en el café producido en invernadero. Ministerio de Agric. e Ind. STICA (Servicio Técnico Interamericano de Cooperación Agrícola). San José (Costa Rica). Inf. Téc. No. 8. 14 p. (1959).
- CHAVERRI R, G., E. BORNEMISZA S. und F. CHAVES S. Resultados del análisis foliar del café en Costa Rica. Ministerio de Agric. e Ind. San José (Costa Rica). Inf. Téc. No. 3. 39 p. (1957).
- CHEBABI, A. und J.C. GONÇALVES. Deficiências minerais no café. Inst. Brasileiro do Café. Bol. Téc. - SCR - N.º 56. 28 p. (August 1970).
- CHILDERS, N.F. ed. Nutrition of Fruit Crops. Hort. Publ. Rutgers - The State University. Sommerset Press Inc., Rutgers, N.J. (USA) 888 p. (1966).
- CIBES, H. und G. SAMUELS. Mineral deficiency symptoms displayed by coffee trees grown under controlled conditions. Puerto Rico Agric. Expt. Sta. Techn. Paper No. 14. 21 p. (1959).
- COOIL, B.J. und M. NAKAYAMA. Carbohydrate balance as a major factor affecting yield of the coffee tree. Hawaii Agr. Expt. Sta. Progress Notes 9. 16 p. (1953).
- COSTA, A.S. und J.E.T. MENDES. Clorose das folhas do café. Bragantia (Brasilien) 11:223-226. (1951).
- CULOT, J.P. Symptômes de déficience nutritive du caféier Robusta dans la cuvette congolaise. INEAC, Congo Belge. Bull. d'Inf. 8:189-199. (1959).
- DEAN, L.A. und J.H. BEAUMONT. Coffee. In: Agricultural science on the war front. p. 96. Hawaii Agric. Expt. Sta. Ann. Rep. 1941-1942. 149 p. (1943).
- EGLE, K. Untersuchungen über die Resistenz der Plastidenfarbstoffe. Bot. Archiv 45:93-148. (1944).
- EGLE, K. Menge und Verhältnisse der Pigmente. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band V. 1. Teil. pp. 444-496. Springer Verlag, Berlin. (1960 a).
- EGLE, K. Biologischer Chlorophyllabbau. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Band V. 1. Teil. pp. 354-386. (1960 b).
- ESPINOSA, F.M. Resultados preliminares del análisis foliar del café en El Salvador. Bol. Inf. Suppl. No. 10. Inst. Salvadoreño de Invest. del Café. Santa Tecla (El Salvador). 81 p. Junio-julio 1961. (1961).
- ESTRADA C., C.F. Influencia de deficiencias minerales sobre los pigmentos en los plastidios de café (*Coffea arabica* L.). Thesis M.Sc. Inst. Interamer. Sci. Agric. CTEI. Turrialba, Costa Rica. 126 p. (1971).
- FRANCO, C.M. Teor em clorofila das folhas de cafés diversamente sombreados e a pleno sol. Revista do Inst. de Café (Brasilien) 28:296-299. (1941).
- FRANCO, C.M. Descoloração em folhas de cafés causado pelo frio. Bragantia (Brasilien) 15:131-135. (1956).
- FRANCO, C.M. e H.C. MENDES. Síntomas de deficiências minerais no café. Bragantia (Brasilien) 9:165-173. (1949).
- FRANK, H. Über den Stickstoffverlust bei alternden Pflanzen. Planta (Berlin) 44:319-340. (1954).
- HAAG, H.P. und E. MALAVOLTA. Estudos sobre a alimentação mineral do café. III. Efeito das deficiências dos macronutrientes no crescimento e na composição química do café (*Coffea arabica* L. var. Bourbon) cultivado em solução nutritiva. Rev. de Agric. Piracicaba (Brasilien) 35:373-289. (1960)

HAGER, A. Über den Einfluss klimatischer Faktoren auf den Blattfarbstoffgehalt höherer Pflanzen. *Planta* (Berlin) 49:524-560. (1957).

HAGER, A. und T. MEYER-BERTENRATH. Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophylle von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünnschichtchromatographischer Methoden. *Planta* (Berlin) 69(3):1-98. (1966).

HAGER, A. und T. MEYER-BERTENRATH. Die Identifizierung der an Dünnschichten getrennten Carotinoide grüner Blätter und Algen. *Planta* (Berlin) 76:149-168. (1967).

HAMBIDGE, G. ed. Hunger Signs in Crops. A Symposium. Amer. Soc. Agron. Nat. Fertil. Ass. Washington, D.C. 390 p. (1941).

LAINS e SILVA, H. und H. LAINS e SILVA. Variação de composição mineral de folhas de cafeeiro. *Rev. Café Português* (Portugal) 3:15-34; 3:45-61; 4:24-60. (1956, 1957).

LOUÉ, A. Influence de l'abre d'ombrage sur la nutrition du cafeeier. Centre Réch. Agron. Bingerville, Côte d'Ivoire. *Bull. Sci. No. 5*. pp. 225-260. (1954).

LOUÉ, A. Étude sur la nutrition minérale du cafeeier en Côte d'Ivoire. Centre Réch. Agron. Bingerville, Côte d'Ivoire. *Bull. Spécial. 69* p. (1955).

MEDCALF, J.C. Preliminary study on mulching young coffee in Brazil. IBEC Res. Inst. New York (USA). *Bull. No. 12*. 47 p. (1956).

MEDCALF, J.C., W.L. LOTT, P.B. TEETER und L.R. QUINN. Experimental Programs in Brazil. IBEC Res. Inst. New York (USA). *Bull. No. 6*. 59 p. (1955).

MONTFORT, C. Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reaktionstypen. *Natur und Volk* 48:86-95. (1948).

MONTFORT, C. Photochemische Wirkungen des Höhenklimas auf die Chloroplasten photostabiler Pflanzen im Mittel- und Hochgebirge. *Z. Naturf. 5b*:221-226. (1950).

MONTFORT, C. Hochsommerliche Veränderungen des Chlorophyllspiegels bei Laubbäumen von gegensätzlichem photochemischen Reaktionstypus. *Planta* (Berlin) 42:461-464. (1953).

MONTFORT, C. und I. KRESS-RICHTER. Reversible photochemische Chlorophyllzerstörung in besonnten Laubblättern von Aureaformen und ihre Beziehungen zu Strahlenklima und Erbgut. *Planta* (Berlin) 38:516-520. (1950).

MONTFORT, C. und G. ZÖLLNER. Beständigkeit und Zerstörung des Chlorophylls im Blatt. Reaktionstypen bei Bestrahlung mit Sonnenlicht. *Bot. Arch.* 43:393-460. (1942).

MONTFORT, C., I. FELGNER und L. MÜLLER. Differenzfilterversuche über die wirksamen Strahlenbereiche bei der Chlorophyllzerstörung durch Sonnenlicht im Gewebe von Tiefen-Laminarien. *Z. Botanik* 40:173-186. (1952 a).

MONTFORT, C., I. FELGNER und L. MÜLLER. Zeitphasen im Jahreslauf des lichtökologischen Chlorophyllspiegels beim photostabilen Laubblatt. *Beitr. Biol. Pflanzen* 29:106-128. (1952 b).

MOTHES, K. und BAUDISCH. Untersuchungen über die Reversibilität der Ausbleichung grüner Blätter. *Flora* 146:521-531. (1958).

- MOWRY, H. Minor element deficiencies in coffee in Costa Rica. U.S. Foreign Agric. Service (USA) 17:93-96. (1953).
- MULDER, D. Deficiencies of fruit crops. FATIS (Food Agric. Techn. Inf. Serv.). Paris. sp. (1953).
- MÜLLER, L. Mineral deficiencies in coffee in Costa Rica. (Unveröffentlichter Abschlussbericht). Ministerio Agric. e Ind. STICA (Servicio Técnico Interamericano de Cooperación Agrícola). San José (Costa Rica) 33 p. (1956).
- MÜLLER, L. Advances in coffee production technology. Mineral nutrition: Detection and control of essential element deficiencies. Coffee and Tea Industries and the Flavor Field. (USA) 81:71-77. (1958).
- MÜLLER, L. Algunas deficiencias minerales comunes en el cafeto (*Coffea arabica* L.). (IICA) Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Turrialba (Costa Rica) Bol. Técn. No. 4. 42 p. 10 Farbtafeln. (1959a).
- MÜLLER, L. La aplicación del diagnóstico foliar en el cafeto (*Coffea arabica* L.) para una mejor fertilización. Turrialba (Costa Rica) 9:110-122. (1959b).
- MÜLLER, L. Un aparato micro-Kjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materias vegetales. Turrialba (Costa Rica) 11:17-25. (1961).
- MÜLLER, L.E. Coffee nutrition. Chapter 22. pp. 685-776. In: CHILDERS, N. F. ed. Nutrition of Fruit Crops. Hort. Publ. Rutgers - The State University. Sommerset Press Inc. Rutgers, N.J. (USA) 888 p. (1966).
- MUNDING, H. Untersuchungen zur Frage der Strahlenresistenz des Chlorophylls in den Chloroplasten. Protoplasma 41:212-234. (1952).
- NAGEL, W. Über die Blattfarbstoffe des Tabaks. Bot. Archiv 40:1-57. (1940).
- OCHAVILLO, E.A. Responses of coffee to deficiency of various elements in the culture medium. Philippine Agric. 40:315-334. (1956).
- OTOMOSO, T.I. The effect of fertilizer and irrigation on the leaf macronutrient composition of *Coffea canephora* Pierre during a year. Turrialba (Costa Rica) 24:315-318. (1974).
- PEARSALL, W.H. and M.C. BILLIMORIA. Losses of nitrogen from green plants. Biochem. J. 31:1743-1750. (1937).
- PEREIRA, H.C. Yellowing of coffee. Coffee Board, Kenya. Monthly Bull. 13:133. (1948).
- PEREIRA, H.C. Further observations on the yellowing of coffee. Coffee Board, Kenya. Monthly Bull. 15:262-263. (1950).
- RAYNER, R.W. und H.C. PEREIRA. Yellowing symptoms in coffee. Coffee Board, Kenya. Monthly Bull. 12:82. (1947).
- ROBINSON, J.B.D. und H.W. MITCHELL. Studies on the effect of mulch and irrigation on root and stem development in *Coffea arabica* L. III. The effects of mulch and irrigation on yield. Turrialba (Costa Rica) 14:24-28. (1964).
- SAGROMSKY, H. Zur Pigmentbildung bei einigen Gerstenmutanten. Kulturpfl. 4:187-194. (1956 a).

- SAGROMSKY, H. Zur Chlorophyllbildung bei Aureaformen I. Z. Naturf. 11b:548-554. (1956 b).
- SAGROMSKY, H. Zur Chlorophyllbildung bei einer grünescheckten Tomate. Ber. dtsh. bot. Ges. 70:251-258. (1957).
- SCHERTZ, F.M. The effect of potassium, nitrogen and phosphorus fertilizing upon the chloroplast pigments, upon the mineral content of leaves, and upon production in crop plants. Plant Physiol. 4:269-279. (1929).
- SCAIFE, A. und M. TURNER. Diagnosis of Mineral Disorders in Plants. Vol. 2. Vegetables. Chemical Publishing Co., New York. 96 p. (1984)
- SEYBOLD, A. Weisst der Chlorophyllgehalt der Blätter Tagesschwankungen auf?. Bot. Arch. 43:71-77. (1942).
- SEYBOLD, A. Zur Kenntnis der herbstlichen Laubblattverfärbung. Bot. Arch. 44:551-568. (1943).
- SEYBOLD, A. und H. FALK. Die heidelberger Chlorophyllbestimmungen - eine Überprüfung. Planta (Berlin) 53:339-375. (1959).
- SILBERSCHMIDT, K.M. Clorose do limbo das folhas de cafeiro. O Biológico (Brasilien) 18:196-197. (1952).
- SOUTHERN, P. J. und HART, G. Nutritional studies of coffee in the Territory of Papua and New Guinea. Department of Agriculture, Stock and Fisheries. Port Moresby (Neu Guinea). Res. Bul. No. 1. 92 p. (Januar 1969).
- STEMMANN-NIELSEN, E. Über die Bedeutung der sogenannten xeromorphen Struktur im Blattbau der Pflanzen in stickstoffarmen Boden. Dansk Bot. Arkiv 10:1-28. (1940).
- STEUER, I. Tagesperiodische Veränderlichkeit des Chlorophyllgehaltes grüner Blätter. Diss. München. (1945). Zitiert nach: SEYBOLD, A. und H. FALK (1959)
- STROTT, A. Der Einfluss der Umweltbedingungen auf die Ausbildung der Chloroplastenfarbstoffe. J. wiss. Bot. 86:1-32. (1938).
- SYLVAIN, P. Studies on the die-back. (IICA) Interamerican Institute of Agricultural Sciences. Turrialba (Costa Rica). Abschlussbericht. 15 p. (1952).
- TANADA, T. Utilization of nitrates by the coffee plant under different sunlight intensities. J. Agric. Res. 77:245-258. (1946).
- TRENCH, A.D. und V.A. BECKLEY. Observations on coffee in Kenya. I. Chlorosis and die-back in coffee. Emp. J. Agric. 3:203-209. (1935).
- WALLACE, T. The Diagnosis of Mineral Deficiencies in Plants by Visual Symptoms. Chem. Publ. Co., Inc. New York (USA). 107 p. 312 Farbtafeln. (1953).
- WENDEL, K. Über die Veränderlichkeit des Chlorophyllgehaltes einiger Pflanzen im Ablauf eines Tages. Protopl. 48:382-397. (1957).
- WINSOR, G. und P. ADAMS. Diagnosis of Mineral Disorders in Plants. Vol. 3. Glasshouse Crops. Her Majesty's Stationary Office, London. 168 p. (1987).

FIGURENERKLÄRUNG

Fig. 1. Pigmentgehalt der Plastiden von Blättern, die durch Stickstoffmangel stark chlorotisch wurden. c = Carotin; a = Chlorophyll a; b = Chlorophyll b; l = Lutein; e = Luteinepoxyd; v = Violaxanthin; n = Neoxanthin.

Fig. 2. Relativer Chlorophyllgehalt von drei Kaffeebäumen (*Coffea arabica* L.), die drei verschiedenen photobiologischen Reaktionstypen angehören (photostabil = s.; mässig labil = m.l.; extrem labil = e.l.). Werte vom Sonnen- und Schattenteil des gleichen Blattes, von Blättern aus den verschiedenen Lichtfeldern (lichtökologischer Chlorophyllspiegel) des basalen, fruchtenden Abschnittes und der Krone. Die Abkürzungen der Lichtfelder bedeuten: So = Sonne; Scha = Schatten; Schw.So. = schwache Sonne; Schw.Scha. = schwacher Schatten; Gr.Scha. = Grünschatten.

Fig. 3. Lichtökologischer Stickstoffspiegel der gleichen Kaffeebäume wie in Figur 2. Weitere Einzelheiten siehe Fig. 2.

Fig. 4. Lichtökologischer Chlorophyllspiegel eines extrem photolabilen Kaffeebaumes (*Coffea canephora* P.) in vier aufeinanderfolgenden Jahren (1-4). Weitere Einzelheiten siehe Fig. 2.

Fig. 5. Lichtökologischer Stickstoffspiegel des gleichen, extrem photolabilen Baumes wie in Figur 4, ebenfalls in vier aufeinanderfolgenden Jahren (1-4). Weitere Einzelheiten siehe Fig. 2.

Fig. 6. Lichtökologischer Chlorophyllspiegel eines Kaffeebaumes (*Coffea canephora* P.) in vier aufeinanderfolgenden Jahren (1-4). Im ersten Jahr (1) gehörte der Baum dem extrem photolabilen Typus an. Durch reichliche Stickstoffgaben (+N) wurde er in dem darauf folgenden Jahr (2) vollkommen photostabil. Nach Aussetzung der Stickstoffdüngung (-N) wurde er wieder in dem darauf folgenden Jahr (3) extrem photolabil, konnte jedoch durch erneute Stickstoffgaben (+N) in seinem photischen Verhalten wieder in einen photostabilen Typus umgewandelt werden (4. Jahr). Weitere Einzelheiten siehe Fig. 2.

Fig. 7. Lichtökologischer Stickstoffspiegel des gleichen Baumes wie in Figur 6, in den gleichen vier aufeinanderfolgenden Jahren (1-4). Weitere Einzelheiten siehe Fig. 2.

Fig. 8. Lichtökologischer Chlorophyllspiegel eines vollkommen photostabilen Kaffeebaumes (*Coffea canephora* P.) in vier aufeinanderfolgenden Jahren (1-4). Weitere Einzelheiten siehe Fig. 2.

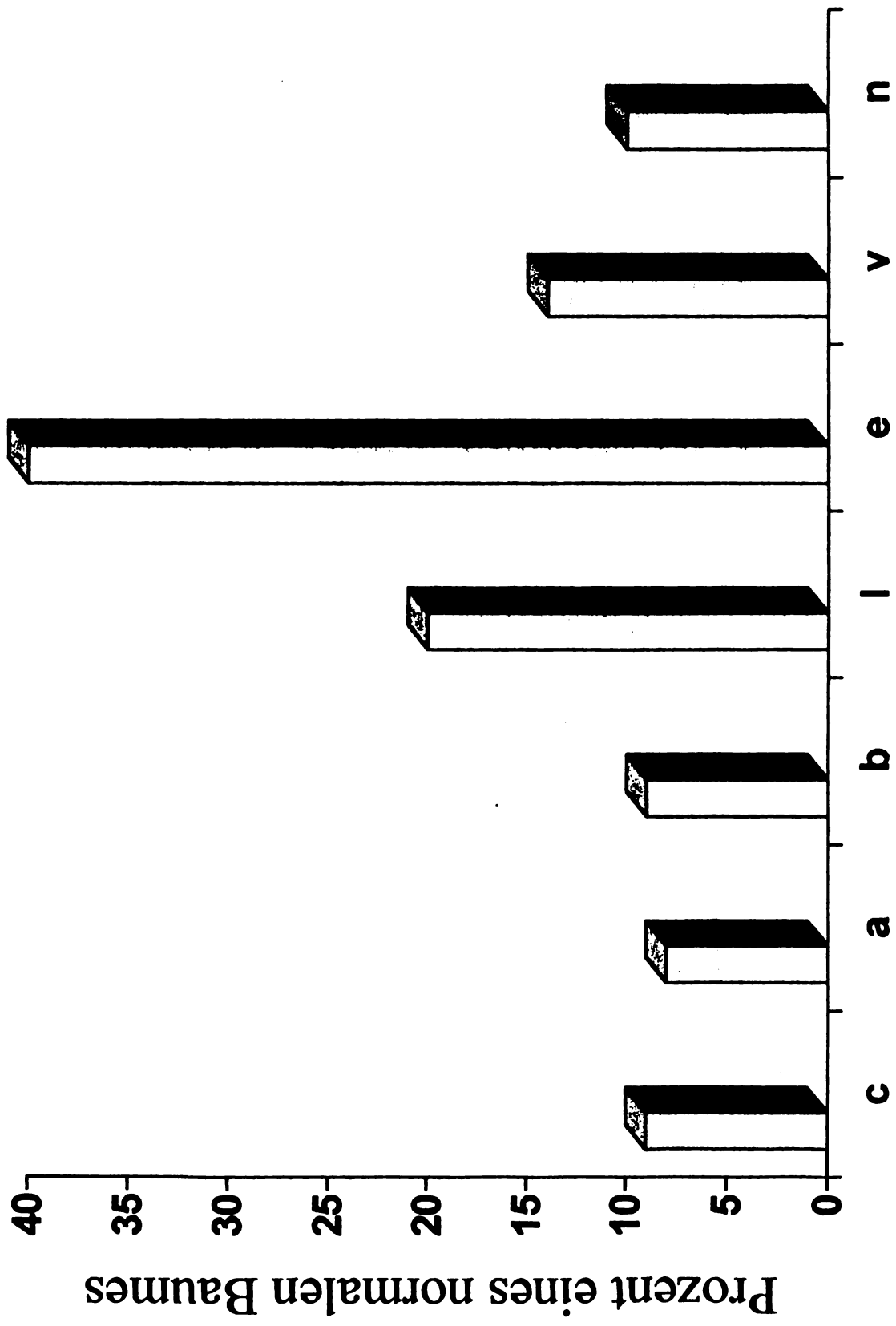
Fig. 9. Lichtökologischer Stickstoffspiegel des gleichen, photostabilen Baumes wie in Figur 8, in den gleichen vier aufeinanderfolgenden Jahren (1-4). Weitere Einzelheiten siehe Fig. 2.

Fig. 10. Vergleich zwischen dem Stickstoffgehalt des vierten Blattpaares, bezogen auf Trockengewicht, und der monatlichen Niederschlagsmenge (mm) im Verlauf eines Jahres. Oben Durchschnittswerte einer Gruppe Kaffeebäume (*Coffea arabica* L.) aus einer Kaffeeplantage bei Naranjo (Costa Rica), im pazifischen Einflussbereich. Unten Vergleichswerte aus Turrialba (Costa Rica) im atlantischen Einflussbereich. Nach MÜLLER (1966), verändert.

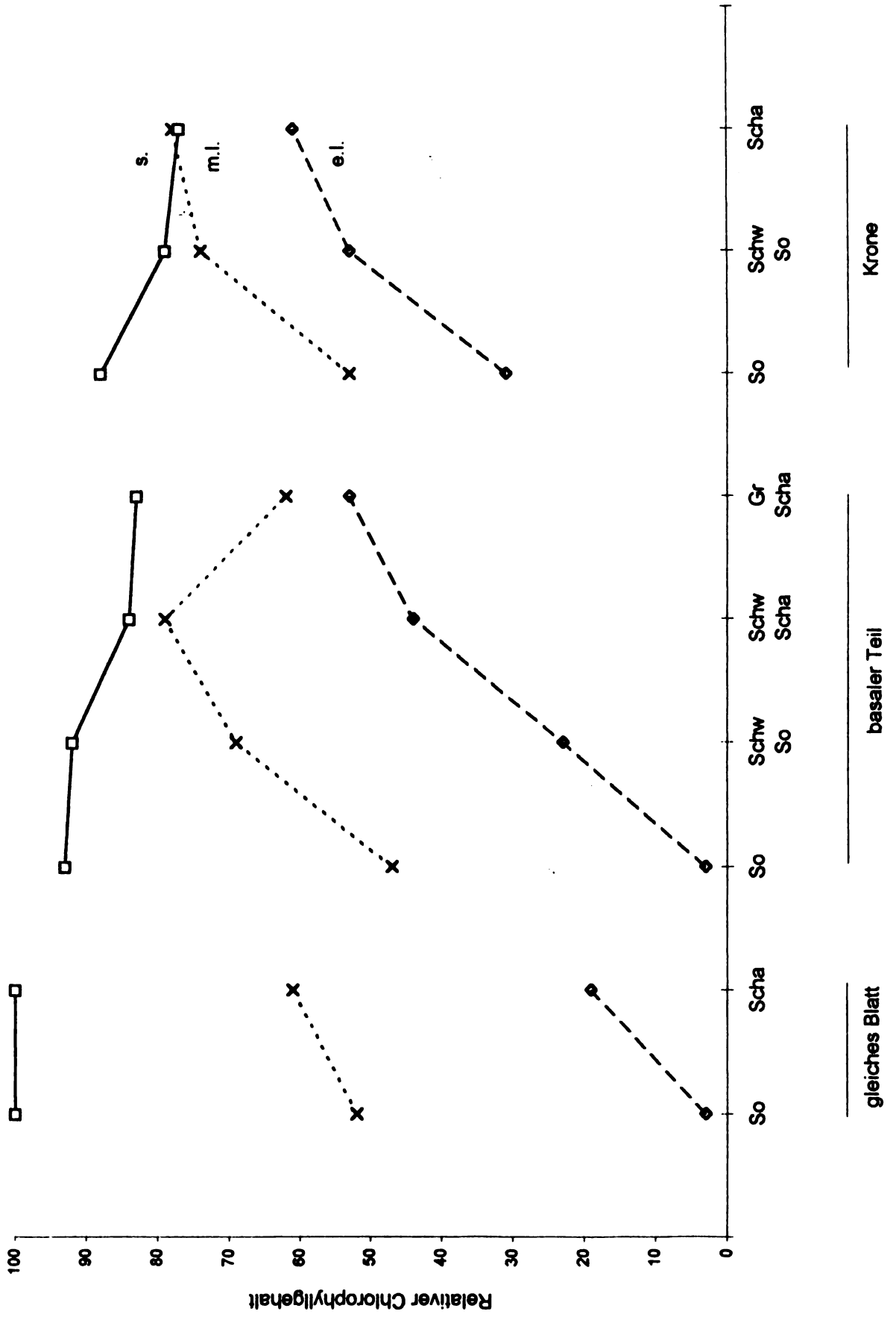
Jetzige Anschrift des Verfassers: Apartado 336, Centro Colón, San José, Costa Rica.

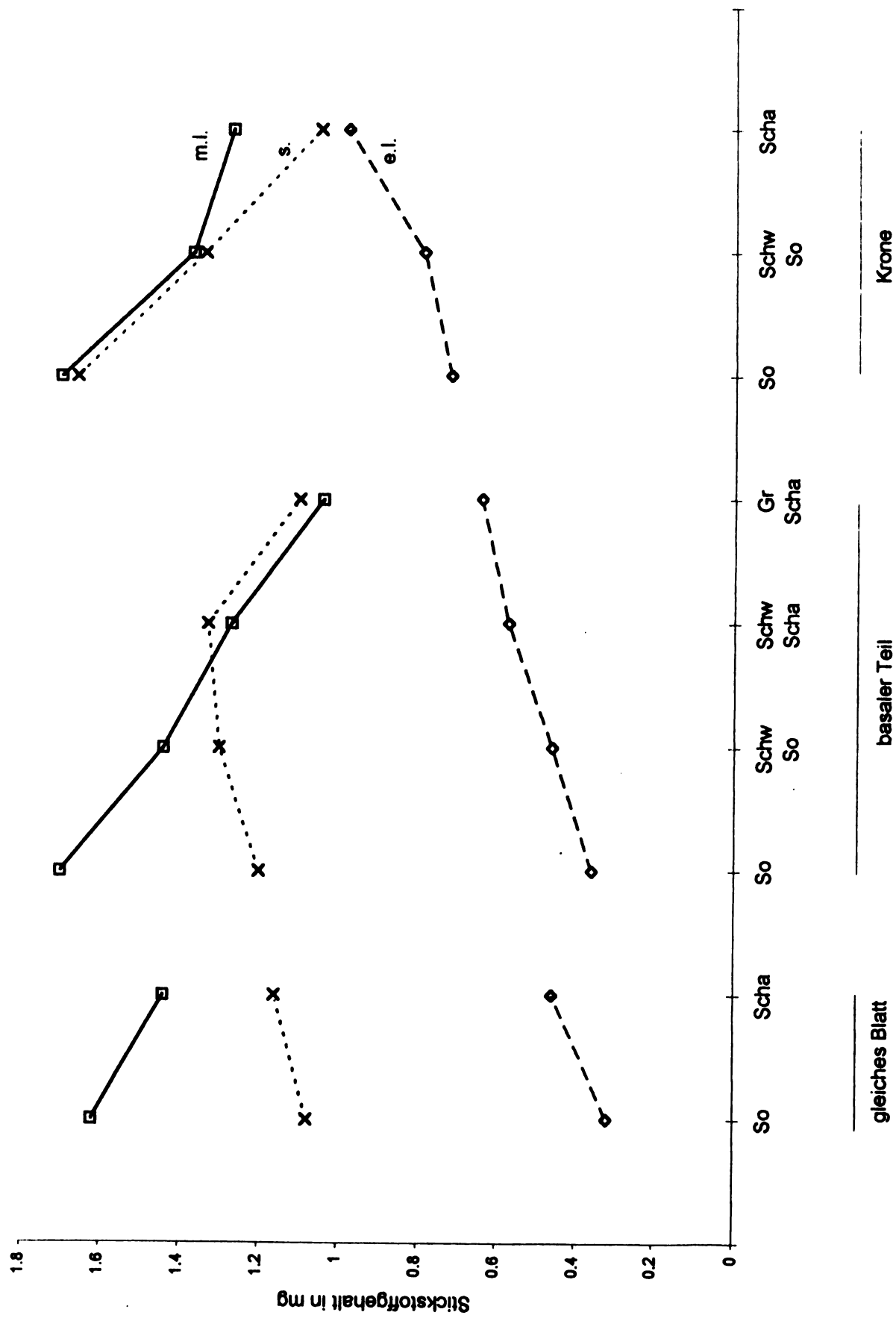
Stichwörter: Kaffeebaum; Photolabilität; Photostabilität; Stickstoffmangel.

Teil des Blattes	Panachierte		-N Blätter		-N Blätter akut	
	Rel. Chlor. Gehalt %	N mg	Rel. Chlor. Gehalt %	N mg	Rel. Chlor. Gehalt %	N mg
Grüner Teil	100	1,25	100	1,24	100	0,68
Weisslicher Teil	3	1,08	9	0,98	4	0,56

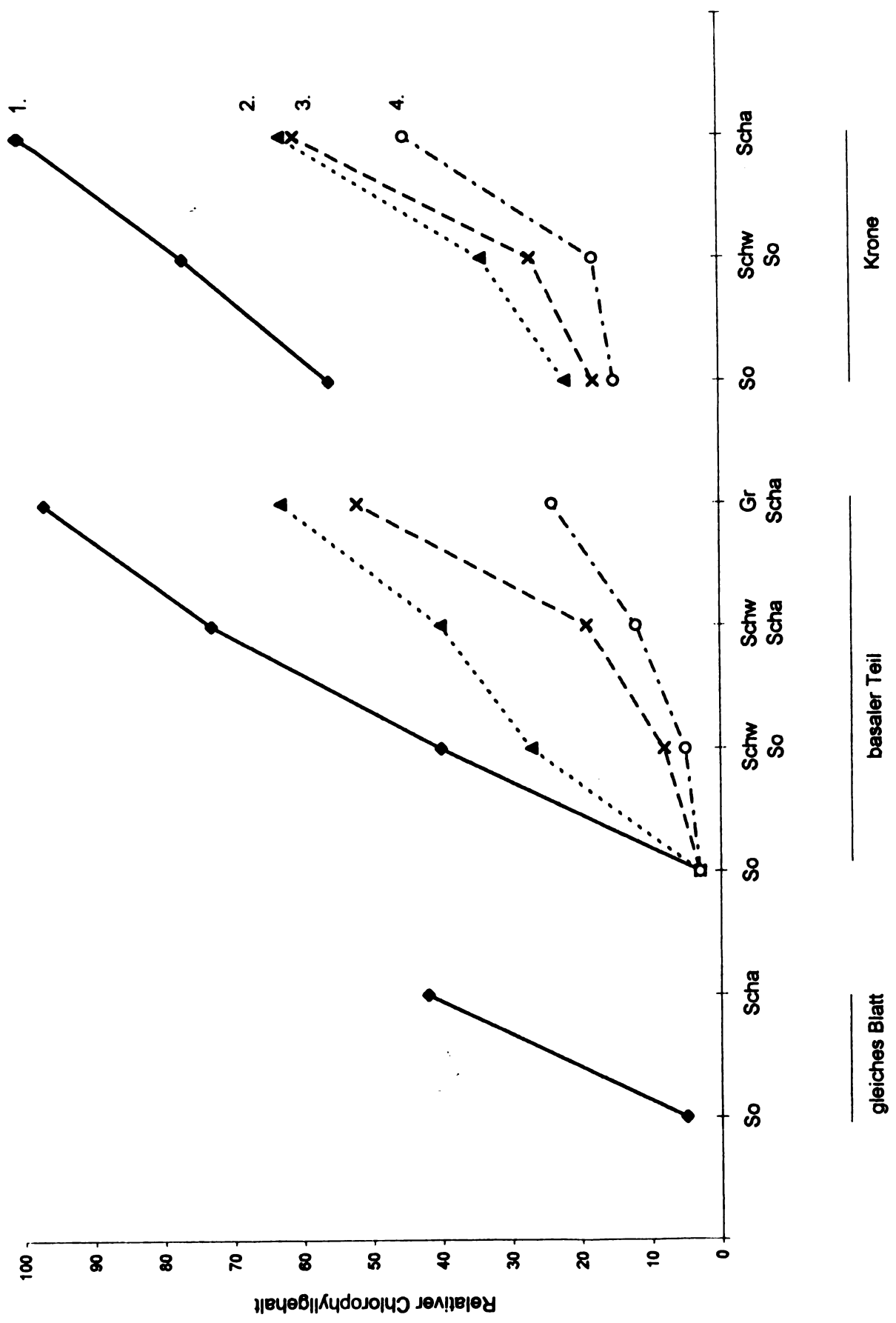


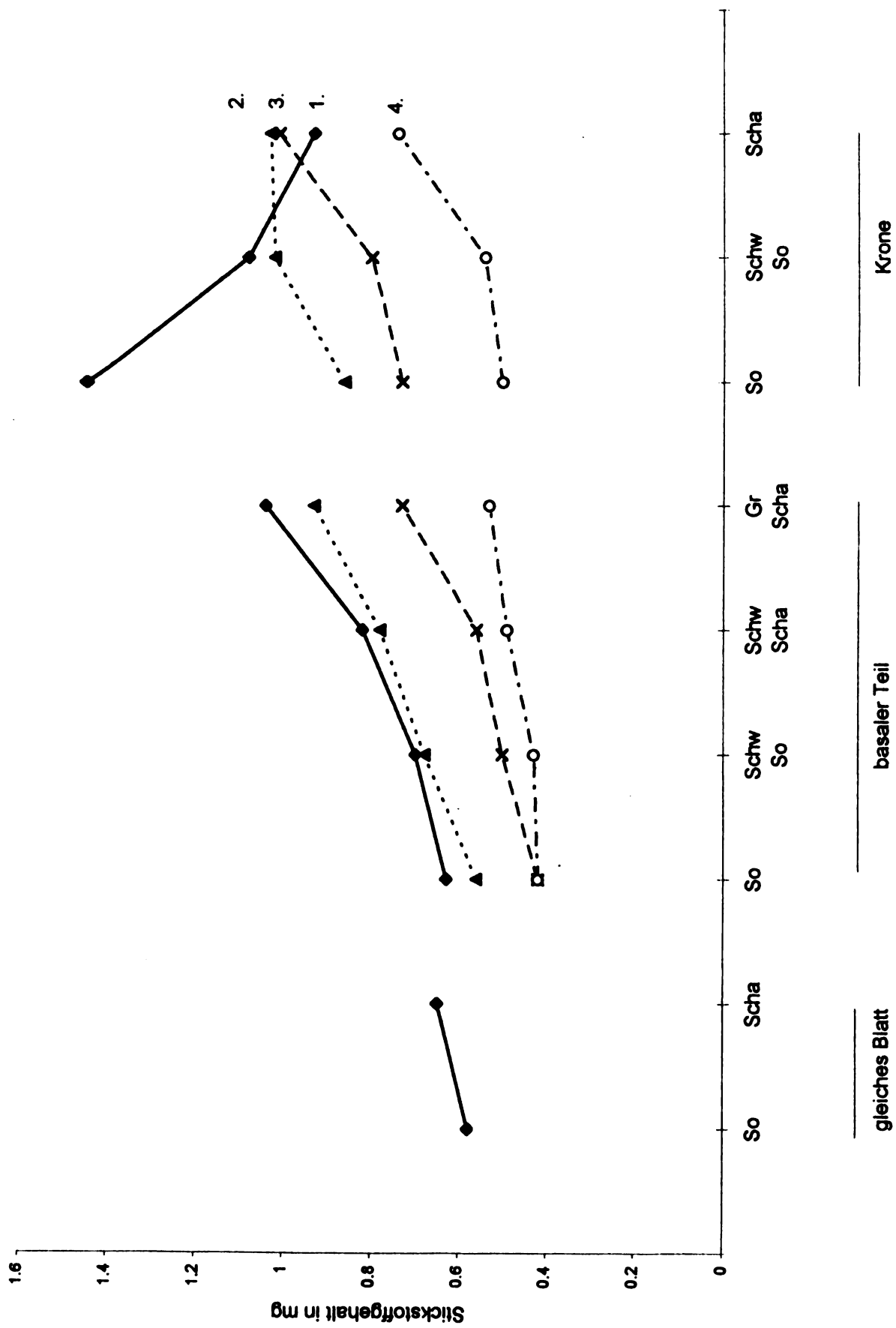
Figur 1



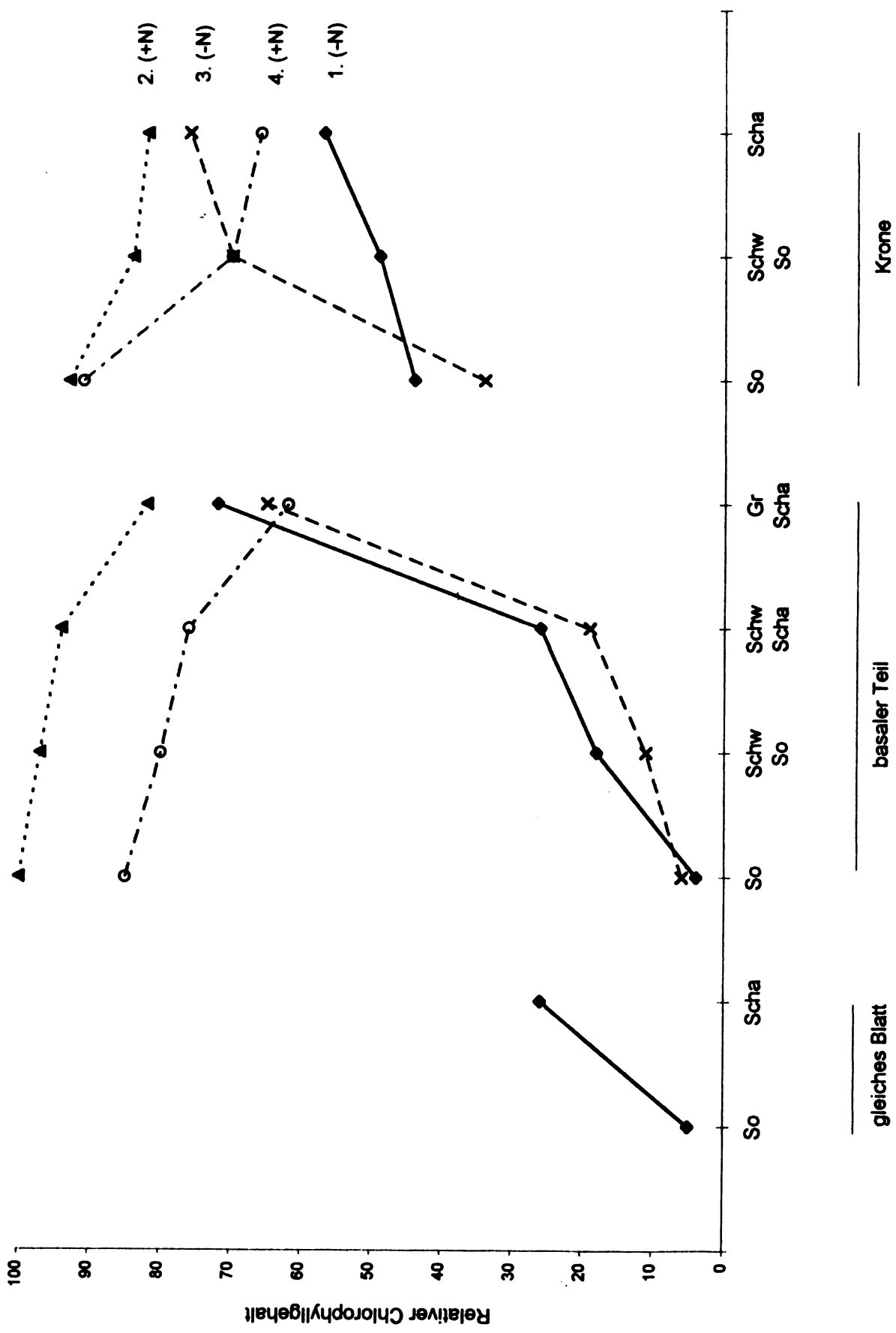


Figur 3





Figur 5

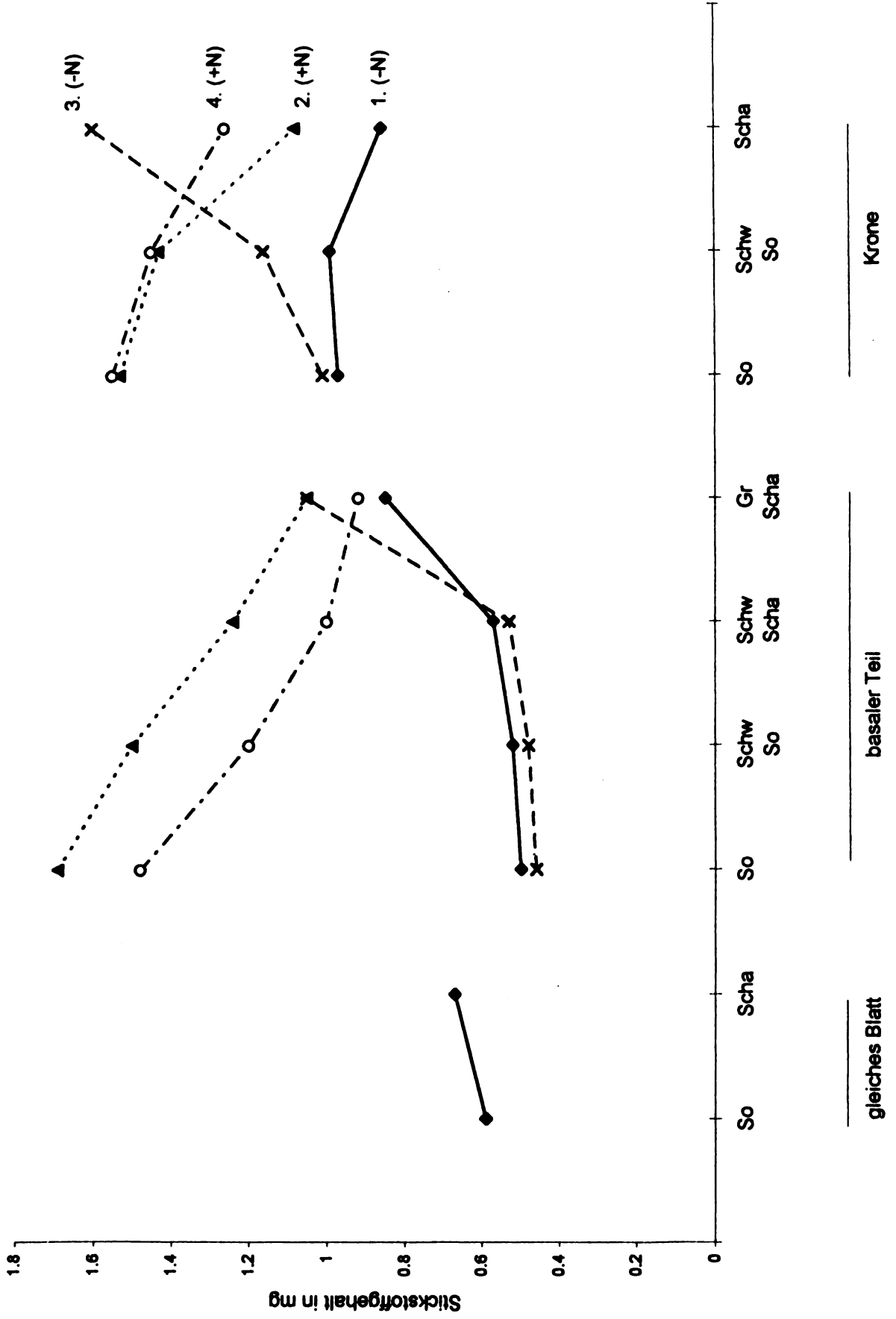


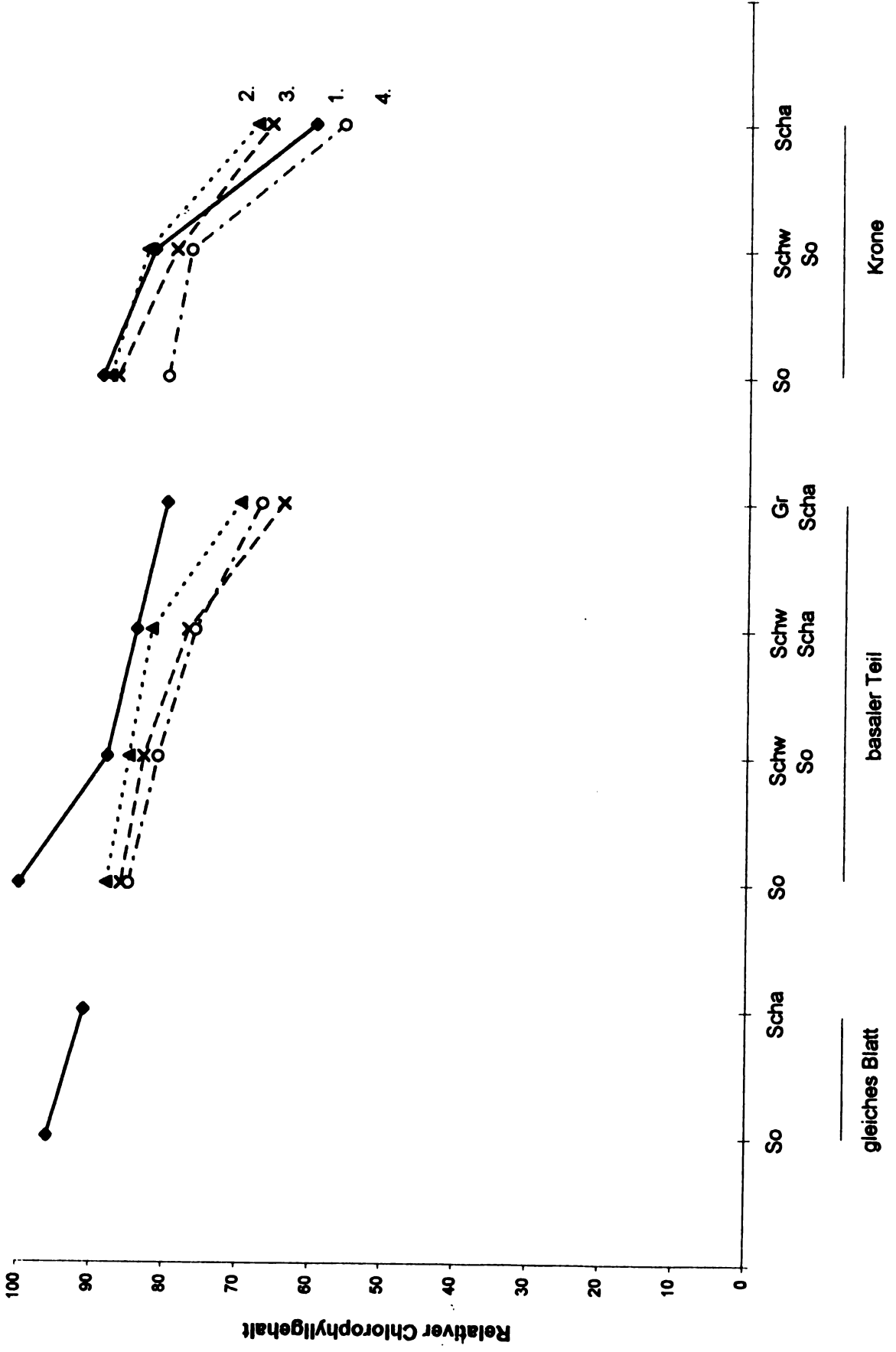
Relativer Chlorophyllgehalt

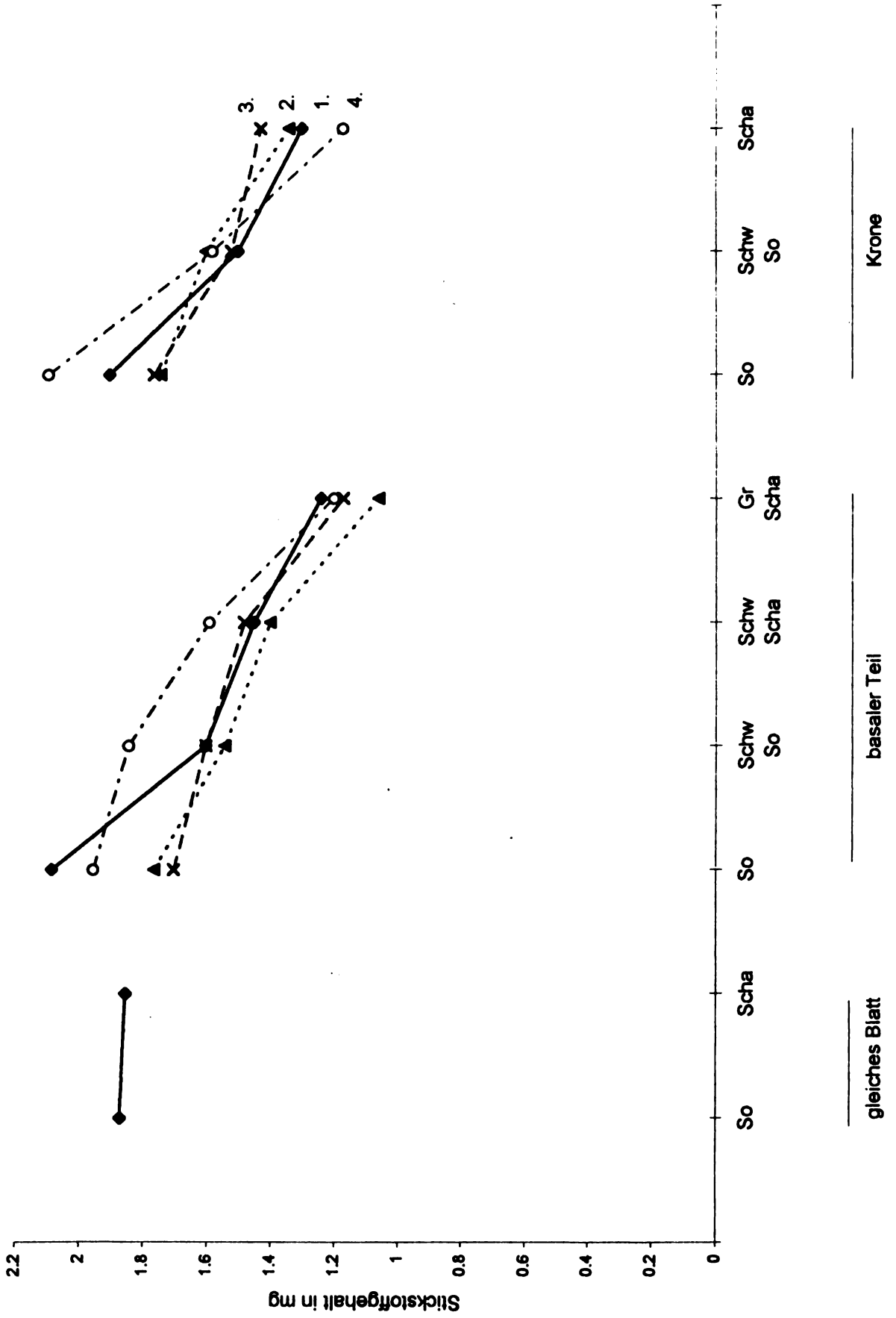
gleiches Blatt

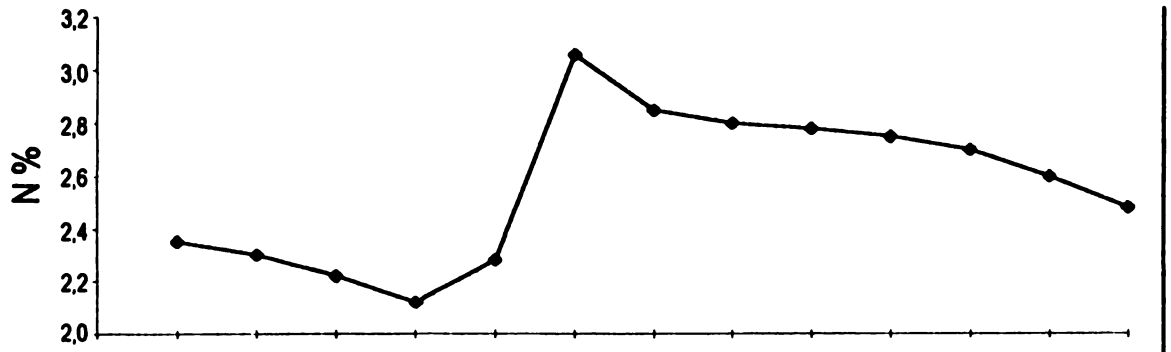
basaler Teil

Krone

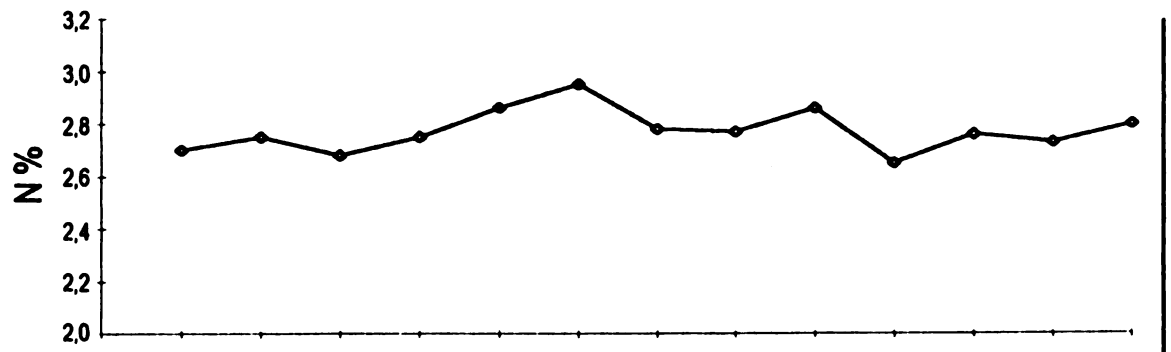
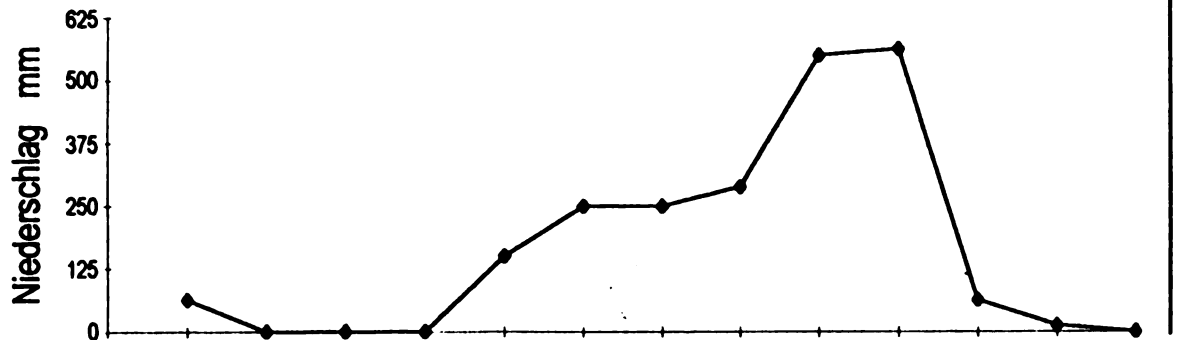








Naranja



Turrialba

