

## Untersuchungen über die Geschwindigkeit des Wasser- aufstieges im Sproß und den Blattflächenzuwachs von *Coffea arabica* L. und *Citrus aurantium sinensis* ENGLER in verschiedenen Klimazonen Kolumbiens

Von

RICHARD MICHLER

Mit 8 Abbildungen \*)

### Resumen

En diferentes zonas climáticas de Colombia se hicieron medidas del crecimiento del limbo y de la velocidad del ascenso de agua por el tallo de *Coffea arabica* L. y *Citrus aurantium sinensis* ENGLER. En la época de lluvia, la velocidad máxima diaria del ascenso de agua se disminuyó con la altura, a saber, más en *Citrus* que en *Coffea*, bajo factores ambientales idénticos. Al contrario, al final de la época seca, se midieron los máximos del transporte de agua en alturas de 1250 ms (*Citrus*) y 1850 ms (*Coffea*) respectivamente. En tiempo de sol, las velocidades máximas estaban en *Citrus* esencialmente, en *Coffea* solo insignificamente mayor que en días nublados. El máximo crecimiento del limbo alcanzó *Coffea* en 1850 ms y *Citrus* en 1250 ms de altura. Del punta de vista de la economía hídrica, parecen posibles el incremento de cultivos de *Citrus* en alturas alrededor de 1200 ms, y un desplazamiento de los centros del cultivo de café hacia zonas más templadas. En el curso del día, un aumento de radiación siempre efectuó una aceleración del ascenso de agua, en *Citrus*, mientras en *Coffea* los resultados no eran tan claros. Siempre se aumentó la velocidad del transporte de agua durante la mañana. Al mediodía los valores quedaron altos, sin disminuirse, o se observaron oscilaciones fuertes e irregulares del ascenso de agua. En clima caliente, se observó en *Coffea*, bajo ciertas condiciones, curvas diarias con dos máximos. Los tres tipos registrados dependieron de la altura del lugar de medición sobre nivel de mar, de la estación anual y de las condiciones radiantes durante las mediciones. Entre las dos especies investigadas hubo diferencias importantes.

### Summary

The total increase of leaf area and the rate of water movement in the stems of *Coffea arabica* L. and *Citrus aurantium sinensis* ENGLER were deter-

\*) Gekürzte Fassung einer am 18. 12. 1969 von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Giessen als Dissertation angenommenen Abhandlung.

mined in various climatic regions of Columbia. During the rain season the maximum rate of water transport decreased with increasing height above sea level. This effect was observed to be more evident in *Citrus* than in *Coffea*. At the end of the dry season however, the maximum rate of water movement was measured in 1250 m (*Citrus*) and 1850 m (*Coffea*) above sea level. In case of sunshine the maximum values were higher than in case of clouded sky. The most considerable increase of total leaf area was reached at *Coffea* in 1850 m and at *Citrus* in 1250 m respectively. With reference to the water economy the cultivation of *Citrus* could be forced in sea levels about 1250 m with simultaneous displacement of *Coffea* cultivation to colder climatic regions. Diurnal variations showed, that if the intensity of radiation increased suddenly, the rate of water movement in the stems of *Citrus* trees accordingly increased. With *Coffea* trees different results were obtained. During the morning the rate of water transport in trees always increased. At noon the values either remained high or varied in irregular intervals. Moreover, in the hot climatic regions diurnal variations sometimes showed two maximums of rate of water flow in the stems of *Coffea arabica*. Above all, the type of observed diurnal variations depended on the sea level distance of the measuring point, the season, the intensity of radiation and the species of plant.

### Zusammenfassung

In verschiedenen Klimazonen Kolumbiens wurden Messungen des Blattflächenzuwachses und der Geschwindigkeit des Wasseraufstieges im Sproß von *Coffea arabica* L. und *Citrus aurantium sinensis* ENGLER vorgenommen. Die Tageshöchstgeschwindigkeit des Wasseraufstiegs nahm in der Regenzeit mit steigender Höhe über dem Meeresspiegel ab, und zwar unter gleichen Standortbedingungen bei *Citrus* stärker als bei *Coffea*. Am Ende der Trockenzeit wurden die Höchstwerte des Wassertransports dagegen in 1250 m (*Citrus*) bzw. 1850 m NN (*Coffea*) gemessen. Bei sonnigem Wetter waren die Spitzengeschwindigkeiten in *Citrus* wesentlich, in *Coffea* dagegen nur geringfügig höher als an Tagen mit bewölktem Himmel. Den stärksten Blattflächenzuwachs erreichte *Coffea* in 1850 m, *Citrus* in 1250 mm NN. Vom Wasserhaushalt her erscheinen ein verstärkter Anbau von *Citrus* in Höhenlagen um 1200 m und eine Verlagerung der derzeitigen Schwerpunkte des Kaffeeanbaus in kühlere Klimazonen möglich. Im Tagesverlauf bewirkte eine Erhöhung der Strahlungsintensität bei *Citrus* immer eine Beschleunigung des Wasseraufstiegs, bei *Coffea* waren die Ergebnisse nicht so eindeutig. Stets stieg die Geschwindigkeit des Wassertransportes am Vormittag mehr oder weniger stark an. In den Mittagsstunden blieben die Werte dann entweder fast unvermindert hoch, oder es ergaben sich starke, unregelmäßige Schwankungen des Wasseraufstiegs. Bei *Coffea arabica* wurden in der heißen Klimazone außerdem unter bestimmten Bedingungen zweigipflige Tagesgänge beobachtet. Welcher dieser drei Typen jeweils registriert wurde, war von der Höhe der Meßstelle über dem Meeresspiegel, der Jahreszeit und den Strahlungsverhältnissen am Meßtage abhängig. Zwischen den beiden untersuchten Pflanzenarten bestanden wichtige Unterschiede.

### Einleitung

Ziel der vorliegenden Untersuchungen war es, einen Beitrag zur Abgrenzung der unterschiedlichen Standortansprüche von Kaffee- und Apfelsinenpflanzen zu liefern. Untersucht wurden vor allem die Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Sproß unter verschiedenen klimati-

schen Bedingungen und der jeweilige Blattflächenzuwachs im Verlauf der Untersuchungsperiode. Der Vergleich zwischen diesen beiden Meßgrößen sollte Aussagen über die vom Wasserhaushalt her erstrebenswerten Ansatzstellen für eine Einschränkung der Kaffeeproduktion zugunsten anderer Kulturpflanzen ermöglichen. In Ländern mit hoher Kaffeeproduktion (z. B. Kolumbien) ist diese Fragestellung besonders aktuell, da entsprechende Maßnahmen die dort viel diskutierte, wirtschaftliche Abhängigkeit von den stark schwankenden Erzeugerpreisen für Kaffee mildern könnten.

### Untersuchungsobjekte und Methodik

Die Messungen wurden an etwa einjährigen Setzlingen von *Coffea arabica* L. (Kaffee) und *Citrus aurantium sinensis* ENGLER (Apfelsine) durchgeführt. Die Kaffeesträucher entstammten einer Plantage in ca. 950 m NN, die Apfelsinenbäumchen dagegen einer bewässerten Kultur in Meeresnähe<sup>1)</sup>. Alle für die Untersuchungen ausgewählten Pflanzen einer Art hatten etwa die gleiche Größe. Sie wurden an sonnenexponierten Standorten in 23, 560, 1250 und 1850 m NN angepflanzt (Abb. 1) und im Abstand von drei bis vier Tagen regelmäßig bewässert.

Die Bestimmung der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Sproß erfolgte im Prinzip nach der thermoelektrischen Kompensationsmethode (HUBER 1932; HUBER & SCHMIDT 1937). Die Heizabstände (7 mm stammabwärts, 12 mm stammaufwärts) und die Montage der Thermolemente waren den Versuchsobjekten angepaßt (MICHLER & HERRMANN 1968). Zur Isolation gegen evtl. kurzfristige Temperaturschwankungen der Luft wurden die Meßstellen mit Schaumgummi und Wollappen mehrfach umwickelt. Gegen den Einfluß der direkten Sonnenstrahlung schützte außerdem eine kegelmantelförmige Abdeckung aus weißem Papier.

Gleichzeitig mit der Wasserströmung im Sproß wurden folgende Faktoren bestimmt: die Temperatur, die relative Feuchte und das Sättigungsdefizit der Luft sowie die Wasserspannung im Boden, die Strahlungsintensität und der Grad der Bewölkung. Die Bestimmung der Spaltöffnungsweite nach dem Abdruckverfahren (WENZL 1939) erfolgte nur an einzelnen Meßtagen.

Der Zuwachs an Gesamtblattfläche ergab sich aus den am 3. 10. 1967 und 20. 3. 1968 vorgenommenen Größenmessungen. Zur Bestimmung der Blattfläche mußten zunächst die Umrisse jedes einzelnen Blattes auf genormtes Papier übertragen werden. Dann wurden die Blattschablonen ausgeschnitten und auf einer Transpirationswaage abgewogen. Über das Gewicht eines dm<sup>2</sup> des gleichen Papier ließen sich nun die Flächen der Papierschablonen und damit auch die der Blätter errechnen.

<sup>1)</sup> Versuchsgelände des Centro Agropecuario de Gaira.

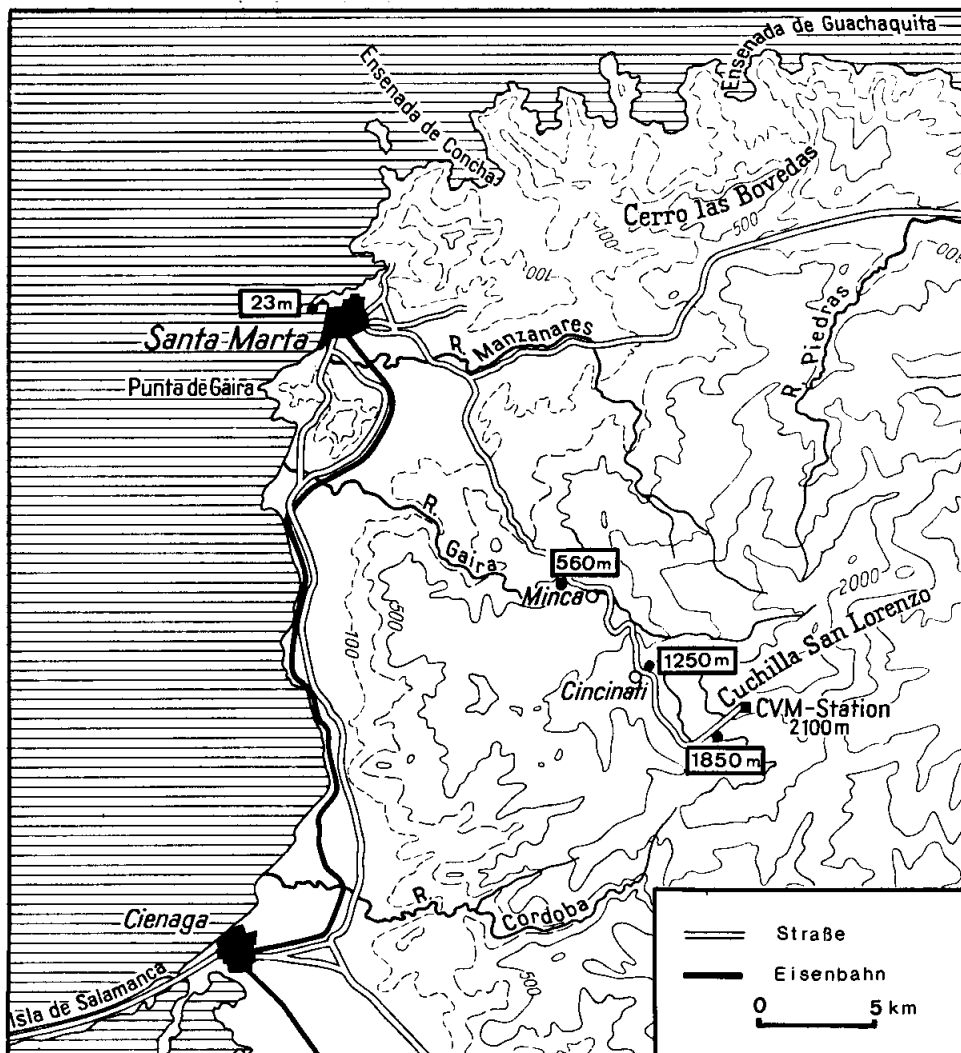


Abb. 1. Skizze der NW-lichen Sierra Nevada de Santa Marta mit den 4 Meßstellen (•) in 23, 560, 1250 und 1850 m über dem Meeresspiegel (nach HERRMANN 1969).

### Klimanotizen aus dem Untersuchungsgebiet

Die Messungen wurden im nördlichen Teil Kolumbiens, am NW-Abhang der Sierra Nevada de Santa Marta, durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet liegt in ca.  $11^{\circ}$  nördlicher Breite und grenzt unmittelbar an die Karibische See (Abb. 1). Wegen dieser geographischen Lage werden die jahreszeitlichen Schwankungen des Klimas vorwiegend durch die ungleichmäßige Verteilung der Niederschläge bestimmt. Es treten jährlich zwei Regen- und zwei Trockenperioden auf. Die Haupttrockenperiode umfaßt den Zeitraum von Mitte November bis April. Dann folgt die erste Regenzeit, die im Juli wieder von einer (kurzen) Trocken-

periode abgelöst wird. Die sich daran anschließende zweite Regenperiode dauert im allgemeinen von Anfang September bis Mitte November.

In der NW-lichen Sierra Nevada wird eine für tropische Gebirge typische Höhengliederung der Niederschlagsverteilung beobachtet. Im Jahresmittel liegt das Niederschlagsmaximum in ca. 1650 m über dem Meeresspiegel. Im Verlauf des Untersuchungszeitraumes verlagerte sich das Maximum der monatlichen Niederschlagssummen jedoch stark (vgl. HERRMANN 1969), und zwar von ca. 2100 m (September) auf ca. 1500 m NN (November bis März).

Die in dieser Arbeit beschriebenen Untersuchungen erstreckten sich von Oktober 1967 (Regenzeit) bis Ende März 1968 (Ende der Trockenzeit). Innerhalb dieses Zeitraumes regnete es in Höhenlagen oberhalb von 800 m NN während der Regenperiode fast täglich, in der zweiten Novemberhälfte jedoch bereits wesentlich seltener und von Dezember bis März nur noch ganz vereinzelt (Tab. 1).

Tabelle 1. Zahl der Regentage an der Klimastation La Victoria (880 m) in den Monaten September 1967 bis März 1968.

Monat	Datum	Zahl der Regentage
September	1.—15.	14
	16.—30.	9
Oktober	1.—15.	10
	16.—31.	13
November	1.—15.	12
	16.—30.	6
Dezember	1.—15.	2
	16.—31.	0
Januar	1.—15.	0
	16.—31.	0
Februar	1.—15.	1
	16.—29.	0
März	1.—15.	1
	16.—31.	4

Unterhalb von 800 m verringerten sich die monatlichen Niederschlagssummen und die Zahl der Regentage mit abnehmender Höhe über dem Meeresspiegel immer mehr. In Santa Marta (23 m NN) regnete es in den Monaten September, Oktober und November insgesamt 26mal, und zwischen dem 1. 12. 1967 und dem 31. 3. 1968 fielen dort nur zweimal ganz geringfügige Niederschläge (jeweils 0,1 mm).

### Ergebnisse

#### 1. Die Tageshöchstgeschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Sproß

Zunächst sollen die in der Regenperiode erzielten Resultate beschrieben werden. In dieser Zeit wurden sowohl bei *Citrus* als auch bei *Coffea*

Beziehungen zwischen der Spitzengeschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Stamm und der Höhe des jeweiligen Standorts über dem Meeresspiegel festgestellt. Diese Relationen waren jedoch bei *Citrus* deutlicher ausgeprägt als bei *Coffea*. Abb. 2 (A u. B) enthält eine Zusammenstellung der in der Regenzeit an den verschiedenen Meßstellen registrierten Höchstwerte. Ausgewählt wurden Tage mit etwa gleicher Sonneneinstrahlung und Windgeschwindigkeit. Temperatur und Sättigungsdefizit der Luft sanken jedoch erwartungsgemäß mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel ab, ebenso aber auch die Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Sproß von *Citrus*. Dies gilt sowohl für sonniges Wetter als auch für Tage mit bedecktem Himmel. Bei *Coffea* waren die Werte dagegen nicht so deutlich abgestuft: nur zwischen 560 und 1250 m NN wurde hier ein stärkerer Rückgang der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs beobachtet.

Der Einfluß des Strahlungsfaktors auf die Tageshöchstgeschwindigkeit des Wassertransports im Sproß ergibt sich aus der Gegenüberstellung von Tagen mit unterschiedlicher Sonneneinstrahlung (Abb. 2, A u. B): Mit Ausnahme der Meßstelle in 1850 m NN waren bei *Citrus* die Werte an sonnigen Tagen wesentlich höher als bei bedecktem Himmel. Bemerkenswert erscheint ferner, daß der Einfluß der Sonnenstrahlung auf die Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Stamm mit steigender Höhe über dem Meeresspiegel geringer wurde. Zur Zeit ist allerdings noch ungeklärt, in welchem Maße der Temperaturfaktor daran mitbeteiligt war.

An *Coffea arabica* wurde in der Regenzeit an allen Meßstellen bei sonnigem Wetter ein nur geringfügig schnellerer Wasseraufstieg beobachtet als bei starker Bewölkung. Dies ist verständlich, weil hohe Temperaturen bei dieser Pflanzenart (im Gegensatz zu *Citrus*!) eine rasche Schließbewegung der Stomata auslösen können (ALVIM & HAVIS 1954; NUNES, BIERHUIZEN & PLOEGMAN 1968). Dadurch wird den nach physikalischen Gesetzen zu erwartenden Auswirkungen einer Temperaturerhöhung entgegengewirkt.

Die Spitzengeschwindigkeiten des Wasseraufstiegs in *Coffea* und *Citrus* blieben im Verlauf der Trockenperiode an den meisten Standorten nicht auf gleicher Höhe. Sie sanken vielmehr an den in 23 und 560 m NN gelegenen Standorten (heiße Zone) bei allen Testpflanzen stark ab. In größerer Höhe über dem Meeresspiegel wurde dagegen eine unterschiedliche Reaktion der beiden untersuchten Pflanzenarten beobachtet: Bei *Coffea* änderten sich die Tageshöchstwerte im Verlauf der Trockenzeit nur wenig, während bei *Citrus* in 1250 m ein Anstieg, in 1850 m NN dagegen ein Rückgang festgestellt wurde (Abb. 2, A u. C). Wegen dieser unterschiedlichen Tendenzen ergab sich am Ende der Trockenzeit eine von der Regenzeit abweichende Abstufung der Spitzengeschwindigkeiten des Wasseraufstiegs in Abhängigkeit von der Höhe über dem Meeresspiegel: Zu diesem Zeitpunkt wurden die höchsten Werte bei

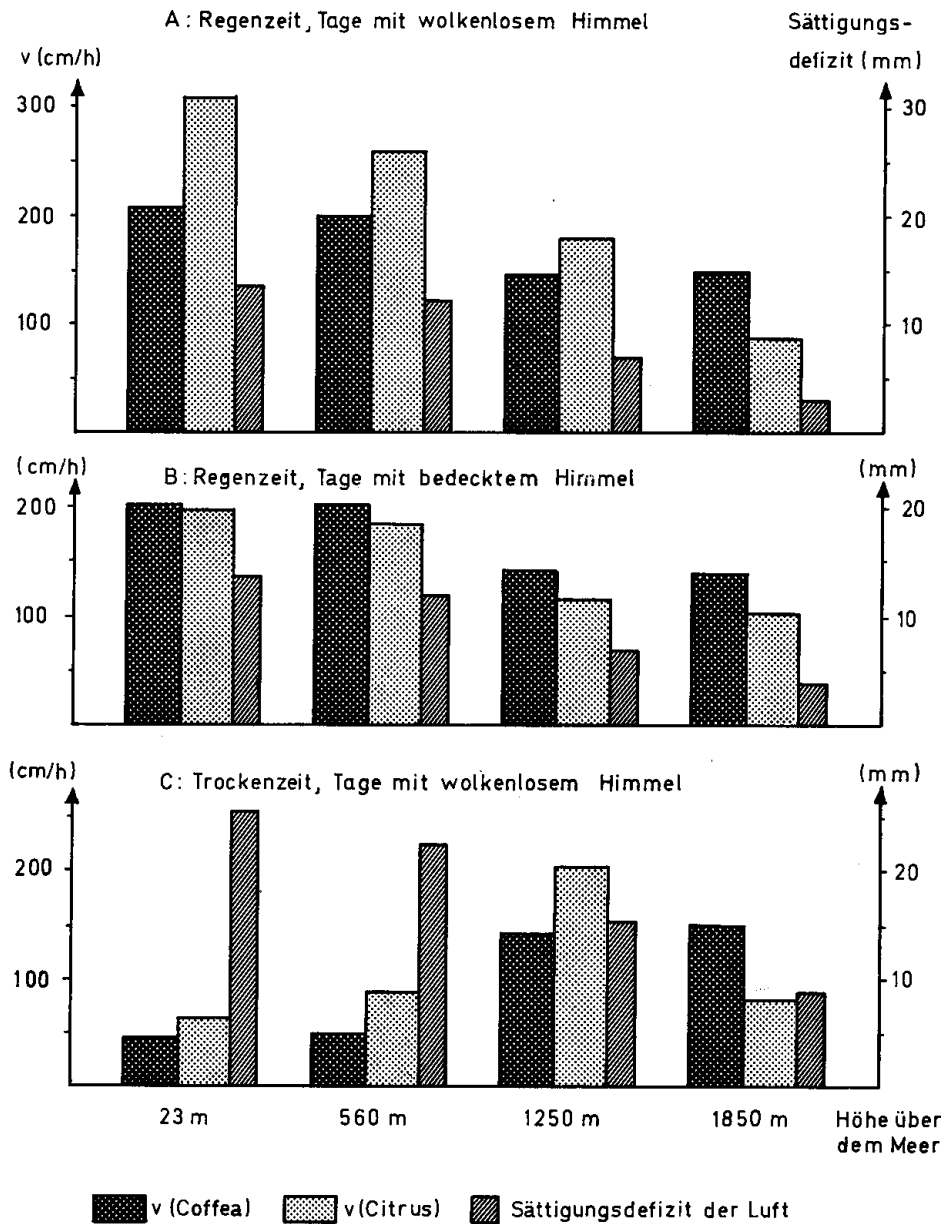


Abb. 2. Gemessene Spitzengeschwindigkeiten des Wasseraufstiegs ( $v$  in cm/h) im Stamm von *Coffea* und *Citrus* in der Regen- und Trockenzeit sowie maximales Sättigungsdefizit der Luft (in mm) an den jeweiligen Meßtagen.

*Citrus* in 1250, bei *Coffea* dagegen in 1850 m NN festgestellt (Abb. 2 C), obwohl die Maxima der Lufttemperatur und des Sättigungsdefizits der Luft auch in dieser Zeit noch im trocken-heißen Tiefland auftraten. Die im Verlauf der Untersuchungsperiode beobachtete Verlagerung der

Höchstwerte der Wassertransportgeschwindigkeit vom Tiefland zum Hochland steht im Zusammenhang mit der trotz des übereinstimmenden Bewässerungszyklus unterschiedlichen Bodendurchfeuchtung.

## 2. Der Blattflächenzuwachs während des Untersuchungszeitraumes

Das Wachstum der untersuchten Pflanzenarten war in der Zeit vom 3. 10. 1967 bis zum 20. 3. 1968 an den verschiedenen Standorten sehr unterschiedlich. Bei *Coffea arabica* wurde in 1850 m NN ein Blattflächenzuwachs von ca. 40% beobachtet. Demgegenüber betrug der Zuwachs in 1250 m noch 22%, während sich an den in der heißen Klimazone gelegenen Meßstellen wegen des verstärkten Laubabwurfs negative Werte ergaben (Abb. 3).

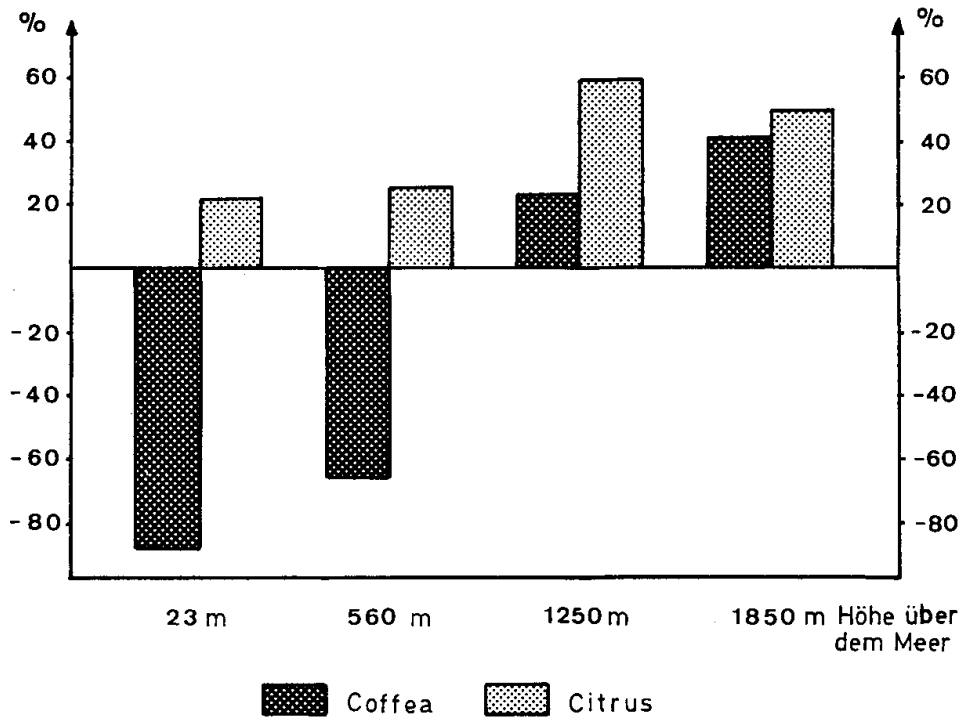


Abb. 3. Zuwachs bzw. Abnahme der Gesamtblattfläche (in % des Ausgangswertes).

Bei *Citrus* war dagegen an allen Standorten ein Gewinn an Blattfläche zu verzeichnen. Diese Pflanzenart erreichte ihren stärksten Zuwachs mit 58% in 1250 m, doch wurden auch in 1850 (48%), 560 (26%) und 23 m NN (20%) noch positive Zuwachsraten festgestellt.

Im Hinblick auf die Zielsetzung dieser Untersuchungen muß hervorgehoben werden, daß der stärkste Zuwachs bei *Citrus* in Höhenlagen erzielt wurde, die zur Zeit vorwiegend für den Kaffeeanbau genutzt



werden. Dagegen lag das Maximum bei *Coffea arabica* in 1850 m NN, also oberhalb der derzeitigen Verbreitungsgrenze dieser Art im Untersuchungsgebiet. Aus dieser Sicht erscheint es also möglich, dort den Kaffeeanbau etwas mehr in kühlere Klimazonen zu verlagern und dafür in 1000—1300 m NN verstärkt *Citrus* zu kultivieren. Hierfür spricht u. a. auch die Tatsache, daß *Coffea arabica* in anderen Kaffeegebieten noch zwischen 1800 und 2000 m NN angebaut wird und daß dieser sog. Hochlagenkaffee als besonders würzig gilt.

Ein Vergleich der Abbildungen 2 C und 3 zeigt die Beziehungen zwischen dem Zuwachs an Gesamtblattfläche und den am Ende der Trockenzeit gemessenen Wassertransportgeschwindigkeiten: Beide Meßgrößen erreichten z. B. bei *Citrus* in 1250 m, bei *Coffea* in 1850 m NN ihre Maxima. Dies weist auf den bereits vielfach nachgewiesenen Einfluß des Wasserfaktors auf die Stoffproduktion hin (vgl. z. B. ETHERINGTON 1967; MÜLLER 1967; ORCHARD 1967). Für die hier beschriebenen Untersuchungen ist jedoch im einzelnen noch ungeklärt, auf welche Weise sich der Wasserhaushalt auf den Blattflächenzuwachs auswirkte und in welchem Maße außerdem noch weitere Faktoren (z. B. Nährstoffangebot) von Bedeutung waren. Bisher konnte lediglich der jeweilige Öffnungszustand der Stomata näher analysiert werden. Dabei zeigte sich, daß die Spaltöffnungen bei *Coffea arabica* in 23 und 560 m NN tagsüber fast stets geschlossen waren. Bei *Citrus aurantium sinensis* waren sie jedoch entweder ständig offen, oder sie öffneten sich — bei ungünstigen Bedingungen — zumindest vorübergehend in bestimmten Zeitabständen, wodurch ein besserer Gasaustausch ermöglicht wurde. In 1250 m NN waren die Stomata bei *Citrus* fast ständig weit geöffnet und auch bei *Coffea* nur an besonders heißen Tagen um die Mittagszeit vorübergehend geschlossen. Sie waren in 1850 m NN jedoch bei *Coffea* weiter geöffnet, was folgendermaßen erklärt wird: Einerseits lösten die dort herrschenden, niedrigeren Temperaturen auch bei dieser Pflanzenart keine Schließreaktion der Stomata mehr aus, andererseits waren dort die Lichtverhältnisse meist wesentlich ungünstiger als an den anderen Standorten. Dies wiederum verursachte bei *Citrus* viel häufiger eine Verkleinerung der Öffnungsweite der Stomata als bei *Coffea*.

Der Vergleich dieser Beobachtungen mit den in Abb. 3 dargestellten Resultaten zeigt, daß beide Pflanzenarten dort den größten Zuwachs an Blattfläche erreichten, wo ihre Stomata im Durchschnitt am weitesten geöffnet waren.

### 3. Der Tagesgang des Wasseraufstiegs im Sproß

Die zur Bestimmung des Wasseraufstiegs im Stamm verwendete thermoelektrische Methode erlaubt bekanntlich beliebig viele aufeinanderfolgende Messungen an derselben Pflanze. Der Mindestabstand zwischen den Einzelbestimmungen beträgt 10—15 Minuten. Innerhalb dieser Zeit

C: 18.3.67 in 560 m NN

B: 22.11.67 in 1250 m NN

A: 18.10.67 in 560 m NN

v (cm/h)

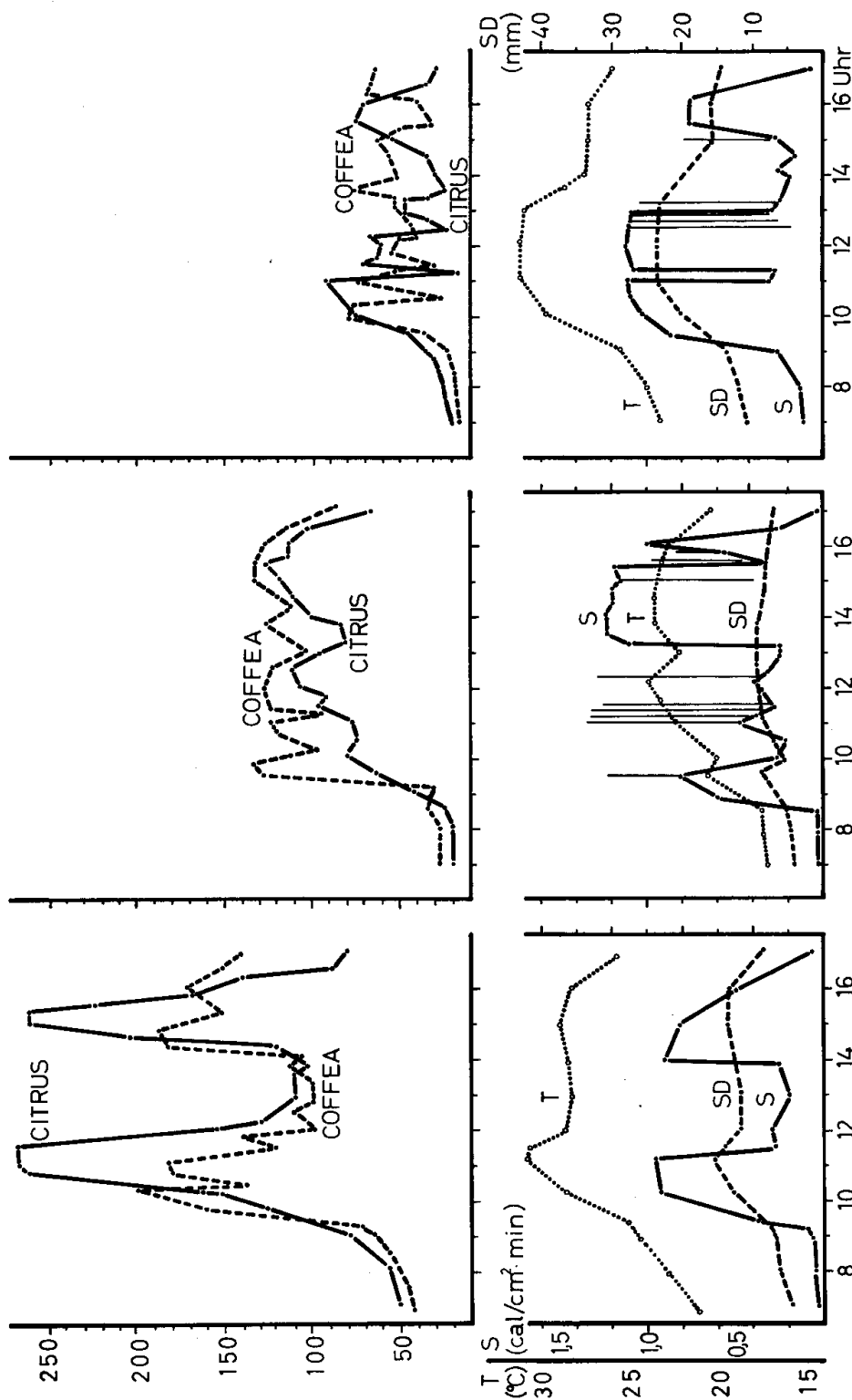


Abb. 4. Oben: Tagesgänge der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Stamm von *Coffea* (unterbrochene Linie) und *Citrus* (durchgehende Linie). Unten: Verlauf von Temperatur (T in °C), Strahlung (S in cal/cm²·min) und Sättigungsdefizit der Luft (SD in mm) an den betreffenden Messtagen.

gleicht sich nämlich das Temperaturgefälle zwischen den beiden Thermoelementen der Meßstrecke wieder aus. Mit dieser thermoelektrischen Methode läßt sich auch der Verlauf der Geschwindigkeit des Wassertransports während des ganzen Tages bestimmen. Solche Reihemessungen wurden in ca. 14tägigem Zyklus an allen vier Standorten durchgeführt.

### 3.1. Messungen an Tagen mit wechselnder Bewölkung

Tage mit ständig geschlossener Wolkendecke waren im Untersuchungsgebiet auch in größerer Höhe über dem Meeresspiegel relativ selten. Häufig schwankten dagegen Bewölkungsgrad und -dichte im Verlauf eines Tages sehr stark. Solche Tage wurden — mit Ausnahme der Zeit von Ende Dezember bis Mitte Januar — während des gesamten Untersuchungszeitraums in allen Höhenlagen beobachtet. Bei einer solchen Wetterlage schwankte erwartungsgemäß auch die Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Sproß relativ stark. Die vergleichende Analyse dieser Schwankungen ergab deutliche Unterschiede zwischen den beiden untersuchten Pflanzenarten. Dies zeigte sich z. B., wenn die Strahlungsintensität in den Morgenstunden sprunghaft von weniger als 0,1 auf ca. 0,8 bis 1,3 cal/cm<sup>2</sup> × min. anstieg. Zwar setzte daraufhin bei beiden Pflanzenarten eine Beschleunigung des Wasseraufstiegs ein, doch verlief diese bei *Coffea* spontaner als bei *Citrus* (Abb. 4 A u. B). blieb die Sonneneinstrahlung dann 1—2 Stunden lang unvermindert intensiv, so löste dies in der heißen Klimazone (23 und 560 m NN) bei *Coffea* wieder einen — vorübergehenden oder anhaltenden — Rückgang der Werte aus, der bei *Citrus* ausblieb. An diesen Standorten war der Wasseraufstieg deshalb am Ende längerer Aufheiterungsperioden bei den Apfelsinenpflanzen bedeutend höher als bei den Kaffeesträuchern (Abb. 4 C: 12.10 Uhr). Folgt dann noch weitere Schwankungen der Sonneneinstrahlung, so wurde bei *Citrus*, wie erwartet, eine positive, bei *Coffea* dagegen eine negative Korrelation zwischen der Strahlungsintensität und der Geschwindigkeit des Wassertransports im Sproß beobachtet. Entsprechende Befunde ergaben sich auch im Beschattungsexperiment (Abb. 5 A).

Führte man die gleichen Versuche jedoch in 1850 m NN durch, so konnte bei *Coffea* und *Citrus* ein gleichsinniges Verhalten beobachtet werden, d. h. eine Verminderung bzw. Erhöhung der auf die Pflanze auftreffenden Strahlungsenergie verursachte eine Drosselung bzw. Beschleunigung des Wassertransports im Sproß (Abb. 5 B).

Bei den Kaffeepflanzen löste künstliche Beschattung also in 1850 m einen Anstieg, in 23 m NN dagegen (unter bestimmten Bedingungen) einen Rückgang der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs aus. Der Strahlungsfaktor kann im ökologischen Experiment also nicht isoliert betrachtet werden, seine Wirkung auf die Pflanze ist vielmehr von wei-

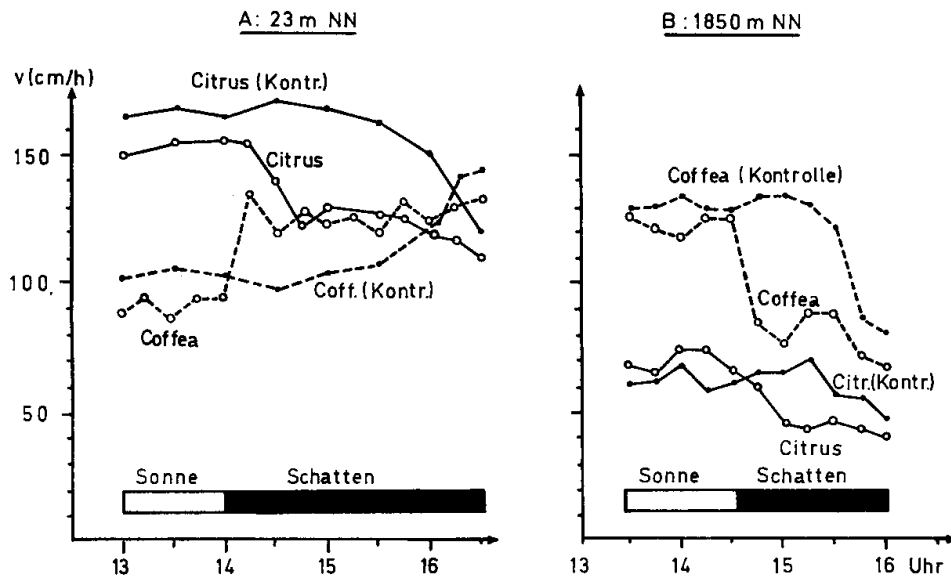


Abb. 5. Verlauf der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Stamm bewässerter *Coffea*- und *Citrus*-Pflanzen bei künstlicher Beschattung auf ca.  $\frac{1}{7}$  der vollen Sonnenstrahlung. Die Kontrollpflanzen wurden nicht beschattet.

teren Umweltfaktoren abhängig. Die genauere Analyse der Wirkungsweise dieses Faktorenkomplexes bereitet noch Schwierigkeiten, möglicherweise kommt in diesem Fall der Blattemperatur entscheidende Bedeutung zu (vgl. NUNES, BIERHUIZEN & PLOEGMAN 1968).

### 3.2. Messungen an sonnigen Tagen

Nicht an allen Meßtagen schwankten im Untersuchungsgebiet Bewölkungsgrad und -dichte in der oben beschriebenen Weise. Häufig blieb der Himmel während des ganzen Tages wolkenlos. Solche Tage wurden in der heißen Klimazone in allen Abschnitten des Untersuchungszeitraumes beobachtet, in 1250 und 1850 m NN nur von Anfang Dezember bis Mitte Januar. An diesen sonnigen Tagen konnten insgesamt drei Haupttypen von Tagesgängen gemessen werden: solche mit ausgeprägtem Mittagsmaximum, solche mit echten Mittagsdepressionen und Tagesgänge mit autonomen, sich im Verlauf eines Tages mehrfach wiederholenden Einschränkungen des Wasseraufstiegs im Stamm.

#### 3.2.1. Tagesgänge mit ausgeprägtem Mittagsmaximum

Tagesgänge, bei denen sich der Wassertransport im Sproß nach einer starken Beschleunigung am Morgen auch in den Mittagsstunden kaum verminderte, wurden bei *Citrus aurantium sinensis* in der heißen Klimazone nur zu Beginn der Untersuchungsperiode beobachtet (Abb. 6 A). In größerer Höhe über dem Meeresspiegel ergab sich ein derartiger Ge-

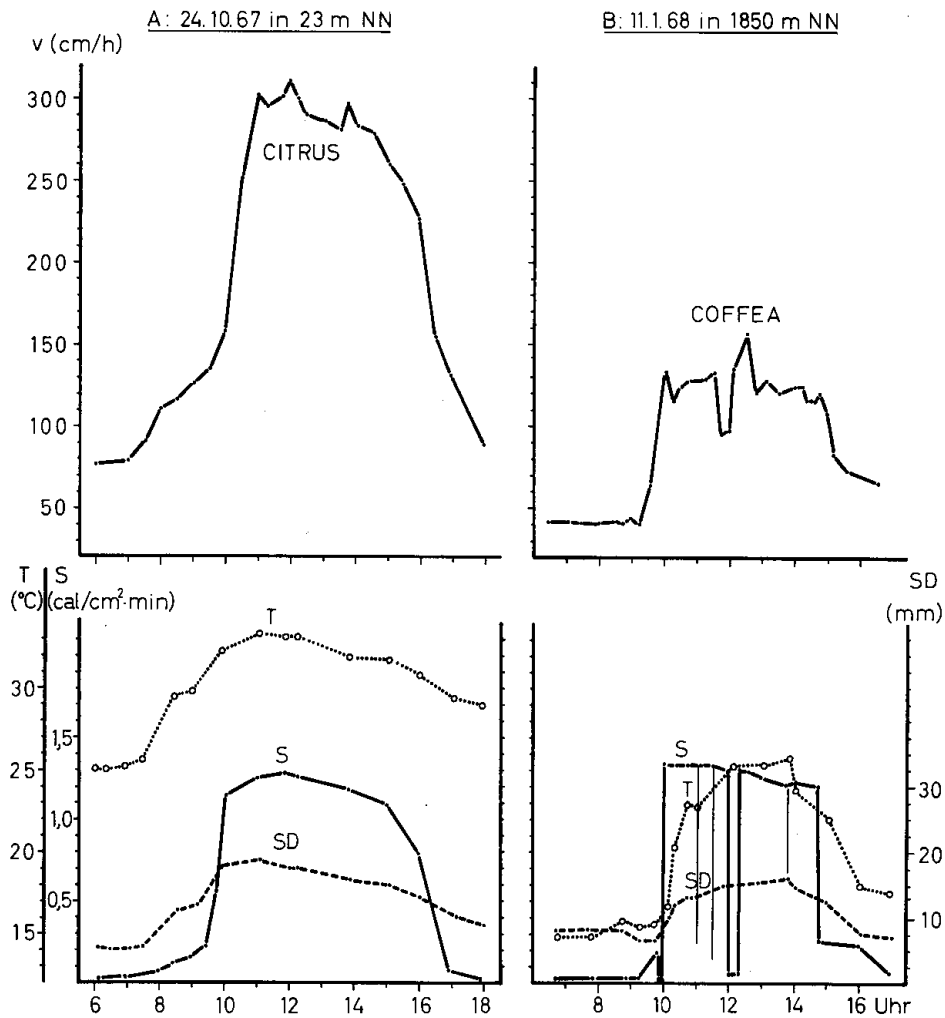


Abb. 6. Oben: Tagesgänge der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Stamm von *Coffea* bzw. *Citrus*. Unten: Verlauf von Temperatur ( $T$  in °C), Strahlung ( $S$  in cal/cm<sup>2</sup>·min) und Sättigungsdefizit der Luft ( $SD$  in mm) an den betreffenden Meßtagen.

schwindigkeitsverlauf dagegen an allen sonnigen Tagen, also vorwiegend in der Trockenzeit.

Bei *Coffea arabica* konnten Tagesgänge mit einem ausgeprägten Maximum des Wasseraufstiegs um die Mittagszeit nur in 1850 m NN registriert werden. Meist war dort der Himmel auch an sonnigen Tagen nicht völlig wolkenlos, so daß die Sonne immer wieder für kurze Zeit verdeckt wurde (Abb. 6B: 11.00, 11.30, 12.00 und 13.50 Uhr). Auf die Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs wirkte sich diese Verminderung der Strahlungsintensität jedoch nur dann aus, wenn sie längere Zeit anhält (Abb. 8 B: 12.00—12.20 Uhr).

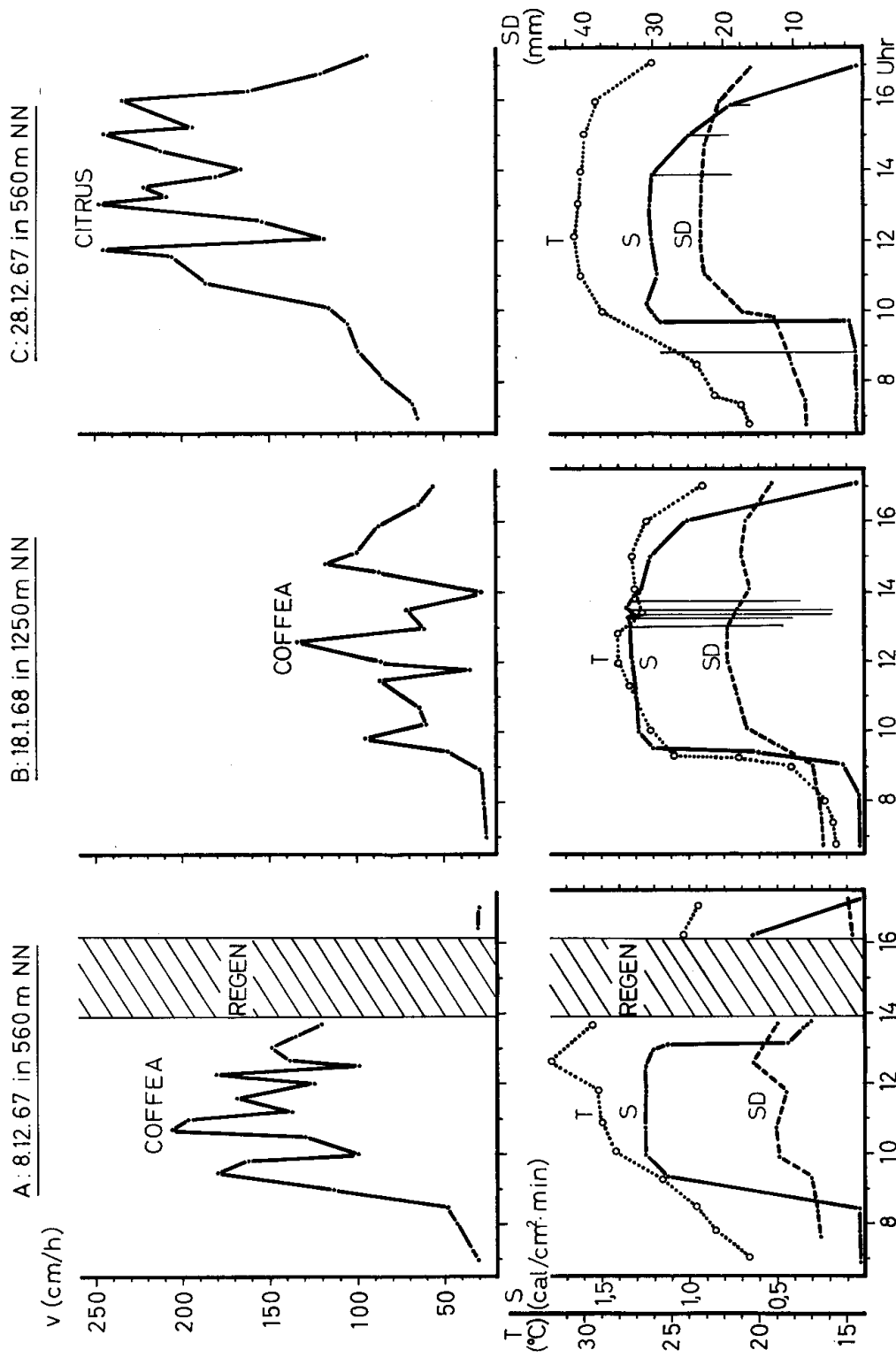


Abb. 7. Oben: Tagesgänge der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Stamm von *Coffea* bzw. *Citrus*. Unten: Verlauf der Temperatur ( $T$  in °C), Strahlung ( $S$  in cal/cm<sup>2</sup>·min) und Sättigungsdefizit der Luft ( $SD$  in mm) an den betreffenden Meßtagen.

### 3.2.2. Autonome Schwankungen der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs

Wie bereits in Abschnitt 3.1 beschrieben wurde, konnten an Tagen mit wechselnder Strahlungsintensität erwartungsgemäß auch starke Schwankungen der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs festgestellt werden (vgl. z. B. BLOODWORTH, PAGE & COWLEY 1956). Vorübergehende Drosselungen des Transpirationsstromes wurden aber auch an Tagen mit völlig wolkenlosem Himmel beobachtet. In den meisten Fällen bestand dann auch keine unmittelbare Beziehung zu den gleichzeitig gemessenen Umweltfaktoren, d. h. diese änderten sich nicht im gleichen Rhythmus. Solche in unregelmäßigen Abständen wiederkehrenden Einschränkungen der Geschwindigkeit des Wassertransports sollen *autonome Schwankungen* genannt werden. Sie traten bei *Coffea arabica* in 23 m überhaupt nicht, in 560 m NN erstmals während der Regenzeit und in größerer Höhe über dem Meeresspiegel erst in der Trockenzeit auf (Abb. 7 A und B). Je größer der Abstand des betreffenden Standorts vom Meeresniveau war, desto später setzten die autonomen Schwankungen also im Verlauf der Untersuchungsperiode ein. In 23 m NN war allerdings bereits in der Regenzeit das im folgenden Abschnitt (3.2.3) beschriebene Stadium erreicht.

Auch bei *Citrus aurantium sinensis* konnten ähnliche Beobachtungen gemacht werden. Nur begannen die vorübergehenden Einschränkungen des Wasseraufstiegs bei dieser Pflanzenart wesentlich später. Sie wurden in Meeresnähe erstmals Mitte Dezember festgestellt, in 560 m NN etwas später (Abb. 7 C). In 1250 und 1850 m NN traten bei *Citrus* keine autonomen Schwankungen des Wasseraufstiegs mehr auf, weil das Wetter dort bereits wieder wechselhaft wurde, ehe dieses Stadium erreicht worden war.

Erwähnenswert erscheint außerdem, daß bei beiden Pflanzenarten gleichzeitig mit den autonomen Schwankungen des Wasseraufstiegs im Sproß synchron verlaufende Veränderungen der Stomataweite einsetzten.

### 3.2.3. Mittagsdepressionen der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs

Echte Mittagsdepressionen mit einem steilen Anstieg der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes am Vormittag, einem unmittelbar darauf folgenden Rückgang und einem erst am späten Nachmittag beginnenden Wiederanstieg konnten bei *Citrus* im gesamten Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden. Auch bei *Coffea* wurden ausgeprägte Mittagsdepressionen nur in der heißen Klimazone registriert, und zwar in 23 m bereits in der Regenzeit, in 560 m NN erst ab Mitte Dezember. Sie traten am letztgenannten Standort nicht plötzlich auf, sondern entwickelten sich allmählich aus den oben beschriebenen autonomen Schwankungen. Dabei wurden die den starken, vorübergehenden Einschränkungen folgenden Wieder-Beschleunigungen zunächst immer stärker unterdrückt (Abb. 8 A) und unterblieben schließlich fast ganz (Abb. 8 B).

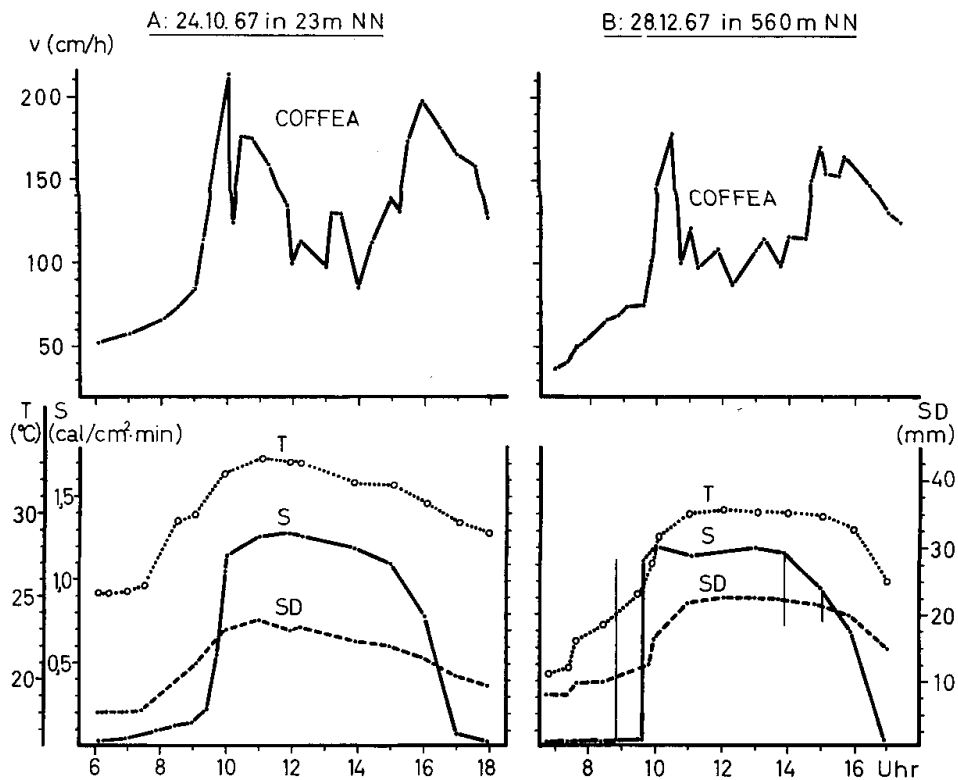


Abb. 8. Oben: Tagesgänge der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs im Stamm von *Coffea*. Unten: Verlauf von Temperatur ( $T$  in  $^{\circ}\text{C}$ ), Strahlung ( $S$  in  $\text{cal}/\text{cm}^2 \cdot \text{min}$ ) und Sättigungsdefizit der Luft ( $\text{SD}$  in mm) an den betreffenden Meßtagen.

Ein Vergleich zwischen den beiden untersuchten Pflanzenarten zeigt, daß bei *Coffea* bereits Mittagsdepressionen auftraten, wenn bei den Apfelsinenbäumchen des gleichen Standorts noch nicht einmal stärkere Schwankungen feststellbar waren (z. B. Abb. 6 A und 8 A).

Abschließend kann gesagt werden, daß bei den im 3—4tägigen Rhythmus bewässerten Pflanzen im Verlauf der Untersuchungsperiode zunächst schwache, dann aber stärkere autonome Schwankungen (vorübergehende Einschränkung bis zu 50%) des Wasseraufstiegs beobachtet wurden. Diese gingen bei *Coffea arabica* später in Mittagsdepressionen über. Die Schwankungen traten um so eher auf, je heißer das Klima an dem betreffenden Standort im Durchschnitt war.

Die beschriebenen Veränderungen im Tagesgang der Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs stimmen mit denjenigen Befunden überein, die sich bei Bewässerungsexperimenten mit anschließender Bodenaustrocknung ergeben hatten (MICHLER & HERRMANN 1968). Sie wurden in beiden Fällen von gleichsinnigen Änderungen der Spaltöffnungsweite be-



gleitet. Es wird deshalb vermutet, daß sie durch einen Anstieg des Wasserdefizits im Blatt ausgelöst wurden. Wodurch dieser jedoch bei den ständig bewässerten Pflanzen verursacht wurde, ist noch ungeklärt.

### Schrifttum

- ALVIM, P. DE T. & HAVIS, J. R.: An improved infiltration series for studying stomatal opening as illustrated with coffee. — *Plant Physiol.*, **29**, 97—98, Kutztown (Penns.) 1954.
- BLOODWORTH, M. E.; PAGE, J. B. & COWLEY, W. R.: Some applications of the thermoelectric method for measuring water flow rates in plants. — *Agron. J.*, **48**, 222—228, Madison 1956.
- ETHERINGTON, J. R.: Soil water and the growth of grasses. II. Effects of soil water potential on growth and photosynthesis of *Alopecurus pratensis*. — *J. Ecol.*, **55**, 373—380, Oxford 1967.
- HERRMANN, R.: Zur regionalhydrologischen Analyse und Gliederung der nord-westlichen Sierra Nevada de Santa Marta/Kolumbien. — *Habil.-Schr., Mathem.-Naturwiss. Fak. Univ. Gießen* 1969.
- HUBER, B.: Beobachtung und Messung pflanzlicher Saftströme. — *Ber. dt. bot. Ges.*, **50**, 89—109, Berlin 1932.
- HUBER, B. & SCHMIDT, E.: Eine Kompensationsmethode zur thermoelektrischen Messung langsamer Saftströme. — *Ber. dt. bot. Ges.*, **55**, 514—529, Berlin 1937.
- MÜLLER, L. E.: Der Wasserhaushalt als begrenzender Faktor beim Anbau tropischer Nutzpflanzen. — *Ber. dt. bot. Ges.*, **80**, 53—60, Berlin 1967.
- MICHLER, R. & HERRMANN, R.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Wasserspannung im Boden und der Geschwindigkeit des Wassertransports im Stamm von *Citrus aurantium sinensis* ENGLER unter Bedingungen eines trockenen Tropenklimas. — *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, **2**, 19—27, Santa Marta 1968.
- NUNES, M. A.; BIERHUIZEN, J. F. & PLOEGMAN, C.: Studies on productivity of coffee. I. Effect of light, temperature and CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis of *Coffea arabica*. — *Acta bot. nederl.*, **17**, 93—102, Amsterdam 1968.
- ORCHARD, B.: Water deficit and the growth of crop seedlings. I. The effect of rate of change of soil water content on kale seedlings. — *J. exp. Bot.*, **18**, 308—320, Oxford 1967.
- WENZL, H.: Die Bestimmung des Spaltöffnungszustandes nach dem Abdruckverfahren. — *Jb. wiss. Bot.*, **88**, 89—122, Leipzig 1939.

Anschrift des Autors:

Dr. R. MICHLER, Abt. für Ökophysiologie und Vegetationskunde der Universität Hohenheim, 7000 Stuttgart-Hohenheim, Kirchnerstr. 5.