Physiologie und Biochemie der Tabakpflanze

2. Physiologische Störungen: Mineralstoffe *

von

Paul E. Barney, Jr., und Lowell P. Bush

Department of Agronomy, College of Agriculture, University of Kentucky, Lexington, Ky., U.S.A.

und

T. C. Tso

Beltsville Agricultural Research Center, Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, Beltsville, Maryland, U.S.A.

ZUSAMMENFASSUNG

Qualitativ hochwertiger Blattabak entsteht, wenn die Mineralstoffversorgung während des Wachstums der Pflanze ausgeglichen ist. Wenngleich die "Strukturnährstoffe" (Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff) beim getrockneten Blattgut ungefähr 90 % des Trockengewichtes ausmachen, spielen sie in wirtschaftlicher Hinsicht beim Tabakanbau doch keine große Rolle. Die Makronährstoffe (Stickstoff, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Schwefel) und die Mikronährstoffe (Bor, Chlor, Kupfer, Eisen, Mangan, Molybdan und Zink) sind wirtschaftlich insofern von großer Bedeutung, als sie für die Erzeugung hochwertigen Blattabaks im Boden in ausreichender Menge verfügbar sein müssen. Stickstoff, Phosphor, Kalium und Magnesium sind in der Pflanze mobil; ein Mangel an diesen Mineralstoffen macht sich zunächst in den unteren und später in den oberen Blättern der Pflanze bemerkbar. Die Symptome einer Unterversorgung an den nur langsam verlagerbaren Nährstoffen Calcium, Bor, Mangan, Schwefel und Eisen sind zuerst an den oberen Blättern oder der Sproßknospe zu beobachten. Stickstoff hat von allen Nährstoffen den stärksten Einfluß auf das Sproß- und Wurzelgewicht. In dem Maße wie die

Menge des im Boden verfügbaren Stickstoffs ansteigt, nimmt der Gehalt des Blattes an Nicotin zu und der an reduzierenden Zuckern ab, wodurch sich das Zucker/ Nicotin-Verhältnis drastisch verringert. In der Pflanze besteht ein positives Verhältnis zwischen der Menge an reduziertem Stickstoff und jener an reduziertem Schwefel, und diese Relation ist insofern von Bedeutung, als diese beiden Verbindungen hauptsächlich für die Proteinsynthese benötigt werden. Die Gesamtaufnahme an Kalium ist höher als die an anderen Mineralsalzen. Ein Mangel an Calcium und Bor bringt es, da diese Substanzen innerhalb der Pflanze immobil sind, mit sich, daß die Pflanzen auf physiologischem Wege geköpft werden, wodurch sich der Nicotingehalt der Blätter erhöht. Auch im Übermaß verfügbare Nährsalze können zu Störungen führen. Durch übermäßig viel Stickstoff erhöht sich zwar die Ertragsleistung, die Blattqualität ist allerdings vermindert, Blühinduktion und Blattreife sind verzögert, und außerdem treten vermehrt Krankheiten auf. Wenn der Boden übermäßig mit Kalk versetzt wird, verändert sich der pH-Wert des Bodens zum basischen Bereich hin, was dazu führt, daß vermehrt Krankheiten auftreten und daß Phosphor, Eisen, Mangan und Zink nur in begrenztem Maße aufgenommen werden können. Im Übermaß verfügbares Chlor verstärkt die hygroskopischen Eigenschaften des Blattes, wodurch sich die Brenngeschwindigkeit verringert. Die Applikation von Magnesiumoxid kann zur Folge haben, daß von der Pflanze weniger Kalium aufgenommen wird und dadurch die Brenngeschwindigkeit ebenfalls vermindert wird.

^{*} Vorabdruck des Aufsatzes "Physiology and biochemistry of tobacco plants, 2nd Physiological disorder: mineral nutrients", der demnächst im Rahmen des Handbuches "Handbook of tobacco — From the plant to the finished product" in englischer Sprache veröffentlicht werden wird [siehe Beitr. Tabakforsch. Int. 13 (1986) 101].

Übersetzung in die deutsche Sprache: Ingeborg v. Trotha.

SUMMARY

Quality tobacco leaf comes from plants grown with balanced mineral nutrition. The "structural nutrients" (carbon, hydrogen and oxygen) are approximately 90% of the dry weight of cured leaf but are of little economic concern. The macronutrients (nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, magnesium and sulfur) and the micronutrients (boron, chlorine, copper, iron, manganese, molybdenum and zinc) are of great economic concern and adequate amounts in the soil are essential for production of quality tobacco leaf. Nitrogen, phosphorus, potassium and magnesium are mobile within the plant and deficiency symptoms are observed first in the lower leaves and later in the upper leaves. Deficiency symptoms of the immobile nutrients calcium, boron, manganese, sulfur and iron are observed first on the upper leaves or terminal bud. Of all the mineral nutrients nitrogen has the greatest effect on shoot and root weight. As available nitrogen increases leaf nicotine increases and reducing sugars decrease; thus the sugar:nicotine ratio decreases dramatically. There is a positive relationship between amount of reduced nitrogen and reduced sulfur in the plant and this interaction is important as most of the reduced nitrogen and sulfur are utilized in protein synthesis. Total uptake of potassium is greater than for any other mineral. Because of the immobility of calcium and boron, deficiency of these nutrients results in physiological decapitation (topping) and consequently increased nicotine content of leaves. Excessive amounts of nutrients can also produce some problems. Excessive nitrogen increases yield but it also increases the incidence of disease, delays flowering and leaf ripening, and lowers leaf quality. Excessive addition of lime causes a basic soil pH which increases disease incidence and limits availability of phosphorus, iron, manganese and zinc. Excessive chlorine increases the hygroscopic property of the leaf and reduces burn rate. Soil applied magnesium oxide may reduce potassium absorption and therefore reduce burn rate.

RESUME

On obtient des feuilles de tabac de haute qualité lorsque l'alimentation en substances minérales est équilibrée pendant la croissance de la plante. Même si dans les feuilles séchées, les éléments nutritifs «structurels» (carbone, hydrogène et oxygène) représentent 90 % environ du poids de la matière sèche, ils ne jouent pourtant pas de rôle significatif au point de vue économique dans la culture du tabac. Les macronutriments (azote, phosphore, potassium, calcium, magnésium et soufre) et les micronutriments (bore, chlore, cuivre, fer, manganèse, molybdène et zinc) revêtent par contre une grande importance dans la mesure où ils doivent être disponibles en quantité suffisante dans le sol pour la production de tabac de haute qualité. L'azote, le phos-

phore, le potassium et le magnésium sont mobiles dans la plante; c'est d'abord dans les feuilles inférieures puis, plus tard seulement, dans les feuilles hautes de la plante que l'on remarque qu'il y a carence en ces substances minérales. Les symptômes d'une insuffisance d'éléments nutritifs pratiquement immobiles comme le calcium, le bore, le manganèse, le soufre et le fer se manifestent tout d'abord sur les feuilles hautes ou le bourgeon terminal. Parmi tous les éléments nutritifs, c'est l'azote qui a la plus forte incidence sur le poids des pousses et des racines. Lorsque la quantité d'azote disponible dans le sol augmente, la teneur de la feuille en nicotine s'accroît et la teneur en sucres réduits diminue, ce dont il résulte une diminution considérable de la proportion sucre/nicotine. Dans la plante, il existe un rapport positif entre les quantités d'azote réduit et de soufre réduit, et cette interaction est importante en ce que ces deux composés sont utilisés en grande partie pour la synthèse des protéines. L'absorption totale de potassium est plus forte que celle des autres sels minéraux. Etant donné que le calcium et le bore sont immobiles dans la plante, une carence en ces éléments entraîne une « décapitation » physiologique et, par conséquent, une augmentation de la teneur des feuilles en nicotine. Un excès de sels minéraux peut également perturber le développement de la plante. Un excès d'azote, par exemple, permet certes d'obtenir un rendement plus élevé mais il a une influence négative sur la qualité de la feuille, retarde la floraison et la maturité de la feuille et accroît les risques de maladie. Si on ajoute une quantité de calcaire excessive, le pH du sol devient plus basique ce qui provoque des maladies plus fréquentes et, d'autre part, limite les possibilités d'absorption du phosphore, du fer, du manganèse et du zinc. S'il y a trop de chlore, les propriétés hygroscopiques de la feuille sont renforcées, et la vitesse de combustion diminue. L'application d'oxyde de magnésium peut avoir pour conséquence que la plante absorbe moins de potassium ce qui se traduit également par une diminution de la vitesse de combustion.

Die Mineralstoffernährung ist mit am wichtigsten für die Erzeugung eines qualitativ hochwertigen Tabakblattes. Ernährungsstörungen äußern sich beim Tabak als physiologische und biochemische Phänomene, die durch einen Mangel oder einen Überfluß an Nährsalzen, durch den pH-Wert des Bodens oder unter besonderen Umweltbedingungen durch Wechselwirkungen zwischen bestimmten Elementen verursacht werden. Solche Störungen machen sich im allgemeinen durch sichtbare Symptome bemerkbar, welche ein Ungleichgewicht im Stoffwechselsystem der Pflanze widerspiegeln. Diese primären Störungen schaffen oft die Voraussetzungen für Infektionskrankheiten, welche wiederum sekundäre Schäden auslösen.

Tabak ist eine der Kulturpflanzen, die in großem Umfang für Untersuchungen der Pflanzenernährung herangezogen wurde. Er kann nur bei angemessener, zeitlich abgestimmter Nährstoffversorgung unter günstigen Umweltbedingungen zu optimalem Wachstum gelangen. Da die Pflanze überwiegend für eine Verbrennung verwendet wird, sind die Zusammenhänge der Tabakernährung komplex. Die erwünschte Qualität oder "Gebrauchseignung" ist daher von einer fein abgestimmten Kombination chemischer und physikalischer Eigenschaften abhängig. In sichtbaren physikalischen und chemischen Merkmalen kommt die Ausgewogenheit dieser wichtigen Eigenschaften zum Ausdruck. All diese Qualitätskriterien sind direkt oder indirekt von der Ernährung abhängig (Tso, 1972).

Die Nährstoffelemente werden willkürlich in "Strukturnährstoffe" und in Makro- oder Hauptnährstoffe und Mikro- oder Nebennährstoffe eingeteilt. Die Strukturnährstoffe sind Kohlenstoff (C), Wasserstoff (H) und Sauerstoff (O). Diese stellen das Baumaterial der Tabakpflanze dar und machen ungefähr 90 % des getrockneten Tabakblattes aus. Die Strukturnährstoffe spielen wirtschaftlich nur eine unwesentliche Rolle, da sie ausreichend über Luft und Wasser verfügbar sind. Die Makro- und Mikronährstoffe werden allgemein als mineralische Nährstoffe bezeichnet. Zwischen Makround Mikronährstoffen wird in Anbetracht der Substanzmengen unterschieden, die relativ in der Pflanze zu finden sind, und nicht wegen der funktionellen Bedeutung dieser Stoffe. Auf jeden Fall sind diese Mineralstoffe für das Wachstum und die Entwicklung der Pflanze unentbehrlich (Tso, 1972; Elliot, 1974). Wenn sich in der Tabakpflanze auch die meisten der natürlich vorkommenden Elemente nachweisen lassen, werden (neben C, H und O) doch nur die folgenden als für das Wachstum wesentlich angesehen:

Makronährstoffe: Stickstoff (N), Phosphor (P), Kalium (K), Calcium (Ca), Magnesium (Mg) und Schwefel (S).

Mikronährstoffe: Bor (B), Chlor (Cl), Kupfer (Cu), Eisen (Fe), Mangan (Mn), Molybdan (Mo) und Zink (Zn).

Die meisten anderen Elemente kommen in sehr gerin-

gen Mengen im Boden und in Düngemitteln vor, und es ist nur schwer auszumachen, ob sie eine entscheidende Bedeutung haben. Einige allerdings haben selbst in niedrigen Konzentrationen Einfluß auf die Qualität und den Nicotingehalt des Tabaks.

Es gibt Tausende von wissenschaftlichen Publikationen über die Ernährung der Tabakpflanze. Die verschiedenen Tabaktypen wurden unter sehr unterschiedlichen Kulturbedingungen, in verschiedenartigen Böden und Klimata und anderen sich voneinander unterscheidenden Umgebungsverhältnissen kultiviert, so daß die Autoren aus ihren jeweiligen Beobachtungen divergierende Schlußfolgerungen zogen. Es ist unmöglich, alle diese Befunde zu prüfen und in einer Übersicht darzustellen; auch ist es nicht sinnvoll, jede Abweichung als "Störung" anzusehen.

In diesem Beitrag sind Ergebnisse kontrollierter Studien oder wissenschaftlich gut angelegter Untersuchungen zur Tabakernährung zusammengestellt. Die verschiedenen Funktionen der Mineralstoffe, die Faktoren, welche Störungen im Pflanzenwachstum herbeiführen, und die Krankheitssymptome, welche durch Mineralsalzmangel, Mineralsalzüberfluß oder unausgeglichene Wechselwirkungen im Nährstoffhaushalt ausgelöst werden, werden in allgemeiner Form behandelt. In welcher Form und welchen Mengen die Nährstoffe beim Tabakanbau verwendet werden, soll hier nicht erörtert werden.

A. BEDEUTUNG DER NÄHRSTOFFE

Stickstoff

Stickstoff hat großen Einfluß auf das Wachstum und die Entwicklung der Tabakpflanze. Er ist Bestandteil vieler organischer Verbindungen und aller Proteine. Chlorophyll, das bei der Photosynthese eine entscheidende Rolle spielt, enthält vier Stickstoffatome je Molekül. Zwei Stickstoffatome befinden sich in jedem Nicotinmolekül, und im allgemeinen steigt die Nicotinmenge mit zunehmendem Stickstoffgehalt des Bodens an. Die Geschwindigkeit des Reifungsprozesses und das Blattwachstum nach dem Köpfen werden in hohem Maße durch die Stickstoffverhältnisse in Pflanze und Boden bestimmt. In dem Maße, wie der im Boden verfügbare Stickstoff zunimmt, wird zum einen das Blattwachstum gefördert und die Reifung verzögert, und zum anderen ist unter diesen Umständen im allgemeinen eine Zunahme aller stickstoffhaltigen Fraktionen in der Pflanze sowie ein Ansteigen des Gesamtstickstoffgehaltes der Pflanze zu verzeichnen. Der Stickstoffgehalt der Tabakpflanze beeinflußt auch das Zucker/Nicotin-Verhältnis, das hinsichtlich der Qualität heller Tabake eine wichtige Rolle spielt. Mit zunehmendem Stickstoffgehalt des Bodens steigt der Gesamtstickstoffgehalt der Pflanze an und nimmt der Gehalt an reduzierenden Zuckern ab (Elliot, 1974).

Phosphor

Bei der Synthese von Kohlenhydraten, Lipiden und Proteinen spielt Phosphor in biochemischen Reaktionen eine Rolle und ist daher für das Wachstum und die Entwicklung der Pflanze von großer Bedeutung. Er ist auch Bestandteil der Nucleinsäuren, den Trägern der genetischen Information. Phosphor ist im Adenosintriphosphat enthalten, das die bei der Umwandlung der Lichtenergie entstehende chemische Energie speichert und außerdem bei der Energieübertragung in der Pflanze von entscheidender Bedeutung ist.

Kalium

Obschon in der Pflanze keine kaliumhaltigen Verbindungen nachzuweisen sind, ist Kalium das Mineralsalz, das im Vergleich zu den anderen Nährsalzen von der Pflanze insgesamt in der höchsten Menge aufgenommen wird. Es fungiert als Aktivator für viele pflanzliche Enzyme und ist für Wachstum und Entwicklung unentbehrlich (EVANS und SORGER, 1966).

Calcium

Wenn auch noch nicht geklärt ist, welche Aufgabe Calcium im Pflanzenstoffwechsel hat, braucht die Pflanze dieses Element für die Teilung und die Streckung der Zelle und zur Stabilisierung der Membranstruktur. Calcium wird in viel geringerem Ausmaß von älteren zu jüngeren Teilen der Pflanze verlagert als Stickstoff, Phosphor oder Kalium. Calciummangel macht sich daher zuerst in den jüngeren Pflanzenteilen bemerkbar.

Magnesium

Magnesium ist Bestandteil des Chlorophyllmoleküls und daher an der Photosynthese beteiligt. Es fungiert auch als Aktivator für viele Enzyme, so daß es bei vielen biochemischen Reaktionen in der Pflanze von großer Bedeutung ist. Im Gegensatz zu Calcium ist die Mobilität des Magnesium innerhalb des Pflanzenorganismus sehr groß, so daß sich Magnesiummangel zuerst in den älteren Teilen der Pflanze zeigt.

Schwefel

Schwefel ist für viele Stoffwechselprozesse in der Pflanze erforderlich. Er ist Bestandteil der Proteine, da er in den Aminosäuren Cystein und Methionin enthalten ist. Schwefel hat auch eine wichtige Funktion bei der Aktivierung vieler Enzyme und ist in den Chloroplastenmembranen zu finden. Der Gehalt an reduziertem Schwefel in der Pflanze scheint den Beobachtungen nach jenen an reduziertem Stickstoff zu beeinflussen und umgekehrt, so daß die in der Pflanze enthaltenen Mengen dieser beiden Elemente einander entsprechen. Die Wechselwirkung zwischen diesen beiden Nährstof-

fen ist günstig, da der reduzierte Schwefel und der reduzierte Stickstoff überwiegend zur Synthese der Proteine verwendet werden, in welchen das Verhältnis von reduziertem Stickstoff zu reduziertem Schwefel konstant ist (Barney und Bush, 1985a und 1985b). Schwefel wird innerhalb des Pflanzenorganismus nicht verlagert, so daß Mangelerscheinungen zuerst in den jüngeren Pflanzenteilen auftreten.

Bor

Dem Bor werden im Stoffwechsel der Pflanze viele Funktionen zugeschrieben, wobei beim Tabak die wichtigste beim Zuckertransport liegen dürfte. Bormangel führt dadurch, daß der Zuckertransport zu den Wurzeln behindert ist, zur Anreicherung desselben in den Blättern (Tso, McMurtrey und Jeffrey, 1962). Bor scheint Beobachtungen nach in Pflanzen auch die Rate der Transpiration zu regulieren. Wie Bor in seinen verschiedenen Funktionen im einzelnen wirkt, ist noch nicht bekannt.

Chlor

Im Primärprozeß der Photosynthese ist Chlor unentbehrlich. Da die Pflanze nur eine geringe Menge an Chlor benötigt, wird es als Spurenelement betrachtet. Von der Pflanze werden dennoch große Mengen aufgenommen, wenn es im Boden oder in Düngemitteln verfügbar ist. Chlor kann sich auf die Qualität des Tabaks sowohl positiv als auch negativ auswirken, je nachdem wie hoch seine Konzentration in der Pflanze ist. Ist es in optimaler Menge vorhanden, ergibt sich glattes grünes Blattgut, das in getrocknetem Zustand verbesserte farbliche und hygroskopische Eigenschaften aufweist. Durch ein Übermaß an Chlor entstehen dicke, dunkelgrüne, brüchige Blätter, die nach dem "curing"-Prozeß unterschiedlich gefärbt und unangenehm in Geschmack und Aroma sind. Wenn zu viel Chlor vorhanden ist, wird auch die Brenngeschwindigkeit des Blattgutes ungünstig beeinflußt (MINER und SIMS, 1983).

Kupfer

Kupfer ist in der Pflanze Bestandteil mehrerer Enzyme wie Cytochrom-Oxidase und Polyphenol-Oxidase. Als Bestandteil des Plastocyanin, ein Elektronenüberträger bei den Lichtreaktionen, ist es von großer Bedeutung bei der Photosynthese.

Eisen

Eisen ist im Chlorophyllmolekül zwar nicht enthalten, ist aber dennoch für dessen Bildung und Erhaltung wichtig. Es ist Bestandteil mehrerer Enzyme und ist eines der am wenigsten mobilen Elemente in der Pflanze. Für wachsende Zellen ist Eisen aus älteren

Pflanzenteilen nicht verfügbar, so daß die Pflanze ständig Eisen durch die Wurzeln aufnehmen und über das Xylem transportieren muß.

Mangan

Die Hauptaufgabe des Mangan im Stoffwechsel der Pflanze ist die eines Enzymaktivators. Es ist wichtig für die Sauerstoffentwicklung bei der Photosynthese, bei der das Manganprotein Elektronen aufnimmt, wenn Wasser oxidiert wird. Bei unter Sonnenschutz gezogenem Zigarrentabak (Schattentabak) wird das Blattgut durch ein Übermaß an Mangan "schwarz".

Molybdän

Molybdän ist für die Nitratreduktion durch das Enzym Nitrat-Reduktase besonders wichtig. Obwohl die Pflanze vom Molybdän kleinere Mengen benötigt als von allen anderen Mikroelementen, sind im Tabakanbau, besonders in sauren sandigen Böden, Mangelerscheinungen zu beobachten.

Zink

Zink ist wichtiger Bestandteil in einer Reihe von Enzymen, welche für das Wachstum und die Entwicklung der Pflanzen von Bedeutung sind. Die Synthese des wichtigsten Phytohormons, der 3-Indolylessigsäure, wird u.a. durch diese Enzyme katalysiert. Die Keimung wird durch Zink stimuliert und wahrscheinlich auch die enzymatische Mobilisierung der Nahrungsreserven in den Samen.

B. DURCH DIE NÄHRSTOFFVERSORGUNG BEDINGTE STÖRUNGEN DES PFLANZENWACHSTUMS

Quantitatives Nährstoffangebot

Die Analyse des Pflanzenmaterials kann über die allgemeinen Bedürfnisse einer Pflanze Auskunft geben. Allerdings sind in dieser Hinsicht jeweils auch eine Reihe weiterer Faktoren wie die Nährstoffrückstände im Boden, die Umgebungsbedingungen, die Bewässerung, das Versickern der Substanzen mit dem Wasser, die Anbauverfahren, der Tabaktyp, die Tabaksorte und die Pflanzenpopulation zu berücksichtigen. Beispielsweise ist der Ernteertrag an Trockenmasse je Flächeneinheit bei Burley-Tabak insgesamt größer als bei hellen Tabaken und bei Orient-Tabaken sogar nochmals geringer, so daß Burley-Tabak stärker zu düngen ist als helle Tabake und letztere wiederum mehr als Orient-Tabak.

Form der Nährstoffe

Auch die Form der Düngemittel hat Einfluß darauf, daß die Pflanze normal wachsen und gedeihen kann. Übermäßiger Gebrauch leicht abbaubarer organischer Dünger führt im Saatbeet zu einer Störung, die als "yellow patch" bekannt ist; die Pflanzen verkümmern, sind mißgebildet, in hohem Maße chlorotisch oder sterben ab. Durch die Zersetzung organischer Dünger entsteht übermäßig viel Ammonium. Bei Sämlingen zu beobachtende dicke, fleischige Blätter mit deutlich aufgestülptem Blattrand lassen sich auf den Einfluß von Ammonium und in geringerem Ausmaß auf Harnstoff zurückführen (McCants und Woltz, 1967; McEvoy, 1960). Befindet sich auch Chlor im Boden, können diese Störungssymptome verstärkt auftreten. Dadurch daß Stickstoff in Form von Nitrat anstelle von Ammonium zugeführt wird, lassen sich diese Störungen vermeiden.

Temperatur und pH-Wert des Bodens

Durch eine Veränderung der Temperatur und des pH-Wertes des Bodens wird die Fähigkeit der Tabakpflanze, Nährstoffe aufzunehmen, stark beeinträchtigt. Die Phosphoraufnahme beispielsweise verringert sich, wenn die Temperatur von 35 °C auf 10 °C sinkt, und steigt an, wenn der pH-Wert des Bodens im Wurzelbereich von 4 auf 6 erhöht wird; sie nimmt weiter ab, wenn der pH-Wert dabei auf über 6 ansteigt, wobei bei pH 8 ein Minimum erreicht wird (McCants und Woltz, 1967; McEvoy, 1960).

Es besteht bekanntlich ein Zusammenhang zwischen Krankheiten der Tabakpflanze und dem Säuregehalt des Bodens. Die Tabakpflanze wächst am besten bei einem pH-Wert zwischen 5,0 und 5,5. Ist der pH-Wert niedriger als 5,6, tritt die Wurzelschwarzfäule (Thielaviopsis basicola) nicht auf. Bei erhöhtem pH-Wert nach der Applikation von Kalk geht der Befall der Pflanzen mit Nematodenwurzelfäule und Schwarzstieligkeit (Phytophthora parasitica) zurück (Hawks, 1970).

Mobilität der Mineralstoffe innerhalb der Pflanze

Auf kurzfristigem Nährstoffmangel beruhende Störungen können durch die Nährstoffelemente, die sich leicht von einem Teil der Pflanze zu einem anderen verlagern lassen, überwunden werden. Hält der Mangel an solchen mobilen Elementen jedoch an, treten Mangelerscheinungen zuerst in den älteren Teilen der Pflanze auf, bevor sie auf die ganze Pflanze übergehen. Andererseits sind die Symptome für anhaltenden Mangel an immobilen Elementen gewöhnlich in den jüngeren Pflanzenteilen zu finden. Beispielsweise wird wenig Calcium aus älterem Gewebe in die Wachstumszone transportiert, wodurch die ständige Versorgung mit Calcium über den Boden während der gesamten Wachstumszeit notwendig ist (Kasai und Konishi, 1960). Symptome für den Mangel an Calcium finden

Tabelle 1. Symptomatik des Mineralsalzmangels bei Tabakpflanzen (McMurtrey, 1933).

- A. Symptome an den älteren oder unteren Blättern bzw. mehr oder weniger an der ganzen Pflanze (Gruppe 1).
 - B. Lokal: Untere Blätter mit und ohne nekrotische Flecken chlorotisch oder marmoriert und geringfügig oder gar nicht ausgetrocknet.
 - C. Untere Blätter gekrümmt oder heruntergestülpt mit gelblichen Sprenkeln und nekrotischen Flecken an Spitze und Rand. [Kalium]
 - C. Untere Blätter an der Spitze zwischen den Seitenrippen erster Ordnung chlorotisch und am Rand hellgrün bis weiß; charakteristisch: ohne nekrotische Flecken. [Magnesium]
 - B. Allgemein: Untere Blätter vergilben und trocknen ab.
 - C. Pflanze ist gelbgrün; die unteren Blätter sind gelb und trocknen in hellbrauner Farbe ab. [Stickstoff]
 - C. Pflanze ist dunkelgrün und erscheint als unreif; im Verhältnis zur Länge schmale Blätter. [Phosphor]
- A. Symptome an der Sproßspitze, d.h. an den oberen Blättern und Blattknospen (Gruppe 2).
 - B. Absterben der endständigen Sproßknospe; Auftreten sonderbarer Verformungen und Nekrosen an Spitze und Basis der jungen Blätter.
 - C. Junge Blätter der Sproßknospe zunächst leicht hellgrün, krümmen sich danach an der Spitze charakteristischerweise hakenförmig nach unten und werden anschließend nekrotisch, so daß an den oberen Blättern Spitze und Rand fehlen, wenn später das Wachstum wieder einsetzt. [Calcium]
 - C. Herzblätter hellgrün und zusammengezogen, an der Blattbasis später mehr oder weniger starke Zersetzung; im Falle späteren Wachstums verkrümmte und verformte Blätter; dunkle Verfärbung des vaskularen Gewebes unmittelbar nach der Ernte. [Bor]
 - B. Endständige Sproßknospe bleibt am Leben; obere Blätter und Blattknospen sind mit und ohne nekrotische Flecken chlorotisch, die Rippen hell- oder dunkelgrün.
 - C. Über das chlorotische junge Blatt sind nekrotische Flecken verstreut; die kleinsten Rippen bleiben grün, wodurch ein gesprenkeltes Bild entsteht. [Mangan]
 - C. Junge Blätter haben keine nekrotischen Flecken, die Rippen sind mehr oder weniger chlorotisch und dadurch dunkel- bis hellgrün.
 - D. Die Rippen der jungen (hellgrünen, nie weißen oder gelben) Blätter sind hellgrün oder haben die gleiche Farbe wie das Gewebe zwischen den Rippen; untere Blätter trocknen nicht ab. [Schwefel]
 - D. Junge Blätter chlorotisch, wobei das Grün der Seitenrippen erster Ordnung charakteristischerweise dunkler ist als das Gewebe dazwischen; verlieren die Rippen ihre Farbe, wird das gesamte Blattgewebe weiß oder gelb. [Eisen]

sich in jungem Gewebe gleichzeitig mit einer Erhöhung des Gehaltes an freien Aminosäuren und Nicotin und einer Abnahme des Gehaltes an organischen Säuren (Tso, McMurtrey und Jeffrey, 1962).

Wirkungen einiger anderer im Tabak befindlicher Elemente

Auch eine Reihe weiterer Elemente hat Einfluß auf das Wachstum und die Entwicklung der Tabakpflanze (Tso, 1972). Verkümmerte Pflanzen, verdickte Wurzeln und die im getrockneten Zustand zu dunkel gefärbten Blätter des sogenannten "schwarzen" Tabaks hängen mit einem hohen Gehalt an Aluminium zusammen. Geringe Chrommengen erhöhen anscheinend bei Tabak den Ernteertrag. Durch Kobalt verringern sich die Wurzelbildung und die Sproßentwicklung. Jod hat Einfluß auf die Aktivität des Tabakmosaikvirus. Kupfer wirkt vorteilhaft sowohl auf den Ernteertrag als auch auf die Qualität des Tabaks. Lithium erhöht die Widerstandskraft der Pflanze gegenüber Trockenheit und Hitze und verbessert damit deren Qualität, auch stimuliert es die Atmung. Nickel- und Zinksulfat fördern die Bildung von Carotin und Citrin. Quecksilber erhöht die Resistenz der Pflanze gegenüber dem Tabakmosaikvirus. Nickel reguliert auch die Oxidationsprozesse in Pflanzen. Ist Kalium nicht vorhanden, so kann Natrium teilweise seine Funktionen übernehmen. Ein Krankheitsbild, das dem des "frenching" (Schmalblättrigkeit) ähnelt, kann durch Thallium hervorgerufen werden. Keimung und Wachstum werden durch Zinn deutlich gefördert. Diese und viele andere Wirkungen von Metallionen wurden beschrieben. Wenngleich die meisten Phänomene wiederholt zu beobachten waren, ist es doch noch unklar, ob die Reaktionen der Pflanzen direkt oder indirekt durch die jeweilige Behandlung ausgelöst werden.

C. MINERALSTOFFMANGEL

Sichtbare und metabolische Anomalien treten auf, wenn es der Tabakpflanze an einem Element mangelt, das für seinen Stoffwechsel wichtig ist (McMurtrey, 1933). McMurtrey (1938) ermittelte in Näherungswerten analytisch, in welchem Mischungsverhältnis die Elemente normalerweise in Tabakpflanzen enthalten sind, und stellte auf dieser Basis eine vollständige Kulturlösung her, die wie folgt zusammengesetzt war und der Eisen in Form von Eisencitrat oder Eisenchelat wöchentlich zugesetzt wurde: Stickstoff (225 ppm), Phosphor (65 ppm), Kalium (125 ppm), Calcium (245 ppm), Magnesium (30 ppm), Schwefel (20 ppm), Chlor (50 ppm), Bor (0,5 ppm), Mangan (1 ppm). Wurde dem Nährmedium eines der Elemente entzogen, so traten in der Entwicklung der Tabakpflanzen die für das jeweilige Element typischen Mangelerscheinungen auf; dieselben Mangelerscheinungen waren auch im Feldversuch zu beobachten.

Die charakteristischen Anomalien gehen gewöhnlich mit verzögertem Wachstum einher. Die Symptome der einzelnen Mangelzustände lassen sich am verläßlichsten dadurch voneinander unterscheiden, daß man beobachtet, wie sie im Anfangsstadium optisch in Erscheinung treten. Sie lassen sich im großen und ganzen in zwei Gruppen einteilen. Die einen beruhen auf dem Mangel an Nährsalzen, welche innerhalb der Pflanze eine große Mobilität besitzen (Stickstoff, Phosphor, Kalium und Magnesium). Sie sind zunächst in den älteren oder unteren Blättern zu beobachten, breiten sich aber später auf die ganze Pflanze aus. Der andere Symptomenkomplex läßt sich auf den Mangel an Nährsalzen zurückführen, die in der Pflanze immobil sind (Calcium, Bor, Mangan, Schwefel und Eisen). Symptome, die einen Mangel an diesen Elementen anzeigen, sind in den äußeren Wachstumszonen, d.h. an den oberen Blättern und Blattknospen zu finden. Zur Unterscheidung der Mangelerscheinungen arbeitete McMurtrey (1933) einen ausführlichen Bestimmungsschlüssel aus (Tab. 1). Die im Feldversuch einerseits und in der in vitro - Kultur andererseits beobachteten Symptome erwiesen sich als vergleichbar.

In späteren Untersuchungen (Steinberg, 1953; TAKA-HASHI und YOSHIDA, 1957) ergaben sich auch bei Mangel an Molybdän und anderen Spurenelementen charakteristische Anomalien. Die Symptome des Molybdänmangels traten ebenso wie die des Mangels an Zink und Kupfer zuerst an den mittleren Blättern der Pflanzen auf und breiteten sich erst später auf die oberen und unteren Blätter aus. Wie bei Kupfermangel wurden die toten Zonen in den Blättern fast weiß. Bei Zinkmangel waren die abgestorbenen Bereiche der Blätter hell- bis dunkelbraun und hatten unterschiedlich große dunkle Ringe und Flecke. Im fortgeschrittenen Stadium des Molybdänmangels waren die Symptome, d.h. Runzeln, Verdrillungen, Flecken und Verwelken, an fast allen Blättern der Tabakpflanze zu finden. In Kontrollversuchen betrug die Konzentration des Molybdan in den Tabakblättern 6,4 ppm, wenn dieses den Pflanzen in einer Lösung (0,05 ppm, 10 l) zugeführt wurde. Bei den Pflanzen, denen Molybdan fehlte, enthielt das Blatt nur 0,3 ppm. Bei Anzucht unter kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus wirkte sich Mineralstoffmangel auf die Tabakpflanzen in gleicher Weise nachteilig aus (CIBES und SAMUELS, 1957).

In welchem Maße sich ein Mangel an bestimmten Mineralstoffen nachteilig auf den Ernteertrag jeweils auswirkt, ist Tabelle 2 zu entnehmen.

Das Pflanzenwachstum vollzieht sich normalerweise in harmonischem, aber komplexen Gleichgewicht. Bei den meisten Elementen wissen wir noch nicht, wie sie in physiologischer Hinsicht wirken. Das Fehlen eines für Wachstum und Stoffwechsel wichtigen Mineralsalzes verändert das gesamte metabolische Gleichgewicht und beeinträchtigt auf diese Weise die Pflanzenentwicklung.

Die Abbildungen 1 bis 15* veranschaulichen die Aus-

^{*} Freundlicherweise zur Verfügung gestellt von J. E. McMurtrey.

Tabelle 2.

Bedeutung der Unterversorgung an einzelnen Mineralstoffen für den Ernteertrag bei Tabak.

Blattgut

Frischgewicht:

N > P > K > Ca > B > Mg > Mn > Fe > kein Mangel,

Trockengewicht:

N > P > S > K > Ca > B > Mn > Mg > Fe > kein Mangel.

Wurzeln

Frischgewicht:

N > K > P > S > Ca > B > Mn > Mg > Fe > kein Mangel,

Trockengewicht:

N > K > Ca > S > P > B > Mn > Mg > Fe > kein Mangel.

wirkungen des Mangels an N, P, K, Mg, Fe, B, Mn, S, Ca und Zn und die Abbildungen 16 und 17* jene des Kupfer- und Molybdänmangels. Das für eine Unterversorgung jeweils charakteristische Symptom kann möglicherweise nicht nur den Mangel an einem bestimmten Element, sondern auch den an einer Reihe weiterer Elemente zu erkennen geben. Beispielsweise kann die unzureichende Versorgung mit einem Element eine Überversorgung mit einem anderen Element bzw. anderen Elementen mit sich bringen. In einem solchen Fall spiegelt das Symptom sowohl den Mangel an einem Element wie zugleich auch den damit verknüpften Überschuß an einem anderen wider. In ähnlicher Weise kann das Fehlen eines bestimmten Elementes dazu führen, daß statt dessen andere Elemente aufgenommen und verwertet werden und daß anorganische und organische Verbindungen sich im Übermaß bis zu toxischen Konzentrationen anreichern. Solcherlei Umstände spielen eine Rolle, wenn sich ein für den Mangel an einem bestimmten Element charakteristisches Symptom manifestiert.

Tso und Mitarbeiter (Tso und Engelhaupt, 1963; Tso und Sorokin, 1963; Tso und McMurtrey, 1960; Tso, McMurtrey und Sorokin, 1960; Tso, McMurtrey und Jeffrey, 1962) untersuchten eingehend, wie sich Mineralsalzmangel auf die organischen Inhaltsstoffe des Tabaks auswirkt. Die wichtigsten Befunde hinsichtlich Störungen der hier behandelten Art werden im folgenden kurz zusammengefaßt.

Bor- wie auch Calciummangel führten zum Absterben der endständigen Sproßknospe, welches in physischer Hinsicht dem manuellen Köpfen gleichkommt. Manuell und physiologisch (durch Unterversorgung) geköpfte Pflanzen hatten einen höheren Alkaloidgehalt als nicht-

geköpfte Pflanzen mit ausreichender Nährstoffversorgung. Es zeigt sich damit, daß die Höhe des Gehaltes an Gesamtalkaloiden nicht nur vom verfügbaren Gesamtstickstoff oder dem Gesamtstickstoffgehalt der Pflanze abhängig ist. Die Gehalte an verschiedenen freien und gebundenen Zuckern und organischen Säuren waren unterschiedlicher Mineralstoffernährung zufolge sehr verschieden. Pflanzen, denen Bor fehlte, enthielten im Vergleich zu Kontrollpflanzen insgesamt größere Mengen an organischen Säuren. Der hohe Gehalt an Glutaminsäure in Pflanzen mit unzulänglicher Borversorgung könnte auf die Rolle hindeuten, die Glutaminsäure möglicherweise bei der Alkaloidbildung spielt.

Der Entzug bestimmter Nährsalze im frühen Wachstumsstadium beeinträchtigte die Aminosäurenzusammensetzung stärker und in ausgeprägterer Form, als wenn den Pflanzen das Element zu einem späteren Zeitpunkt entzogen wurde. Im allgemeinen führte ein Mangel an Bor, Calcium, Phosphor, Magnesium und Schwefel zu einem Anstieg des Gehaltes an freien Aminosäuren in der Pflanze, was jedoch nicht der Fall war, wenn dieser Stickstoff fehlte. Geringere Unterschiede ergaben sich hinsichtlich des Gehaltes an gebundenen Aminosäuren, wenn den Pflanzen im Vergleich mit Kontrollpflanzen Nährstoffe im frühen Wachstumsstadium entzogen wurden. Vergleicht man die Elemente in ihrer Wirksamkeit miteinander, so wird die Aminosäurenzusammensetzung durch das Fehlen von Calcium und Bor stärker beeinträchtigt als durch das Fehlen der anderen Elemente. Der Gehalt an freien Aminosäuren wurde auch merklich von Magnesium beeinflußt. Was den Zusammenhang anbetrifft, der möglicherweise zwischen freien Aminosäuren und Alkaloiden besteht, so scheint es in der Pflanze bei jeder Mineralstoffunterversorgung eine positive Beziehung zwischen dem Gehalt an Asparagin und dem an Alkaloiden zu geben. Eine ähnliche, wenn auch nicht so deutliche Beziehung war zwischen dem Prolin- und dem Alkaloidgehalt zu beobachten.

Es wurde auch bei einem Zigarrentabak untersucht, inwieweit sich die Aminosäurenzusammensetzung ändert, wenn Pflanzen Calcium und Bor schrittweise entzogen werden. Am meisten veränderte sich der Gehalt an Aminosauren wahrend des Wachstums der Pflanzen in den letzten 7 bis 10 Tagen vor der letzten Probenahme, und zwar besonders dann, wenn sich die Symptome des Calcium- und Bormangels in sehr ausgeprägter Form manifestierten. Bei Pflanzen, die diese Substanzen in Nährlösungen in verminderter Konzentration (10 % und 1 % des normalen Gehaltes) oder gar nicht erhielten, ließ sich ein deutlich erhöhter Gehalt an freien Aminosäuren nachweisen. Eine Verringerung der normalerweise verfügbaren Bormenge auf ≤ 1 % hatte einen weniger ausgeprägten Rückgang des Gehaltes der Pflanzen an im Protein gebundenen Aminosäuren zur Folge. Unter den 29 in den Proben untersuchten Aminosäuren waren Glutamin, Asparagin, Prolin, Glutamin- und Asparaginsäure, Serin und α-Aminobuttersäure die wichtigsten freien Aminosäuren und Gluta-

^{*} Freundlicherweise zur Verfügung gestellt von R. A. Steinberg.

min- und Asparaginsäure, Glycin, Arginin, Alanin, Prolin, Serin und Leucin die wichtigsten gebundenen Aminosäuren. In den verschiedenen Nährstoffversuchen veränderten sich diese Aminosäuren vor allem quantitativ. Was die Alkaloide anbetrifft, so enthielten Pflanzen, denen 10 % und 1 % der normalerweise verfügbaren Calcium- oder Bormenge angeboten wurde, Alkaloide in ebenso großer Menge wie Pflanzen, denen Calcium oder Bor ganz vorenthalten wurde. Köpfen hatte ein erhöhtes Wurzelwachstum zur Folge — allerdings nur, wenn das Köpfen nicht physiologisch durch reduzierte Calcium- und Borversorgung erzielt wurde. Die Alkaloide waren in den Blättern in bezug auf deren Position an der Sproßachse unterschiedlich verteilt, je nachdem welche Art Nährstoffbehandlung zugrunde lag, wobei auch von Bedeutung war, wie stark die Ausprägung der Anomalien war.

D. MINERALSALZÜBERSCHUSS

Über Mineralsalzüberschuß gibt es weniger wissenschaftliche Untersuchungen als über Mineralsalzmangel, besonders was die Makronährstoffe angeht. Über die toxischen Auswirkungen eines übermäßigen Angebotes an Mikronährstoffen wird jedoch öfter berichtet. Eine übermäßige Stickstoffversorgung verzögert Blühinduktion und Reifung dadurch, daß die Wachstumsphase infolge ausgedehnter Dominanz des Proteinstoffwechsels länger andauert. Der Stickstoffbedarf ist je nach Tabaktyp verschieden. In welchem Maße die Pflanze Stickstoff aufnimmt, hängt in erster Linie vom Wasserangebot ab (MINER und SIMS, 1983). Eine übermäßig lange verzögerte Blattreife kann eine höhere Krankheitsanfälligkeit mit sich bringen. Wenn der Ernteertrag im allgemeinen auch durch ein höheres Stickstoffangebot zunimmt, ist notwendigerweise doch ein Gleichgewicht zwischen Ertrag und Qualität anzustreben. Ein Überangebot an Stickstoff führt zu dunkelgrünen Blättern, allgemein zu übermäßig viel vegetativem Wachstum und zu wesentlich erhöhten Verhältnissen Blatt-zu-Stengel und Rippen-zu-Lamina (AKEHURST, 1981).

Ein mäßiges Überangebot an Phosphor wirkt sich gewöhnlich nicht merklich auf die Tabakpflanzen aus. Extrem hohe Phosphorgaben können zu einer Verdickung der Blätter und zu einer Verminderung der Ertragsleistung führen. Erhalten die Pflanzen viel Kalium, so verzögert sich Berichten zufolge die Blattreife, wohingegen sich die Brenngeschwindigkeit verbessert. In der Anbaupraxis wird den Pflanzen oft mehr Kalium gegeben, als normalerweise erforderlich ist.

Tabak enthält im allgemeinen viel Calcium. Durch Kalkung wird gewöhnlich die Versäuerung des Bodens ausgeglichen — ein Verfahren, das allerdings nicht bei allen Tabaktypen allgemein angewendet wird. Über Superphosphat und Kalk erhalten die Tabakpflanzen in den Düngemitteln im allgemeinen so viel Calcium, wie sie brauchen. Eine starke, vom Kalken herrührende Veränderung des pH-Wertes des Bodens zum alkalischen Bereich hin kann dazu führen, daß in hohem Maße Krankheiten auftreten und Phosphor und die meisten anderen Mikroelemente, vor allem Eisen, Mangan und Zink, nur begrenzt aufgenommen werden können.

Hohe Chlorgaben lösen abnormes Wachstum aus und führen hinsichtlich der Qualität des Tabaks zu unangenehmen Eigenschaften: das Blattgut ist sehr brüchig und verdickt, am Rand rollen sich die Blätter nach oben zusammen, die Blattoberfläche ist charakteristischerweise glatt und unbehaart (McMurtrey, 1938); das getrocknete Blatt ist unterschiedlich gefärbt und unangenehm in Geschmack und Aroma. Auch erhöht übermäßig viel Chlor die Hygroskopizität des Tabakblattes und führt zu geringerer Brenngeschwindigkeit sowie zu Problemen bei Lagerung und Alterung des Blattgutes. Das Chlor stammt beim Anbau vor allem aus Kaliumchlorid, und es ist noch strittig, ob sich Kaliumchlorid oder Kaliumsulfat besser für die Tabakpflanze eignet und wie sich der Chlorgehalt des Blattes bei Verwendung von Kaliumchlorid am besten auf ein annehmbares Maß beschränken läßt (MINER und SIMS,

Über die Toxizität der im Tabak nur in Spuren vorkommenden Mikronährstoffe gibt es wissenschaftliche Arbeiten, denen aber zumeist nur ungenügend definierte Untersuchungsbedingungen zugrunde liegen (Tso, 1972). Erhalten die Pflanzen viel Aluminium, so verkümmern sie und bilden kurze, verdickte Wurzeln. Durch übermäßig viel Kobalt verringert sich der Wurzel- und Obergutertrag. Fluor hemmt die oxidativen Prozesse im Cytochromsystem der Zelle. Ein hoher Eisengehalt kann die Nickelaufnahme vermindern und Vergiftungserscheinungen hervorrufen. Die toxischen Auswirkungen von Blei und Thallium ähneln sehr dem Erscheinungsbild des "frenching" im frühen Stadium. Durch einen Mangangehalt von 15 ppm oder mehr wird die Pflanze in der frühen Wachstumsphase chlorotisch. Auf Mangan beruhende Anomalien entwickeln sich leichter bei niedrigen Temperaturen. Die bei unter Sonnenschutz gezogenen Tabaken (Schattentabak) als "schwarzer" Tabak bezeichnete Symptomatik läßt sich auf übermäßige Manganmengen zurückführen. Tabak scheint ein sehr guter Verwerter von Mangan zu sein, so daß Toxizitätsprobleme erst auftreten, wenn die verfügbare Manganmenge hoch ist. Bei starker Versäuerung des Bodens nehmen die Pflanzen mehr Mangan aus dem Boden auf, wodurch es zu (durch Mangan bedingte) Toxizitätserscheinungen kommt, die es mit sich bringen, daß weniger ausgepflanzte Sämlinge überleben und sich der Ertrag an Trockenmasse verringert. Die Toxizität des Quecksilbers ist bei den verschiedenen Tabakvarietäten sehr unterschiedlich. Durch die giftige Einwirkung dieses Elementes wird besonders in jungeren Blättern das Chlorophyll zerstört; das Wurzelsystem der Pflanzen wird offensichtlich weniger in Mitleidenschaft gezogen. Die Bewässerung der Pflanzen mit Ammoniummolybdatlösung in der Konzentration von 2 g je 10 kg Bodenmasse führt zu langsamerem

Tabelle 3.

Symptomatik einer unzulänglichen Nährstoffversorgung beim getrockneten Tabakblatt und beim Rauch.

Element	Übermaß	Mangel
Stickstoff	Dunkelbraun gefärbtes, trockenes und brüchiges Blatt. Strenger, beißender Geschmack des Rauches.	Blattfarbe verblaßt und wird grau; glatte Blattoberfläche mit unzulänglicher Gewebe- struktur. Fader Geschmack des Rauches.
Phosphor	Keine direkte Auswirkung; die Mangan- aufnahme kann sich aber erhöhen, wodurch sich indirekt die Blattfarbe zu verschiedenen Grautönen hin verändert.	Dunkle grünlichbraune Blattfarbe; glanzlose Oberfläche.
Kalium	Blatt ist dünner, elastischer und biegsamer als normalerweise.	Während des Curing-Prozesses wird Blatt- farbe bei 49 °C braun; das getrocknete Blatt ist am Rand ausgefranst.
Mangan	Asche ist dunkel, braungrau gefärbt.	Nicht untersucht.
Magnesium	Nicht untersucht.	Ungewöhnlich dünnes, unelastisches und papierartiges Blatt in matttrüber, glanzloser hellbrauner Farbe.
Chlor	Uneinheitliche feuchte Konsistenz ("Ausschwitzen") und schmutzigbraungraue Verfärbung des Blattes, die immer dunkler wird, wobei sich während der Alterung ein unangenehmer Geruch entwickelt.	Unelastisch.

Wachstum, zu verfrühter Blühinduktion, zum Vergilben der Blätter und zur Reduzierung des Wurzelsystems. Junge Pflanzen sind besonders empfänglich für eine Vergiftung durch Nickel in Form ausgedehnter brauner Nekrosen. Die schädliche Wirkung von Thallium macht sich am stärksten bei hoher Feuchtigkeit bemerkbar und greift die Pflanzen im Bereich der Wurzeln an, wobei eine Voraussetzung zu sein scheint, daß Thallium ständig verfügbar ist. Sind die anderen Nährstoffe nur in geringen Mengen vorhanden, so verstärkt sich die Toxizität des Thallium.

In einem Versuch wurde eine Veränderung des Nicotingehaltes von Tabakpflanzen durch die im folgenden genannten Spurenelemente beobachtet. Es zeigte sich, daß der Nicotingehalt durch die Einwirkung von Beryllium (Be), Kupfer (Cu), Palladium (Pd), Platin (Pt) und Samarium (Sm) in der Konzentration von 1 ppm einerseits um mehr als 25 % höher und andererseits durch die Einwirkung von Wismut (Bi), Kobalt (Co), Holmium (Ho), Nickel (Ni), Rubidium (Rb), Silber (Ag), Thallium (Tl), Zinn (Sn), Uran (U), Vanadium (V) und Zirkonium (Zr) in der Konzentration von 1 ppm um mehr als 25 % niedriger als jener der Kontrollpflanzen war.

Es ist wenig darüber bekannt, wie sich die Schwermetalle in Pflanzen anreichern und in welcher Weise sie toxisch wirken. Kürzlich versuchten Scherer und ADLKOFER (1984) Aufschluß über den Mechanismus der Cadmiumakkumulation im Tabak zu erhalten, da Tabak eine Hauptquelle dieses toxischen Metalls sein könnte. BINGHAM (1979) sowie CATALDO und WILDUNG (1978) untersuchten, wie sich die Behandlung des Bodens mit Chemikalien auf die Absorption und Akkumulation von Schwermetallen in verschiedenen Pflanzengeweben auswirkt. Clarke und Brennan (1983) berichteten, daß sich im Blattgut der Tabakpflanze doppelt so viel Cadmium anreichert wie in den Wurzeln. WAGNER und TROTTER (1982) sowie WAGNER (1984) stellten fest, daß der cadmiumbindende Komplex im Tabak ein Molekulargewicht von 10 000 Dalton hat und quantitativ von der Cadmiumkonzentration in der Nährlösung und von dem gesamten Zeitraum der Cadmiumexposition abhängig ist. Der Komplex enthielt Schwefel; die Bindungsstelle schien konstitutiv veranlagt wie auch induzierbar zu sein, wobei Cadmium über Thiolatgruppen gebunden wird. In Tabak-Suspensionskulturen verringerte sich die Zellteilung, wohingegen Trockenmasse und gepacktes Zellvolumen zunahmen, wenn Cadmium im Kulturmedium in einer Menge von 5 ppm enthalten war (Reese und Roberts, 1984). Enthielt die Nährlösung 20 ppm Cadmium, so reicherten sich in den Zellen innerhalb von fünf Tagen 2500 µg Cadmium je g Trokkengewicht an.

E. WECHSELWIRKUNGEN ZWISCHEN NÄHRELEMENTEN UND DEN UMGEBUNGSVERHÄLTNISSEN

Die meisten Nährelemente sind — einige in reichem Maße, andere in winzigen Mengen — im Boden enthalten. Sie haben unterschiedliche chemische und physikalische Eigenschaften. Beim Tabakanbau kann es durch viele Ursachen zwischen den Elementen zu Wechselwirkungen kommen, die das Wachstum und die Entwicklung der Pflanzen beeinflussen. Unter solchen Umständen treten oft Störungen auf, wobei die einzelnen Tabaktypen allerdings unterschiedlich reagieren.

Ein Mangel an Kalium kann durch hohe Magnesiumund Schwefel-Konzentrationen oder durch im Übermaß verfügbaren Stickstoff, insbesondere in Form von Ammonium, noch verstärkt werden. Große Mengen an Ammonium verstärken auch die durch die toxischen Wirkungen von Chlor hervorgerufenen Anomalien (Hawks, 1970). Durch die Verwendung von Nitrat anstelle von Ammonium können solche Störungen beseitigt oder vermindert werden. Das zur Unkrautbekämpfung verwendete Calciumcyanid kann mit dazu führen, daß sich in den Pflanzen viel Ammonium anreichert und daß die Sämlinge nur kümmerlich wachsen (McCants und Woltz, 1967).

Das Sulfation kann durch seine niedrige Absorptionsgeschwindigkeit die Absorption der mit ihm verbundenen Kationen verzögern. Der Gehalt der Pflanzen an Calcium und Kalium erwies sich beispielsweise als ihrem Sulfatgehalt umgekehrt proportional. Während bei hellem Tabak für Magnesium das gleiche gilt, ist bei Burley-Tabak dagegen ein hoher Kalium- und Schwefelgehalt zu verzeichnen (McEvoy, 1955). Durch erhöhte Schwefelzufuhr nehmen Tabakpflanzen bekanntermaßen weniger Chlor auf.

Wird die Anreicherung eines Nährelementes durch die eines anderen negativ beeinflußt, so bezeichnet man diesen Umstand als "antagonistisch". Solche antagonistischen Verhältnisse zwischen verschiedenen Mineralstoffen gibt es zahlreich beim Tabak; so sind beispielsweise Kalium, Magnesium, Natrium und Mangan Calcium-Antagonisten. Bekanntlich vermindert sich durch Calcium die Aufnahme von Eisen, während die Absorption von Calcium durch Bor gefördert wird (Tso, 1972). Wenn Kalium und Calcium im Nährmedium in hohen Konzentrationen enthalten sind, ist im Blattgut eine Verringerung des Magnesiumgehaltes zu beobachten. Da Magnesiumoxid tendenziell die Kaliumabsorption in der Pflanze behindert, führt die Applikation dieser Verbindung zu einer Verringerung der Brenngeschwindigkeit des Tabaks (POPPER, IONESCU, JUNIE et al., 1960).

Eine dreifache Wechselwirkung besteht zwischen Eisen, Mangan und Molybdan. Die Zufuhr von Eisen wirkt der auf Mangangaben beruhenden Ertragsminderung entgegen. Die zur Erzielung maximaler Ertragsleistung erforderliche Eisenmenge steigt mit zunehmendem Molybdängehalt an. Waren Eisen und Mangan in niedrigen Konzentrationen verfügbar, veränderte sich

die Aufnahme von Mangan durch Zufuhr von Molybdän nur wenig; unter Zufuhr von Molybdän verringerte sich die Menge aufgenommenen Mangans jedoch, wenn Eisen in niedrigen und Mangan in großen Mengen verfügbar war (KIRSCH, HARWARD und PETERSEN, 1960).

Im Boden im Übermaß vorhandener Phosphor hemmt die Zinkaufnahme und verringert den Magnesiumgehalt der Tabakpflanze (Burleson, Dacus und Gerard, 1961; Takahashi und Yoshida, 1957). Die Toxizität des Fluor ist vom Bodentyp und von dessen Kalk- und Phosphorgehalt abhängig. Die Absorption von Fluor wie auch dessen Toxizität sind vermindert, wenn mit Kalk gedüngt wird, wodurch sich der pH-Wert des Bodens erhöht und Phosphor im Boden in größerer Menge verfügbar ist (Prince, Bear, Brennan et al., 1949).

Mangan übt unter bestimmten Bedingungen einen regulierenden Einfluß auf die Calciumaufnahme aus. Wird mit Kalk gedüngt, ist weniger Mangan im Boden verfügbar. Bei unter Sonnenschutz gezogenen Tabakpflanzen enthalten dunkelfarbige Blätter mehr Mangan und Eisen als heller gefärbte. Der hohe Gehalt an Eisen und Mangan scheint davon herzurühren, daß sich zugleich mit einer ungünstigen sauren Bodenreaktion zuwenig Calcium und/oder aktiver Phosphor im Boden befindet (LECOMPTE, 1941). Die auf der toxischen Wirkung von Mangan beruhenden Krankheitssymptome entwickeln sich bei niedrigen Temperaturen sehr viel schneller als bei hohen (LOHNIS, 1950). In mit Mangan versetztem Boden wachsende Pflanzen wiesen in dem Maße weniger Anomalien auf, wie die Lichtintensität zunahm (NI-CHOLAS und THOMAS, 1953).

Die durch Nickel verursachten Krankheitserscheinungen prägen sich weniger stark aus, wenn in der Nährlösung viel Eisen enthalten ist (CROOKS, HUNTER und VERGANE, 1954). Durch erhöhte Phosphatdüngung läßt sich die toxische Wirkung des Nickels nicht mildern (NICHOLAS und THOMAS, 1953). Bei geringerer Nekrosebildung war im Blatt weniger Nickel enthalten.

F. GETROCKNETER BLATTABAK ("CURING")

Die vorstehend beschriebenen Störungen sind an grünem Tabak entweder auf dem Feld oder unter kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus zu beobachten. Die Symptome der Störungen treten hauptsächlich visuell oder physikalisch am Blattgut in Erscheinung und verändern sich durch den "curing"-Prozeß (spezielle Arten der Tabaktrocknung).

Es gibt nur wenige Berichte darüber, wie sich eine mangelhafte Mineralstoffversorgung auf das getrocknete Tabakblatt oder den Rauch auswirkt. Bei schweren Schädigungen werden die Blätter meistens ausgesondert, bevor sie getrocknet bzw. verraucht werden. In nur wenigen Fällen wurde das fehlerhafte Blattgut ge-

sammelt und hinsichtlich seiner Eigenschaften bestimmt. Die Befunde dieser Untersuchungen sind in Tabelle 3 aufgeführt.

LITERATUR

- Akehurst, B. C.: Tobacco; Longman, London und New York, 2. Auflage, 1981.
- Barney, P. E., Jr., und L. P. Bush: Interaction of nitrate and sulfate reduction in tobacco, 1. Influence of availability of nitrate and sulfate; J. Plant Nutr. 8 (1985a) 505-515.
- Barney, P. E., Jr., und L. P. Bush: Interaction of nitrate and sulfate reduction in tobacco, 2. Influence of apical meristem removal; J. Plant Nutr. 8 (1985b) 517—526.
- Bingham, F. T.: Bioavailability of Cd to food crops in relation to heavy metal content of sludge-amended soil; Environ. Health Perspect. 29 (1979) 39—43.
- Burleson, C. A., A. D. Dacus und G. J. Gerard: The effect of phosphorus fertilization on the zinc nutrition of several irrigated crops; Soil Sci. Soc. Am. Proc. 25 (1961) 365—368.
- Cataldo, D. A., und R. E. Wildung: Soil and plant factors influencing the accumulation of heavy metals by plants; Environ. Health Perspect. 27 (1978) 149—159.
- Cibes, H., und G. Samuels: Mineral deficiency symptoms displayed by tobacco grown in the greenhouse under controlled conditions; Univ. Puerto Rico Agric. Exp. Stn. Tech. Pap. 23, 1957.
- Clarke, B. B., und E. Brennan: Tobacco leaves accumulate cadmium from root applications of the heavy metal; Tob. Sci. 27 (1983) 28—29.
- Crooks, W. M., J. G. Hunter und G. Vergane: The relationship between nickel toxicity and iron supply; Ann. Appl. Biol. 41 (1954) 311-324.
- Elliot, J. M.: Production factors affecting chemical properties of the flue-cured tobacco leaf Nutrition; Recent Adv. Tob. Sci. Inaugural Vol. 1974, 17—38.
- Evans, H. J., und G. J. Sorger: Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations; Annu. Rev. Plant Physiol. 17 (1966) 47—76.
- Hawks, S. N., Jr.: Principles of flue-cured tobacco production; N.C. State University, Raleigh, North Carolina, 1970, S. 80—120 (vom Autor herausgegeben und verlegt).
- Kasai, Z., und S. Konishi: The behavior of calcium in the mature and death process of tobacco plant; Kyoto Daigaku Shokuryo Kagaku Kenkyusho Hokoku 20 (1960) 14—21.

- Kirsch, R. K., M. E. Harward und R. G. Petersen: Interrelation of iron, manganese, and molybdenum in the growth and nutrition of tomatoes grown on culture solution; Plant Soil 12 (1960) 259—275.
- LeCompte, S. B., Jr.: Tobacco substation at Windsor, Report for 1940; Conn. Agric. Exp. Stn. Bull. (New Haven) Nr. 444, 1941, 270—278.
- Lohnis, M. P.: Symptoms of manganese toxicity in cultivated crops; Soils and Fert. 13 (1950) 399 und T.N.O. Nieuvs 5 (1950) 150—155.
- McCants, C. B., und W. G. Woltz: Growth and mineral nutrition of tobacco; Adv. Agron. 19 (1967) 211—265.
- McEvoy, E. T.: Interaction of sodium and potassium on growth and mineral content of flue-cured tobacco; Can. J. Agric. Sci. 35 (1955) 294—299.
- McEvoy, E. T.: Influence of culture solution temperature on uptake of phosphorus by flue-cured tobacco plants; Can. J. Plant Sci. 40 (1960) 211—217.
- McMurtrey, J. E., Jr.: Distinctive effects of the deficiency of certain essential elements on the growth of tobacco plants in solution cultures; U.S. Dep. Agric. Tech. Bull. Nr. 340, 1933.
- McMurtrey, J. E., Jr.: Symptoms on field-grown tobacco characteristic of the deficient supply of each of several essential chemical elements; U.S. Dep. Agric. Tech. Bull. Nr. 612, 1938.
- Miner, G. S., und J. L. Sims: Changing fertilization practices and utilization of added plant nutrients for efficient production of Burley and flue-cured tobacco; Recent Adv. Tob. Sci. 9 (1983) 4—76.
- Nicholas, D. J. D., und W. D. E. Thomas: Some effects of metals in excess on crop plants grown in soil culture, I. Effects of cobalt on fertilizer and soil phosphate uptake; Plant Soil 5 (1953) 67—80.
- Popper, E., A. Ionescu, V. Junie, L. Roman, T. Motiu und E. Paiu: Experiments on some native tobaccos; Industria Alimentara Produse Vegetale (Bucharest) 11 (1960) 328—330.
- Prince, A. L., F. E. Bear, E. G. Brennan, I. A. Leone und R. H. Daines: Fluorine, its toxicity to plants and its control in soils; Soil Sci. 67 (1949) 269—277.
- Reese, R. N., und L. W. Roberts: Cadmium uptake and its effects on growth of tobacco cell suspension cultures; Plant Cell Rep. 3 (1984) 91—94.
- Scherer, G., und F. Adlkofer: Cadmium in tobacco and tobacco smoke; Vortrag anläßlich 8th Int. Tob. Sci. Congr. (CORESTA), Wien, 1984, CORESTA Information Bulletin 1984, Special Issue, S. 44—45.

Steinberg, R. A.: Symptoms of molybdenum deficiency in tobacco; Plant Physiol. (Bethesda) 28 (1953) 319—322.

Takahashi, T., und D. Yoshida: Interrelation of various ions in absorption by tobacco plants; III. Relation of magnesium to the phosphorus level in culture solution; Nippon Dojo-Hiryogaki Zasshi 27 (1957) 463—467.

Tso, T. C.: Physiology and biochemistry of tobacco plants; Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pa., 1972, S. 27—90 und 305—339.

Tso, T. C., und M. E. Engelhaupt: Amino acid content related to gradual development of calcium and boron deficiency symptoms in tobacco plants; Tob. Sci. 7 (1963) 12—16.

Tso, T. C., und T. Sorokin: Sugar and organic acid contents related to gradual development of calcium and boron deficiency symptoms in tobacco plants; Tob. Sci. 7 (1963) 7—11.

Tso, T. C., und J. E. McMurtrey, Jr.: Mineral deficiency and organic constituents in tobacco plants, II. Amino acids; Plant Physiol. (Bethesda) 35 (1960) 865— 870.

Tso, T. C., J. E. McMurtrey, Jr., und T. Sorokin: Mineral deficiency and organic constituents in tobacco plants, I. Alkaloids, sugars and organic acids; Plant Physiol. (Bethesda) 35 (1960) 860—869.

Tso, T. C., J. E. McMurtrey, Jr., und R. N. Jeffrey: Mineral deficiency and organic constituents in tobacco plants, III. Plant growth and alkaloid contents relating to gradual development of calcium or boron deficiency symptoms; Plant Physiol. (Bethesda) 37 (1962) 804—808.

Wagner, G. J.: Characterization of a cadmium-binding complex of cabbage leaves; Plant Physiol. (Bethesda) 76 (1984) 797—805.

Wagner, G. J., und M. M. Trotter: Inducible cadmium binding complex of cabbage and tobacco; Plant Physiol. (Bethesda) 69 (1982) 804—809.

Photographische Aufnahmen der Abbildungen 1 bis 17: Marcel Foubert, Frank Blake und F. S. Knoblock (United States Department of Agriculture).

Addresses of authors:

Paul E. Barney, Jr.,
Agricultural Experiment Station,
Department of Agronomy,
College of Agriculture,
University of Kentucky,
N-122 Agricultural Science Building — North,
Lexington, Kentucky, 40546-0091, U.S.A.

T. C. Tso,
Beltsville Agricultural Research Center,
Agricultural Research Service,
U.S. Department of Agriculture,
Beltsville, Maryland, 20705, U.S.A.

Abbildung 1.

Tabakpflanze bei Stickstoffmangel. Man beachte die gelbgrüne
Farbe und das Abtrocknen der unteren Blätter.



Abbildung 2.

Tabakpflanze bei Phosphormangel. Man beachte das abnorm dunkle Grün und die aufgerichtete Haltung der Blätter.



Abbildung 3.

Tabakpflanze bei Kaliummangel. Man beachte den Farbverlust der Blätter an Spitze und Rand, die Flecken toter Gewebe sowie die heruntergestülpte Blatthaltung.



Abbildung 4.

Kaliummangel bei Tabak. Das linke Blatt vom unteren Bereich der Pflanze ist am Rand ausgefranst, das mittlere Blatt von weiter oben erscheint als weniger geschädigt, und das rechte Blatt oberer Blattposition befindet sich im ersten Stadium der Schädigung.



Abbildung 5.

Magnesiummangel bei Tabak. Die vier verschiedenen Bereichen der Pflanze entnommenen Blätter (die Anordnung von links nach rechts entspricht der Blattposition von unten nach oben) zeigen die Stadien des Farbverlustes, der bei den unteren Blättern beginnt.

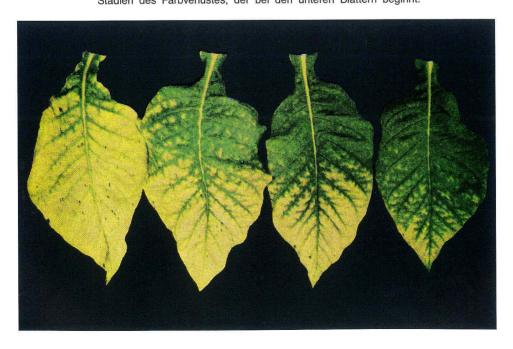


Abbildung 6.

Tabakpflanze bei Magnesiummangel (in Sandboden). Man beachte den Farbverlust in den unteren Blättern, besonders an der Spitze und am Rand.

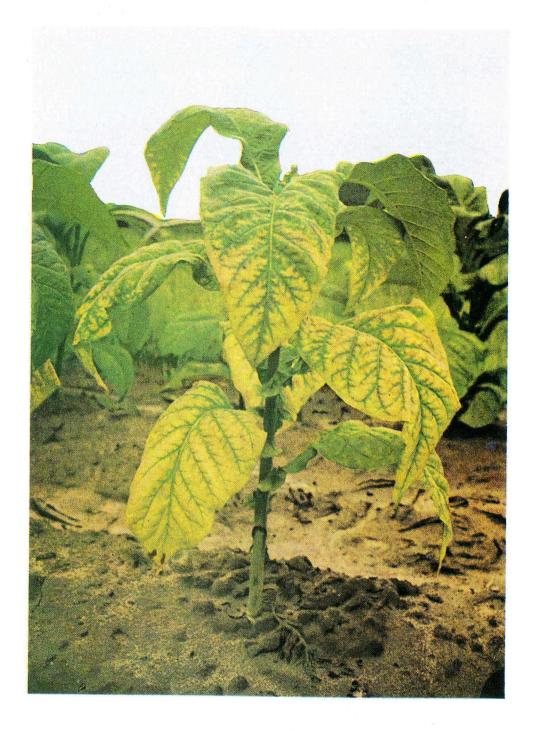


Abbildung 7.

Tabaksämlinge aus dem Saatbeet. Links: Normal, zwei Wochen nach Behandlung des Bodens mit Epsom-Salzen (4 pounds per 100 square yards ≜ ~216 kg je ha); rechts (unbehandelter Teil des Saatbeetes): Symptome des Magnesiummangels. Man vergleiche Farbe und Wurzelausbildung der Sämlinge.

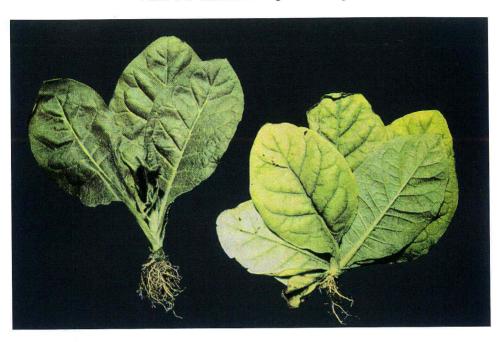


Abbildung 8.

Tabakblätter mit zwei Arten von Mineralstoffunterversorgung:

(1) Eisenmangel — man beachte den Farbverlust, der sich nur entlang den größeren Seitenrippen nicht zeigt; (3) Manganmangel — man beachte die gesprenkelte Färbung mit abgestorbenen Stellen; (2) Normales Tabakblatt zum Vergleich.

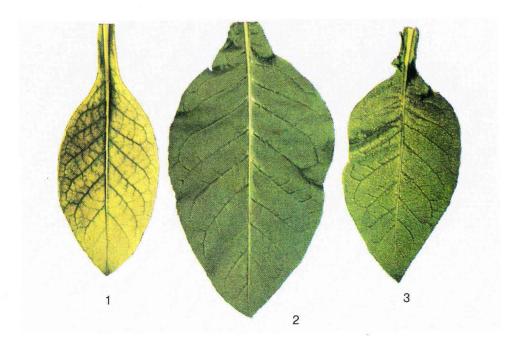


Abbildung 9.

Tabakpflanze bei Calciummangel. Die jungen Blätter sind verformt, während die unteren, älteren Blätter normal aussehen.



Abbildung 10.

Tabakpflanze bei Bormangel. Man beachte die verformten oberen
Blätter und die abgestorbene endständige Sproßknospe.



Abbildung 11. 1: Normale Tabakpflanze, 2: Zwergwuchs mit hellgrüner Verfärbung und totem Gewebe infolge Manganmangels.



Abbildung 12.

Bündel getrockneten Maryland-Tabaks von (1) normalen Pflanzen und von (2) Pflanzen, denen Mangan fehlte; man beachte die unzulängliche Färbung und die Flecken.



Abbildung 13.
A: Normale Tabakpflanze, B: Gehemmter Wuchs mit heruntergestülpten Blattspitzen infolge Schwefelmangels.



Abbildung 14.

Chlorose infolge Eisenmangels. A: Normale Tabakpflanze,
B: Die Pflanze wurde ohne Eisenzusatz in Sandboden gezogen;
man beachte den Farbverlust in den oberen Blättern.

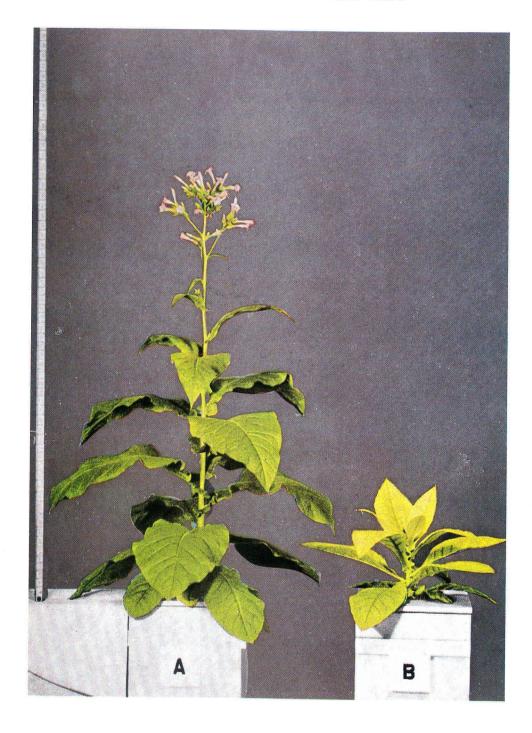


Abbildung 15.
In Sandboden gezogene Tabakpflanzen. A: Mit Zinkzusatz,
B: Ohne Zinkzusatz; man beachte bei Pflanze B den Farbverlust
und die Flecken im Blattgewebe.



Abbildung 16.
In Hydrokultur ohne Kupferzusatz gezogene Tabakpflanzen.
Man beachte die Verkrümmung des Stengels am Stengelhals und die hängenden Blüten.

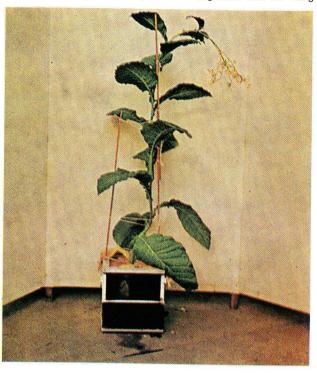


Abbildung 17.
In Hydrokultur ohne Molybdänzusatz gezogene Tabakpflanzen.
Man beachte die chlorotischen und fleckigen unteren Blätter.

