



Bachelorarbeit

**Blattmorphologische Anpassungen an Wasserdefizit und
atmosphärische Dürre bei Baumwolle**

Name	Miriam Rüger
Studiengang	Agrarbiologie B.Sc.
Matrikelnummer	620176
Betreuer	Prof. Dr. Folkard Asch Dr. Sabine Stürz

INSTITUT FÜR TROPISCHE AGRARWISSENSCHAFTEN
(HANS-RUTHENBERG-INSTITUT)
Fachgebiet Wasserstress-Management bei
Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen (490g)

Stuttgart-Hohenheim, 19.10.2017

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	I
Abbildungsverzeichnis	II
Tabellenverzeichnis	III
1. Einleitung	1
1.1. Wasserhaushalt	1
1.2. Trockenstress.....	3
1.3. Baumwolle.....	5
1.4. Versuchsplanung	7
2. Material und Methoden	8
2.1. Pflanzenanzucht	8
2.1.1. Saatgut und Anzucht	8
2.1.2. Substrat	9
2.2. Transpirationsmessung im Gewächshaus	10
2.2.1. Aufbau der Klimakammern	10
2.2.2. Messverfahren.....	10
2.3. Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen	12
2.3.1. Aufbau der Transpirationskammern	12
2.3.2. Messverfahren.....	13
2.4. Analyse der Blattmorphologie.....	14
2.4.1. Xylemlänge	14
2.4.2. Stomata	15
2.5. Destruktive Messungen.....	16
2.6. Statistische Auswertung	17
3. Ergebnisse	18
3.1. Transpirationsmessungen im Gewächshaus	18
3.2. Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen	20
3.3. Analyse der Blattmorphologie.....	24
3.3.1. Xylemlänge	24
3.3.2. Stomata	25
3.4. Destruktive Messungen.....	27

4. Diskussion	31
4.1. Transpiration	31
4.2. Trockenmasse.....	34
4.3. Zusammenfassung.....	37
5. Anhang.....	39
5.1. Literaturverzeichnis	39
5.2. Eidesstattliche Erklärung	43

Abkürzungsverzeichnis

ABA	abscisic acid = Abscisinsäure
BF	Blattfläche
BWG	Bodenwassergehalt
BWM	Bewässerungsmenge
CO ₂	Kohlenstoffdioxid
H ₂ O	Wasser
m	Masse
RG	Referenzgewicht
SPAC	Soil-plant-atmosphere-continuum = Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum
VPD	vapor pressure deficit = Dampfdruckdefizit zwischen Pflanze und Atmosphäre

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Wasser- und Wasserdampftransport im Blatt.	2
Abbildung 2: Modell zur Beschreibung des Stressgeschehens in Phasen.	4
Abbildung 3: Foto der Xylembahnen.	14
Abbildung 4: Mikroskop-Bild der Imprints.	15
Abbildung 5: Transpirationsraten der vier Behandlungen im Versuchsverlauf.	18
Abbildung 6: Korrelation von Transpirationsrate und VPD der vier Behandlungen.	19
Abbildung 7: Entwicklung der VPD-Werte über den Versuchszeitraum.	19
Abbildung 8: Transpirationsrate bei verschiedenen VPD-Stufen.	21
Abbildung 9: Stomatäre Leitfähigkeit bei verschiedenen VPD-Stufen.	23
Abbildung 10: Länge der Xylembahnen der vier Behandlungen.	24
Abbildung 11: Stomata-Anzahl Blattober- und Blattunterseiten der vier Behandlungen.	25
Abbildung 12: Stomata-Länge Blattober- und Blattunterseite der vier Behandlungen.	26
Abbildung 13: Verhältnis der Trockenmasseanteile verschiedener Pflanzenteile.	27
Abbildung 14: Trockengewicht von Stängeln und Blättern der vier Behandlungen.	29
Abbildung 15: Blatt-Stängel-Verhältnis der vier Behandlungen.	30
Abbildung 16: Potentielle Entwicklung der Transpirationsrate bei steigendem VPD.	32
Abbildung 17: Stomata-Dichte und Länge der Xylembahnen.	36

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Übersicht über die vier Behandlungen.....	11
Tabelle 2: Ergebnisse der Kovarianzanalyse für die Transpirationsrate.	22
Tabelle 3: Ergebnisse der Kovarianzanalyse für die Transpirationsrate.	24
Tabelle 4: Trockenmasse der vier Behandlungen an beiden Messterminen.	28
Tabelle 5: Pflanzenhöhe [cm] an beiden Messterminen.....	29
Tabelle 6: Spezifische Blattfläche an beiden Messterminen.....	30

1. Einleitung

1.1. Wasserhaushalt

In Pflanzen ist Wasser ein dominanter Bestandteil. Auch der Wasserdampf in der Luft und Wasser in flüssiger Form im Boden sind wichtig für den Wasserhaushalt und -transport in der Pflanze (Philip 1966). Um den Wassertransport in der Pflanze zu charakterisieren, ist der Begriff „Wasserpotential“ von großer Bedeutung: Es ist ein Maß dafür wie viel Arbeit Wasser verrichten kann. Dies wird in Relation zu reinem Wasser betrachtet, dessen Wasserpotential mit 0 Pa definiert ist. Die Wasserpotentiale von Boden, Pflanze und Atmosphäre sind negativ (Lösch 2001). Meistens besteht eine Differenz im Wasserpotential zwischen Boden und Atmosphäre. Dazwischen kann die Pflanze stehen, wenn der Boden mit Vegetation bedeckt ist (Ehlers 1996). Wassertransport findet entlang des aus der Differenz entstehenden Gradienten in Richtung des niedrigsten Wasserpotentials statt. Ausnahmen von dieser Regel sind Niederschläge (Philip 1966). Der Weg, den jedes Wassermolekül durch die Pflanze zurücklegt, wird als Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum oder kurz SPAC (soil-plant-atmosphere-continuum) bezeichnet (Lösch 2001). Das Wasserpotentialgefälle im SPAC treibt den Wassertransport in der Pflanze an. „Das Wasserdampfdruckdefizit der Luft ist dabei die antreibende Kraft für die Verdunstung, das Wasser im Boden die entscheidende Versorgungsgröße.“ (Larcher 2001).

Wenn die Pflanzenwurzeln Wasser aus dem Boden absorbieren, ist dies Antwort auf den oben genannten Gradienten. Die Wasseraufnahme kann deshalb stattfinden, weil der Boden ein höheres bzw. weniger negatives Wasserpotential als die Wurzeln besitzt. (Ehlers 1996). Von den Wurzeln fließt das Wasser weiter in den Stängel, von dort aus in die Blätter und schließlich in die Atmosphäre, die das niedrigste Wasserpotential hat (Ritchie 1974). Das Wasserpotential des Bodens variiert zwischen den Wurzelhorizonten und mit der Korngrößenzusammensetzung des Bodens. In der Pflanze sind osmotische Verhältnisse und die Abgabe von Wasser an die Atmosphäre ausschlaggebend (Lösch 2001).

In den Blättern findet beim Übergang von den Mesophyllzellen in den Interzellularraum ein Phasenübergang des Wassers von flüssig nach gasförmig statt. Diese Verdunstung ist ein endothermer Prozess, die benötigte Energie stammt aus der Sonneneinstrahlung. Der Phasenübergang erzeugt einen Unterdruck in den Leitungsbahnen, dem Xylem (Ehlers 1996). Wasser wird also nicht durch das Xylem gedrückt, sondern im SPAC nach oben gesaugt (Lösch 2001). Da der dabei entstehende Unterdruck sehr stark sein kann, besteht die Gefahr, dass Gasblasen im Xylem entstehen und der Wasserfaden abreißt. Dies bezeichnet man als Kavitation (Ehlers 1996). Dem entgegen wirken Kohäsions- und Adhäsionskräfte: Kohäsion ist der Zusammenhalt der Wassermoleküle untereinander, Adhäsion die Anziehungskraft von Molekülen fester Oberflächen auf das Wasser, z.B. Xylemwände, Zellwände der

Blattparenchyme. Das Zusammenspiel von Kohäsion und Adhäsion sorgt für einen kapillaren Anstieg und bewirkt, dass der Wasserfaden unter dem Transpirationssog intakt bleibt (Lösch 2001).

Transpiration wird begrifflich von der Evaporation unterschieden: Evaporation bezeichnet die einfache Verdunstung von Wasser. Bei der Transpiration aus der Pflanze überwindet das Wasser auf dem Weg in die Atmosphäre zusätzlich mehrere Widerstände. Evapotranspiration ist die Summe der Wasserabgabe an die Atmosphäre von Pflanzen, Boden und offenen Wasserflächen (Lösch 2001). Die Pflanze reguliert die Transpiration nach Bodenwasserverhältnissen und dem Dampfdruckdefizit zwischen Luft und Pflanze (vapor pressure deficit = VPD). Es dauert deutlich länger bis die Transpiration auf das Bodenwasser reagiert als auf den VPD (Hsiao 1973).

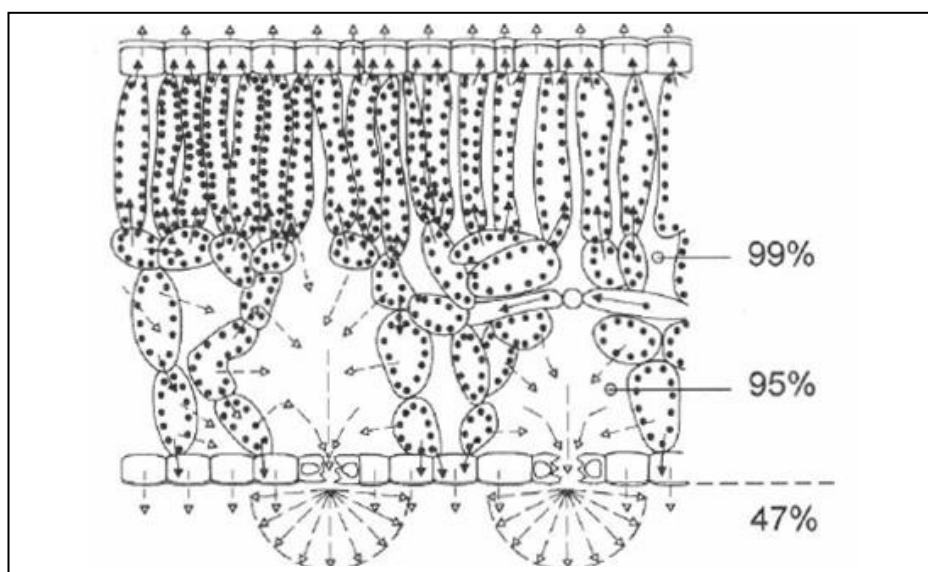


Abbildung 1: Wasser- und Wasserdampftransport im Blatt.

Schwarze Pfeile: Wasser. Weiße Pfeile: Wasserdampf. Transport im Blatt und aus dem Blatt heraus. Beim Austritt durch die Stomata bilden sich Wasserdampfkuppen, zudem kann Wasserdampf durch die Cuticula transpirieren. Zusätzlich ist die relative Luftfeuchtigkeit in % für die jeweiligen Kompartimente angegeben (nach Lösch 2001).

An der Epidermis der Blätter tragen Pflanzen Spaltöffnungsapparate, die Stomata (Salisbury 1927). Die Wasserabgabe über das Blatt wird physiologisch über die Stomata gesteuert, da die wachsartige, lipophile Cuticula, die die Epidermis überzieht, kaum wasserdurchlässig ist (Lösch 2001). Die Anzahl und Frequenz der Stomata unterscheidet sich stark zwischen verschiedenen Arten und innerhalb dieser mit variierenden Umweltbedingungen (Salisbury 1927, Tumanow 1926). Ein Spaltöffnungsapparat besteht aus zwei länglichen Schließzellen, umgeben von Nebenzellen (= Geleitzellen) (Lösch 2001). Die Stomata werden bei hohem VPD, also atmosphärischem Trockenstress, entweder geschlossen, um den Wasserverlust zu minimieren oder sie bleiben geöffnet. Hierbei steigt die Menge des Wasserverlusts durch die Transpiration an (Asch 2005).

Der Verschluss der Stomata stellt eine Feedback-Reaktion auf den Wasserverlust aus dem Blattgewebe dar (Oren et al. 1999). Laut Alvino und Leone (1993) ist der Verschluss der Stomata kein präventiver

Prozess der Wassersparung. Er stellt vielmehr ein passives Phänomen dar, das auf den Verlust von Turgordruck in den Geleitzellen oder der gesamten Epidermis bzw. des Blattes zurückzuführen ist. Neben diesem passiven Vorgang kann die Pflanze aktiv die Öffnung der Stomata durch die Verschiebung von osmotisch aktiven Molekülen regulieren. Die hierbei ausgelöste Signalkaskade verändert den Turgordruck in den Geleitzellen, was den Durchmesser der Spaltöffnung verändert (Lösch 2001). Stomata-Bewegungen können innerhalb von Minuten variieren.

Die Verteilung, Größe und somit die Dichte der Stomata wird während der Entwicklung des Blattes festgelegt (Miyazawa et al. 2006). Pro mm^2 können sich 50 – 500 Spaltöffnungsapparate ausbilden. Trotz dieser hohen Dichte nehmen die Stomata nur bis zu 2 % der Blattfläche ein (Ehlers 1996). Der Austausch von CO_2 und Wasserdampf zwischen Blättern und Atmosphäre wird prinzipiell durch die Stomata-Dichte und deren durchschnittliche Öffnung kontrolliert (Lake & Woodward 2008). Je arider die Bedingungen, desto höher ist normalerweise die Stomata-Dichte, je humider, desto niedriger (Tumanow 1926).

1.2. Trockenstress

Larcher beschreibt Stress „als eine außergewöhnliche Abweichung vom Lebensoptimum [...], die zunächst reversible Veränderungen [...], dann aber auch bleibende Folgen verursachen kann.“ Da die Pflanze auf vorhersehbare Fluktuationen reagieren kann, führt nicht jede Abweichung vom Optimum zu Stress. Stress ist eine zwanghafte oder nichtvorhersehbare Fluktuation, die auf den Metabolismus einwirkt und Verletzungen, Krankheiten und physiologische Veränderungen verursacht. Pflanzen sind ständig diversen Stressen wie Dürre, niedrigen Temperaturen, Salz, Überflutung, Hitze, oxidativen Stressen und Schwermetalltoxizität ausgesetzt (Jaleel et al. 2009). Biologisch müssen Stressvorgänge verlaufsbezogen betrachtet werden, weil das Stressgeschehen hier eine Zeitkomponente enthält. Gerade bei Dürre ist Zeit ein wichtiger Faktor, da sich Trockenstress langsam aufbaut und sich mit der Zeit verstärkt (Larcher 2001).

Dürre ist ein meteorologischer Begriff und ist definiert als eine Periode ohne signifikante Regenfälle (Jaleel et al. 2009). Auf Landschaftsebene wird Trockenheit durch Niederschlagsmangel in Kombination mit hoher Verdunstung verursacht (Larcher 2001). „Bezogen auf die Pflanzen können grundsätzlich zwei Formen von Trockenstress unterschieden werden: (1) Bodentrockenheit und (2) atmosphärische Dürre. Diese beiden Formen können getrennt oder gemeinsam auftreten.“ (Asch 2005).

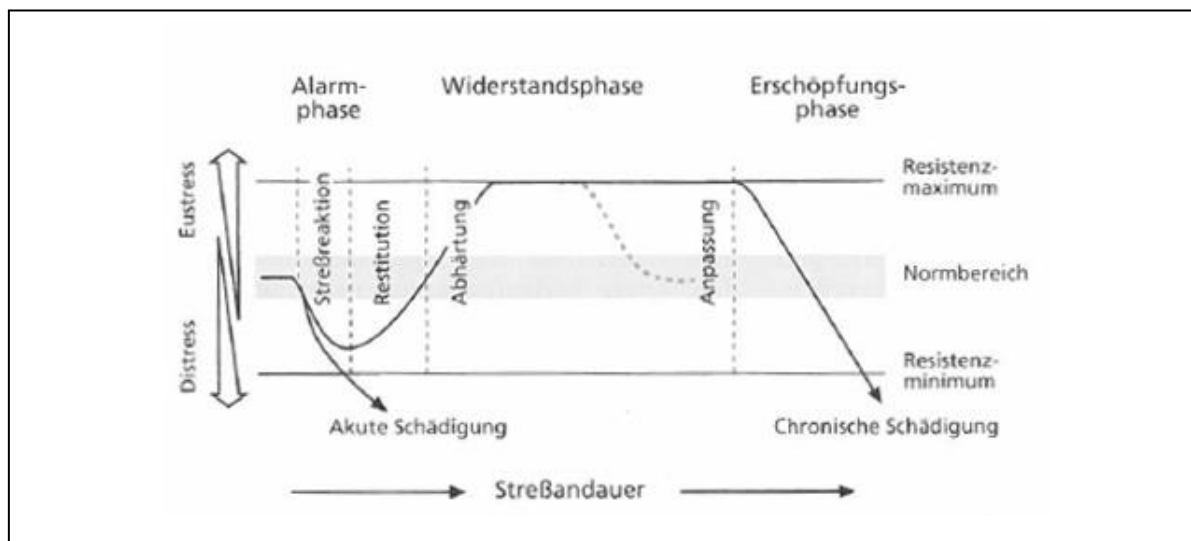


Abbildung 2: Modell zur Beschreibung des Stressgeschehens in Phasen.

Alarmphase: Als erste Reaktion auf einen Stressor gerät die Pflanze in einen Distress. Dies führt entweder zu akuten Schädigungen oder der Zustand der Pflanze restabliert sich (Restitution). Widerstandsphase: Bei weiterer Stresskompensierung wird die Resistenz der Pflanze erhöht (Abhärtung), bleibt eine zeitlang auf diesem Niveau und kann dann auf das Normalniveau zurücksinken. Erschöpfungsphase: Bei andauernder Stresseinwirkung wird die Pflanze chronisch geschädigt (nach Larcher 2001).

Sowohl atmosphärische Dürre als auch Bodentrockenheit beeinflussen das pflanzliche Wachstum indirekt, da dieses vom internen Wasserdefizit der Pflanze abhängt. Ein solches tritt auf, wenn die Wasseraufnahme über die Wurzeln von der Wasserabgabe durch die Transpiration überschritten wird. Erfährt die Pflanze über einen längeren Zeitraum einen Wassermangel, wird in der Folge der Ertrag negativ beeinflusst (Ritchie 1974, Tumanow 1926). Die Wurzelabsorption wird primär von Bodenwasserbedingungen bestimmt, der Wasserverlust über die Transpiration durch atmosphärische Gegebenheiten.

Pflanzenwasserdefizite beeinflussen praktisch jeden Aspekt des Pflanzenwachstums wie Anatomie, Morphologie, Physiologie und Biochemie der Pflanzen. (Ritchie 1974). Trockenstress ist ein multidimensionaler Stress, der Pflanzen auf verschiedenen Stufen ihrer Organisation beeinflusst. Daher ist die pflanzliche Reaktion auf Trockenstress auf Ebene des gesamten Organismus oder einer Kultur sehr komplex, da viele darunterliegende Stufen berücksichtigt werden müssen (Blum 1996). Allgemein unterscheidet man Dürrevermeidung von der Dürreressistenz. Dürrevermeidung ist die Erhaltung eines hohen Wasserstatus in der Pflanze, während Dürreressistenz der Erhalt metabolischer Funktionen bei niedrigem Wasserstatus ist. Letzteres kommt selten bei Kulturpflanzen vor (Ullah et al. 2008).

Bei spontan auftretenden Stressen wie Temperaturstress oder Dürre ist es wichtig, dass die Pflanze sich kurzfristig anpassen und ihren Wasserhaushalt stabilisieren kann (Tardieu & Davies 1993): Eine Möglichkeit ist hier die Synthese von Stressproteinen, welche die Struktur der Zellen stabilisieren sollen, um der Austrocknung des Protoplasmas entgegenzuwirken. Weitere Anpassungen sind ein

Einrollen der Blätter, um die transpirierende Oberfläche möglichst gering zu (Larcher 2001). Eine solche Verringerung kann auch durch eine Reduktion des Blattwachstums und der gesamten Produktivität erreicht werden (Blum 1988). Eine reduzierte Pflanzengröße ist ebenfalls Folge von Wasserdefiziten. Ursache hierfür ist eine verringerte pflanzliche Turgeszenz. Diese ist wie in Abschnitt 1.1 beschrieben u.a. wichtig bei der Regulierung der Öffnungsweite der Stomata (Ritchie 1974).

Langfristige Anpassungen sind z.B. eine Verdickung des Blattes und der Cuticula oder eine Verschiebung des Spross-Wurzel-Verhältnisses zugunsten der Wurzel. Ein gut ausgebildetes Wurzelwerk vergrößert das Wasseraneignungsvermögen, da die aktive Oberfläche vergrößert wird und Wasser häufig aus tieferen Bodenschichten extrahiert werden kann (Canadell et al. 1996). Um den Wassertransport in der Pflanze effizienter zu machen, kann die Pflanze die Leitfläche vergrößern, indem sie verstärkt Xylem bildet, was sich optisch in einer intensiveren Blattaderung niederschlägt. Eine weitere Anpassungsform ist die Wasserspeicherung: Viele Pflanzen wie Kakteen und andere Sukkulente verschieben das Wasser in Speicherorgane innerhalb des Stammes. Geophyten hingegen haben unterirdische Überdauerungsorgane wie Rhizome, Knollen oder Zwiebeln. (Larcher 2001). Xerophyten sind allgemein Pflanzen, die an trockene Standorte angepasst sind (griech. xéros = trocken) (Schubert & Wagner 2000, Salisbury 1927). Xerophytische Strukturen können auch innerhalb einer Spezies je nach Wachstumsbedingungen variieren (Tumanow 1926). Trockenstress ist ein stark limitierender Faktor landwirtschaftlicher Produktivität. Er beeinflusst die Ertragsstabilität von Kulturen, da die saisonale Wasserverfügbarkeit schwankt. Dies stellt eine signifikante Barriere für die Einführung von Kulturpflanzen in aride und semi-aride Regionen dar (Alvino & Leone 1993).

1.3. Baumwolle

Baumwolle ist eine der wichtigsten Faserpflanzen weltweit. Global werden vier Arten der Gattung *Gossypium* angebaut: Man unterscheidet die altweltlichen *G. arboreum* L. und *G. herbaceum* L. von den neuweltlichen *G. hirsutum* L. und *G. barbadense* L.¹ (Munro 1987). Diese beiden Gruppen unterscheiden sich genetisch in der Anzahl ihrer Chromosomen (Lieberei & Reisdorff 2012). In der vorliegenden Arbeit wurde mit der afrikanischen Baumwolle, *Gossypium herbaceum* L., gearbeitet.

Die Gattung *Gossypium* ist in der Familie der Malvaceae (Malvengewächse) angesiedelt. Zu dieser Familie gehören weitere wichtige Faserpflanzen wie Jute (*Corchorus capsularis* L.), Kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) oder Kapok (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.¹) (Munro 1987).

¹ Botanische Pflanzennamen nach <http://www.theplantlist.org/>.

Baumwollpflanzen bilden meist ausdauernde Stauden. In Kultur wird Baumwolle einjährig angepflanzt. Sie hat fünfblättrige Blätter und es werden sechs bis zehn Samenanlagen je Blüte gebildet. Die Kapsel ist drei- bis fünffächrig und reift in circa vier Wochen heran (Lieberei & Reisdorff 2012). Baumwolle besitzt ein Pfahlwurzelsystem mit bis zu 3 m Tiefe und 3 m lateraler Ausdehnung (Munro 1987). Der Großteil des Wurzelsystems ist in den obersten 25 cm (Jordan & Ritchie 1971) bis 30 cm des Bodenprofils lokalisiert (Munro 1987).

Baumwolle gilt als sehr alte tropische Kulturpflanze und hat mehrere Ursprungszentren. Die vier genannten Spezies wurden unabhängig voneinander domestiziert (Lieberei & Reisdorff 2012). *G. herbaceum* wurde zunächst im Iran und den umgebenden Ländern kultiviert. Anschließend wurde sie in Richtung Süden nach Pakistan und Indien und nordöstlich bis nach China verbreitet (Munro 1987, Lieberei & Reisdorff 2012). Als perennierende Wildform ist sie in Afrika zu finden. Baumwolle wird generell als tropische Kulturpflanze angesehen, jedoch stammen über zwei Drittel der Weltproduktion aus Ländern nördlicher als 30 °N (Munro 1987).

Der größte Baumwollproduzent ist China, gefolgt von den USA, Indien und Pakistan (Ahmad et al. 2009). Wegen ihrer Anpassung an limitierte Wasserressourcen wird Baumwolle oft in Regionen mit schwankenden Regenfällen oder limitierten Wassermengen für die Bewässerung angebaut (Turner et al. 1986). Die besten Baumwollerträge werden in der Regel in trockenem Wüstenklima mit Beregnung erzielt. In den Hauptproduktionsländern ist diese Methode vorherrschend (Munro 1987). Adäquate Bodenfeuchtigkeit ist essentiell für die erfolgreiche Produktion von Kulturpflanzen. Baumwolle ist keine Ausnahme von dieser Voraussetzung. (Pettigrew 2004). Daneben ist ein tiefgründiger, luftiger Boden wichtig für den Anbau (Lieberei & Reisdorff 2012).

Bei den Fasern unterscheidet man zwischen 4 cm langen Lintfasern und kürzeren Linterfasern. Die Lintfasern werden für Baumwollgarne verwendet, die Linterfasern für Polstermaterial oder, aufgrund ihres hohen Cellulosegehaltes, als Rohstoff für die Cellulose- und Papierindustrie. Ein weiteres wichtiges Produkt ist Baumwollsaatöl, das aus den Samen gewonnen wird. Durch seinen hohen Linolsäureanteil wird es zur Margarineherstellung genutzt.

Die Erträge von Lintfasern variieren zwischen 0,1 – 1 t/ha (Lieberei & Reisdorff 2012). Trotz der Tatsache, dass Baumwolle auf weniger als 2,8 % der bestellten Fläche weltweit angebaut wird, hängt die Wirtschaft vieler Länder in Lateinamerika, Asien und Afrika substantiell von der Baumwollproduktion ab (Fortucci 2002). Insgesamt wurden 2005 weltweit 24,39 Millionen Tonnen Baumwolle produziert, 2008 waren es 24,03 Millionen Tonnen. In diesem Zeitraum sank der Marktanteil der Baumwolle am Weltfasermarkt von 60 % auf 40 %, im Gegenzug nahm der Anteil von synthetischen Fasern stark zu. Der pro Kopf Konsum von Baumwolle lag 2008 bei weltweit durchschnittlich 10,4 kg / Jahr (Plastina 2008).

1.4. Versuchsplanung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der morphologischen Anpassung von *Gossypium herbaceum* an Bodenwasserdefizit und atmosphärische Dürre. Die Effekte dieser beiden Faktoren auf die Pflanzen wurden anhand vier verschiedener Behandlungen untersucht. Variiert wurden die beiden Faktoren Bodenwassergehalt und VPD. Im Abstand von zwei Wochen wurden je Behandlung vier Wiederholungen auf verschiedene Parameter getestet. Dazu zählten Transpirationsmessungen, die Pflanzenhöhe, destruktive Analysen der Blattfläche, sowie des Trockengewichtes von Spross, Blättern und Blüten, die Dichte und Größe der Stomata und die Länge der Xylembahnen. Für die Dauer des Versuchs standen die Pflanzen in einer Klimakammer im Gewächshaus des Instituts für tropische Agrarwissenschaften, Fg. Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen (490g) der Universität Hohenheim. Der Versuch fand zwischen Ende März und Anfang Juni 2017 statt.

2. Material und Methoden

Die Pflanzenanzucht und der darauffolgende Versuch wurden im Gewächshaus des Instituts für tropische Agrarwissenschaften, Fg. Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen der Universität Hohenheim ausgeführt. Die Pflanzen wurden Ende März 2017 angezchtet, Versuchsbeginn war der 03. Mai.

2.1. Pflanzenanzucht

2.1.1. Saatgut und Anzucht

Für die Anzucht wurde afrikanische Baumwolle, *Gossypium herbaceum*, der Firma Rühlemann's Kräuter und Duftpflanzen verwendet. Am 26. März wurden ungefähr 100 Samen in einer Keimchale auf Filterpapier gelegt und mit destilliertem Wasser befeuchtet. Der Deckel wurde so aufgesetzt, dass Sauerstoff an die Pflanzen kommen konnte. Für die Keimung wurden die Pflanzen in einen Schrank gestellt.

Zuvor wurde bereits Topfbaumwolle (*Gossypium herbaceum*) der Firma Kiepenkerl ausgekeimt. Jedoch keimte hier keine ausreichende Anzahl an Samen, weil ein Großteil schimmelte. Vermutlich lag dies am Alter des Saatguts. Da sich später auch bei der zweiten Keimung zum Teil leichter Schimmelbefall zeigte, wurden die angekeimten Samen in einer Multitopfplatte in Erde (siehe Abschnitt 2.1.2. Substrat) gesetzt, um die Verpilzung einzudämmen. Die Multitopfplatte hatte Platz für 72 Pflanzen. In jedes Segment wurde ein Stück Papiertuch gelegt und mit gesiebter Erde aufgefüllt. Die Multitopfplatte stand in einer Schale mit Leitungswasser, um die Keimlinge ausreichend zu befeuchten. In den folgenden Tagen wurden alle weiteren angekeimten Samen in die Multitopfplatte gesetzt. Benötigt wurden 38 Pflanzen, wovon zwei als Reserve gedacht waren. Sobald sich bei einer ausreichenden Anzahl beide Keimblätter vollständig entwickelt hatten, wurden diese in die endgültigen Versuchstöpfe eingepflanzt. Dies geschah zwölf Tage nachdem die Samen ausgekeimt wurden. Die Pflanzen standen nun für weitere 28 Tage frei im Gewächshaus. In dieser Zeit wurden sie ausreichend bewässert. Nach einer Woche wurden die Lampen (Firma Philips, Leistung 400 W, Fassung PL SON-K-400) über den Pflanzen eingeschaltet, um übermäßiges Höhenwachstum zu verhindern. Die Lampen waren jeden Tag von 8 bis 20 Uhr eingeschaltet.

2.1.2. Substrat

Als Substrat diente sandiger Lehm. Für die Vorbereitung der Versuchstöpfe wurde eine ausreichende Menge Erde gesiebt, da das Ausgangssubstrat direkt vom Feld kam und somit sehr grobkörnig war. Das verwendete Sieb hatte quadratische Löcher mit einer Kantenlänge von 6,3 mm. Um eine homogene Feuchtigkeit des Substrats zu gewährleisten, wurde die Erde nach dem Sieben für ein paar Minuten durchmischt. Die Versuchstöpfe hatten eine Höhe von 12,5 cm und Kantenlängen von 9,5 cm und 13 cm der quadratischen Stand- und Öffnungsfläche. Das entspricht einem Volumen von ungefähr 1,6 l. Auch in die Versuchstöpfe wurde je ein Stück Papiertuch gelegt, damit das Gießwasser besser aufgenommen werden konnte. Die Töpfe wurden gleichmäßig mit Erde befüllt. Dabei wog ein Topf mit Untersetzter 1250 g. Das Gewicht von Topf und Untersetzer schwankte zwischen 79 g und 81 g. Insgesamt wurden 42 Töpfe vorbereitet.

Für die Unterscheidung der Behandlungen bezüglich des Bodenwasserdefizits wurde eine Hälfte der Pflanzen auf 60 % Bodenwassergehalt (BWG) aufgegossen. Bei den restlichen Pflanzen wurden 90 % BWG angesetzt. Diese waren somit ausreichend mit Wasser versorgt. Um herauszufinden wie viel gegossen werden musste, wurden zunächst Feldkapazität und Trockengewicht des Bodens ermittelt. Das entspricht je 100 % und 0 % BWG. Für die Bestimmung wurden vier der vorbereiteten Töpfe genutzt. Zur Ermittlung des Trockengewichts wurde das Substrat aus zwei Töpfen in Aluminiumschalen umgefüllt. Im Anschluss wurden diese für drei Tage bei 60°C in einem Trockenschrank (Firma Memmert) im Gewächshaus aufbewahrt und anschließend gewogen. Die Feldkapazität wurde bestimmt, indem so lange Wasser in den Topf gegossen wurde, bis es unten heraussickerte. Über drei Tage hinweg wurde sich dem Gewicht, bei dem der Boden abgesättigt ist, sukzessive angenähert. Hieraus ließ sich die Bewässerungsmenge (BWM) für $BWG_{90\%}$ bzw. $BWG_{60\%}$ berechnen. Im Folgenden bezieht sich m_{BWG} auf das Gewicht des Bodens:

$$BWM_{90\%} = (m_{BWG100\%} - m_{BWG0\%}) \times 0,9$$

$$BWM_{60\%} = (m_{BWG100\%} - m_{BWG0\%}) \times 0,6$$

Da die Pflanzen über den Tag hinweg unterschiedliche Mengen an Wasser transpirierten, wurde ein Referenzgewicht (RG) ermittelt, auf das täglich mit Wasser aufgefüllt wurde. Berücksichtigt wurde hier neben der BWM das Trockengewicht des Bodens und das zusätzliche Gewicht von Topf, Untersetzer und Kies. Letzterer diente als Bodenabdeckung, um Bodenevaporation zu verhindern, sodass der tägliche Wasserverlust allein auf die Transpiration zurückzuführen war:

$$RG_{90\%} = BWM_{90\%} + m_{BWG0\%} + m_{Topf} + m_{Untersetzer} + m_{Kies}$$

$$RG_{60\%} = BWM_{60\%} + m_{BWG0\%} + m_{Topf} + m_{Untersetzer} + m_{Kies}$$

2.2. Transpirationsmessung im Gewächshaus

2.2.1. Aufbau der Klimakammern

Nachdem die Pflanzen für 28 Tage gewachsen waren, kamen sie im Gewächshaus in eine Klimakammer. In dieser wurde als zweiter Faktor neben dem BWG die Luftfeuchtigkeit variiert. Die Klimakammer bestand aus zwei Hälften. In einem Abteil (Kammer 1) herrschte ein hoher VPD von 3,3 kPa ($\pm 1,19$ kPa) und in der anderen (Kammer 2) ein niedriger VPD von 0,9 kPa ($\pm 1,02$ kPa). Die Temperatur betrug im Schnitt 33°C ($\pm 5,35^{\circ}\text{C}$) und variierte zwischen den Kammern maximal um $0,4^{\circ}\text{C}$. Die Außentemperaturen stiegen während des Versuchs aufgrund der Jahreszeit jedoch stetig an, was sich auf die Klimakammern übertrug. Am ersten Versuchstag wurden $29,9^{\circ}\text{C}$ gemessen, am viertletzten die höchste Tagesdurchschnittstemperatur von $38,9^{\circ}\text{C}$. Da der VPD von der Temperatur abhängig ist, verhielt es sich mit diesem ähnlich. Aufgezeichnet wurden die Klimadaten mit dem Datenlogger Tinytag Plus (Firma Gemini Data Loggers UK).

Jede Hälfte der Kammer maß 5 m x 2 m x 0,7 m und war mit Plexiglas verkleidet. An den langen Außenseiten befand sich kein Plexiglas, sondern eine doppelte PVC-Folie. Die äußere Folienschicht bedeckte die komplette Länge der Klimakammer, die innere nur Teile. Damit sollte sichergestellt werden, dass beim Arbeiten in der Kammer Schwankungen der Atmosphäre möglichst gering blieben.

In Kammer 1 wurde mittels eines Luftadsorptionstrockners (Modell Consorb DC-10 der Firma DST Seibu Giken, Schweden) die Luftfeuchtigkeit niedrig gehalten, dass ein hoher VPD resultierte. Kammer 2 hingegen besaß einen Dampfluftbefeuchter (Modell HeaterCompact, Firma HygroMatik, Deutschland), um den VPD niedrig zu halten. Pro Kammer waren 3 Ventilatoren (Firma Sunon, Taiwan) installiert, die über ein 12 V-Netzteil gespeist wurden. Diese befanden sich vorne, in der Mitte und am Ende der Kammer. Sie gewährleisteten eine stetige Luftzirkulation und somit eine Homogenisierung der Atmosphäre.

Beleuchtet wurden die Pflanzen von je zwei LED-Lampen der Firma Senmatic (Modell Fiona Lighting, Dänemark). Diese hatten einen Abstand von einem Meter zueinander und waren ebenfalls von 8 bis 20 Uhr eingeschaltet.

2.2.2. Messverfahren

Mit Beginn der Behandlungen am 03. Mai 2017 wurden bei vier Pflanzen die ersten destruktiven Messungen ausgeführt (siehe Abschnitt 2.5. **Destruktive Messungen**), um den Startpunkt des Versuchs festzuhalten. Da die Pflanzen unterschiedlich groß gewachsen waren, wurden sie anhand der Größe gleichmäßig auf die in Tabelle 1 aufgelisteten Behandlungen verteilt:

Tabelle 1: Übersicht über die vier Behandlungen.

Bodenwassergehalt	VPD	Bezeichnung
90% (feucht)	Niedrig (-)	F-
90% (feucht)	Hoch (+)	F+
60% (trocken)	Niedrig (-)	T-
90% (trocken)	Hoch (+)	T+

Pro Behandlung wurden acht Pflanzen verwendet, damit pro Messtermin vier Wiederholungen je Behandlung zur Verfügung standen. Um weiterhin das gleichmäßige Wachstum der Pflanzen zu gewährleisten, wurden deren Plätze in der Klimakammer täglich randomisiert.

Mit Start der Behandlungen wurden die Pflanzen täglich zu etwa der gleichen Uhrzeit (zwischen 11 und 12 Uhr mittags) gewogen. Dieses tägliche Gewicht wurde notiert und die Töpfe wurden mit Leitungswasser erneut auf das entsprechende Referenzgewicht aufgefüllt. In den ersten Tagen mussten die Bodenwasserdefizitbehandlungen teilweise nicht bewässert werden, da die Töpfe erst auf BWG_{60%} heruntertrocknen mussten. Bei zwei Pflanzen zeigte sich nach einer Woche eine starke Rotverfärbung der Blätter und der Stängel. Betroffen war je eine Pflanze der Behandlung T- und F-. Da ein Phosphatmangel vermutet wurde, wurden alle Pflanzen in der Folge ab Tag acht gedüngt. Weil entsprechend der minimalsten Transpirationsmenge gedüngt werden musste, wurde die Pflanze mit dem niedrigsten Wasserverlust ermittelt: Jeder Pflanze wurde die gleiche Menge einer Düngerlösung mit einer Konzentration von 0,2 % entsprechend dieses Transpirationsverlustes appliziert. Dann wurde mit Leitungswasser auf das Referenzgewicht aufgewogen. Als Dünger diente Wuxal Universaldünger. Die Behandlung erfolgte dreimal im Abstand von jeweils zwei Tagen. Jedoch blieben die Symptome unverändert und die Düngung wurde eingestellt. Auch im weiteren Versuchsverlauf veränderte sich die Verfärbung nicht.

Nach Ablauf der Messungen wurde aus den ermittelten täglichen Gewichten die Transpirationsrate wie folgt berechnet:

$$E = \frac{\frac{Tp}{M} * 1000}{\frac{BF * 10^{-4}}{t}}$$

Die berechnete Transpirationsrate E hat die Einheit mmol m⁻² s⁻¹. Tp ist die Transpiration in g und ergibt sich aus der Differenz des aktuellen Gewichtes minus des Gewichtes vom Vortag, M ist mit 18 g mol⁻¹ die molare Masse von Wasser, BF ist die Blattfläche in cm² und t die Zeit in Sekunden. Da für die Berechnung ein Zeitraum von 24 Stunden betrachtet wurde, entspricht t = 60 s x 60 x 24.

2.3. Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen

2.3.1. Aufbau der Transpirationskammern

Die Transpirationsmessungen wurden je Messtermin an zwei Tagen ausgeführt. Die verwendete Transpirationskammer befand sich im Keller des Instituts. Hierbei wurde in einer Mischkammer die Atmosphäre vorbereitet und in eine Messkammer weitergeleitet, in der die Pflanzen standen. Beide Kammern waren ungefähr gleich groß mit Maßen von 100 cm x 68 cm x 80 cm.

Die Mischkammer diente der Einstellung der gewünschten Atmosphäre und pufferte gleichzeitig die Messkammer gegen Schwankungen. Durch zwei PC-Ventilatoren mit einem Durchmesser von 80 mm wurde die Luft in der Kammer homogenisiert. Für die Temperaturregulierung wurden zwei 12 V-Keramikheizelemente genutzt. Als Außenverkleidung dienten Kunststoffplatten. In einer Aussparung an der Vorderseite fungierte eine Plexiglasplatte als Schiebefenster, wodurch man Zugriff auf das Innere der Kammer erhielt. Für die gewünschte Einstellung der Luftfeuchtigkeit konnte entweder ein Luftbefeuchter oder ein Luftadsorptionstrockner hinzugeschaltet werden. Der Trockner (Firma DST Seibu Girken, Modell Consorb DC-10) war am ersten Messtermin über mehrere PVC-Rohre und einen Kunststoffschlauch, am zweiten hingegen über einen Aluminiumschlauch mit der Mischkammer verbunden. Das Luftbefeuchtungssystem bestand aus einem Kunststofffass mit einem Fassungsvermögen von 60 l. In diesem befanden sich neben destilliertem Wasser zwei Ultraschallluftbefeuchter (Firma Seliger GmbH, Modell Fogstar 300), die auf der Wasseroberfläche schwammen. Durch die Schwingung von drei Glasmembranen der Luftbefeuchter entstand ein Ultraschall, der das Wasser fein verstäubte. Mithilfe eines weiteren PC-Ventilators wurde der Nebel über einen Schlauch in die Mischkammer geleitet. Ein weiterer Ventilator zwischen Schlauch und Mischkammer saugte Luft in die Kammer. Zudem wurde die feuchte Abluft des Trockners bei Bedarf zur zusätzlichen Steigerung der Luftfeuchtigkeit genutzt. Hierbei wurde der jeweilige Schlauch an den Luftauslass des Trockners angeschlossen.

Die Messkammer war an den Außenseiten mit Plexiglas verkleidet. Durch eine Schiebetür aus Plexiglas wurden die Pflanzen in die Kammer gestellt. Drei PC-Ventilatoren (Firma Xinda, Modell XD80215 H5 DC Fan) gewährleisteten die Luftzirkulation. Reguliert wurde die Stärke der Luftbewegung über ein Labornetzgerät (Firma MC Power, Modell NG-1620BI), das sich zwischen Misch- und Messkammer befand. Die Drehzahl der Ventilatoren war auf 8 V eingestellt.

Auf mittlerer Höhe der Messkammer befand sich ein Tinytag Datenlogger (Firma Gemini Data Loggers UK), mit dem die Atmosphäre in der Messkammer aufgezeichnet wurde. Der Gewichtsverlust der Pflanzen wurde über vier Feinwaagen (Firma Kern & Sohn GmbH, Modell UB 2400-2N) aufgezeichnet. Beleuchtet wurden die Pflanzen mit roten und blauem Licht aus einem 360 W LED-Panel. Am Luftein- und -auslass der Kammer war jeweils eine Sensorträgerplatte angebracht. Die Informationen, die von

diesen aufgezeichnet wurden, wurden von einem Mikrokontroller (Firma Atmel Corporation, Modell ATMEGA 132, San José USA) verarbeitet. Jener steuerte die PC-Ventilatoren in und an der Mischkammer, die Heizelemente und den Luftbefeuchter. Die gewünschten Umweltparameter ließen sich über einen Computer mit dem Programm HTerm einstellen. Neben diesem diente das Programm GrassLog der Aufzeichnung und Speicherung der Daten der Feinwaagen. Der aufgezeichnete Gewichtsverlust und die Klimadaten des Tinytag Datenloggers ließen sich in Microsoft Excel auslesen.

2.3.2. Messverfahren

Die ersten Transpirationmessungen fanden 14 und 15 Tage nach Beginn der Bewässerungsbehandlungen im Gewächshaus statt. Es waren zwei Tage notwendig, da vier Wiederholungen gemessen wurden und ein Durchgang an die drei Stunden in Anspruch nahm. Am zweiten Messtermin vierzehn Tage später wurden an einem Tag drei und am nächsten Tag eine Wiederholung ausgeführt. Pro Durchgang wurde von vier Pflanzen (je eine Pflanze pro Behandlung) der Wasserverlust bestimmt, mithilfe dessen sich später die Transpirationsrate berechnen ließ. Dieser Gewichtsverlust wurde mit Grasslog minütlich aufgezeichnet. Vor Beginn der Messungen wurden die Pflanzen im Gewächshaus ausreichend bewässert, damit die Pflanzen überhaupt transpirierten. Zusätzlich zur Kiesabdeckung wurde der Topf mit Alufolie abgedeckt, um Boden evaporation komplett auszuschließen. Es wurde außerdem sichergestellt, dass Untersetzer und Topfunterseiten trocken waren.

Am Anfang wurde mit HTerm die gewünschte Temperatur von 28°C und eine Startluftfeuchtigkeit von 80 % relativer Luftfeuchtigkeit eingestellt. Der später berechnete VPD betrug 0,81 ($\pm$ 0,08). Die Feinwaagen wurden mit Grasslog synchronisiert und der jeweiligen Behandlung für den Excel-Output zugeordnet. Als sich die Atmosphäre in der Misch- und Messkammer stabilisiert hatte, wurden die Aufzeichnungen mit Grasslog zeitgleich mit dem Datenlogger Tinytag gestartet. Sobald die VPD-Stufe für ungefähr zehn Minuten stabil war, wurde die Luftfeuchtigkeit nach unten reguliert. Insgesamt wurden vier Stufen gemessen: 80 % relative Luftfeuchtigkeit, 60 %, 40 % und 20 %, entsprechend VPD-Werten von 0,81, 1,32, 1,92, 2,68.

Für die Auswertung wurden wie in Abschnitt 2.2. **Transpirationsmessung im Gewächshaus** die Transpirationsrate berechnet. Da hier nicht täglich, sondern minütlich gemessen wurde, war $t = 60$ s. Aus der Transpirationsrate E ließ sich die stomatäre Leitfähigkeit g_s nach folgender Formel berechnen:

$$g_s = \frac{E}{VPD}$$

Neben der Transpirationsrate war die stomatäre Leitfähigkeit ein Faktor, der für die Analyse herangezogen wurde.

2.4. Analyse der Blattmorphologie

Nach Abschluss der Transpirationsmessungen wurde jeweils am darauffolgenden Tag, wieder an zwei Terminen im Abstand von vierzehn Tagen, die Blattmorphologie untersucht. Untersuchte Eigenschaften waren die Dichte und Größe der Stomata, sowie die Länge der Xylembahnen pro betrachtetem Ausschnitt. Vor den morphologischen Analysen wurde die Pflanzenhöhe in cm bestimmt.

2.4.1. Xylemlänge

Untersucht wurden Ausschnitte am zweitjüngsten, voll entwickelten Blatt jeder Pflanze. Für die Xylemlängenuntersuchung wurde das gesamte Blatt auf einem Objektträger mit Klebefilm befestigt. Der Klebefilm diente der Fixierung und Spannung des Blattes, damit ein sauberes Bild mit dem Mikroskop erstellt werden konnte. Pro Blatt wurden Fotos von drei zufällig ausgewählten Ausschnitten aufgenommen, die dann auf die Länge der Xylembahnen hin untersucht werden konnten.

Das verwendete Mikroskop stammte von der Firma Traveler. Es ließ sich mit dem USB-Port des Computers verbinden. Mit dem mitgelieferten Programm CamApp wurden die Ausschnitte fotografiert. Diese wurden bei 60-facher Vergrößerung erstellt.

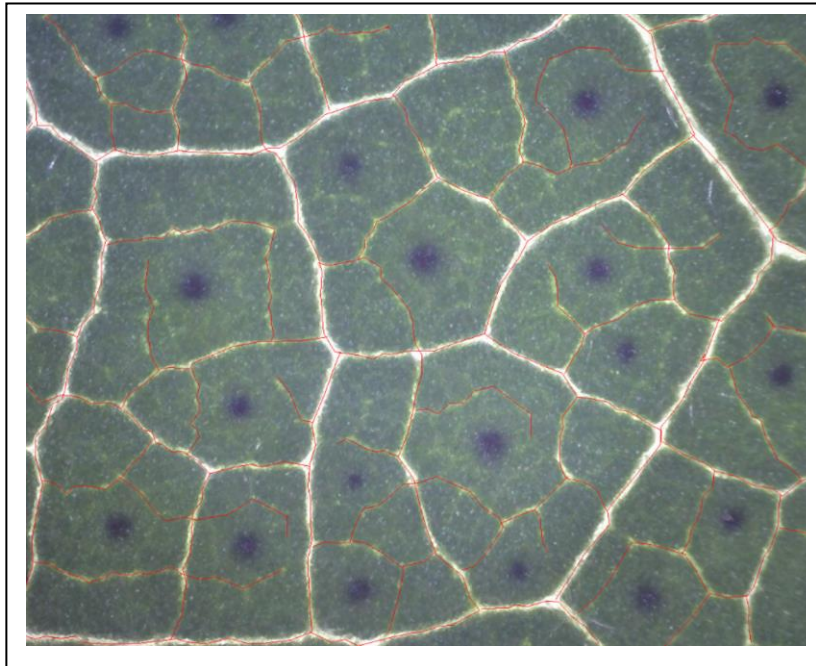


Abbildung 3: Foto der Xylembahnen.
Die roten Linien wurden mit ImageJ eingezeichnet und vermessen.

Die Auswertung erfolgte mit dem Programm ImageJ. In Abbildung 3 ist ein mit ImageJ ausgewertetes Bild zu sehen. Um die erfassten Werte in mm zu erhalten, musste zunächst im Programm die Skala festgelegt werden. Dafür wurde ein Bild von einem Lineal mit dem Traveler Mikroskop bei gleicher Vergrößerung wie die Xylemabschnitte erstellt. In ImageJ konnte unter dem Reiter Analyze unter dem

Punkt Set Scale 1 mm als Länge festgelegt werden. Die Einstellung wurde mit einem Häkchen bei Global für alle weiteren Fotos übernommen. Das Programm rechnete dann automatisch die Länge von Pixeln in mm um. Mit der Funktion Segmented Line ließen sich die Xylembahnen abschnittsweise nachzeichnen. Jede abgeschlossene Linie musste dem Tool ROI Manager (im Menüband unter Analyze) über die Add-Funktion hinzugefügt werden. Durch ein Häkchen bei Show All wurden alle bisher gezeichneten Linien angezeigt. War die Vermessung eines Abschnittes abgeschlossen, ließen sich die Werte aller Linien über die Measure-Funktion des ROI Managers als Tabelle auslesen, die in Microsoft Excel exportiert werden konnte.

2.4.2. Stomata

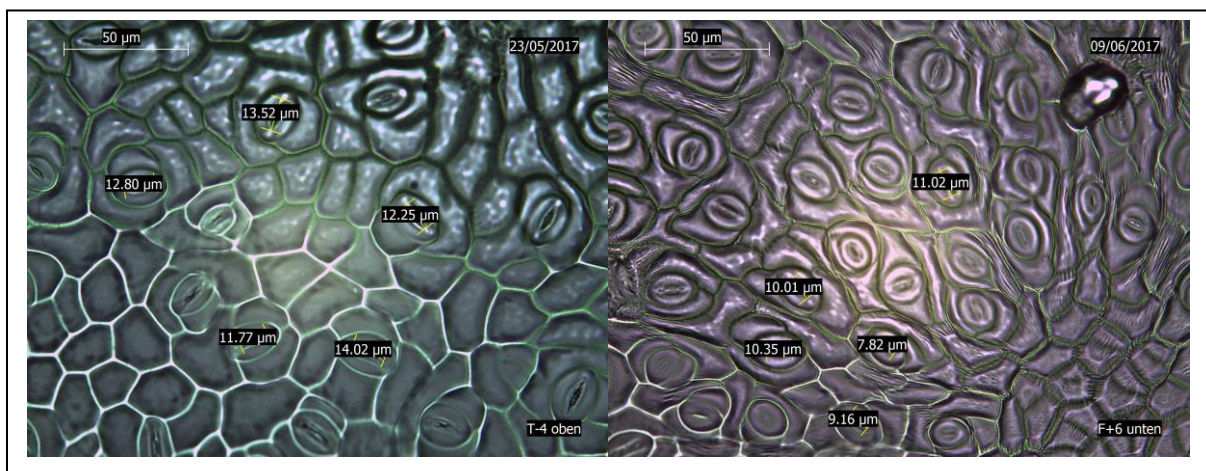


Abbildung 4: Mikroskop-Bild der Imprints.

a. Behandlung T-, Wiederholung 4, Blattoberseite. b. Behandlung F+, Wiederholung 6, Blattunterseite. An der Blattoberseite sind deutlich weniger Stomata vorhanden als an der Blattunterseite.

Für die Analyse der Spaltöffnungen wurde an jeder Pflanze das jüngste, voll entwickelte Blatt betrachtet. Hierbei wurden Reliefabdrücke zufällig ausgewählter Blattausschnitte erstellt. Mit diesen Imprints ließen sich unter dem Mikroskop die Stomata sichtbar machen (siehe Abbildung 4). Für einen Imprint wurde Klarlack (handelsüblicher Nagellack) gleichmäßig auf dem Blatt ausgestrichen und zehn bis fünfzehn Minuten getrocknet. Der Lack ließ sich im Anschluss mit einem dünnen Klebefilm abziehen und auf einen Objektträger kleben. In diesen beiden Schritten sollte darauf geachtet werden, dass keine Luftblasen zwischen dem Klebefilm und der Lackschicht eingeschlossen wurden. Zudem sollte der Klebefilm keine Falten werfen, um ein gleichmäßig scharfes Bild im Mikroskop zu erhalten.

Pro Blatt wurden zwei Imprints erstellt, einer an der Blattober- und einer an der Blattunterseite. Jeder Imprint wurde nun an drei zufällig ausgewählten Stellen mit einem Mikroskop (Firma Leica, Modell DM 1000 LED) in 40-facher Vergrößerung untersucht. Über die Software Leica LAS AF ließen sich Fotos der Ausschnitte erstellen, mit Hilfe derer später die Stomata gezählt werden konnten. Berücksichtigt

wurden jene, bei denen über die Hälfte ihrer Fläche im Bildausschnitt zu sehen war. Über die Funktion Acquire wurde ein Bild des Ausschnittes aufgenommen. Im Reiter Process ließen sich eine Bildbeschriftung (Behandlung und Blattseite), Datum und eine Skala zur Orientierung einfügen. Die Skala musste zunächst in μm eingestellt werden. Mit der Funktion Distance line konnten im Anschluss die Spaltöffnungen vermessen werden. Pro Ausschnitt wurde die Länge von fünf Stomata bestimmt, da das Programm maximal fünf Strecken je Bild messen konnte. Gemessen wurde der innere Spalt.

2.5. Destruktive Messungen

Mit Abschluss der morphologischen Analysen wurden die Pflanze geerntet und verschiedene destruktive Messungen durchgeführt. Betrachtet wurden die Blattfläche, das Trockengewicht von Blättern, Stängeln und falls vorhanden Blütenansätzen und Blüten. Diese Analysen wurden mit Behandlungsbeginn im Gewächshaus an vier Pflanzen ausgeführt und jeweils an 16 Pflanzen an den beiden Messterminen zwei und vier Wochen später.

Bei der Blattflächenmessung wurden alle Blätter ohne Blattstiel von den Pflanzen abgetrennt und mit dem Portable Area Meter LI-3000C (Firma LI-COR Biosciences), analysiert. Dieses misst die Blattfläche in cm^2 .

Für die Trockenmassebestimmung wurden Blätter, Stängel und Blüten voneinander getrennt und in Papiertüten gepackt. Beim ersten Messtermin hatte lediglich eine Pflanze bereits Blütenansätze entwickelt. Dabei handelte es sich um eine Pflanze, die eine starke Rotverfärbung von Blättern und Stängeln aufwies (siehe Abschnitt 2.2.2. Messverfahren). Allgemein waren die beiden stärker verfärbten Pflanzen schneller in ihrer Entwicklung. Am zweiten Messtermin war die zweite rotverfärbte Pflanze zum Teil schon verblüht, während die anderen gerade ihre Blütenansätze bildeten. Für die Trocknung befanden sich die Pflanzen zwei Tage in einem Trockenschrank der Firma Memmert. Nach der Trocknung kamen die Proben für circa zehn Minuten in einen Exsikkator (Firma Schott). Gewogen wurden die Proben mit einer Feinwaage (Firma Precisa, Modell XB220A).

2.6. Statistische Auswertung

Für die Analyse der Ergebnisse wurde das Programm Microsoft Excel 2016 verwendet. Vorwiegend wurde das Add-In „Analyse Funktionen“ genutzt. Genutzte Funktionen des Add-Ins waren die zweifaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholung und die einfaktorielle Varianzanalyse. Des Weiteren wurden direkt über die eingefügten Grafiken Fehlerindikatoren (Standardfehler), Regressionsgeraden und Bestimmtheitsmaße in die Darstellungen eingefügt. Für die Aufzeichnung und zum Teil Auswertung der Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen, der Xylemlängen, der Stomata-Anzahl und -Länge wurden die oben genannten Programme verwendet (siehe Abschnitt 2.3. Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen, 2.4.1. Xylemlänge, 2.4.2. Stomata). Als weiteres Hilfsmittel und Nachschlagewerk diente das Biometrie-Skript von Prof. Dr. Hans-Peter Piepho (Institut für Kulturpflanzenwissenschaften, Fg. Biostatistik 340c). Die Auswertung der Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen erfolgte durch eine Vorlage der Website <http://vassarstats.net/vsancova.html>, mit dem eine Kovarianzanalyse (Two-Way Ancova) ausgeführt wurde.

3. Ergebnisse

3.1. Transpirationsmessungen im Gewächshaus

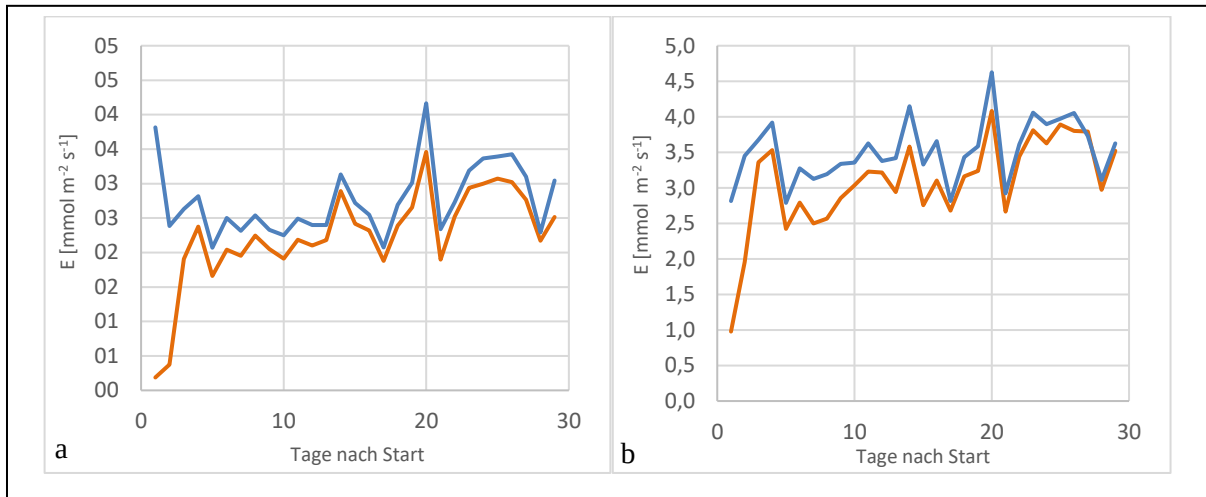


Abbildung 5: Transpirationsraten der vier Behandlungen im Versuchsverlauf.

(a). Transpirationsrate bei niedrigem VPD, (b) Transpirationsrate bei hohem VPD. Rot dargestellt sind die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit, blau die vollbewässerten Behandlungen. x-Achse: Zeitraum ab 04. Mai 2017.

In Abbildung 5 sind die Transpirationsraten der vier Behandlungen im Versuchsverlauf dargestellt. Die Grafik umfasst den Zeitraum vom 04. Mai 2017 bis zum 01. Juni 2017. Links aufgetragen in Grafik a sind die Pflanzen, die in der Klimakammer bei niedrigem VPD gewachsen sind. Sie transpirierten weniger als die Pflanzen, die in der Klimakammer mit dem hohen VPD standen. Im Schnitt transpierte die Behandlung F+ $3,51 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und somit $0,75 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mehr Wasser als die die Behandlung F- ($2,76 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Für T+ war es im Schnitt $3,09 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, was $0,84 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mehr als bei T- ($2,44 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sind. Zudem lässt sich erkennen, dass die Pflanzen mit Bodenwasserdefizit im Gegensatz zu den vollbewässerten weniger transpirierten. Im hohen VPD waren es $0,43 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, im niedrigen VPD $0,52 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ weniger.

Die Auswertung dieser Unterschiede ergab, dass der Einfluss des Bodenwasserdefizits signifikant war. Der p-Wert beim Vergleich der Behandlungen T+ und T- war $< 0,05$. Bei den vollbewässerten Behandlungen ist der Unterschied ebenfalls signifikant mit $p < 0,001$. T+ und F+ unterschieden sich signifikant mit $p = 0,01$. Im niedrigen VPD-Bereich ist p ebenfalls $< 0,05$ für die Gegenüberstellung der Bewässerungsbehandlungen. Somit zeigt die Transpirationsrate aller vier Faktoren signifikante Unterschiede.

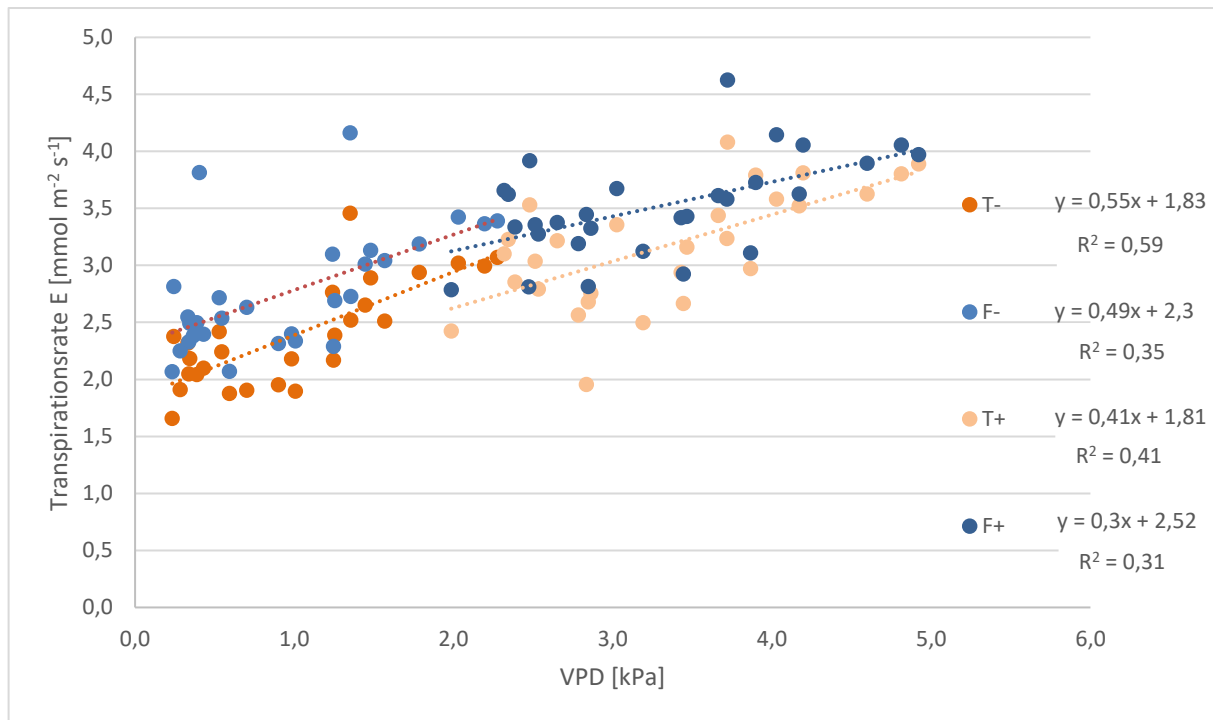


Abbildung 6: Korrelation von Transpirationsrate und VPD der vier Behandlungen.

Die Zuordnung der Graphen zur jeweiligen Behandlung ist der Legende in der Abbildung zu entnehmen. In dieser sind zudem das Bestimmtheitsmaß und die Gleichung der Regressionsgeraden aufgeführt.

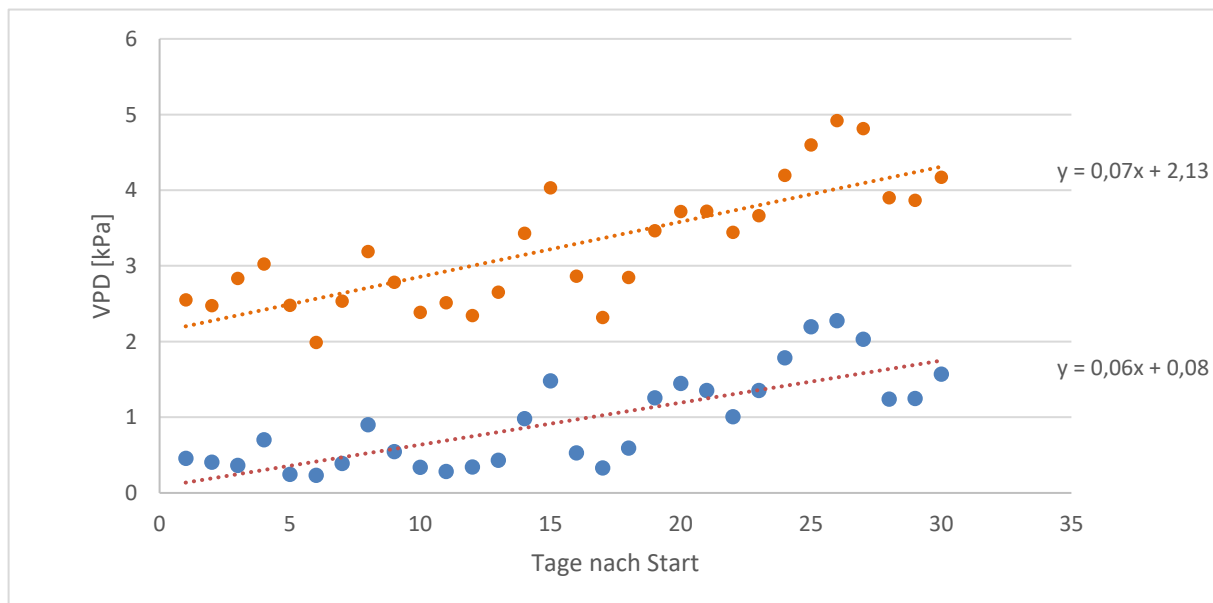


Abbildung 7: Entwicklung der VPD-Werte über den Versuchszeitraum.

Gezeigt ist der Anstieg der VPD-Werte (Versuchsbeginn 03. Mai 2017). Rot dargestellt sind die Werte im hohen VPD-Bereich, blau die im niedrigen VPD-Bereich. Zusätzlich sind die Gleichungen der Trendlinien gezeigt.

In Abbildung 5 ist bereits zu erkennen, dass die Transpiration über den Versuchszeitraum nicht kontinuierlich angestiegen ist, sondern gewissen Schwankungen unterworfen war. Dies liegt an den wechselnden Außenbedingungen, da der Versuch zwischen Frühjahr und Sommer stattfand. In Abbildung 7 ist die Entwicklung der VPD-Werte über den Versuchszeitraum hinweg dargestellt. Beide

Kammern waren auf den jeweiligen Stufen annähernd denselben Schwankungen unterworfen und der VPD stieg kontinuierlich an. In der trockenen Kammer reichte der VPD von 1,99 bis 4,92 kPa, in der feuchten Kammer von 0,23 bis 2,27 kPa. Dies wird durch die Trendlinien charakterisiert: In der Kammer mit hohem VPD nahm dieser pro Tag um durchschnittlich 0,07 kPa zu, im niedrigen VPD um 0,06 kPa. Es lässt sich erkennen, dass der VPD-Wert der feuchten Kammer an Tag 25 und 26 so hoch wie an Tag 5 und 17 in der trockenen Kammer.

Dies erklärt die Überlappung der Punktwolken und allgemein den Anstieg der Transpiration in Abbildung 6. Dennoch ist der Unterschied zwischen den Punktwolken und somit zwischen den VPD-Stufen deutlich zu erkennen. Anhand der Trendlinien zeigt sich, dass die Pflanzen mit Bodenwasserdefizit weniger transpirierten als die vollbewässerten Pflanzen. Zudem sind im Diagramm die Bestimmtheitsmaße der Behandlungen aufgetragen. Der Zusammenhang zwischen Transpirationsrate und VPD-Wert ist für die Bodenwasserdefizitbehandlungen stärker als für die vollbewässerten Behandlungen. Auch in Bezug auf die Luftfeuchtigkeit ist das Bestimmtheitsmaß für die trockengestresste Variante größer. Das höchste Bestimmtheitsmaß hat die Behandlung T- mit $R^2 = 0,59$, das niedrigste die Behandlung F+ mit $R^2 = 0,31$. Die Auswertung ergab für alle vier Behandlungen einen signifikanten Zusammenhang ($p < 0,05$) zwischen VPD und Transpirationsrate.

3.2. Transpirationmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen

Unten ist in Abbildung 8 die Transpirationsrate gegen den VPD geplottet dargestellt. Für jede Behandlung wurden die Werte von drei Wiederholungen pro Messtermin für die Analyse verwendet. Es ist zu erkennen, dass trotz kontrollierter Bedingungen in der Kammer der VPD zwischen den einzelnen Wiederholungen leichten Schwankungen unterworfen war.

Bei der ersten Messung transpirierten die Pflanzen der vollbewässerten Behandlungen mehr als die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit. Zudem transpirierten Pflanzen, die im hohen VPD gewachsen waren mehr als diejenigen aus dem niedrigen VPD. Für die höchste VPD-Stufe transpirierten Pflanzen der Behandlung F+ am meisten und die Regressionslinien von F- und F+ überschneiden sich. Am zweiten Messtermin wiederholte sich dieses Muster mit Ausnahme von der Behandlung T+, die deutlich mehr bei der höchsten VPD-Stufe transpirierte als die anderen Behandlungen.

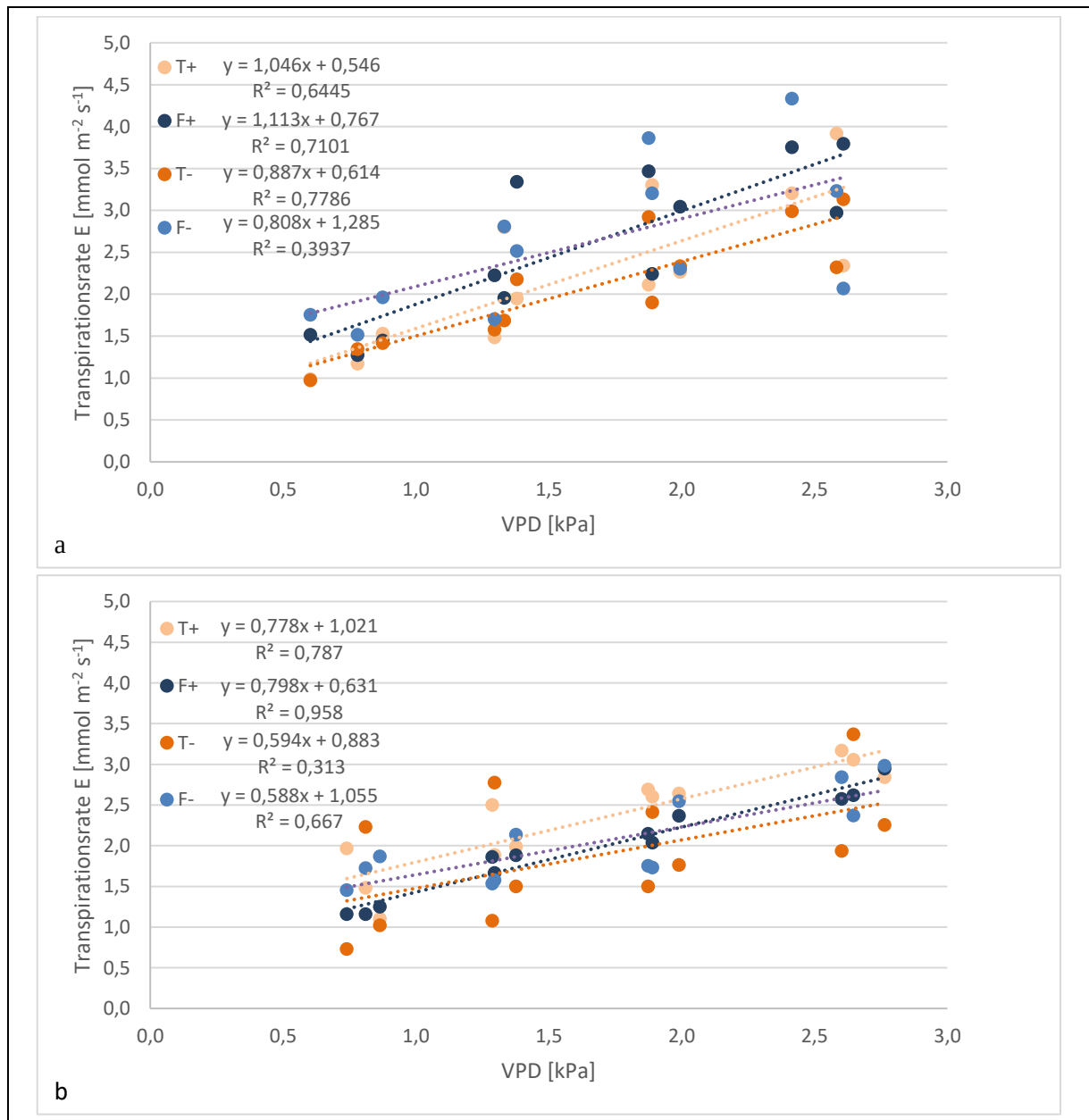


Abbildung 8: Transpirationsrate bei verschiedenen VPD-Stufen.

(a). 1. Messtermin, (b). 2. Messtermin. Die Zuordnung der Graphen ist der Legende in der Abbildung zu entnehmen. In dieser sind zudem das Bestimmtheitsmaß und die Gleichung der Regressionsgeraden aufgeführt.

Für die Auswertung wurde eine Kovarianzanalyse durchgeführt, um die VPD-Stufen (und die Schwankungen innerhalb der Stufe) als Störgröße herauszurechnen. Denn es sollte die Frage untersucht werden welche Behandlungen stärker transpierten und nicht deren Reaktion auf wechselnden VPD.

Tabelle 2: Ergebnisse der Kovarianzanalyse für die Transpirationsrate.

Der p-Wert zeigt die Signifikanz von VPD und Bodenfeuchte und deren Wechselwirkung. SS ist das Summenquadrat, Df sind die Freiheitsgrade, MS ist das Mittelquadrat. Die Fehler dieser Parameter sind der Zeile adjusted error zu entnehmen.

Source	SS	Df	MS	F	P
1. Messung					
VPD	0,07	1	0,07	2,8	0,1224
Bodenfeuchte	0,64	1	0,64	24,78	0,0004
VPD x Bodenfeuchte	0,04	1	0,04	1,49	0,2477
Adjusted error	0,28	11	0,03		
2. Messung					
VPD	0,14	1	0,14	5,9	0,0335
Bodenfeuchte	0,04	1	0,04	1,55	0,239
VPD x Bodenfeuchte	0,27	1	0,27	11,2	0,0065
Adjusted error	0,26	11	0,02		

Die Ergebnisse der Kovarianzanalyse sind in Tabelle 2 aufgetragen. Für den ersten Messtermin war der Einfluss der Bodenfeuchte signifikant mit einem p-Wert $< 0,001$. Die Hauptwirkung der Bodenfeuchte war am zweiten Messtermin nicht mehr signifikant ($p = 0,24$), dafür war es der VPD. Hiermit gemeint sind die VPD-Werte aus dem Gewächshaus und nicht die VPD-Werte, die in diesem Teil des Versuchs stufenweise verändert wurden. Für die Hauptwirkung des VPD war $p < 0,01$.

Analog hierzu ist in Abbildung 9 die stomatäre Leitfähigkeit dargestellt. Wie zu erkennen ist, nimmt die stomatäre Leitfähigkeit ab während die Transpirationsrate zunimmt. Da die stomatäre Leitfähigkeit aus der Transpirationsrate berechnet wurde, haben die Pflanzen, die mehr transpirierten, analog eine höhere stomatäre Leitfähigkeit.

In Tabelle 3 sind die Analyseergebnisse für die stomatäre Leitfähigkeit eingetragen. Wie schon bei der Transpirationsrate war die Hauptwirkung der Bodenfeuchte mit $p < 0,001$ signifikant für den ersten Messtermin. Die Auswertung des zweiten Messtermins ergab keine signifikante Hauptwirkung von Bodenfeuchtigkeit oder VPD, aber eine signifikante Wechselwirkung der beiden Faktoren mit $p = 0,001$.

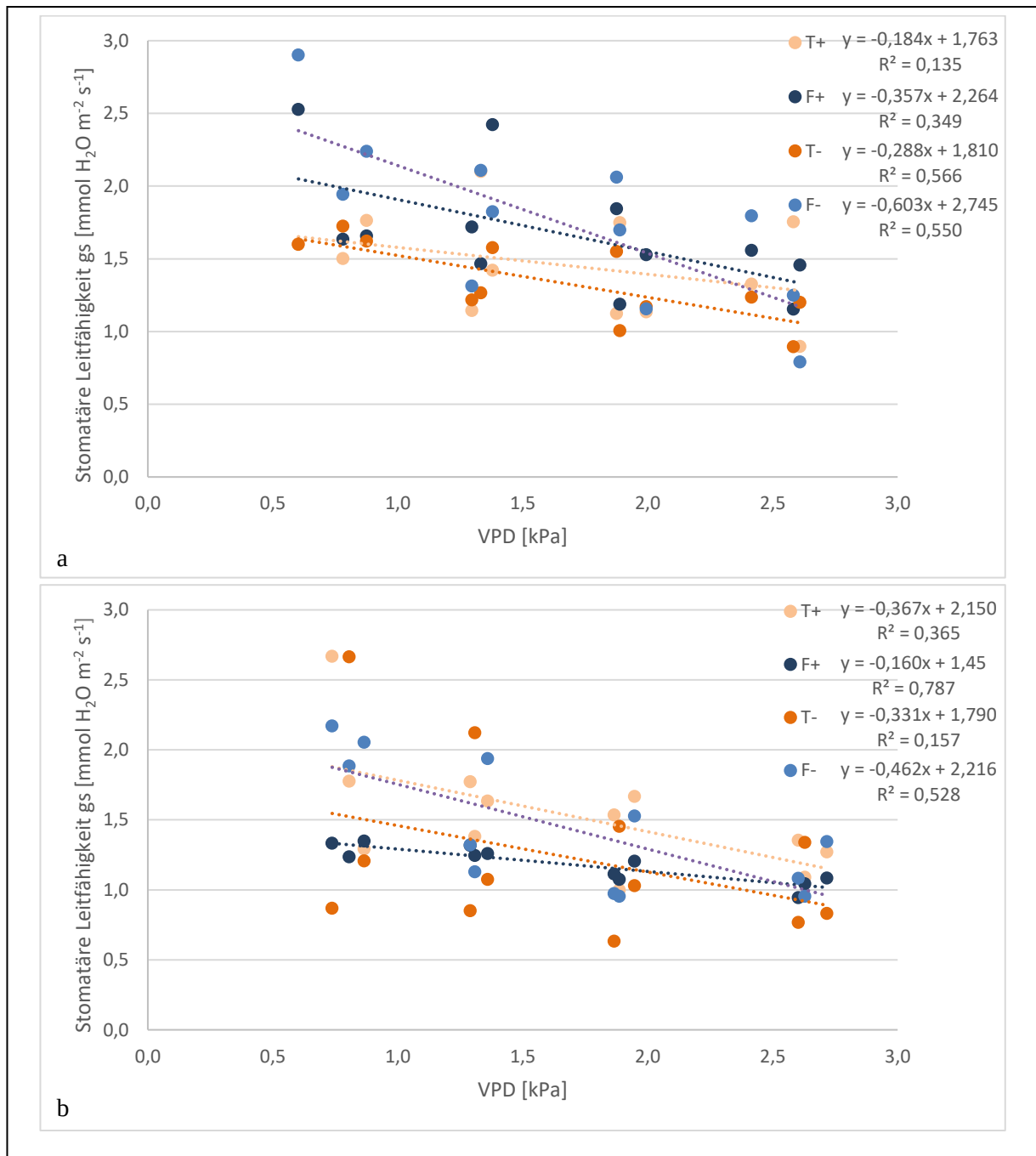


Abbildung 9: Stomatäre Leitfähigkeit bei verschiedenen VPD-Stufen.

(a). 1. Messtermin, (b). 2. Messtermin. Die Zuordnung der Graphen ist der Legende in der Abbildung zu entnehmen. In dieser sind zudem das Bestimmtheitsmaß und die Gleichung der Regressionsgeraden aufgeführt.

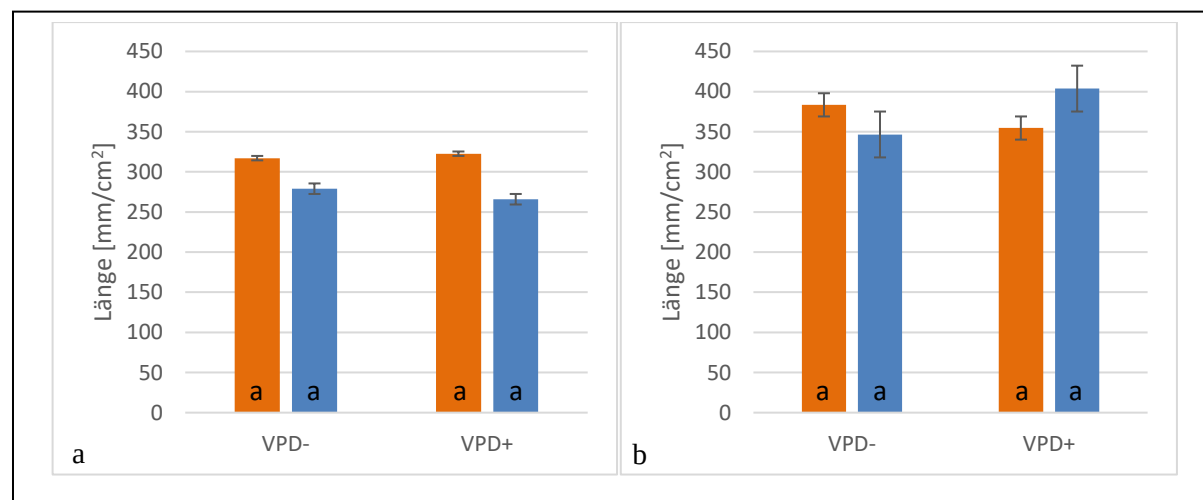
Tabelle 3: Ergebnisse der Kovarianzanalyse für die Transpirationsrate.

Der p-Wert zeigt die Signifikanz von VPD und Bodenfeuchte und deren Wechselwirkung. SS ist das Summenquadrat, Df sind die Freiheitsgrade, MS ist das Mittelquadrat. Die Fehler dieser Parameter sind der Zeile adjusted error zu entnehmen.

Source	SS	Df	MS	F	P
1. Messung					
VPD	0	1	0	0,1	0,7577
Bodenfeuchte	0,41	1	0,41	21,14	0,0008
VPD x Bodenfeuchte	0,04	1	0,04	2,05	0,18
Adjusted error	0,21	11	0,02		
2. Messung					
VPD	0	1	0	0,02	0,8901
Bodenfeuchte	0,02	1	0,02	0,94	0,3531
VPD x Bodenfeuchte	0,34	1	0,34	19,71	0,001
Adjusted error	0,19	11	0,02		

3.3. Analyse der Blattmorphologie

3.3.1. Xylemlänge

**Abbildung 10:** Länge der Xylembahnen der vier Behandlungen.

(a). Xylemlänge 1. Messtermin, (b). Xylemlänge 2. Messtermin. Die roten Balken zeigen die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit (T), die blauen die vollbewässerten Behandlungen (F). VPD in kPa. Balken mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden.

Jeder betrachtete Ausschnitt der Blattnervatur (siehe 2.4.1. Xylemlänge) hatte eine Fläche von 15,6 mm². Vor der Analyse wurden die vermessenen Xylembahnen auf eine Fläche von 1 cm² hochgerechnet. In Abbildung 10 ist der Durchschnitt dieser Fläche als Balkendiagramm dargestellt. Jeder

Balken bezieht sich auf den Durchschnitt von vier Pflanzen, bei denen jeweils drei Blattausschnitte betrachtet wurden. Während links beim ersten Messtermin die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit noch deutlich längere Xylembahnen ($T+ 323 \text{ mm cm}^{-2}$ und $T- 317 \text{ mm cm}^{-2}$) bildeten als die vollbewässerten Pflanzen ($F- 279 \text{ mm cm}^{-2}$, $F+ 266 \text{ mm cm}^{-2}$), ging dieser Effekt beim zweiten Messtermin verloren. Der Vergleich von Abbildung 10 a und b zeigt zudem, dass bis zur zweiten Messung allgemein längere Xylembahnen gebildet wurden als noch beim ersten Termin. Insgesamt ergab die Auswertung der Xylemlängen keine signifikanten Unterschiede.

3.3.2. Stomata

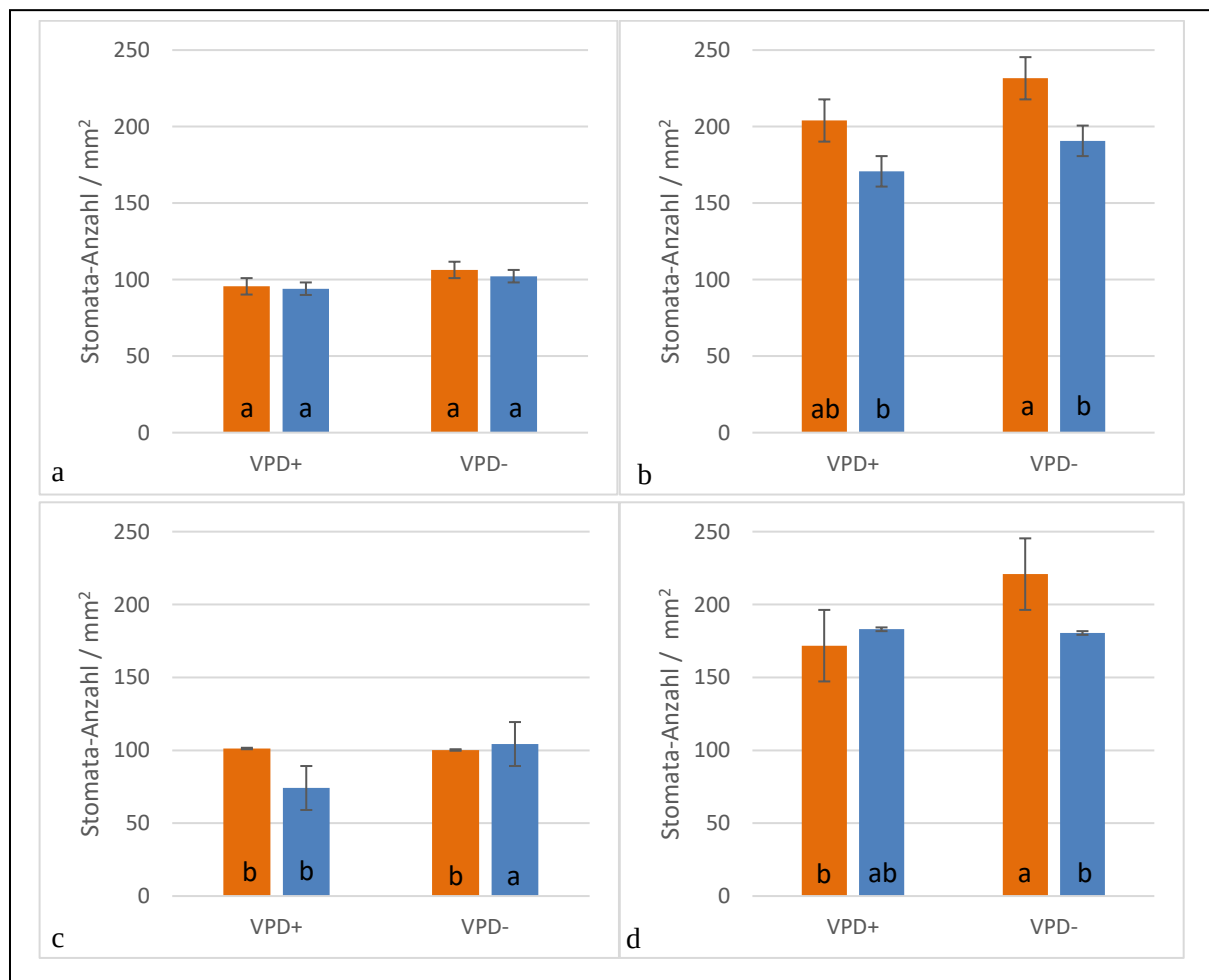


Abbildung 11: Stomata-Anzahl Blattober- und Blattunterseiten der vier Behandlungen.

(a). Blattoberseite 1. Messtermin, (b). Blattunterseite 1. Messtermin, (c). Blattoberseite 2. Messtermin, (d). Blattunterseite 2. Messtermin. VPD in kPa. Die roten Balken zeigen die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit, die blauen Balken die vollbewässerten Behandlungen. Balken mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden.

Betrachtet wurden die Anzahl und Größe der Stomata. In Abbildung 11 ist die Anzahl der Stomata pro mm² dargestellt. Jeder Wert bezieht sich auf den Durchschnitt von vier Pflanzen, bei denen jeweils pro Imprint (siehe Abschnitt 2.4.2. Stomatadrei zufällig ausgewählte Ausschnitte unter dem Mikroskop

fotografiert und ausgezählt wurden. Blattoberseite und Blattunterseite wurden getrennt betrachtet, da sich die Stomata-Anzahl zwischen den Blattseiten stark unterscheidet (Vergleich Abbildung 4). An der Blattunterseite wurden an beiden Terminen zwischen 170 und 230 Stomata mm^{-2} und an der Blattoberseite zwischen 74 und 102 Stomata mm^{-2} gebildet.

Beim Vergleich der Behandlungen ist zu erkennen, dass unabhängig von der Blattseite tendenziell bei der Behandlung mit Bodenwasserdefizit mehr Stomata gebildet wurden. Lediglich beim zweiten Messtermin im niedrigen VPD-Bereich an der Blattoberseite und im hohen VPD-Bereich an der Blattunterseite trifft dies nicht zu.

Die Analyse ergab im ersten Messtermin für die Blattoberseite keine signifikanten Unterschiede zwischen den Behandlungen. Bei der Blattunterseite war der Vergleich von Bodenwasserdefizit und vollbewässerter Behandlung innerhalb der niedrigen VPD-Stufe mit einem p-Wert $< 0,001$ signifikant. Am zweiten Messtermin ergaben sich Signifikanzen bei der der vollbewässerten Behandlung ($p < 0,001$)

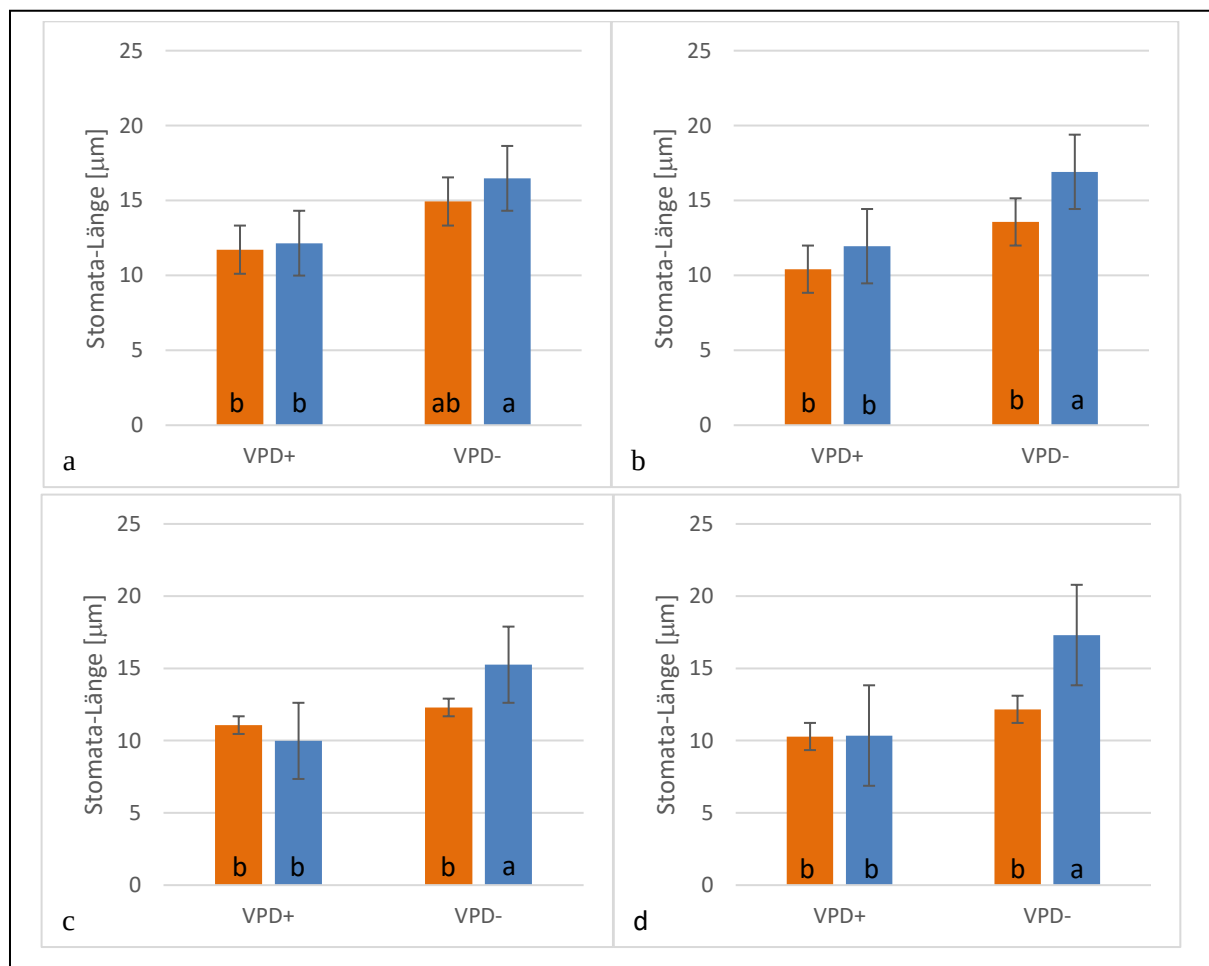


Abbildung 12: Stomata-Länge Blattober- und Blattunterseite der vier Behandlungen.

(a). Blattoberseite 1. Messtermin, (b). Blattunterseite 1. Messtermin, (c). Blattoberseite 2. Messtermin, (d). Blattunterseite 2. Messtermin. VPD in kPa. Die roten Balken zeigen die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit, die blauen Balken die vollbewässerten Pflanzen. Balken mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden.

und beim hohen VPD-Wert ($p < 0,01$) an der Blattoberseite. Bei der Blattunterseite waren die p-Werte beim Bodenwasserdefizit ($p < 0,001$) und beim niedrigen VPD-Wert ($p < 0,01$) signifikant.

Abbildung 12 zeigt die Länge der Stomata in μm . Jeder dargestellte Balken beinhaltet den Mittelwert der Länge von 60 Stomata (4 Pflanzen x 3 Ausschnitte x 5 Stomata / Ausschnitt). Die längsten Stomata hatten Pflanzen der Behandlung F-: Sie waren im Schnitt $16,39 \mu\text{m}$ lang. Im Gegensatz dazu waren die Stomata von T+ am kürzesten mit durchschnittlich $10,9 \mu\text{m}$. Für F+ war die Länge durchschnittlich $11,11 \mu\text{m}$ und bei T- $13,24 \mu\text{m}$.

Die Blattoberseite hatte beim ersten Messtermin signifikante p-Werte für die Bewässerungsbehandlungen, nicht jedoch für die VPD-Stufen: Beim Bodenwasserdefizit war $p = 0,03$, bei den vollbewässerten Pflanzen war $p < 0,001$. Bei der Blattunterseite war die vollbewässerte Behandlung mit $p = 0,0001$ und der niedrige VPD-Wert mit $p < 0,05$ signifikant.

Am zweiten Messtermin waren an der Blattunterseite ebenfalls die vollbewässerte Behandlung mit $p < 0,001$ und die niedrige VPD-Stufe mit $p < 0,01$ signifikant. Für die Blattoberseite waren die p-Werte für die vollbewässerten Pflanzen $< 0,001$ und für den niedrigen VPD $= 0,01$. Alles in allem waren mit fortschreitender Entwicklung der Pflanzen die Unterschiede bei der vollbewässerten Behandlung und der niedrigen VPD-Stufe signifikant.

3.4. Destruktive Messungen

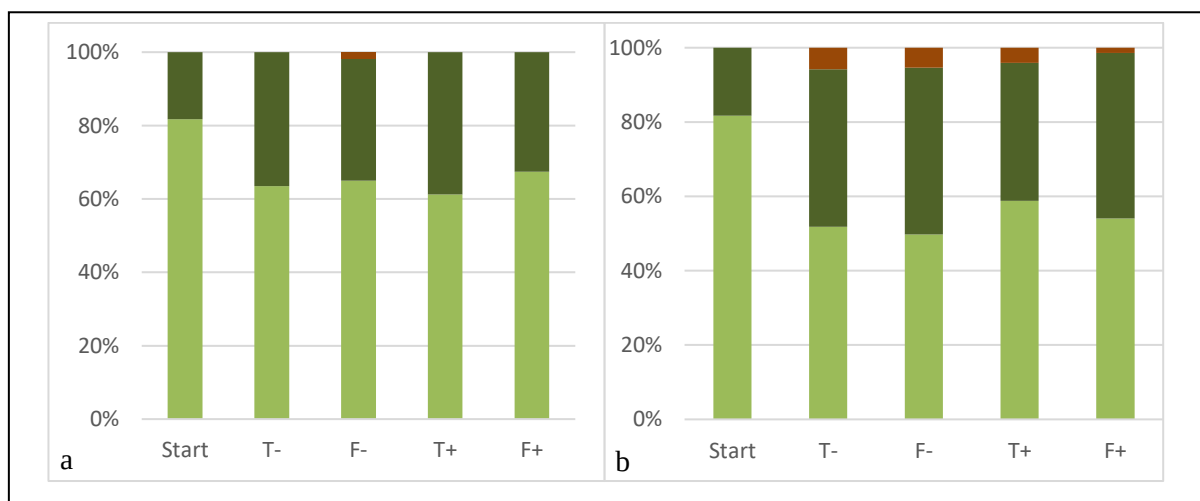


Abbildung 13: Verhältnis der Trockenmasseanteile verschiedener Pflanzenteile.

(a). 1. Messtermin, (b). 2. Messtermin. Dargestellt ist der prozentuale Anteil von Blättern (hellgrün), Stängel (dunkelgrün) und Blüten (braun). In beiden Diagrammen sind zum Vergleich die Startwerte aufgetragen.

Abschließend zu den beiden Messreihe wurden die Trockenmassen verschiedener Pflanzenteile bestimmt. In Abbildung 13 ist das Verhältnis von Blatt-, Stängel- und falls vorhanden Blütenmasse dargestellt. Man erkennt, dass mit fortschreitender Vegetationsdauer im Verhältnis zu den Blättern mehr

Stängel gebildet wird. Vor allem in Grafik b wird das beim Vergleich der Startwerte mit den Behandlungen deutlich. Auch lassen sich Unterschiede bei der Bildung von Blüten erkennen. In den Behandlungen T- und F- befanden sich die beiden Pflanzen mit der Rotverfärbung (siehe Abschnitt 2.2.2. Messverfahren). Da sich diese schneller entwickelten als die restlichen, ist der Anteil an Blütenmasse in diesen beiden Gruppen verhältnismäßig größer.

In Tabelle 4 ist die Gesamttrockenmasse für die Behandlungen aufgetragen. Beim ersten Messtermin waren die Unterschiede zwischen den Behandlungen noch nicht signifikant. Die Auswertung des zweiten Messtermins ergab für alle vier Faktoren signifikante Ergebnisse: Für das Bodenwasserdefizit betrug der p-Wert 0,04, für vollbewässert 0,04, für den niedrigen VPD 0,04 und für den hohen VPD 0,03.

Tabelle 4: Trockenmasse der vier Behandlungen an beiden Messterminen.

Behandlung	TM [g] 1. Messtermin	p	TM [g] 2. Messtermin	p
T-	3,59	a	6,55	c
F-	3,9	a	8,64	a
T+	2,97	a	5,08	d
F+	3,37	a	6,65	b

Abbildung 14 zeigt, dass bei den Behandlungen mit Bodenwasserdefizit allgemein weniger Blatt- und Stängelmasse gebildet wurde im Vergleich zur vollbewässerten Variante. Dasselbe gilt für die Gegenüberstellung der beiden VPD-Werte. Diese Tendenz verstärkt sich mit fortschreitender Entwicklung der Pflanzen.

Bei der Stängelmasse des ersten Messtermins ließen sich keine signifikanten Unterschiede feststellen. Beim zweiten Messtermin war die Bodenwasserdefizitbehandlung mit $p = 0,03$ und die hohe VPD-Stufe mit $p = 0,02$ signifikant.

Die Analyse der Blatttrockenmasse ergab kein signifikantes Ergebnis. Am zweiten Messtermin waren die p-Werte der niedrigen VPD Stufe mit 0,07 und der vollbewässerten Behandlung mit 0,06 relativ niedrig. Bei der Behandlung mit Bodenwasserdefizit betrug der p-Wert 0,37 und bei den hohen VPD-Werten 0,08.

Weitere Signifikanzen ergab der Vergleich der Blütentrockenmasse. Am zweiten Messtermin war die vollbewässerte Behandlung signifikant mit $p < 0,05$. Da sich die Pflanzen sehr unterschiedlich entwickelten und auch am Ende des Versuchs, unabhängig von der Behandlung, zum Teil noch nicht blühten, ist die Blütentrockenmasse hier grafisch nicht dargestellt.

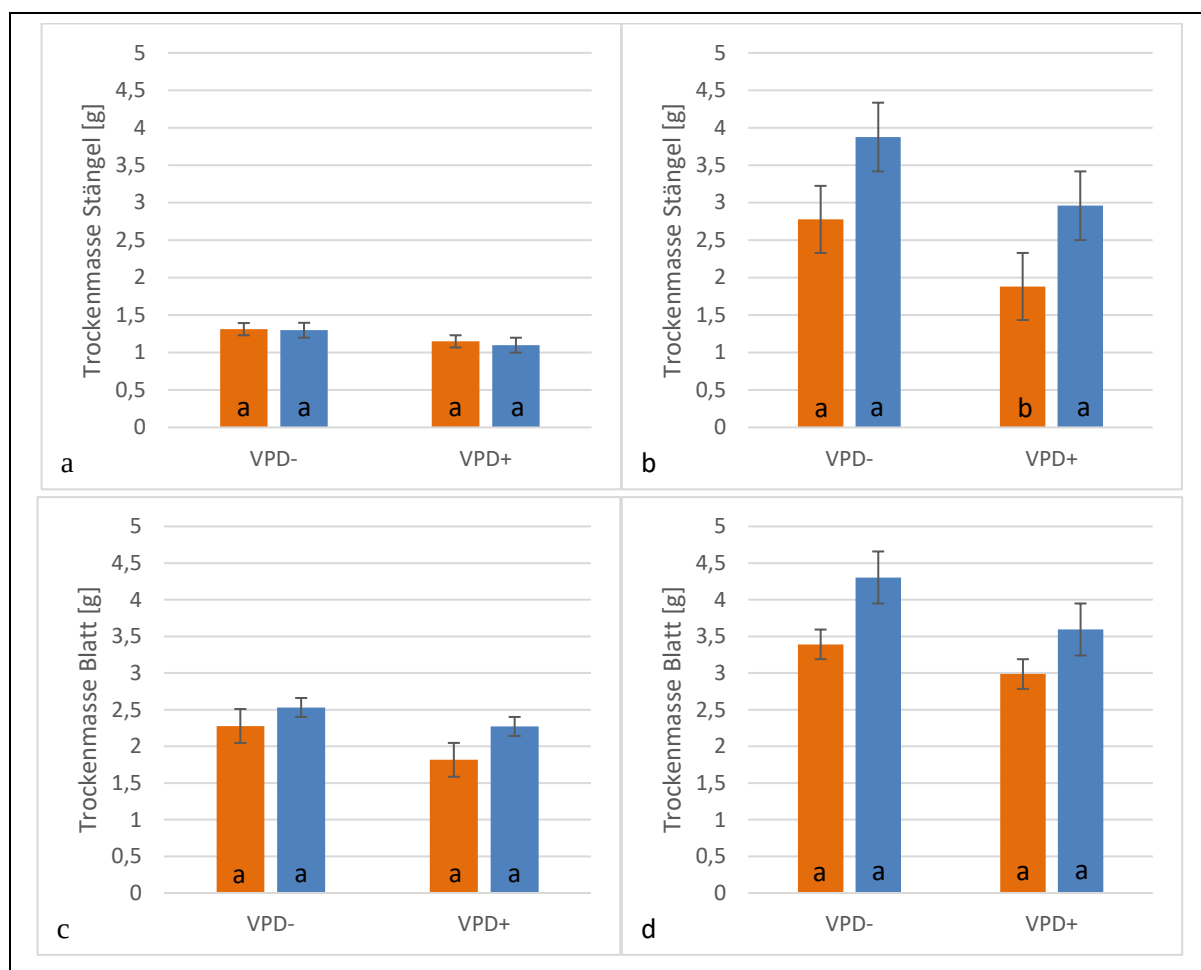


Abbildung 14: Trockengewicht von Stängeln und Blättern der vier Behandlungen.

(a). Trockenmasse Stängel 1. Messtermin, (b). Trockenmasse Stängel 2. Messtermin, (c). Trockenmasse Blatt 1. Messtermin, (d). Trockenmasse Blatt 2. Messtermin. VPD in kPa. Die roten Balken zeigen die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit, die blauen Balken die vollbewässerten Pflanzen. Balken mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden.

Tabelle 5 zeigt die Pflanzenhöhe an beiden Messterminen. Diese zeigte erst am zweiten Messtermin signifikante Unterschiede. Es war jeweils der Einfluss der VPD-Werte signifikant: Die Auswertung des hohen VPDs ergab $p = 0,03$, die des niedrigen $p = 0,01$.

Tabelle 5: Pflanzenhöhe [cm] an beiden Messterminen.

Behandlungen mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden.

Behandlung	Höhe [cm] 1. Messtermin	p	Höhe [cm] 2. Messtermin	p
T-	35,625	a	40	a
F-	36,875	a	53,875	b
T+	35,5	a	36,25	a
F+	36,875	a	47,875	b

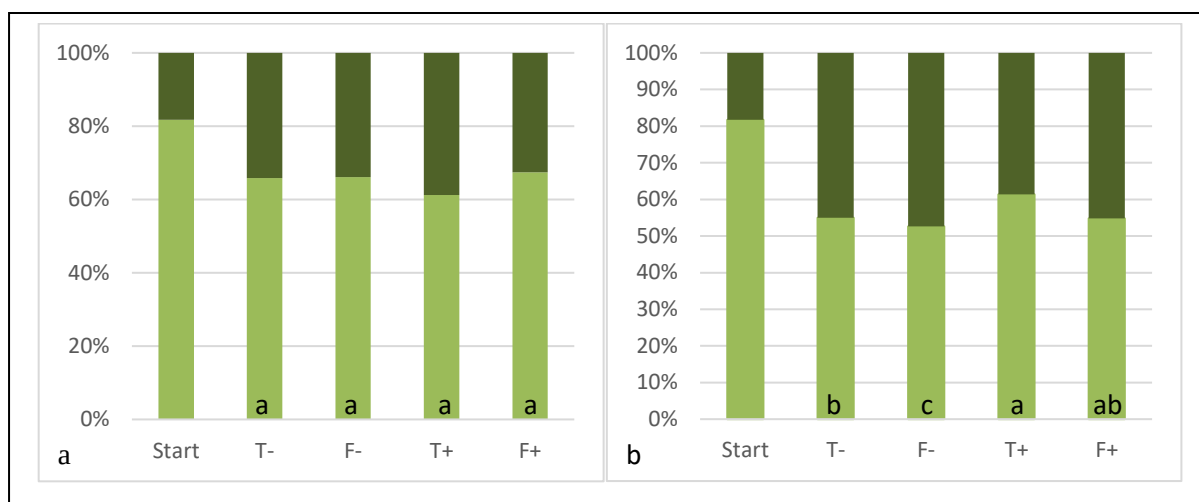


Abbildung 15: Blatt-Stängel-Verhältnis der vier Behandlungen.

(a). 1. Messtermin, (b). 2. Messtermin. Hellgrün dargestellt ist die Blatttrockenmasse, dunkelgrün die Stängeltrockenmasse. In beiden Diagrammen sind zum Vergleich die Startwerte aufgetragen. Balken mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. Blatt-Stängel-Verhältnis = TM Blatt [g] / TM Stängel [g].

Neben den in Abbildung 14 bereits dargestellten Massen von Blättern und Stängeln, ist in Abbildung 15 das Blatt-Stängel-Verhältnis gezeigt. Beim ersten Messtermin waren die Unterschiede des Blatt-Stängel-Verhältnisses zwischen den Behandlungen nicht signifikant. Am zweiten Messtermin ergab die Auswertung einen signifikanten p-Wert von $< 0,01$ für das Bodenwasserdefizit und $p = 0,05$ für den niedrigen VPD. Des Weiteren ist in Tabelle 6 die spezifische Blattfläche für die beiden Messtermine angegeben. Unterschiede zeigen sich im hohen VPD zwischen den Behandlungen T+ mit $12,69 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und F+ mit $14,98 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$. Der p-Wert war hier $< 0,05$. Ansonsten ergab die Analyse keine signifikanten Unterschiede. Die Auswertung der Bewässerungsbehandlungen ergab mit $p = 0,07$ für das Bodenwasserdefizit und $p = 0,06$ für die vollbewässerten Pflanzen relativ niedrige p-Werte.

Tabelle 6: Spezifische Blattfläche an beiden Messterminen.

Dargestellt ist die spezifische Blattfläche der vier Behandlungen an beiden Messterminen. Der Quotient aus Blattfläche [m^2] und TM [kg] ergibt die spezifische Blattfläche. Behandlungen mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden.

Behandlung	1. Messtermin Spezifische BF [m^2/kg]		2. Messtermin Spezifische BF [m^2/kg]	
T-	16,23	a	14,15	ab
F-	16,2	a	13,62	ab
T+	23,16	a	12,69	b
F+	18,67	a	14,98	a

4. Diskussion

Der vorliegenden Arbeit liegt die Frage zugrunde inwieweit sich atmosphärische Dürre und Bodenwasserdefizit auf die Blattmorphologie von Baumwolle auswirken. Die Ergebnisse können folgendermaßen zusammengefasst werden:

- Die täglich bestimmten Transpirationsraten unterschieden sich signifikant zwischen den Behandlungen.
- Bei den Messungen in der Transpirationskammer zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen.
- Die Gesamttrockenmasse der Pflanzen unter hohem VPD war signifikant geringer als die der Pflanzen unter niedrigem VPD. Dasselbe galt für die Bodenwasserdefizitbehandlungen gegenüber den vollbewässerten Behandlungen.
- Vollbewässerte Pflanzen unter niedrigem VPD (F-), hatten signifikant längere Stomata als die Pflanzen der restlichen Behandlungen, bei denen sich die Längen nicht voneinander unterschieden.

4.1. Transpiration

Über den Versuchszeitraum stieg der VPD in den Kammern im Gewächshaus an. Wie in Abbildung 6 zu erkennen ist, bestehen Unterschiede in der Steigung der Regressionslinien. Betrachtet man alle vier Linien, ist mit steigendem VPD eine Abflachung der Geraden zu erkennen. Abbildung 16 zeigt vier allgemeine Pflanzentypen, deren Transpirationsrate mit steigendem VPD variiert (Vadez et al. 2013). Die verwendeten Baumwollpflanzen scheinen am ehesten Typ B der Grafik zu entsprechen. Dieser Typ reagiert sensibel auf Steigungen des VPD und verringert seine Transpiration als Reaktion auf atmosphärische Dürre. Die Analyse der täglichen Gewichte der Pflanzen zeigte, dass sowohl Bodenwasserdefizit als auch atmosphärischer Trockenstress einen signifikanten Einfluss auf das Transpirationsverhalten der Baumwollpflanzen unter Gewächshausbedingungen hatten. So transpirierten Pflanzen gleicher Bodenwassergehalte bei hohem VPD zwischen 28 - 34 % mehr als die Pflanzen, die im niedrigen VPD gewachsen waren. Die Transpiration der Pflanzen mit Bodenwasserdefizit im Gegensatz zur vollbewässerten Behandlung war in derselben Kammer um 12 – 18 % geringer. In mehreren Publikationen wurde ebenfalls eine verringerte Transpiration bei trockengestresster Baumwolle im Vergleich zu ausreichend bewässerten Pflanzen festgestellt (Deeba et al. 2012, Ullah et al. 2008, Wang et al. 2007, Kumar et al. 2001). So fanden Deeba et al. (2012) eine

um 35 % verringerte Transpirationsrate bei Pflanzen mit BWG 75 % und eine um 44 % verringerte Transpirationsrate bei BWG 50 % im Vergleich zu einer vollbewässerten Kontrolle. Der VPD in ihrer Studie entsprach dabei ungefähr der hohen VPD-Stufe im vorliegenden Experiment. Somit sind die gefundenen Unterschiede deutlich geringer als jene, die Deeba et al. gemessen haben, wobei der Boden in ihrer Studie jedoch um 10 % trockener war als die Erde im hier durchgeführten Versuch. Die Ergebnisse lassen sich jedoch so interpretieren, dass die Baumwollpflanzen sich an die täglichen Unterschiede angepasst haben.

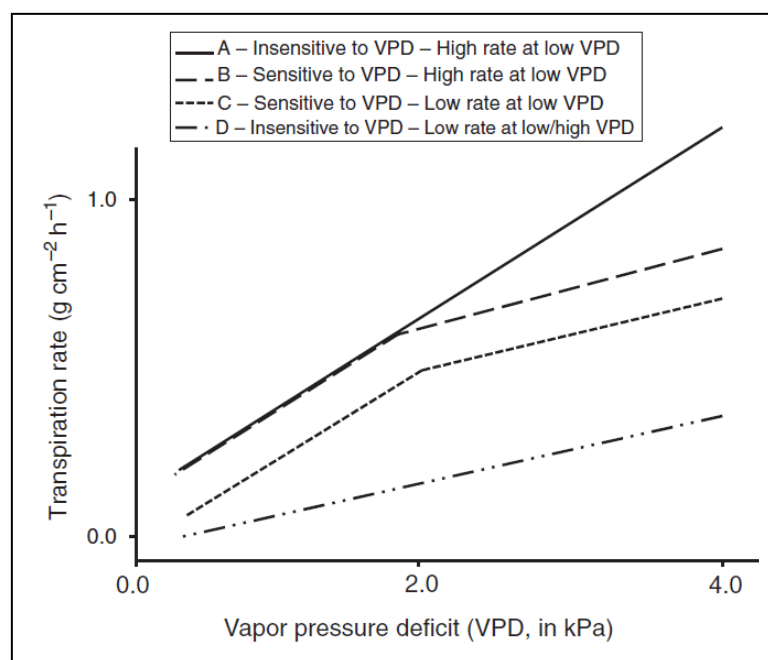


Abbildung 16: Potentielle Entwicklung der Transpirationsrate bei steigendem VPD.

Die Grafik zeigt vier Reaktionstypen der Transpirationsrate auf steigenden VPD. Typ A: Reagiert unsensibel auf VPD, allgemein hohe Transpirationsrate, Typ B: Reagiert sensibel auf VPD, allgemein hohe Transpirationsrate, Typ C: Reagiert sensibel auf VPD, allgemein niedrige Transpirationsrate, Typ D: Reagiert unsensibel auf VPD, allgemein niedrige Transpirationsrate (nach Vadez et al. 2013).

Längerfristig ist diese Anpassung nicht zu erkennen. Die Analyse der Transpirationsrate auf den verschiedenen VPD-Stufen wenige signifikante Ergebnisse. Hierbei wurden vor Versuchsbeginn die Wiederholungen jeweils ausreichend bewässert, damit die Transpiration richtig gemessen werden konnte. Bei der Kovarianzanalyse zeigte sich am ersten Messtermin ein signifikanter Einfluss des Bodenwassergehaltes und beim zweiten Messtermin des VPD. Zum Vergleich dienten für das vorliegende Experiment die Arbeiten von Stana (2015) und Stütz (2014). Beide beschäftigten sich mit der Gegenüberstellung zweier Sorten unter zwei VPD-Stufen und betrachteten die Auswirkungen auf die Blattmorphologie und das Transpirationsverhalten. Stütz (2014) arbeitete mit Sonnenblumen, Stana (2015) mit Erbsen. Auch Stana (2015) konnte in seinem Versuch keine Unterschiede bei den Messungen der verschiedenen VPD-Stufen feststellen. Die Analyse der täglichen Transpiration seiner

Erbsen zeigte hingegen Sortenunterschiede. Stütz (2014) stellte fest, dass Pflanzen, die bei hohem VPD gewachsen waren, weniger sensibel auf Änderungen in der Luftfeuchtigkeit reagierten als jene Sonnenblumen, die im niedrigen VPD gewachsen waren.

Nepomuceno et al. (1998) fanden bei nicht-trockengestresster Baumwolle Transpirationsraten von $4,21 - 9,35 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und bei gestresster Baumwolle von $1,59 - 6,93 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, also 26 – 63 % weniger. In dem hier beschriebenen Versuch transpirierten die vollbewässerten Baumwollpflanzen $1,43 - 3,36 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und die Bodenwasserdefizitbehandlung $1,24 - 3,29 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und somit 11 – 13 % weniger. Ullah et al. (2008) wiesen eine Reduktion der Transpirationsrate von 45 – 54 % bei trocken gestressten Baumwollpflanzen im Vergleich zur Kontrolle nach. Für die stomatäre Leitfähigkeit fanden sie sogar Unterschiede von 74 %. Bei Nepomuceno et al. (1998) gab es innerhalb des von ihnen durchgeführten Sortenversuchs lediglich Unterschiede von 18 % zwischen den trocken gestressten und vollbewässerten Behandlungen. Die ausgewerteten Daten für die stomatäre Leitfähigkeit im hier beschriebenen Versuch ergaben um 9 – 24 % höhere Werte der vollbewässerten Behandlungen am ersten Messtermin. Bei der zweiten Messung hatten teilweise die Pflanzen unter Bodenwasserdefizit eine höhere stomatäre Leitfähigkeit als die vollbewässerten Pflanzen (Vgl. Abbildung 9). Insgesamt zeigt sich hier, dass sich die Pflanzen innerhalb von 24 Stunden tagesweise anpassten, aber nicht über einen längeren Zeitraum hinweg.

Wang et al. (2007) erklärten eine Änderung in der Transpiration bei Baumwolle dadurch, dass sich die Blattoberfläche unter Wasserstress erhöhte, während die Transpirationsrate sank. Sie vermuteten, dass Baumwollpflanzen unter Nicht-Stress-Bedingungen die Blattoberfläche über die Transpiration regulierten. Dies führte zu einer Verringerung des Blattwassergehaltes. Zwischen den Behandlungen gab es bei diesem kaum Unterschiede. Hieraus schlossen sie, dass Baumwolle gut ihren Wasserhaushalt stabil halten kann, auch bei hohem atmosphärischem Wasserbedarf. Dies lässt darauf schließen, dass die Pflanzen unabhängig von der VPD-Behandlung ihren Blattwassergehalt und somit den Turgordruck stabilisieren können und besser angepasst sind (Wang et al. 2007). Da der Blattwassergehalt nicht bestimmt wurde, kann diese Aussage für den hier beschriebenen Versuch nicht weiter ausgeführt werden. Jedoch deutet das Nicht-Vorhandensein von regelmäßigen signifikanten Unterschieden der beiden Messtermine bei der Transpirationsrate und der stomatären Leitfähigkeit bei den verschiedenen VPD-Stufen darauf hin, dass die Baumwollpflanzen im Versuch behandlungsunabhängig gut adaptiert sind.

Tumanow zeigte bereits 1926, dass Pflanzen, die bei Bodenwasserdefizit angebaut wurden, im Vergleich zur Kontrolle das Wasser besser zurückhalten können. Während die Transpirationsrate seiner Weizenpflanzen und Sonnenblumen verringert war, war die Assimilationsfähigkeit davon weniger stark betroffen. Er bezeichnete dies als „Produktivität der Transpiration“ (Tumanow 1926). Die

Assimilationsrate ist ein Vorgang, der vom Turgordruck abhängig ist. Eine Verringerung der Nettoassimilation führt weitreichend zu einer Ertragsminderung, was vor allem in landwirtschaftlichen Produktionssystemen unerwünscht ist (Ritchie 1974). Unter Umständen ist diese Änderung unabhängig davon welche Sorte verwendet wird (Faver et al. 1996). Viele Studien beschäftigen sich jedoch mit der Frage welche trockenintoleranten Genotypen es gerade bei Baumwolle gibt. Da diese in ariden und semiariden Gebieten angebaut wird, ist es auch in Zukunft wichtig geeignete Genotypen für den Anbau in diesen Regionen zu finden. (Ullah et al. 2008, Pettigrew 2004, Pace et al. 1999, Nepomuceno et al. 1998, Faver et al. 1996).

Neben den oben genannten Prozessen, kann Trockenstress physiologisch eine Veränderung der Enzymaktivität, z.B. eine Abnahme von RuBISCO (Pandey et al. 2004), der Phytohormonkonzentration, z.B. Veränderungen im ABA-Gehalt (Wilkinson & Davies 2002) oder der Pigmentierung, z.B. Zunahme von Chlorophyll b (Pandey et al. 2004) zur Folge haben.

4.2. Trockenmasse

Wie bereits im Ergebnisteil beschrieben, war die Gesamttrockenmasse am zweiten Messtermin zwischen allen Behandlungen signifikant verschieden. Beim ersten Messtermin waren diese Unterschiede für die Baumwollpflanzen noch nicht vorhanden, sie traten erst mit der Zeit auf. Die niedrigste Trockenmasse hatte hier die Behandlung T+ mit 2,97 g bei der ersten Messung und 5,08 g bei der zweiten Messung. Am meisten wogen Pflanzen der Behandlung F- mit 3,9 g bei der ersten Messung und 8,64 g am zweiten Messtermin. Pace et al. (1999) fanden vergleichbare Unterschiede in der Trockenmasse. Ihre trocken-gestresste Baumwolle wog nach 49 Tagen 2,54 g und nach 59 Tagen 3,98 g. Die vollbewässerte Kontrolle hatte nach 49 Tagen eine Masse von 3,55 g und nach 59 Tagen von 5,87 g. Pettigrew (2004) hat die vegetative Trockenmasse pro m² in der frühen Blüte und späten Blüte bestimmt. Umgerechnet auf die Topfgröße waren seine Ergebnisse mit den hier erhobenen Daten vergleichbar: In der frühen Blüte unter Bodenwasserdefizit wogen die Baumwollpflanzen 2,7 g, vollbewässert 3,12 g, in der späten Blüte unter Bodenwasserdefizit 5,61 g, vollbewässert 8,2 g. Auch andere Studien zeigen, dass die Trockenmasse von Baumwolle zwischen verschiedenen Bewässerungsbehandlungen variiert (Wang et al. 2007, Alvino und Leone 1993). Bei der Stängel-trockenmasse ergaben sich auch in der vorliegenden Arbeit Unterschiede jeweils für den hohen VPD und das Bodenwasserdefizit. Dass sich bei der Blattmasse keine signifikanten Unterschiede ergaben könnte daran liegen, dass im unteren Bereich der Pflanzen zum Teil schon Blätter seneszent waren und abgefallen sind, vor allem am zweiten Messtermin. Dennoch bilden auch hier die vollbewässerten Behandlungen mehr Blattmasse als die trocken-gestressten.

Die Messungen der Höhe ergaben, dass die vollbewässerten Pflanzen in der jeweiligen Klimakammer signifikant größer waren als die Bodenwasserdefizitbehandlungen. Die kleinsten Pflanzen hatte die Behandlung T+ mit 35,5 cm im ersten und 36,25 cm am zweiten Messtermin. F- hatte die größten Pflanzen mit jeweils 36,8 cm und 53,75 cm. Bei Pace et al. (1999) waren die Pflanzen im Vergleich hierzu deutlich kleiner mit 24,3 cm bei seiner Bodenwasserdefizitvariante nach 59 Tagen und 33,1 cm bei der Kontrolle. Im Gegensatz dazu waren die Pflanzen bei Pettigrew (2004) deutlich größer mit 58 cm bei der trockengestressten Variante in der frühen Blüte und 60 cm bei der vollbewässerten Kontrolle. Somit liegen die erhobenen Daten zwischen denen der beiden Vergleichsstudien.

Ein weiterer untersuchter Parameter war das Blatt-Stängel-Verhältnis. Dieses gibt Auskunft über den Anpassungsgrad einer Pflanze an Trockenstress: Je kleiner der Quotient ist, desto mehr Stängelmasse wird in Relation zur Blattmasse gebildet und somit wird auch die transpirierende Oberfläche verringert. Bei der zweiten Messung war hier der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Bodenwasserdefizitbehandlungen signifikant. Hierbei hatte die Behandlung T+ ein signifikant größeres Blatt-Stängel-Verhältnis als T-, obwohl sie einem „doppelten“ Trockenstress ausgesetzt war. Dies könnte daran liegen, dass diese Behandlung die kleinsten Pflanzen und somit von vornherein weniger Stängelmasse hatte. Zur weiteren Charakterisierung dieser Anpassung ist die Blattdicke ein gutes Kriterium. Tumanow (1926) hatte in seinen Versuchen 19% dickere Blätter bei Pflanzen, die Trockenstress ausgesetzt waren. Laut seiner Aussage führt jede Art von Wasserversorgung zu einer xeromorphen Struktur, deren Ausprägung von der Dauer des Stresses (und dessen Intensität) abhängig ist. Um dies für die Baumwollpflanzen weiter auszuführen, wurde die spezifische Blattfläche berechnet. Ein kleinerer Wert bei der spezifischen Blattfläche entspricht dickeren Blättern. Die gefundenen signifikanten Unterschiede lagen innerhalb des hohen VPD am zweiten Messtermin. Die vollbewässerten Pflanzen bildeten hierbei um 15,29 % dickere Blätter als die Pflanzen mit Bodenwasserdefizit. Somit war hier der Einfluss der atmosphärischen Dürre signifikant. Zudem lässt sich bei der Betrachtung der Werte der spezifischen Blattfläche erkennen, dass generell alle Behandlungen am zweiten Messtermin dickere Blätter bildeten. Somit zeigt sich im Bezug auf die Trockenmasse die Tendenz, dass sich die Pflanzen an die Trockenstressbedingungen zum Teil angepasst haben.

Da die Pflanzen unterschiedlich schnell in ihrer Entwicklung waren, hätten bei längerer Dauer des Versuches Aussagen zur generativen Entwicklung der Pflanzen und später auch über die Ertragskapazität getroffen werden können. Häufig wurde gezeigt, dass die Anzahl von Blüten je Pflanze, somit die Zahl der Samenkapseln, Samen, Früchte und in der Folge auch die Lint-Masse pro Pflanze unter Trockenstress reduziert waren (Pandey et al. 2004). Turner et al. (1986) und McMichael & Hesketh (1982) schlossen dies daraus, dass allgemein der Ertrag aufgrund eines verringerten Wachstums der Baumwolle eingeschränkt war. Das Verhältnis von Blüten und daraus gebildeten Samenkapseln war in ihren Versuchen bei trockengestressten Pflanzen gleich dem der Kontrolle.

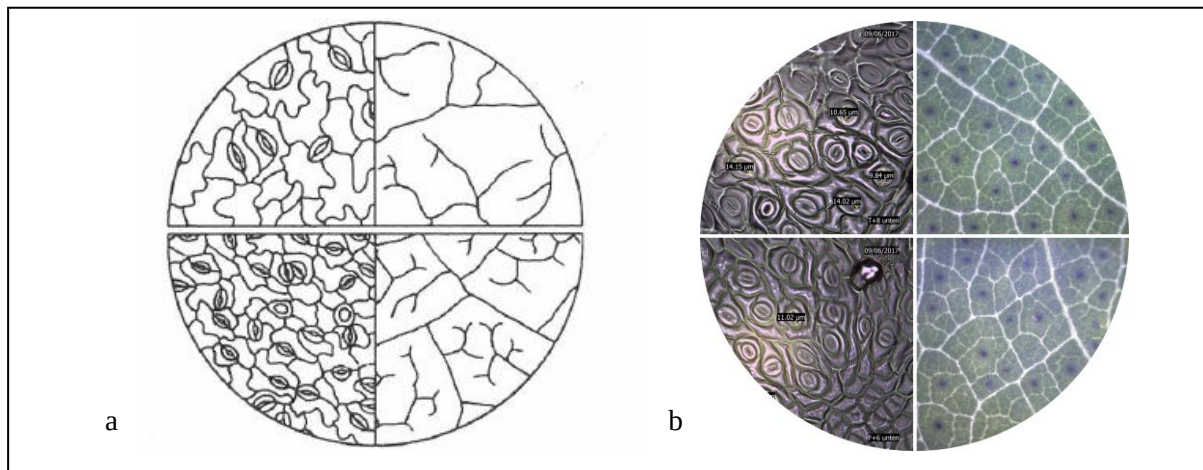


Abbildung 17: Stomata-Dichte und Länge der Xylembahnen.

(a). Darstellung nach Tumanow (1926). Gezeigt ist *Phaseolus vulgaris* L. Links die Dichte der Stomata, rechts die Länge der Xylembahnen bei vollbewässerten Pflanzen (oben) und bei Bodenwasserdefizit (unten) (nach Larcher 2001). (b). Vergleich mit dem durchgeführten Experiment (oben Behandlung F+, unten T+).

Für die Xylemlänge fand Tumanow (1926) in seinen Experimenten 22-24 % längere Nervatur bei trockengestressten Pflanzen im Vergleich zur Kontrolle. Dieser Effekt war hier nicht zu beobachten wie in Abbildung 17 zu erkennen ist. Stütz (2014) stellte bei den Sonnenblumen eine höhere Xylem-Dichte für Pflanzen im hohen VPD fest, während Stana (2015) diesen Effekt nicht zeigen konnte.

Auch die durchgeführte Analyse der Stomata-Anzahl zeigte keine Regelmäßigkeit. Beim zweiten Messtermin ergaben sich für jeden Faktor signifikante Unterschiede, die jedoch zwischen den Blattseiten variierten. Dennoch ist zu erkennen, dass die Trockenbehandlungen tendenziell mehr Stomata gebildet haben als die feuchten Behandlungen (sowohl für VPD als auch für BWG). Ähnlich verhält es sich mit der Stomata-Länge. In der Literatur findet man häufig Angaben darüber, dass Trockenstress eine erhöhte Stomata-Dichte zur Folge hat, was mit einer Verkleinerung der Spaltöffnungsapparate einhergeht (Lösch 2001). Franks et al. (2009) fanden bei Versuchen mit blauem Eukalyptus für eine Region mit hohem Regenfall (1033 mm, Avery's field site) Stomata mit einer Länge von 25,11 μm und bei niedrigem Regenfall (583 mm, Leighton's field site) Längen von durchschnittlich 22,99 μm . Bei Versuchen mit zwei Olivensorten haben Bosabalidis und Kofidis (2002) für beregnete Pflanzen Stomata-Längen von 25,3 μm bzw. 26,1 μm und für trockengestresste Pflanzen 20,7 μm bzw. 20,4 μm gemessen. Im hier durchgeführten Versuch waren die Stomata der Pflanzen mit Bodenwasserdefizit 10,88 μm (T+) und 13,24 μm (T-) lang und bei den vollbewässerten im Durchschnitt 11,11 μm (F+) und 16,49 μm (F-) lang. Bakker (1991) maß in seinen Versuchen die Stomata-Länge bei zwei VPD-Stufen. Für Gurkenpflanzen waren die Stomata im niedrigen VPD (0,2 kPa) 16,1 μm , für Tomate 24,5 μm und für Paprika 24,3 μm lang. Im hohen VPD-Bereich (1,0 kPa) waren es bei Gurke 13,9 μm , bei Tomate 20,1 μm und bei Paprika 20,4 μm . In diesen Studien wird gezeigt, dass nicht-

trockengestresste Pflanzen längere Stomata bilden. Stütz (2014) fand eine geringere Stomata-Dichte bei hohem VPD für die Sonnenblumen. Stana (2015) konnte in seiner Arbeit keine Signifikanzen bei der Stomata-Anzahl und -Länge der Erbsen zeigen. Im hier beschriebenen Versuch ist die Tendenz vorhanden, dass trocken gestresste Pflanzen kleinere Stomata bilden. Die gefundenen Signifikanzen lagen innerhalb der vollbewässerten Behandlung und beim niedrigen VPD-Wert. Das ergibt sich daraus, dass jeweils bei der Behandlung F- deutlich längere Stomata gebildet wurden als bei den restlichen Behandlungen. Häufig wird zur Stomata-Länge die Größe der Epidermiszellen ins Verhältnis gesetzt. Dieses ist normalerweise unverändert (Lake & Woodward 2008, Tumanow 1926). Denn Wasserstress inhibiert eher die Zellvergrößerung als die Zellteilung, aufgrund von niedrigen Turgordrücken (Jaleel et al. 2009). Die erhobenen Daten stützen dies in gewisser Weise, da sich die Pflanzen, die frei von Trockenstress wuchsen, in der Stomata-Länge (allerdings nicht in der Stomata-Anzahl), signifikant von den anderen abhoben. Lake und Woodward (2008) suggerieren, dass die Stomata-Dichte in neu gebildeten Blättern durch die Transpirationsrate in älteren Blättern festgelegt wird. Wang et al. (2007) zeigten ebenfalls, dass die Stomata-Dichte sich mit dem Wasserstress erhöhte, wobei die Apertur der Spaltöffnungsapparate sich nur bei schwer trocken gestressten Pflanzen verringerte.

Baumwollpflanzen haben die Fähigkeit sich gut an Wasserstressbedingungen anzupassen, weil sie die stomatäre Leitfähigkeit und die hydraulische Leitfähigkeit vom Boden-zu-Blatt-Pfad reduzieren können. In den Versuchen von Wang et al. (2007) sank die Transpirationsrate auf $0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, obwohl die Stomata noch geöffnet waren. Stomatäre Prozesse beeinflussen erst bei starkem Trockenstress, wenn das Wasserpotential unter $-1,5 \text{ MPa}$ absinkt, die CO_2 -Assimilation und somit das Wachstum der Baumwollpflanzen (Faver et al. 1996).

4.3. Zusammenfassung

In der Literatur wird Baumwolle häufig als eine Pflanze beschrieben, die mit vergleichsweise trockenen Bedingungen zurechtkommt. Dennoch ist Bewässerung essentiell für den Anbau. Aufgrund der steigenden Wasserknappheit ist es wichtig, trocken tolerante Baumwollgenotypen zu untersuchen, was vielfach getan wird. Die Untersuchung von Trockenstress auf Pflanzen, insbesondere Kulturpflanzen, ist seit Jahrzehnten nicht nur für Baumwolle ein großes Thema in der Forschung.

Im beschriebenen Versuch sollten die Auswirkungen von atmosphärischer Dürre und Bodenwasserdefizit auf die Blattmorphologie von Baumwolle untersucht werden. Die thematische Grundlage für den Versuch war die Arbeit von Tumanow (1926) über die „Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen zur Erhöhung ihrer Dürresistenz“. Er stellte bei seinen trocken gestressten

Versuchspflanzen (Weizen und Sonnenblume) mitunter eine verlängerte Blattnervatur, mehr und kleinere Stomata und eine verringerte Transpiration, aber größere Produktivität derselben im Vergleich zur vollbewässerten Kontrolle fest. Allgemein spricht er von einer „xeromorphen Struktur“ bei trocken-gestressten Pflanzen. Modernere Arbeiten kamen teilweise zu ähnlichen Ergebnissen, wenn auch vor dem Hintergrund anderer Problemstellungen.

Im hier beschriebenen Experiment wurden Baumwollpflanzen auf der Versuchsvorlage der beiden genannten Arbeiten von Stütz (2014) und Stana (2015) angezüchtet und auf vier Behandlungen aufgeteilt. Sie unterschieden sich dann auf je zwei Stufen in der Höhe des VPD und des Bodenwassergehaltes. In diesen Behandlungen wurden die Pflanzen für weitere 28 Tage im Gewächshaus in Klimakammern gestellt. Nach zwei und vier Wochen wurden verschiedene Messungen durchgeführt. Zunächst wurde die Transpiration bei verschiedenen VPD-Stufen in einer dafür konstruierten Kammer gemessen. Im Anschluss wurden Reliefabdrücke (Imprints) von den Blättern erstellt und anhand dieser die Anzahl und Größe der Stomata bestimmt. Des Weiteren wurde die Länge der Xylembahnen und die Pflanzenhöhe vermessen und destruktiv die Blattflächen und die Trockenmassen von Blättern, Stängeln und Blüten ausgewertet.

Die Datenanalyse zeigte signifikante Unterschiede in der Transpirationsrate unter Gewächshausbedingungen. Bei den VPD-Stufen ergab die Analyse unregelmäßige signifikante Unterschiede an beiden Messterminen. Dies deutet darauf hin, dass sich die Pflanzen innerhalb eines kurzen Zeitraums, nicht jedoch über längere Zeit in ihrer Transpiration angepasst haben. Wodurch diese Anpassung ausgelöst wird kann im Rahmen der erfassten Daten nicht genau ausgeführt werden. Wie eingangs beschrieben, ist Trockenstress ein multidimensionales Phänomen, das nicht explizit auf eine Ursache zurückzuführen ist. Die Trockentoleranz von Pflanzen ist unter anderem von der Art abhängig. Gut lässt sich das daran erkennen, dass Stana (2015) und Stütz (2014) trotz des gleichen Versuchsaufbaus und den gleichen Bedingungen zu teilweise unterschiedlichen Ergebnissen gelangten.

Generell wird Baumwolle häufig als eine Pflanze beschrieben, die von vornherein gut an trockene Bedingungen angepasst ist, was zu den gefundenen Ergebnissen passt. Die Auswertung der Xylemlänge und der Stomata-Anzahl ergab keine regelmäßigen Signifikanzen. Die Stomata der nicht-trocken-gestressten Behandlung F- waren signifikant länger als die der anderen Behandlungen, was mit den Ergebnissen verschiedener Publikationen übereinstimmt. Für die Anzahl der Stomata wurde diese Übereinstimmung nicht gefunden. Bei der Trockenmasse zeigten sich mit der Zeit signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen. Des Weiteren ergab die Analyse der spezifischen Blattfläche einen signifikanten Einfluss des hohen VPD und somit von atmosphärischer Dürre. Die Resultate Tumanows konnten in diesem Experiment nicht repliziert werden, es konnten nur Tendenzen gezeigt werden. Allgemein hat sich für die Baumwolle keine blattmorphologische Anpassung an das Bodenwasserdefizit und die atmosphärische Dürre nachweisen lassen.

5. Anhang

5.1. Literaturverzeichnis

- Ahmad, R. T.; Malik, T.A.; Khan, I. A.; Jaskani, M. J. (2009):** Genetic Analysis of Some Morpho-Physiological Traits Related to Drought Stress in Cotton (*Gossypium hirsutum*). In: *International Journal of Agriculture & Biology* 24 (08-303), S. 235–240.
- Alvino, A.; Leone, A. (1993):** Response to low soil water potential in pea genotypes (*Pisum sativum* L.) with different leaf morphology. In: *Scientia Horticulturae* 53 (1-2), S. 21–34. DOI: 10.1016/0304-4238(93)90134-C.
- Asch, F. (2005):** Pflanzliche Reaktionen auf abiotischen Stress unter veränderlichen Umweltbedingungen. Kumulative Habilitationsschrift für das Fachgebiet Pflanzenphysiologie/ Agrarökologie.
- Bakker, J. C. (1991):** Effects of humidity on stomatal density and its relation to leaf conductance. In: *Scientia Horticulturae* 48 (3-4), S. 205–212. DOI: 10.1016/0304-4238(91)90128-L.
- Blum, A. (1988):** Plant breeding for stress environment. 1. Aufl. Boca Raton, USA: CRC Press, Inc.
- Blum, A. (1996):** Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. In: *Plant growth regulation* 20, S. 135–148. DOI: 10.1007/978-94-017-1299-6_8.
- Bosabalidis, A. M.; Kofidis, G. (2002):** Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. In: *Plant Science* 163 (2), S. 375–379. DOI: 10.1016/S0168-9452(02)00135-8.
- Canadell, J.; Jackson, R. B.; Ehleringer, J. R.; Mooney, H. A.; Sala, O. E.; Schulze, E.-D. (1996):** Maximum Rooting Depth of Vegetation Types at the Global Scale. In: *Oecologia* 108 (4), S. 583–595. Online verfügbar unter <http://about.jstor.org/terms>, zuletzt geprüft am 29.08.2017.
- Deeba, F.; Pandey, A. K.; Ranjan, S.; Mishra, A.; Singh, R.; Sharma, Y. K. et al. (2012):** Physiological and proteomic responses of cotton (*Gossypium herbaceum* L.) to drought stress. In: *Plant physiology and biochemistry: PPB* 53, S. 6–18. DOI: 10.1016/j.plaphy.2012.01.002.
- Ehlers, W. (1996):** Wasser in Boden und Pflanze. Dynamik des Wasserhaushalts als Grundlage von Pflanzenwachstum und Ertrag. 1. Aufl. Stuttgart: Ulmer.

- Faver, K. L.; Gerik, T. J.; Thaxton, P. M.; El-Zik, K. M. (1996):** Late Season Water Stress in Cotton: II. Leaf Gas Exchange and Assimilation Capacity. In: *Crop Science* 36, S. 922–928.
- Fortucci, P. (2002):** The contributions of cotton to economy and food security in developing countries. In: *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Online verfügbar unter http://www.icac.org/icac/meetings/cgtn_conf/documents/.
- Franks, P. J.; Drake, P. L.; Beerling, D. J. (2009):** Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density. An analysis using *Eucalyptus globulus*. In: *Plant, Cell & Environment* 32 (12), S. 1737–1748. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.002031.x.
- Hsiao, T. C. (1973):** Plant Responses to Water Stress. In: *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 24, S. 519–570. DOI: 10.1146/annurev.pp.24.060173.002511.
- Jaleel, C. A.; Manivannan, P.; Wahid, A.; Farooq, M.; Al-Juburi, H. J.; Somasundaram, R.; Vam, R. P. (2009):** Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. In: *International Journal of Agriculture & Biology* 11, S. 100–105.
- Jordan, W. R.; Ritchie, J. T. (1971):** Influence of Soil Water Stress on Evaporation, Root Absorption and Internal Water Status of Cotton. In: *Plant Physiol.* 48, S. 783–788.
- Kumar, B.; Pandey, D. M.; Goswami, C. L.; Jain, S. (2001):** Effect of Growth Regulators on Photosynthesis, Transpiration and Related Parameters in Water Stressed Cotton. In: *Biologia Plantarum* 44 (3), S. 475–578.
- Lake, J. A.; Woodward, F. I. (2008):** Response of stomatal numbers to CO₂ and humidity. Control by transpiration rate and abscisic acid. In: *New Phytologist* 179 (2), S. 397–404. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02485.x.
- Larcher, W. (2001):** Ökophysiologie der Pflanzen. Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. 6. Aufl. Stuttgart: Ulmer.
- Lieberei, R.; Reisdorff, C. (2012):** Nutzpflanzen. 8. Aufl. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Lösch, R. (2001):** Wasserhaushalt der Pflanzen. 1. Aufl. Wiebelsheim: Quelle und Meyer.
- McMichael, B. L.; Hesketh, J. D. (1982):** Field investigations of the response of cotton to water deficits. In: *Field Crops Research* 1982 (5), S. 319–333. DOI: 10.1016/0378-4290(82)90034-X.

- Miyazawa, S.-I.; Livingston, N. J.; Turpin, D. H. (2006):** Stomatal development in new leaves is related to the stomatal conductance of mature leaves in poplar (*Populus trichocarpa* x *P. deltoides*). In: *Journal of experimental botany* 57 (2), S. 373–380. DOI: 10.1093/jxb/eri278.
- Munro, J. M. (1987):** Cotton. 2. Aufl. 1 Band. Essex, England: Longman Scientific & Technical (Tropical Agriculture series).
- Nepomuceno, A.L; Oosterhuis, D.M; Stewart, J.M (1998):** Physiological responses of cotton leaves and roots to water deficit induced by polyethylene glycol. In: *Environmental and Experimental Botany* 40 (1), S. 29–41. DOI: 10.1016/S0098-8472(98)00018-5.
- Oren, R.; Sperry, J. S.; Katul, G. G.; Pataki, D. E.; Ewers, B. E.; Phillips, N.; Schäfer, K. V. R. (1999):** Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. In: *Plant, Cell & Environment* 22, S. 1515–1526. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1999.00513.x.
- Pace, P. F.; Cralle, H. T.; El-Halawany, S.H.M.; Cothren, J. T.; Senseman, S. A. (1999):** Drought-induced Changes in Shoot and Root Growth of Young Cotton Plants. In: *Journal of Cotton Science* 3, S. 183–187. Online verfügbar unter <http://journal.cotton.org>.
- Pandey, D. M.; Goswami, C. L.; Kumar, B. (2004):** Physiological Effects of Plant Hormones in Cotton Under Drought. In: *Biologia Plantarum* 47 (4), S. 535–540.
- Pettigrew, W. T. (2004):** Crop Physiology & Metabolism. Physiological Consequences of Moisture Deficit Stress in Cotton. In: *Crop Science* 44, S. 1265–1272. DOI: 10.2135/cropsci2004.1265.
- Philip, J. R. (1966):** Plant Water Relations: Some Physical Aspects. In: *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 17, S. 245–268.
- Plastina, A. (2008):** A Summary of the World Apparel Fiber Consumption Survey 59, S. 1568–1569. DOI: 10.18356/151a3bf9-en.
- Ritchie, J. T. (1974):** Atmospheric and soil water influences on the plant water balance. In: *Agricultural Meteorology* 14, S. 183–198. DOI: 10.1016/0002-1571(74)90018-1.
- Salisbury, E. J. (1927):** On the Causes and Ecological Significance of Stomatal Frequency, with Special Reference to the Woodland Flora. In: *The Royal Society Publishing* 216, S. 1–65. Online verfügbar unter <http://www.jstor.org/stable/92126>.

- Schubert, R.; Wagner, G. (2000):** Botanisches Wörterbuch. 12. Aufl. Stuttgart: Eugen Ulmer.
- Stana, A. (2015):** Einfluss von atmosphärischer Feuchte auf die Blattmorphologie und Transpirationsverhalten von Markerbsen (*Pisum sativum* L.). Bachelorarbeit.
- Stütz, A. (2014):** Einfluss von atmosphärischer Feuchte auf Blattmorphologie und Transpirationsverhalten von Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Bachelorarbeit.
- Tardieu, F.; Davies, W. J. (1993):** Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. In: *Plant Cell Environ* 16 (4), S. 341–349. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1993.tb00880.x.
- Tumanow, J. J. (1926):** Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürresistenz. In: *Planta* 3, S. 391–480. DOI: 10.1515/9783111680309.1.
- Turner, N. C.; Hearn, A. B.; Begg, J. E.; Constable, G. A. (1986):** Cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Physiological and Morphological Responses to Water Deficits and their Relationship to Yield. In: *Field Crops Research* 14, S. 153–170.
- Ullah, I.; Rahmann, M.-u.; Ashraf, M.; Zafar, Y. (2008):** Genotypic variation for drought tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Leaf gas exchange and productivity. In: *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 203 (2), S. 105–115. DOI: 10.1016/j.flora.2007.12.001.
- Vadez, V.; Kholova, J.; Zaman-Allah, M.; Belko, N. (2013):** Water. The most important ‘molecular’ component of water stress tolerance research. In: *Functional Plant Biol.* 40 (12), S. 1310. DOI: 10.1071/FP13149.
- Wang, C.; Isoda, A.; Li, M.; Wang, D. (2007):** Growth and Eco-Physiological Performance of Cotton Under Water Stress Conditions. In: *Agricultural Sciences in China* 6 (8), S. 949–955. DOI: 10.1016/S1671-2927(07)60133-3.
- Wilkinson, S.; Davies, W. J. (2002):** ABA-based chemical signalling. The co-ordination of responses to stress in plants. In: *Plant Cell Environ* 25 (2), S. 195–210. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00824.x.