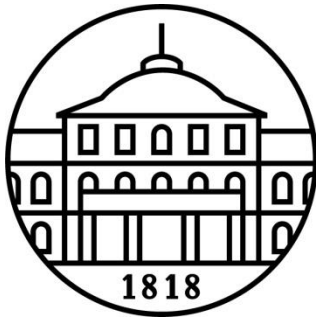




UNIVERSITÄT HOHENHEIM

Blattmorphologische Anpassungen an atmosphä- rischen und bodenbürtigen Trockenstress bei *Jatropha curcas*.

Bachelorarbeit

Annika Schmitt

672069

Nachwachsende Rohstoffe und Bioenergie

Betreuer: Prof. Dr. Folkard Asch
Dr. Sabine Stürz

Hohenheim, September 2019

INSTITUT FÜR TROPISCHE AGRARWISSENSCHAFTEN
(HANS-RUTHENBERG-INSTITUT)

Fachgebiet Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen
(490g)

Zusammenfassung

In *Jatropha curcas* wird von vielen ein großes Potential gesehen. Sie ist bekannt für ihre Anspruchslosigkeit und Trockentoleranz, jedoch sind die Mechanismen wie die Pflanze mit Trockenstress umgeht noch recht unerforscht. In diesem Versuch werden die Sorten 114 und 134x113 jeweils atmosphärischer und bodenbürtiger Dürre ausgesetzt. Die vier Wochen alten Pflanzen werden für 20 Tage vier verschiedenen Behandlungen unterzogen. Bei jeweils hoher und niedriger Luftfeuchte wird bei der einen Hälfte auf 80%, bei der anderen nur auf 50% des maximalen Bodenwassergehalts gegossen. Dabei werden die tägliche Transpirationsrate, die Xylemdichte, die Stomatagröße und -dichte, die Pflanzenhöhe, Trockenmasse und die Blattfläche untersucht. Als Vorlage für den Versuchsaufbau dienen die Untersuchungen Tumanows (1927), der bei welchen Pflanzen eine höhere Xylem- und Stomatadichte, sowie eine verringerte Stomatafläche feststellte.

Die Ergebnisse des Versuchs zeigen, dass *Jatropha curcas* unter Trockenstress weniger transpiert. Zudem ist das vegetative Wachstum (Höhe, Blattfläche, Trockenmasse) unter Bodenwasserdefizit geringer als in der höheren Bewässerungsstufe. Die Stomatalänge ist ebenfalls unter niedrigem Wassergehalt des Bodens geringer, ansonsten wird bei den Stomata nur tendenziell festgestellt, dass bei Bodentrockenheit mehr und kleinere Stomata gebildet werden. Bei der Untersuchung der Xylemdichte lässt sich keine signifikante morphologische Anpassung nachweisen und Tumanows Aussagen können in diesem Fall nicht bestätigt werden. Allerdings wird durch den Versuch gezeigt, dass *Jatropha curcas* auf den Trockenstress mit Stressvermeidung reagiert. Um signifikante morphologische Änderungen erkennen zu können, muss der Trockenstress eventuell intensiviert werden.

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis.....	I
Abbildungsverzeichnis.....	II
Tabellenverzeichnis.....	III
1 Einleitung.....	1
1.1 Wasserhaushalt.....	1
1.2 Trockenstress.....	3
1.3 <i>Jatropha curcas</i>	5
1.4 Versuchsplanung.....	6
2 Material und Methoden.....	7
2.1 Pflanzenaufzucht.....	7
2.2 Bodenwassergehalt.....	8
2.3 Transpirationsmessung im Gewächshaus.....	8
2.3.1 Aufbau Klimakammer.....	9
2.3.2 Messverfahren.....	10
2.4 Transpirationsmessung bei unterschiedlichen VPD-Stufen.....	11
2.4.1 Aufbau Transpirationsmesskammer.....	11
2.4.2 Messverfahren.....	12
2.5 Morphologische Analyse.....	13
2.5.1 Xylemlänge.....	13
2.5.2 Stomata.....	13
2.6 Destruktive Messung.....	14
2.7 Statistische Auswertung.....	14
3 Ergebnisse.....	15
3.1 Transpirationsmessungen im Gewächshaus.....	15

3.2 Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen	18
3.3 Morphologische Analyse	20
3.3.1 Xylemlänge	20
3.3.2 Stomata.....	21
3.4 Destruktive Messung	23
4 Diskussion	28
4.1 Transpiration	28
4.2 Stomata	29
4.3 Xylem	31
4.4 Wachstum	31
4.5 Mögliche Fehlerquellen und Verbesserungsvorschläge	34
4.6 Fazit	35
5 Anhang	37
5.1 Literaturverzeichnis.....	37

Abkürzungsverzeichnis

BWM	Bewässerungsmenge
FK	Feldkapazität
m	Masse
MPa	Megapascal
RG	Referenzgewicht
SPAC	soil plant atmosphere continuum (Boden-Pflanzen-Atmosphäre Kontinuum)
VPD	vapor pressure deficit (Wassersättigungsdefizit)
WUE	water use effieency (Wassernutzungseffizienz)

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1 Wasserpotenziagefälle zwischen Boden, Pflanze und Luft.....	1
Abbildung 2 Modellierung des Stressvorgangs bei Pflanzen	3
Abbildung 3: Berechnen der Blattfläche mit ImageJ.	9
Abbildung 4 Schematischer Aufbau der Klimakammer (Ansicht von oben)	10
Abbildung 5 Schematischer Aufbau der Transpirationskammer.	12
Abbildung 6 Vermessung der Xylembahnen.....	13
Abbildung 7 Vermessung der Länge von drei Stomata.	14
Abbildung 8 Transpirationsraten der vier Behandlungen	15
Abbildung 9 VPD-Werte über den Versuchszeitraum.....	16
Abbildung 10 Korrelation von Transpirationsrate und VPD.....	17
Abbildung 11 Transpirationsrate in Bezug zum VPD	18
Abbildung 12 Länge der Xylembahnen pro cm ²	20
Abbildung 13 Stomatafläche und –anzahl	21
Abbildung 14 Länge und Breite der Stomata	22
Abbildung 15 Pflanzenhöhe.....	23
Abbildung 16 Gesamttrockenmasse	24
Abbildung 17 Blatttrockenmasse	25
Abbildung 18 Trockenmasse Stängel	25
Abbildung 19 Verhältnis gebildete Blattmasse zur Stängelmasse.	26
Abbildung 20 Spezifische Blattfläche.....	27
Abbildung 21 Blattfläche	27
Abbildung 22 Länge der Xylembahnen und Stomatadichte.	31

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Übersicht der vier Behandlungen.....	7
Tabelle 2 Ergebnisse der Anova für die tägliche Transpirationsrate.....	16
Tabelle 3 Ergebnisse der Kovarianzanalyse für die Transpirationsrate.....	19
Tabelle 4 Ergebnisse der statistischen Auswertung der Pflanzenhöhe.	24

1 Einleitung

1.1 Wasserhaushalt

Alles Leben ist vom Wasser abhängig. Bei Landpflanzen ist ein ausgeglichener Wasserhaushalt lebensnotwendig, da ständig Wasser verdunstet. Hier wird zwischen poikilohyden, also Pflanzen, die ihren Wasserhaushalt an ihre Umgebung anpassen, und homoiohydre Pflanzen unterschieden. Die Zellen homoiohydrer Pflanzen sind mit einer Vakuole ausgestattet, wodurch der Wasserzustand stabilisiert wird. (Larcher 2001) Pflanzen können Wasser nicht aktiv aufnehmen, weshalb es sich passiv entlang eines Potentialgradienten bewegen muss (Kadereit *et al.* 2014). Dabei fließt Wasser stets in Richtung des niedrigeren Wasserpotentials (Larcher 2001). Das Wasserpotential ist das chemische Potential des Wassers pro molarem Volumen und wird in MPa angegeben. Das Potential reinen Wassers ist am höchsten und wird unter atmosphärischen Bedingungen als Null betrachtet. Das Wasserpotential (Ψ_w) setzt sich aus folgenden Komponenten zusammen: $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m$. Hier steht Ψ_s für das osmotische, Ψ_p für Druck-, Ψ_g für Gravitation- und Ψ_m für Matrixpotential, wobei die letzteren beiden für Pflanzen nur eine geringe Rolle spielen. (Kathpalia & Bhatla 2018) Wie man in Abbildung 1 sehen

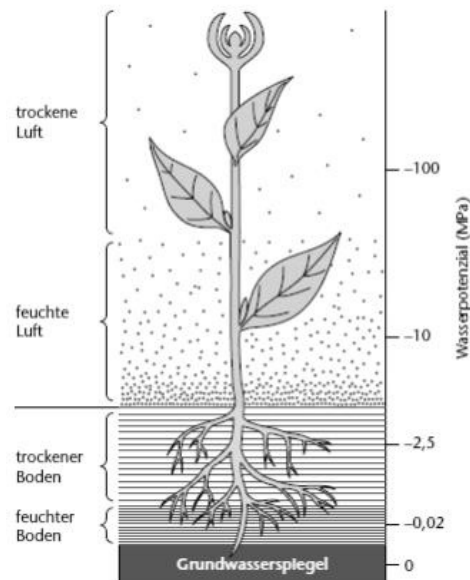


Abbildung 1 Wasserpotenziagefälle zwischen Boden, Pflanze und Luft. (Nach Strasburger.)

kann, hat trockene Luft ein geringeres Wasserpotential als der Boden und ist somit treibende Kraft für die Verdunstung. Pflanzen überbrücken dieses Potentialgefälle im sogenannten Boden-Pflanzen-Atmosphäre Kontinuum, auch SPAC (soil-plant-atmosphere-continuum) genannt. (Larcher 2001) Die Wasseraufnahme bei Landpflanzen beginnt in erster Linie mit der Wasserbewegung aus dem Boden in die Wurzeln. Das kann nur geschehen, wenn ein entsprechendes Wasserpotentialgefälle vorliegt. (Kathpalia & Bhatla 2018) Die Wasseraufnahme geschieht überwiegend an den Wurzelhaaren durch Osmose und führt danach symplastisch, apoplastisch und transzellulär durch Membranen in das Innere der Pflanze (Larcher 2001). Wenn der

Boden so stark austrocknet, dass kein Wasser mehr von der Pflanze aufgenommen werden kann, spricht man vom permanenten Welkepunkt. (Kadereit *et al.* 2014) Bei guter Wasserversorgung kann am Zentralzylinder ein hydrostatischer Druck, der sogenannte Wurzeldruck aufgebaut werden. Dadurch kann bei einem geringen Potentialgefälle zwischen Pflanze und Atmosphäre eine Aufwärtsbewegung des Wassers bestehen. (Larcher 2001) Am Casparischen Streifen wird der apoplastische Durchgang gestoppt und der Wasser-, sowie Nährstofffluss ins Xylem gesteuert. Von dort aus muss das Wasser die Spitze der Pflanze erreichen. Das wird als Ferntransport bezeichnet. Der Wasseraufstieg in den Xylembahnen wird durch verschiedene Prozesse ermöglicht. Ein Faktor ist der bereits erwähnte Wurzeldruck, der aber in Bäumen keine Signifikanz hat. Da die Xylembahnen einen sehr kleinen Durchmesser aufweisen, kommt es zusätzlich zu einem kapillaren Aufstieg, welcher jedoch für hohe Bäume ebenfalls allein nicht ausreicht. Wie nun das Wasser auch die obersten Blätter von Pflanzen erreichen kann, wird in der Kohäsionstheorie beschrieben: Das Wasser steht unter einem enormen Transpirationssog und wird durch Kohäsionskräfte zusammengehalten. Dadurch entsteht ein Wasserfaden, der von Wurzel bis Spross reicht. Reißt dieser Wasserfaden, bezeichnet man das als Kavitation. (Kathpalia & Bhatla 2018) Dies kann bei Dürre, Bodenfrost und mechanischer Belastung auftreten. Durch das Eintreten von Luft, wird der Xylemstrom unterbrochen und verhindert den Wassernachschub. (Larcher 2001) Transpiration beschreibt den Übertritt von Wassermolekülen aus der flüssigen in die Gasphase. Wasserdampf diffundiert aus den Interzellularen durch die Stomata, wobei die treibende Kraft erneut die Wasserpotentialdifferenz, insbesondere zwischen dem Interzellularraum und der trockenen Außenluft ist. Durch den Wasserverlust kommt es zur Nachdiffusion von Wasser aus dem Apoplasten in den Interzellularraum. Dadurch entstehen hydrostatische Drücke, die ebenfalls eine Nachdiffusion aus dem Xylem bewirken. Mit abnehmendem Sättigungsgrad der Luft sinkt das Wasserpotential. Die relative Luftfeuchte ist in den Interzellularen sehr viel höher als in der Außenluft, wodurch ein starker Sog entsteht. (Kadereit *et al.* 2014) Das Wassersättigungsdefizit, VPD (*vapor pressure deficit*), gibt an, wie viel Wasser der Luft auf eine volle Sättigung fehlt. Bei trockener Luft, also bei hohem VPD ist das Wasserpotential sehr gering und die Transpiration damit umso stärker (Larcher 2001). Um einen zu starken Wasserverlust durch Transpiration zu vermeiden, kann die Pflanze ihre Stomata schließen, dabei steht die Pflanze durchgehend in einem Konflikt zwischen Verhungern und Verdursten, da bei einem

geschlossenen Stoma kein CO₂ – Austausch mehr mit der Atmosphäre und somit keine Photosynthese stattfinden kann. (Kadereit *et al.* 2014)

1.2 Trockenstress

Wasserdefizit ist der einflussreichste Umweltfaktor auf Pflanzenwachstum und -ertrag (Arcoverde *et al.* 2011). Eine Pflanze, die einem Stress ausgesetzt ist, reagiert anders auf Umwelteinflüsse als unter normalen Bedingungen (Asch 2005). Stress wird nach Larcher (2001) als eine „außergewöhnliche Abweichung vom Lebensoptimum“ definiert, welche zu Beeinträchtigungen führt. Im physikalischen Sinne beschreibt Stress eine innere Spannung, auf die von außen eine Kraft wirkt. Die biologische Definition von Stress enthält zusätzlich eine Zeitkomponente, was bedeutet, dass ein kurzer, dafür starker Stress die gleichen Auswirkungen wie ein langer schwacher Stress haben kann. (Larcher 2001) Die Zeitkomponente gibt den Pflanzen aber auch die Möglichkeit, auf den entsprechenden Stress zu reagieren (Asch 2005).

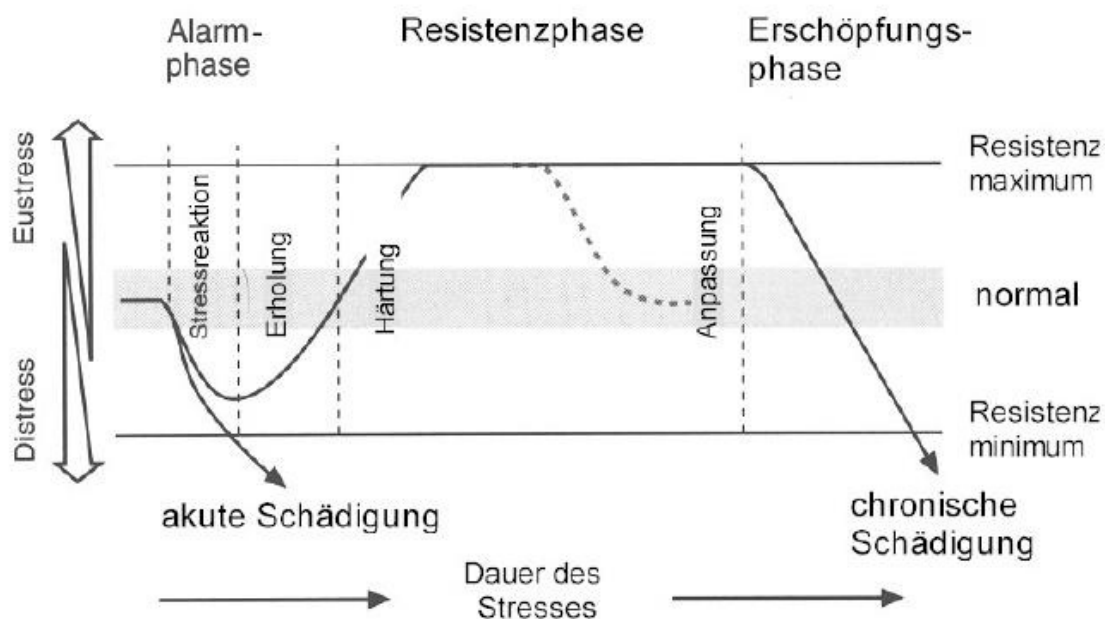


Abbildung 2 Modellierung des Stressvorgangs bei Pflanzen.

Stress verläuft in Phasen. Bei der Alarmphase kommt es zu einer Destabilisierung und man erkennt eine Stressreaktion. Geschieht die Belastungserhöhung zu schnell, kommt es zu einer akuten Schädigung des Systems. Bleibt die Intensität konstant, kann die Pflanze sich erholen und abhärten. Hier kann sich eine Normalisierung, also eine Anpassung einstellen. Dauert die Stressphase zu lange an, kommt es zur Erschöpfung, was chronische Schädigungen zu Folge hat. (Nach Larcher, 2001.)

Mögliche Reaktionen sind in Abbildung 2 dargestellt. Die Schutzmaßnahmen der Pflanzen sind zum einen Vermeidung oder Toleranz, wobei es hier keine klare Abgrenzung gibt. (Larcher 2001) Stress ist für die Pflanzen in dem Sinne wichtig, dass

kurze Belastungsphasen zu Abhärtungen und Anpassungen führen können und somit ein Training für extreme Belastungen sind (Kadereit *et al.* 2014). So einen „positiven“ Stress bezeichnet man auch als Eustress (Larcher 2001).

Meistens tritt nicht nur ein Stressfaktor alleine auf. In der Natur gibt es häufig Kombinationen, da zum Beispiel hohe Strahlung, hohe Temperatur und Dürre die Pflanze zur gleichen Zeit belasten. Dürrestress beschreibt die Situation, wenn die Pflanzen zu wenig Wasser aufnehmen können, da es nicht im geeigneten Zustand vorliegt. (Larcher 2001) Für Pflanzen spielen zwei Fälle von Trockenstress, die entweder einzeln oder zusammen vorliegen können, eine große Rolle: atmosphärische sowie bodenbürtige Dürre. Wenn zu wenig Wasser im Boden vorliegt, dann wird das zuerst von den Wurzeln wahrgenommen, bei der atmosphärischen Dürre reagiert der Spross als erstes. (Asch 2005) Die bodenbürtige Dürre kann nicht nur bei fehlendem Niederschlag auftreten, sondern auch bei Winterdürre. Wenn der Boden gefriert, verschlechtert sich die Wasseraufnahme der Wurzeln. Bei Trockenstress zeigen Pflanzen verschiedene Reaktionen. Der Turgor nimmt ab, wodurch das Wachstum der Pflanze gehemmt wird. Auch der Proteinstoffwechsel sowie Aminosäuresynthesen werden beeinträchtigt. Die Wurzeln bilden Abscisinsäure, welche Signale an verschiedene Pflanzenteile sendet: Die Blätter beginnen, ihre Stomata zu schließen, Assimilate werden umverteilt und die Samenbildung kann beschleunigt werden. Kurzfristig kann die Pflanze zum Beispiel ein Austrocknen bei Wassermangel vorbeugen, indem sie ihre Blätter einrollt, um damit einen zu starken Transpirationsverlust zu vermeiden. (Larcher 2001) Neben der kurzfristigen und reversiblen Reaktion der Stomataaktivität, können hier auch langfristig morphologische Anpassungen geschehen. Um den Gasaustausch der Pflanze zu kontrollieren, spielt nicht nur der Schließmechanismus der Stomata eine Rolle, sondern auch Größe und Dichte. (Hsie *et al.* 2015) Blätter, die an Trockenstress angepasst sind, weisen eine höhere Anzahl an Stomata auf, die dafür kleiner sind. Das erhöht die Intensität der Transpiration. (Tumanow 1927) Blätter können ebenfalls mehr Xylem bilden, um das Wasserleitungsvermögen zu erhöhen. Manche Pflanzen sind evolutionär an Trockenzeiten angepasst, in dem sie zum Beispiel die Trockenzeit meiden, indem sie einen raschen Entwicklungszyklus haben oder wie Geophyten unterirdische Überdauerungsorgane wie Zwiebeln, Rhizome oder Knollen bilden. Sogenannte Xerophyten sind ebenfalls daran angepasst, in trockenen Klimaten zu überleben. Dabei helfen ihnen zum Beispiel Sukkulenz, kleine Blätter und tiefe Wurzeln. (Larcher 2001)

1.3 *Jatropha curcas*

Jatropha curcas, auch als Purgiernuss bekannt, gehört zu der Familie der Euphorbiaceae (Wolfsmilchgewächse). Ursprünglich stammt die Pflanze aus Mittelamerika und ist mittlerweile in den gesamten Tropen verbreitet. Dabei kann sie unter ariden Bedingungen mit jährlichen Niederschlagsmengen von 200 mm, aber auch in den feuchten Tropen mit einem Jahresmittel von 4000 mm Niederschlag gedeihen. (Stimm *et al.* 2014) Dabei benötigt *Jatropha curcas* jedoch 750 – 1000 mm Niederschlag im Jahr, um einen hohen Ertrag zu bringen (Oliveira *et al.* 2018). Die Wuchsform reicht von einem größeren Strauch bis zu einem kleinen Baum, der sich schon in Bodennähe verzweigt (Stimm *et al.* 2014). Die Blätter haben ein efeuähnliches Aussehen und bis auf die jungen Blätter sind diese hell- bis dunkelgrün gefärbt (Lieberei *et al.* 2007). Die jungen Blätter haben zu Beginn eine rote Farbe, die sie im Laufe ihrer Entwicklung verlieren. Zur Trockenzeit werden die Blätter gelb und anschließend abgeworfen. Erfolgen danach Tage mit starkem Regen oder Bewässerung, wird die Blütenbildung induziert. Die Bestäubung der grün-weißen Blüten erfolgt hauptsächlich durch Insekten. Bei der Frucht handelt es sich um eine dreifächrige Kapsel, in der sich meist drei Samen befinden. (Stimm *et al.* 2014) *Jatropha curcas* entwickelt sich unter guten Bedingungen sehr schnell und kann bereits nach einem Jahr nach der Pflanzung Früchte tragen. Der Ertrag der Samen ist zu dem Zeitpunkt mit ungefähr 0,75 t/ha noch sehr gering, was sich in den nächsten Jahren auf ein Maximum von 12,5 t/ha entwickeln kann. Das ist jedoch nur bei guten Standortbedingungen möglich, auch wenn *Jatropha curcas* auf degradierten Böden noch wachsen kann. (Hooda & Rawat 2006) Die durchschnittlichen Samenerträge liegen zwischen 1,5 und 4,1 t/ha und werden bei älteren Plantagen bis zu 7 t/ha erwartet. *Jatropha curcas* kann bis 50 Jahre alt werden. Die Anzucht von *Jatropha curcas* erfolgt direkt über Samen oder durch vegetative Vermehrung. Bei den Samen ist zu beachten, dass frisch geerntete eine Dormanz aufweisen, die durch eine Nachreifung gebrochen wird. Nachdem die trockenen Samen in Wasser aufgequollen sind, erfolgt die Keimung innerhalb von zehn Tagen, qualitativ hochwertiges Saatgut keimt bereits nach zwei Tagen. Vegetativ kann *Jatropha curcas* mit Steckhölzern vermehrt werden. Pro Hektar können 2500 Pflanzen mit einem Abstand von 2 m x 2 m gepflanzt werden. (Stimm *et al.* 2014) Die Pflanze eignet sich jedoch auch für einen Anbau im Agro-Forst-System mit Nahrungsmitteln, da sie einen Schutz vor Erosion und Wind bietet und die Blätter Schatten spenden können. Da die gesamte Pflanze toxisch ist,

wird sie von Landwirten auch gerne als Hecke genutzt. So kann ihre Ernte vor Fraßfeinden wie Ziegen geschützt werden. (Hübner 2008) Die Samen von *Jatropha curcas* eignen sich erst nach einer Hitzebehandlung für den Verzehr und wurden früher als Abführmittel verwendet. Mittlerweile haben sie aber aufgrund ihres Ölgehalts von um die 30% auch eine interessante Bedeutung als Energielieferant bekommen. Zum einen dient es als Ersatz für Paraffin, nach einer Umesterung kann es jedoch auch zu Biodiesel umgewandelt werden. Bis jetzt wird Biodiesel vor allem weltweit aus Ölpalme, Soja oder wie hier in Deutschland aus Raps gewonnen. (Zah *et al.* 2011) Durch den stark zunehmenden Anbau von Ölpalmen und Soja besteht die große Problematik mit Regenwaldabholzungen und großen Monokulturen, was ein negatives Licht auf Biodiesel wirft (Hübner 2008). Außerdem gibt es vor allem in Entwicklungsländern eine starke Landnutzungskonkurrenz mit dem Anbau von nachwachsenden Rohstoffen und Nahrungsmitteln. Daher gibt es ein großes Interesse an Ölpflanzen, die nicht in der direkten Konkurrenz zu Lebensmitteln stehen. (Zah *et al.* 2011) In *Jatropha curcas* wird deshalb ein großes Potential gesehen. Durch die anspruchslosigkeit der Pflanze, kann sie dort angebaut werden, wo der Boden schon zu ausgelaugt für andere Kulturpflanzen ist. So ist sie keine Konkurrenz und gibt dem Boden zusätzlich die Chance auf Regeneration, da die Presskuchen, die bei der Ölproduktion anfallen, als Dünger zurückgeführt werden können und eine Brache vermieden wird. (Laviola *et al.* 2012) Da der Ertrag jedoch auf schlechten Böden geringer ausfällt als auf fruchtbaren, kann Landnutzungskonkurrenz wieder ein Problem werden. Noch ist weitere Forschung und Züchtung bei *Jatropha curcas* notwendig, um ökologische, sowie sozio-ökonomische Auswirkungen zu optimieren. (Zah *et al.* 2011)

1.4 Versuchsplanung

Tumanow (1927) weist in seinem Versuch nach, dass Pflanzen bei trockener Luft mehr, dafür kleinere Stomata und eine erhöhte Dichte an Leitbündeln auf der Blattoberfläche ausbilden. In dem folgenden Versuch geht es darum, dies mit der Pflanze *Jatropha curcas* zu belegen. Dabei wird das Augenmerk darauf gelegt, inwiefern sich die Blattmorphologie unter bodenbürtiger, sowie atmosphärischer Dürre verändert. Dafür werden zwei verschiedene Sorten je vier unterschiedlichen Behandlungen unterzogen. Variiert werden dabei VPD und Bodenwassergehalt, sodass sich wie in Tabelle 1 folgende Behandlungen ergeben.

Tabelle 1 Übersicht der vier Behandlungen

Die Prozentzahl bezieht sich bei dem VPD auf die relative Feuchte und bei der Angabe über den Bodenwassergehalt auf den Wassergehalt in Relation zur maximalen Feldkapazität.

VPD	Bodenwassergehalt	Bezeichnung
Hoch (50%)	Feucht (80%)	Tf
Hoch (50%)	Trocken (50%)	Tt
Niedrig (80%)	Feucht (80%)	Ff
Niedrig (80%)	Trocken (50%)	Ft

Untersucht wird bei den Pflanzen die Transpirationsrate, Stomatagröße und –dichte und die Xylemlänge. Zudem werden auch Pflanzenhöhe, Blattanzahl, Blattfläche sowie das jeweilige Trockengewicht von Blättern und Stängeln gemessen und geschaut, inwieweit die Sorten unterschiedlich auf die jeweilige Behandlung reagieren.

2 Material und Methoden

Die Anzucht der Pflanzen, sowie die Versuchsdurchführung erfolgt im Gewächshaus des Instituts für tropische Agrarwissenschaften, Fg. Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen der Universität Hohenheim. Der Versuch startet am 22. März 2019 mit Einquellen der Samen und endet am 15. Mai mit den destruktiven Messungen an den letzten Pflanzen.

2.1 Pflanzenaufzucht

Für den Versuch werden zwei verschiedene Sorten von *Jatropha curcas* verwendet. Jeweils 20 Samen der Sorten 114 und 134x113 werden in eine mit Filterpapier ausgekleidete Keimschale gelegt, welche circa 5 mm hoch mit Wasser aufgefüllt wird. Dabei wird darauf geachtet, dass die Samen komplett mit Wasser benetzt sind, damit sie quellen und keimen können. Die Keimschalen kommen anschließend in einen dunklen Schrank im Gewächshaus des Instituts. Anschließend werden 44 Vierkanttöpfe mit den Maßen 13 x 13 x 13 cm (*Firma Pöppelmann, Deutschland*) mit Komposterde aufgefüllt, sodass die Töpfe inklusive Erde 1125 g wiegen. Nach vier Tagen sind pro Sorte knapp mehr als die Hälfte der Samen gekeimt. In 40 der gut gewässerten Pflanzentöpfe wird jeweils pro Topf ein Same in 1 cm Tiefe gelegt, die vier übrigen Töpfe werden für die Bestimmung des Bodenwassergehalts benötigt. Die Töpfe stehen daraufhin für vier Wochen im Gewächshaus und werden regelmäßig gegossen. Nach zwei Wochen werden zudem die Lampen für 12 Stunden pro Tag eingeschaltet, um ein zu starkes Höhenwachstum der Pflanzen zu unterbinden. Da nicht

genug Pflanzen für ursprünglich vier geplante Wiederholungen gekeimt sind, werden pro Behandlung nur drei Wiederholungen durchgeführt.

2.2 Bodenwassergehalt

Um die Bewässerungsmenge später bestimmen zu können, muss zunächst das Trockengewicht der Komposterde, sowie die maximale Feldkapazität (FK) bestimmt werden. Für letzteres werden zwei der Pflanztöpfe so lange bewässert, bis das Substrat kein Wasser mehr aufnehmen kann und kein Wasser mehr aus dem Topf läuft. Anschließend werden die Töpfe gewogen. Das durchschnittliche Gewicht entspricht einem Bodenwassergehalt von 100% ($m_{BWG\ 100\%}$). Um das Trockengewicht ($m_{BWG\ 0\%}$) der Erde zu bestimmen, wird diese aus den anderen zwei Vierkanttöpfen in Aluminiumschalen gegeben und bei 105°C in den Trockenschrank (*Firma Memmert*) für zwei Tage gestellt und anschließend in den ursprünglichen Töpfen gewogen. Für beide Werte wird jeweils das Gewicht des Topfes subtrahiert.

Um nun die Bewässerungsmenge (BWM) für Bodenwassergehalte (BWG) von 50% und 80% zu ermitteln, werden folgende Formeln herangezogen:

$$BWM_{80\%} = (m_{BWG\ 100\%} - m_{BWG\ 0\%}) \times 0,8$$

$$BWM_{50\%} = (m_{BWG\ 100\%} - m_{BWG\ 0\%}) \times 0,5$$

Um nun festzustellen, wie viel die Pflanzen jeden Tag bewässert werden müssen, wird ein Referenzgewicht (RG) ermittelt, dass der entsprechenden Bodenwassermenge entspricht und die es zu erreichen gilt. Für das Referenzgewicht werden Gewicht des Pflanztopfs und des Untersetzers mitberücksichtigt.

$$RG_{80\%} = BWM_{80\%} + m_{BWG\ 0\%} + m_{Topf} + m_{Untersetzer}$$

$$RG_{50\%} = BWM_{50\%} + m_{BWG\ 0\%} + m_{Topf} + m_{Untersetzer}$$

2.3 Transpirationsmessung im Gewächshaus

Am 23. April kommen die Pflanzen in die Klimakammer des Gewächshauses, mit der die Luftfeuchtigkeit variiert werden kann. Davor wird jedoch jede Pflanze zunächst vermessen. Dafür wird die Länge von der Stängelbasis bis zum jüngsten Blattansatz mit einem Zollstock ausgemessen. Um die Blattfläche jeder Pflanze zu bestimmen, wird jedes Blatt über einem Millimeterpapier fotografiert und am Computer mit dem Programm *ImageJ*, wie in Abbildung 3 zu sehen, ausgemessen.

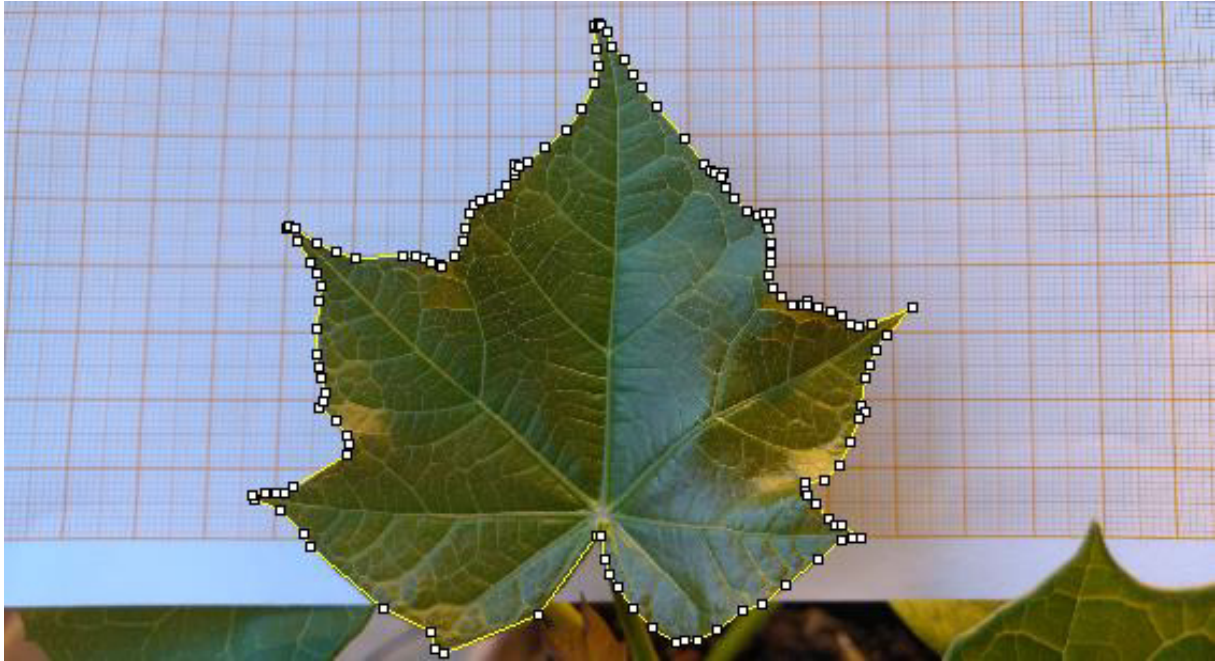


Abbildung 3: Berechnen der Blattfläche mit *ImageJ*.

Mit dem Programm kann man Pixel in einer angegebenen Skalierung ausrechnen lassen. Durch das Millimeterpapier kann man die Anzahl an Pixel für einen Zentimeter definieren und somit die Blattfläche in cm^2 bestimmen, indem man den Umriss des Blattes auswählt. Dies ermöglicht die Bestimmung der Transpirationsraten auf der individuellen Blattfläche jeder Pflanze.

2.3.1 Aufbau Klimakammer

Die Kammer besteht aus Holzrahmen, die außen und in der Mitte mit Plexiglaswänden ausgekleidet sind. Die langen Außenwände bestehen jedoch nur aus einem doppelten Plastikfoliensystem, welches an der Decke der Kammer befestigt ist, wobei die äußere Plane die komplette Außenwand bedeckt und die inneren nur Abschnittsweise in Bahnen von oben herunter hängt. Dadurch wird der Zugang zu der Kammer ermöglicht, ohne dass die atmosphärischen Gegebenheiten in der Klimakammer zu sehr beeinflusst werden. Die Luftfeuchtigkeit der jeweiligen Kammer wurde entsprechend mit einem Luftadsorptionstrockner (*Firma DST Seibu Giken, Schweden*) oder einem Dampfluftbefeuchter (*Firma HygroMatik, Deutschland*) reguliert, sodass eine Kammer eine relative Luftfeuchtigkeit von 50% und die andere eine von 80% aufweist. Jede Kammer ist in fünf Abschnitte untergliedert. Für eine gleichmäßige Luftzirkulation sorgen jeweils drei Ventilatoren (*Firma Sunon, Taiwan*), die in den Kammern vorne, mittig und hinten angebracht sind. Oberhalb der Kammern befinden sich LED – Lampen (*Modell Fiona Lighting, Dänemark*), welche die Kammern

von 7:00 morgens bis 19:00 abends beleuchten. Ein Datenlogger (*Firma Gemini Data Loggers, UK*) misst während der Behandlungszeit die relative Feuchte, sowie die Temperatur und kann am Ende der Behandlung ausgelesen werden.

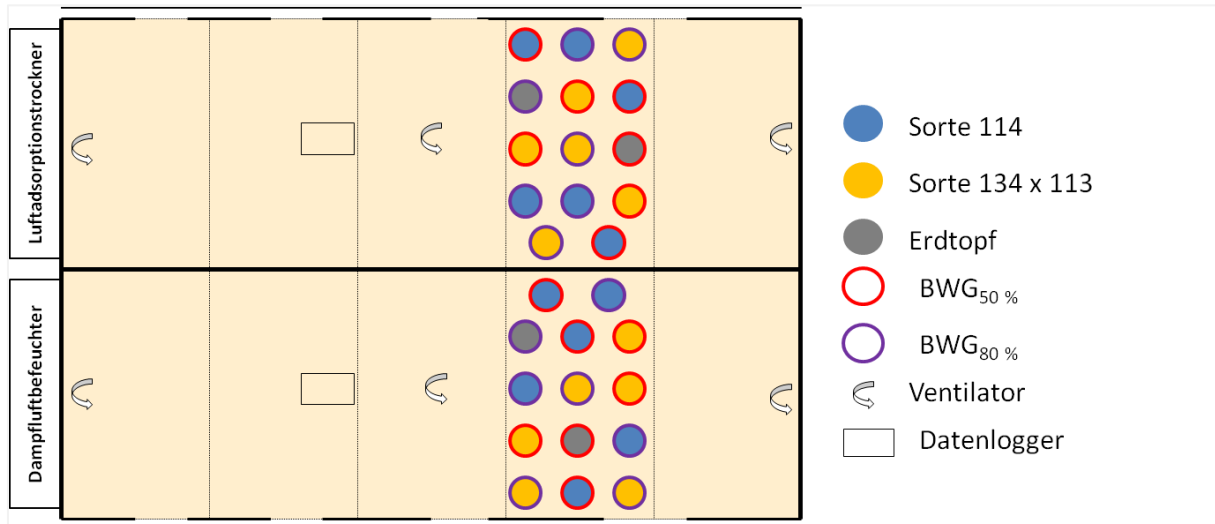


Abbildung 4 Schematischer Aufbau der Klimakammer (Ansicht von oben)

Wie in Abbildung 4 visualisiert ist, werden nun in jede Kammer je sechs Pflanzen pro Sorte reingestellt und randomisiert. Zusätzlich kommt pro Art der Behandlung ein Vierkanttopf, aus dem kein Keimling hervorging hinzu, damit die Evaporation gemessen werden kann.

2.3.2 Messverfahren

Der Wasser- und damit Gewichtsverlust kommt durch die Evapotranspiration bzw. Evaporation zustande. Damit man nun die Transpiration ermitteln kann, muss von dem gewogenen Gewichtsverlust bei den Pflanzen die Evaporation der Erdtöpfe subtrahiert werden. Jeden Tag wird morgens zur ungefähr gleichen Uhrzeit das Gesamtgewicht bestimmt und je nach Behandlung auf das entsprechende Referenzgewicht mit Leitungswasser aufgegonnen. Das Gewicht vor und nach dem Bewässern wird notiert, damit am Schluss die Transpirationsrate bestimmt werden kann. Zu Beginn muss jedoch nicht jede Pflanze gegossen werden, da einige, insbesondere die Behandlung bei 50% Bodenwassergehalt, erst auf ihr Referenzgewicht trocknen müssen. Nach zehn Tagen bekommen die Pflanzen Universalflüssigdünger (*Wuxal*), da einige Blätter Löcher bekommen haben, die auf einen Nährstoffmangel hinweisen können. Dafür werden 10 ml des Düngers in 2,5 l Leitungswasser gegeben und jede Pflanze bekommt 80 g dieser Lösung. Anschließend werden die Pflanzen wie gehabt noch mit Leitungswasser auf ihr Referenzgewicht gegossen. Zusätzlich werden an

diesem Tag wieder alle Blätter der Pflanzen fotografiert, um wie zuvor beschrieben, die individuelle Blattfläche pro Pflanze zu dem Zeitpunkt zu messen.

2.4 Transpirationsmessung bei unterschiedlichen VPD-Stufen

Damit man untersuchen kann, wie sich die Transpiration bei unterschiedlichen VPD-Werten der Luft verhält, werden die Pflanzen nach 20 beziehungsweise 21 Tagen nach Beginn der Bewässerungsbehandlung in die Transpirationsmesskammer gestellt, die von Mitarbeitern des Instituts für Agrarökologie in den Tropen und Subtropen der Universität Hohenheim entworfen wurde. In dieser Kammer kann die Transpiration von Pflanzen unter unterschiedlichen VPD- und Temperaturbedingungen gemessen werden.

2.4.1 Aufbau Transpirationsmesskammer

Die in Abbildung 5 dargestellte Transpirationsmesskammer besteht aus zwei Kammern: einer Misch- und einer Messkammer. Die mit Kunststoffplatten ausgekleidete Mischkammer reguliert die atmosphärischen Bedingungen für die Messkammer. Heizelemente, Ultraschallluftbefeuchter und Luftadsorptionstrockner kontrollieren diese Bedingungen. Sensoren übermitteln unter anderem Daten, wie die spezifische Luftfeuchtigkeit und Temperatur an einen an die Kammer angeschlossenen Computer. Mit dem Programm *HTerm* lassen sich dort diese Werte einstellen. Um die gewünschte Luftfeuchtigkeit zu erreichen, kann der Adsorptionstrockner je nach Bedarf angeschlossen werden. Wird eine hohe Luftfeuchtigkeit nicht allein durch den Ultraschallluftbefeuchter erreicht, wird die warmfeuchte Abluft des Trockners mit einem Schlauch an das System vorgeschaltet. Zugriff auf die Kammer erhält man, wenn man die Plexiglasscheibe an der vorderen Seite hochschiebt. Die Messkammer verfügt ebenfalls über Schiebetüren aus Plexiglas. Dadurch kann man die Pflanzen auf die vier in der Kammer stehenden Feinwaagen stellen, welche an den Computer angeschlossen sind und über das Programm *GrasLog* jede Minute Daten liefern. Um den Grenzschichtwiderstand der Blätter zu minimieren, werden die Ventilatoren so eingestellt, dass sich die Blätter sich nur minimal bewegen. Wie bereits in der Kammer des Gewächshauses, zeichnet ein *Tinytag* Datenlogger die atmosphärischen Bedingungen der Messkammer auf. Diese Daten und die über *GrasLog* aufgezeichneten Gewichtsmessungen lassen sich in *Microsoft Excel* auslesen und abspeichern.

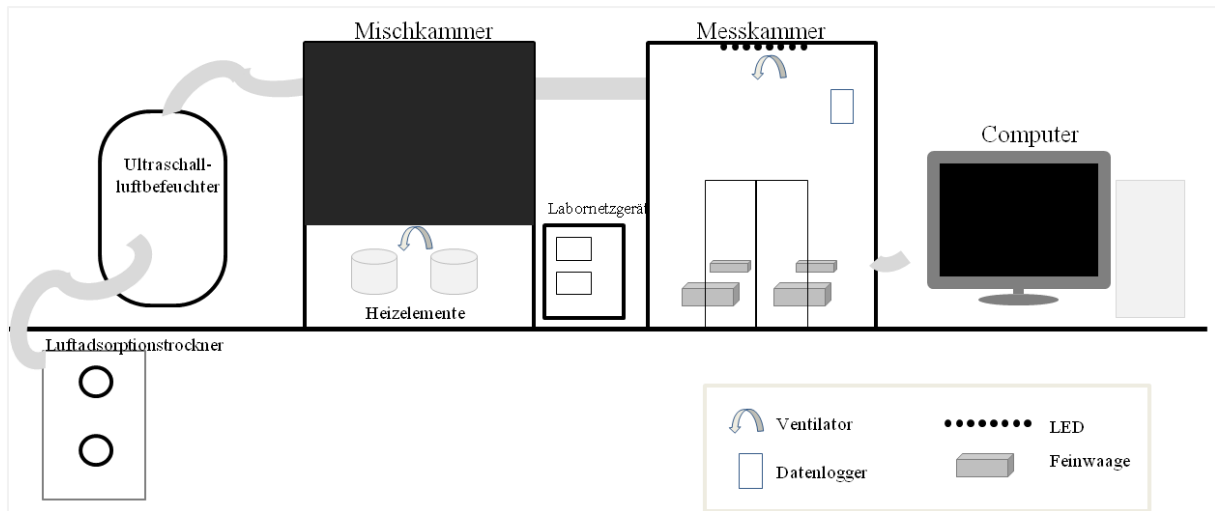


Abbildung 5 Schematischer Aufbau der Transpirationskammer.

2.4.2 Messverfahren

Da von den 24 Pflanzen nur vier gleichzeitig gemessen werden können und ein Messdurchgang knapp drei Stunden dauert, sind zwei Tage notwendig, um die Messungen durchzuführen. Pro Messung werden zwei Pflanzen pro Sorte aus einer VPD-Behandlung zufällig ausgewählt, jeweils eine mit hoher und eine mit niedriger Bodenwassergehaltbehandlung. Um Evaporation auszuschließen, werden die Töpfe mit Aluminiumfolie abgedeckt, sodass der aufgezeichnete Gewichtsverlust auf die Transpiration der jeweiligen Pflanze zurückzuführen ist. Mit *HTerm* wird eine Temperatur von 28°C eingestellt, die während der ganzen Zeit möglichst konstant gehalten wird und eine spezifische Luftfeuchtigkeit, die einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80% entspricht. Da dieser Wert von der Kammer jedoch nicht erreicht wird, wird die Messung bei circa 70% relativer Luftfeuchte durchgeführt. Während sich die eingestellten Werte einpendeln, werden die Pflanzen auf die Waagen in der Kammer gestellt und zur gleichen Zeit die Gewichtsmessungen mit *GrasLog* und die Messungen des Datenloggers gestartet. Nachdem die atmosphärischen Bedingungen stabil sind, wird die Transpiration für 20 Minuten lang gemessen. Danach wird die relative Luftfeuchtigkeit auf 60% gesenkt, anschließend auf 40% und 20%. Nach Abschluss der Messung werden die Pflanzen aus der Kammer geholt und die nächsten vier Pflanzen kommen auf die Waagen. Über *HTerm* wird dann die relative Luftfeuchtigkeit wieder auf 70% eingestellt und die weiteren Messungen können durchgeführt werden.

2.5 Morphologische Analyse

Im direkten Anschluss an die Transpirationsmessungen wird die Blattmorphologie betrachtet. Untersucht wird im Folgenden die Länge der Xylembahnen, Länge und Breite der Stomata sowie Pflanzenhöhe, Blattfläche, Anzahl der Blätter und die Trockenmasseanteile von Blatt, Petiole und Stängel.

2.5.1 Xylemlänge

Um die Xylemlänge auszumessen, wird jeweils das jüngste voll entwickelte Blatt untersucht. Dieses wird unter einem USB-Mikroskop (*Firma Traveler, Deutschland*) bei einer zehnfachen Vergrößerung fixiert. Mit dem dazugehörigen Programm *CamApp* wird am Computer, an welchem das Mikroskop per USB verbunden ist, ein Foto gemacht. Pro Blatt werden drei Ausschnitte fotografiert.

Um die Bilder auszuwerten wird erneut das Programm *ImageJ* verwendet. Um die Skalierung festzulegen, fotografiert man ein Bild von einem Lineal unter dem Mikroskop bei gleicher Vergrößerung. Die Skala kann so nun auf 1 mm für alle Fotos festgelegt werden. Die Xylembahnen können nun mit Linien nachgefahren und anschließend ausgemessen werden. Zudem wird die Fläche des Bildes bestimmt, um die Xylemlänge pro cm^2 angeben zu können.



Abbildung 6 Vermessung der Xylembahnen.
Die roten Linien stellen die bereits nachgefahrenen Xylembahnen dar.

2.5.2 Stomata

Die Vermessung der Stomata wird am eben für die Xylemmessungen verwendeten Blatt durchgeführt. Dafür werden jeweils an der Blattoberseite und –unterseite Reliefabdrücke, sogenannte Imprints erstellt. Hierfür wird handelsüblicher Klarlack an einer zufälligen Stelle des Blattes dünn aufgetragen. Sobald der Klarlack trocken ist, kann er mit einem transparenten Klebefilm vorsichtig vom Blatt abgezogen und auf einen beschrifteten Objektträger geklebt werden. Dabei ist es wichtig, darauf zu achten, dass keine Luftblasen entstehen, um ein gutes Bild unter dem Mikroskop zu erhalten. Die Imprints werden an drei zufälligen Stellen, auf denen die Stomata gut zu sehen

sind, unter einem Mikroskop (*Firma Leica, Modell DM 1000 LED*) mit einer 20-fachen Vergrößerung untersucht. Am Computer kann man mit dem Programm *Leica LAS AF* Fotos der Abschnitte erstellen. Anschließend werden dann die Stomata, von denen mindestens die Hälfte im Ausschnitt zu sehen ist, gezählt und mithilfe des Programms die Länge und Breite von jeweils drei Stomata

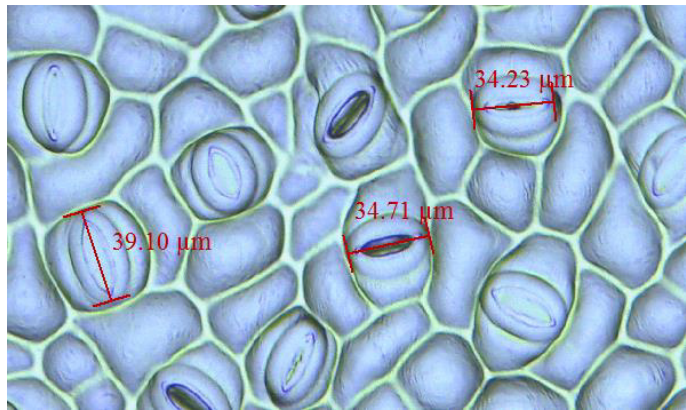


Abbildung 7 Vermessung der Länge von drei Stomata.

und die Fläche des Ausschnittes vermessen, sodass später die durchschnittliche Stomatafläche und Stomataanzahl pro Fläche berechnet werden kann (Abbildung 7).

2.6 Destruktive Messung

Für die letzten Messungen wird jeweils die Größe der Pflanze bestimmt und anschließend die Blätter geerntet. Die Blattfläche wird mit einem handelsüblichen DIN A4 – Scanner (*Firma Canon*) bestimmt. Dieser ist an einen Laptop angeschlossen, der die dunklen Flächen, in dem Fall die Blattfläche in cm² angibt. Um die Trockenmasse zu bestimmen werden jeweils die Blätter, Petiolen und der Stängel von jeder Pflanze getrennt in Papiertüten getan und anschließend in den Trockenschrank (*Firma Memmert*) gestellt. Nachdem die Pflanzenteile getrocknet sind, werden diese zunächst in einem Exsikkator (*Firma Schott*) gekühlt und anschließend gewogen.

2.7 Statistische Auswertung

Die Statistische Auswertung, sowie die Erstellung der Grafiken erfolgt mit *Microsoft Excel*. Zur Analyse wird vor allem eine zweifaktorielle Varianzanalyse (Anova) durchgeführt mit den Faktoren Bodenwassergehalt und Sorte. Zur Vereinfachung werden im Folgenden die Sorte 114 als Sorte 1 und 134x113 als Sorte 2 bezeichnet. Die Auswertung der Transpirationsraten unter unterschiedlichen VPD – Stufen erfolgt mit einer Kovarianzanalyse, die mit der Hilfe der Website <http://vassarstats.net/> durchgeführt wird.

3 Ergebnisse

3.1 Transpirationmessungen im Gewächshaus

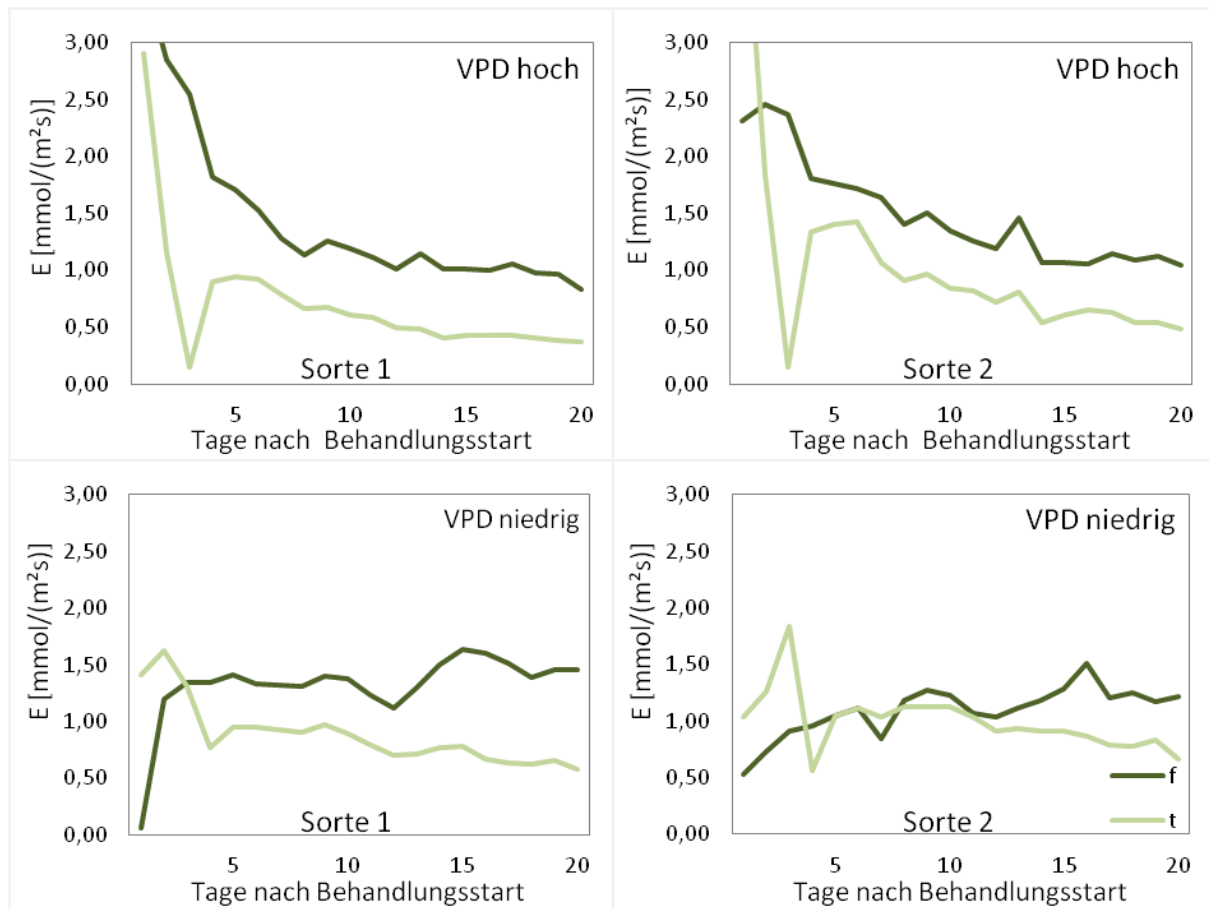


Abbildung 8 Transpirationsraten der vier Behandlungen während des Versuchszeitraums. Der Zeitraum erstreckt sich vom 23. April bis zum 13. Mai. Hellgrün visualisiert die Behandlungen mit Bodenwasserdefizit, dunkelgrün die vollbewässerten.

In Abbildung 8 sind die gemittelten Transpirationsraten der zwei Sorten unter jeweils vier Versuchsbedingungen abgebildet. Zu Beginn der Behandlung sinkt die Transpirationsrate bei den Pflanzen mit Bodenwasserdefizit stark ab, pendelt sich danach aber wieder ein. Zur Analyse der Signifikanzen, werden die ersten fünf Tage für die Berechnung nicht mitberücksichtigt. Die Pflanzen mit einem Bodenwassergehalt von 80% transpirieren signifikant mehr (Tabelle 2). Unter beiden VPD – Stufen wird ein höchst signifikanter p – Wert für den Faktor Bodenwassergehalt ermittelt. Unter hohem VPD transpiriert Sorte 1 durchschnittlich 1,05 mmol/(m²s) bei hohem BWG und 0,5 mmol/(m²s) bei niedrigem BWG. Sorte 2 reduziert die Transpiration nicht ganz so stark. Hier sinkt der Wert von 1,23 mmol/(m²s) auf 0,74 mmol/(m²s). Der Unterschied zwischen den Sorten ist ebenfalls höchst signifikant. Bei niedrigem VPD lässt sich eine signifikante Wechselwirkung der Faktoren Bodenfeuchte und Sorte ermitteln

3 Ergebnisse

(p – Wert = 0,0007). Sorte 1 transpiriert bei niedrigem VPD deutlich mehr als bei hohem VPD. Unter Vollbewässerung steigt die Transpiration auf durchschnittlich 1,35 mmol/(m²s) und bei Bodenwasserdefizit sinkt sie auf 0,75 mmol/(m²s).

Tabelle 2 Ergebnisse der Anova für die tägliche Transpirationsrate.

Für die Analyse wurden die Transpirationsraten ab dem sechsten Behandlungstag ausgewählt. df steht für Freiheitsgrade, MS für die mittlere Quadratsumme. Ein p – Wert < 0,05 weist auf eine Signifikanz der untersuchten Streuungsursache hin (unterstrichen).

VPD hoch				VPD niedrig			
<i>Streuungsursache</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>P-Wert</i>	<i>Streuungsursache</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>P-Wert</i>
Bodenfeuchte	1	4,090	<u>> 0,0001</u>	Bodenfeuchte	1	2,863	<u>> 0,0001</u>
Sorte	1	0,670	<u>> 0,0001</u>	Sorte	1	0,007	0,650
Wechselwirkung	1	0,013	0,494	Wechselwirkung	1	0,401	0,0007

Sorte 2 hingegen transpiriert mit 1,2 mmol/(m²s) ein bisschen weniger, unter Bodenwasserdefizit jedoch 0,2 mmol/(m²s) mehr als bei hohem VPD, nämlich 0,93 mmol/(m²s). Die Reduktion unter Bodenwasserdefizit ist bei hohem VPD signifikant größer als bei niedrigem VPD (p – Wert > 0,0001), wobei die Reduktion von Sorte 1 ebenfalls signifikant größer ist (p – Wert = 0,0004).

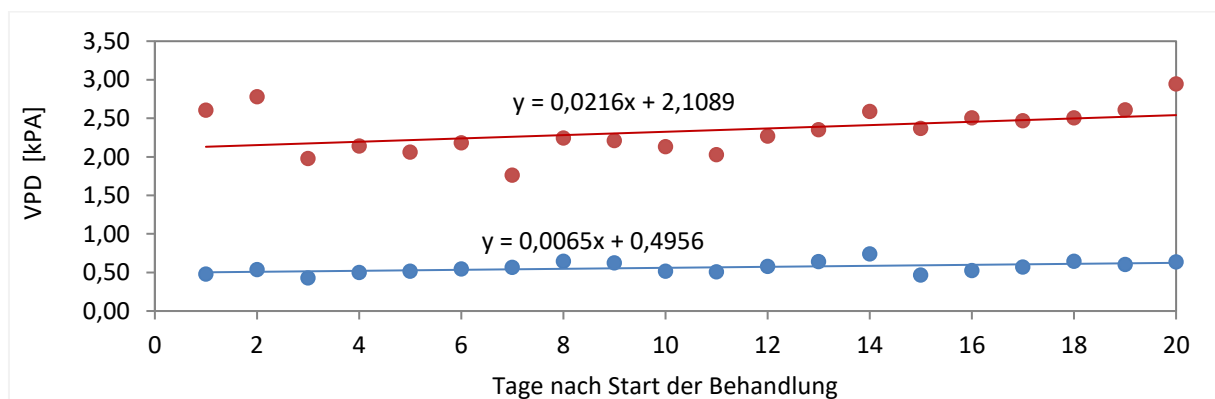


Abbildung 9 VPD-Werte über den Versuchszeitraum vom 23. April bis zum 13. Mai.

In rot werden die täglich gemessenen VPD-Werte der Kammer mit einem hohen VPD dargestellt und in blau die der Kammer mit niedrigem VPD. Bei beiden ist jeweils eine Trendlinie eingezeichnet.

Abbildung 9 zeigt, dass die VPD – Werte täglich schwanken, im Laufe der Zeit aber ansteigen. Vor allem in der Kammer mit hohem VPD schwanken die Werte zwischen 1,76 kPa und 2,94 kPa. In der Kammer mit niedrigem VPD liegen die Werte zwischen 0,43 und 0,74 kPa. Auf die VPD-Schwankungen reagieren auch die Pflanzen, wie in Abbildung 10 visualisiert wird. Dort kann man die Transpirationsraten der vier Behandlungen in Bezug zum VPD sehen. Mit zunehmendem VPD sinkt tendenziell die Transpirationsrate. Ausnahme bildet hierbei bei beiden Sorten die Behandlung,

3 Ergebnisse

die unter niedrigem VPD und hohem BWG angezogen wurde, hier nimmt die Transpiration mit steigendem VPD zu.

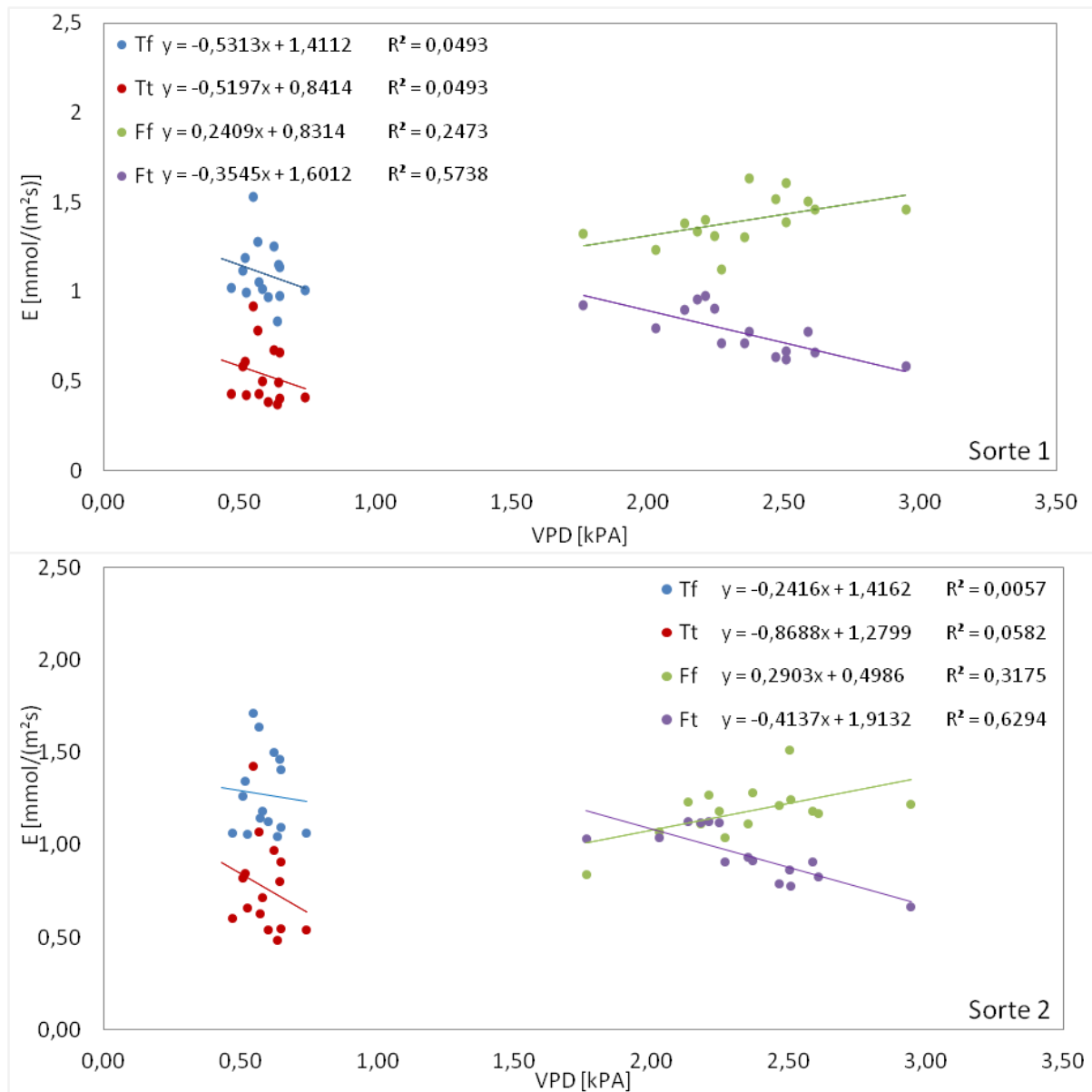


Abbildung 10 Korrelation von Transpirationsrate und VPD.

Zu sehen sind jeweils die täglichen Transpirationsraten der vier Behandlungen je Sorte. Die ersten fünf Tage wurden für die Korrelation nicht mit einbezogen, da die Anfangswerte die Regression verzerren würden (siehe Abbildung 8). Die Legende beschreibt die Zuordnung der Graphen, sowie die Gleichung der Regressionsgeraden und das Bestimmtheitsmaß (R^2).

Neben dem VPD kommt es während dem Versuch auch zu Temperaturschwankungen im Gewächshaus. In der Kammer mit hohem VPD liegt die Temperatur im Durchschnitt 1°C unter der der Kammer mit niedrigem VPD. Insgesamt schwanken die Temperaturen während des Versuches zwischen 28,0°C und 32,4 °C.

3.2 Transpirationsmessungen bei verschiedenen VPD-Stufen

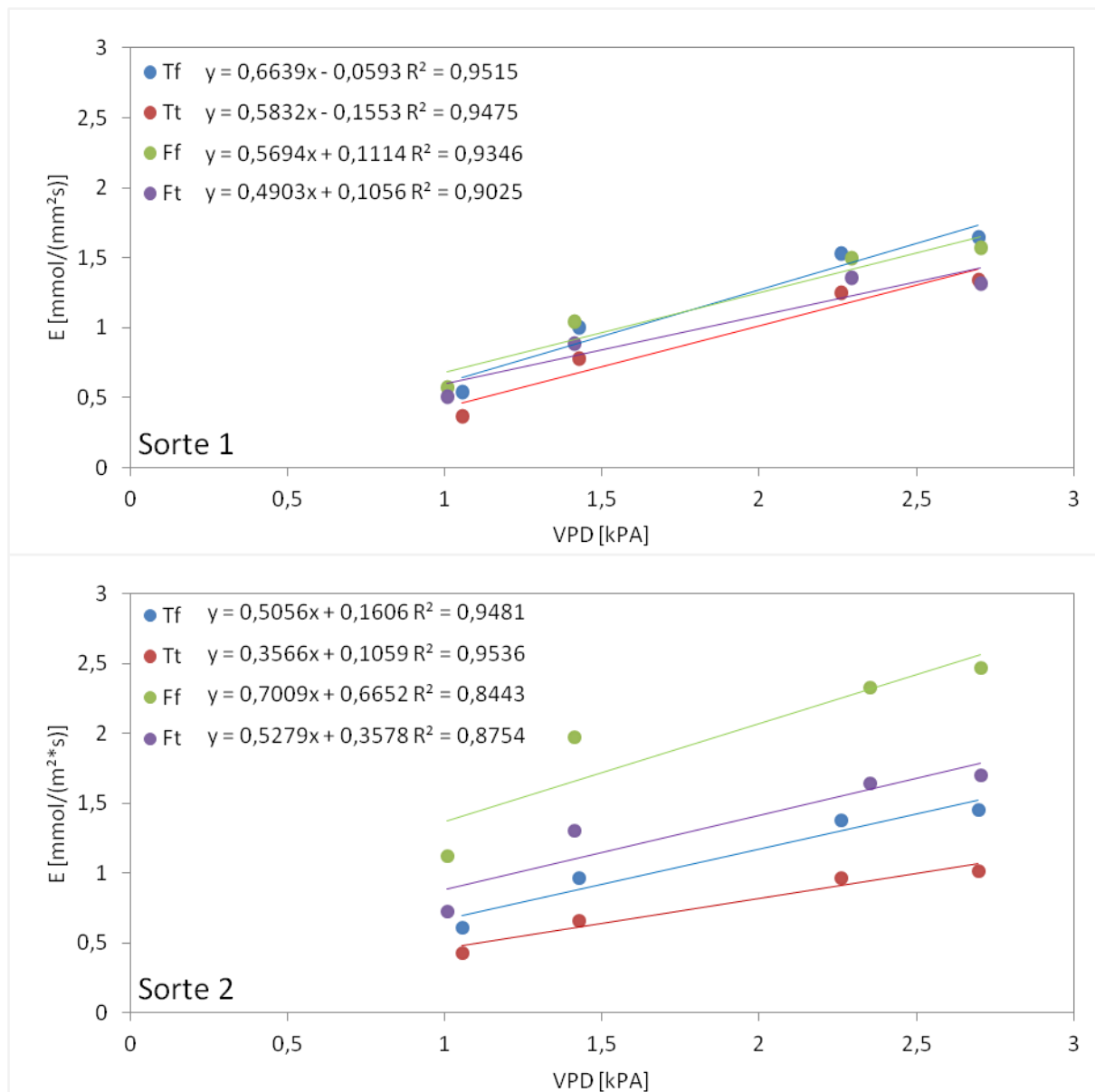


Abbildung 11 Transpirationsrate in Bezug zum VPD.

Die Grafik gibt für beide Sorten die jeweilige Transpirationsrate pro Behandlung bei unterschiedlichen VPD – Werten an. Die Zuordnung ist der Legende zu entnehmen. Diese gibt zudem die jeweilige Regressionsgerade mit Bestimmtheitsmaß (R^2) an.

Mit zunehmendem VPD steigt die Transpirationsrate an (Abbildung 11). Der niedrigste untersuchte VPD – Wert liegt über dem, der in der Klimakammer mit einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80% geherrscht hat (Vergleiche Abbildung 9). Die Pflanzen, die unter hohem VPD und geringem Bodenwassergehalt angezogen wurden, transpirieren am wenigsten. Bei Sorte 1 transpirieren die Pflanzen am meisten, die unter hohem Bodenwassergehalt wuchsen, bei Sorte 2 transpirieren die Pflanzen, die bei niedrigem VPD angezogen wurden am meisten. Die Behandlung ohne Bodenwasserdefizit transpiriert dabei am stärksten. Wie man der Abbildung entnehmen kann,

kommt es bei den Messwiederholungen zu ungleichmäßigen VPD – Werten. Da es darum geht, herauszufinden wie unterschiedlich die verschiedenen Behandlungen transpirieren und nicht die Transpiration bei unterschiedlichem VPD, wird dieser als Störfaktor mit einer Kovarianzanalyse heraus gerechnet. Dabei wird das Augenmerk jeweils auf einen Faktor (Sorte oder Bodenwassergehalt) gelegt.

Tabelle 3 Ergebnisse der Kovarianzanalyse für die Transpirationsrate.

Untersucht wurden jeweils die Faktoren Sorte und Bodenwassergehalt (BWG) bei unterschiedlichem VPD. Angegeben ist die durchschnittliche Transpirationsrate über die vier verschiedenen VPD – Stufen. Die Großbuchstaben beschreiben die Signifikanz für die Sorten, Kleinbuchstaben für den BWG. Werte mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden.

	Sorte 1 E [mm/(m ² s)]	Sorte 2 E [mm/(m ² s)]
VPD hoch		
BWG hoch	1,175 aA	1,101 aA
BWG niedrig	0,929 aA	0,769 bA
VPD niedrig		
BWG hoch	1,167 aA	1,975 aB
BWG niedrig	1,015 aA	1,344 aA

Die Kovarianzanalyse zeigt, dass es bei Sorte 1 keine signifikanten Unterschiede zwischen den Behandlungen gibt (Tabelle 3). Sorte 2 zeigt jedoch leichte Signifikanzen an: Der Bodenwassergehalt führt bei Pflanzen, die bei hohem VPD wuchsen zu signifikanten Unterschieden. Die Pflanzen, die bei hohem VPD angezogen wurden, transpirieren weniger als die Pflanzen, die bei niedrigem VPD gewachsen sind. Bei der Analyse der Sortenunterschiede zeigt sich, dass nur bei niedrigem VPD und Vollbewässerung ein signifikanter Unterschied zwischen beiden Sorten vorliegt (p – Wert von 0,04). Dies kann man auch gut in Abbildung 12 erkennen, da die Behandlung Ff bei Sorte 2 deutlich stärker als bei Sorte 1 transpiriert.

3.3 Morphologische Analyse

3.3.1 Xylemlänge

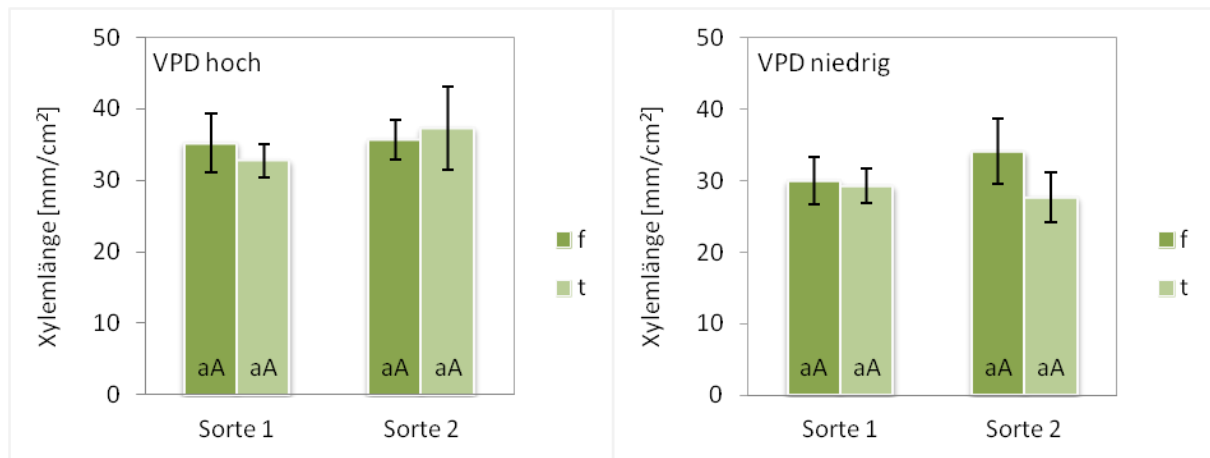


Abbildung 12 Länge der Xylembahnen pro cm².

Gezeigt wird die durchschnittliche Xylemlänge in mm/cm² pro Behandlung mit dazugehöriger Standardabweichung. Dunkelgrün (f) steht für die Pflanzen, die bei 80% Bodenwassergehalt gewachsen sind und hellgrün (t) für die Pflanzen mit Bodenwasserdefizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden, wobei Kleinbuchstaben für den BWG und Großbuchstaben für die Sorte stehen.

In der Abbildung 12 kann man die Reaktion der beiden Sorten unter unterschiedlichem VPD auf Bodenwasserdefizit in Bezug auf die Länge der Xylembahnen sehen. Dafür werden die Längen der Xylembahnen, die im zu vermessenden Ausschnitt zu sehen sind, aufsummiert und auf einen cm² gerechnet. Pro Blatt werden drei Ausschnitte vermessen. Für die Auswertung wird anschließend der Mittelwert pro Pflanze und pro Behandlung gebildet. Bei hohem VPD bildet Sorte 1 unter Vollbewässerung eine durchschnittliche Xylemlänge von 35 mm/cm², unter Bodenwasserdefizit 33 mm/cm². Bei Sorte 2 beträgt die Xylemlänge jeweils 36 mm/cm² und 37 mm/cm², nimmt also als einzige Behandlung bei Bodenwasserdefizit zu, im Gegensatz zur Sorte 1. Bei niedrigem VPD nimmt die Länge der Xylembahnen bei beiden Sorten unter Bodenwasserdefizit ab. Bei Sorte 1 ist dieser Rückgang jedoch nur minimal. Unter Vollbewässerung beträgt sie bei Sorte 1 30 mm/cm² und bei Sorte 2 34 mm/cm². Bei niedrigem Bodenwassergehalt betragen die Werte 29 mm/cm² und 28 mm/cm². Die Ergebnisse der Varianzanalyse ergeben keine signifikanten Unterschiede zwischen den Behandlungen.

3.3.2 Stomata

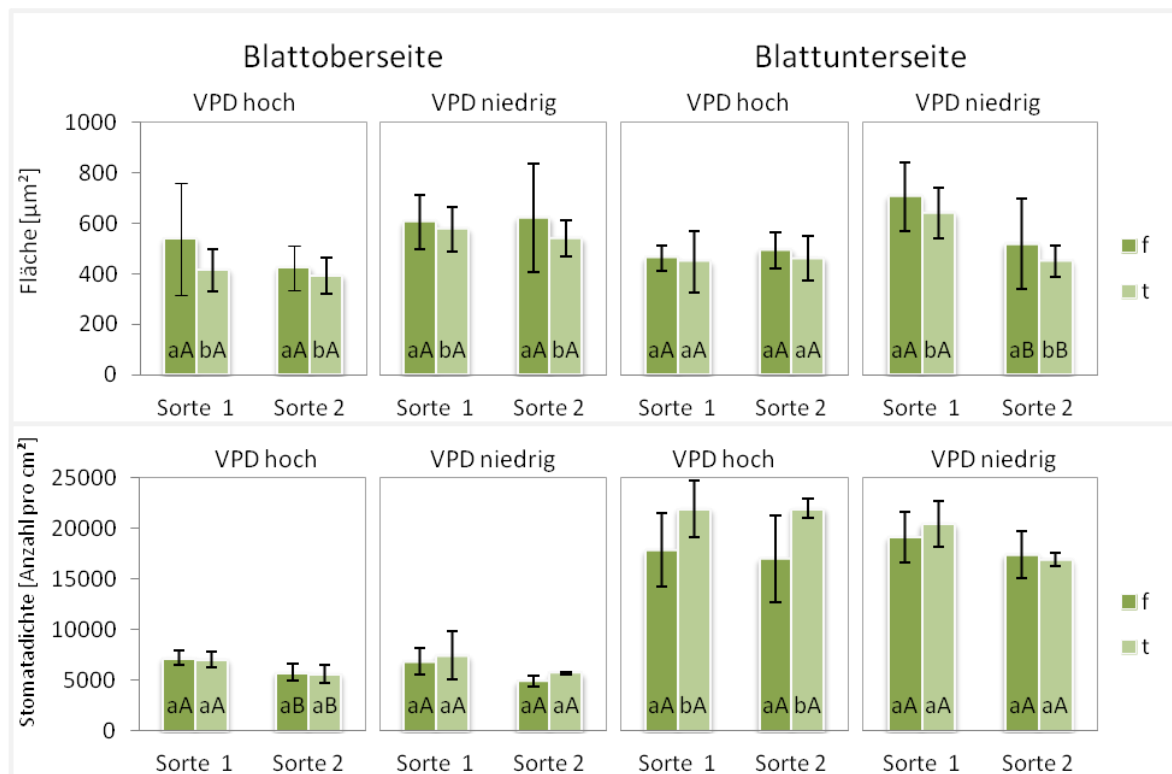


Abbildung 13 Stomatafläche und -anzahl für Blattoberseite und Blattunterseite der vier Behandlungen. In der oberen Spalte ist die durchschnittliche Stomatafläche in μm^2 angegeben. Die untere Spalte zeigt die Anzahl der Stomata pro cm^2 . Die schwarzen Linien bilden die Standardabweichung ab. Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdefizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

Abbildung 13 zeigt, wie sich die Fläche der Stomata, sowie die Anzahl an Stomata pro cm^2 unter Bodenwasserdefizit verändern. Da auf der Blattunterseite mehr Stomata als auf der Blattoberfläche gebildet werden, werden beide Seiten separat betrachtet. Auf der Blattoberfläche nimmt die Fläche der Stomata signifikant unter Einfluss des Bodenwasserdefizits ab. Der p – Wert beträgt bei beiden VPD-Stufen 0,04. Im Durchschnitt sind die Stomata der Blattoberseite unter Wasserreduktion $65 \mu\text{m}^2$ kleiner als bei Vollbewässerung. Auf der Blattunterseite zeigt sich unter niedrigem VPD eine signifikante Reduktion der Fläche, sowie ein signifikanter Sortenunterschied. Unter Bodenwasserreduktion verkleinert sich die Stomatafläche durchschnittlich um $80 \mu\text{m}^2$. Sorte 1 weist hierbei deutlich größere Stomataflächen auf: Die Fläche beträgt im Durchschnitt $846 \mu\text{m}^2$ unter hohem Bodenwassergehalt, bei Sorte 2 nur $619 \mu\text{m}^2$. Unter hohem VPD lässt sich auf der Blattunterseite keine signifikante Änderung nachweisen, auch wenn die Fläche unter Bodenwasserdefizit tendenziell abnimmt.

Auf der Blattoberseite erhöht sich die Anzahl der Stomata pro cm^2 nur minimal. Bei Sorte 2 geht sie unter hohem VPD sogar leicht zurück. Im Durchschnitt hat Sorte 1 bei hohem VPD knapp über 7000 Stomata pro cm^2 , Sorte 2 ungefähr 5500 pro cm^2 . Mit einem p-Wert von 0,01 kann hier ein signifikanter Sortenunterschied ermittelt werden. Auf der Blattunterseite befinden sich durchschnittlich 16000 – 25000 Stomata pro cm^2 . Unter niedrigem VPD wird kein signifikanter Unterschied festgestellt, bei hohem VPD zeigt sich jedoch, dass beide Sorten mit einem p-Wert von 0,03 auf eine Senkung des Bodenwassergehalts reagieren.

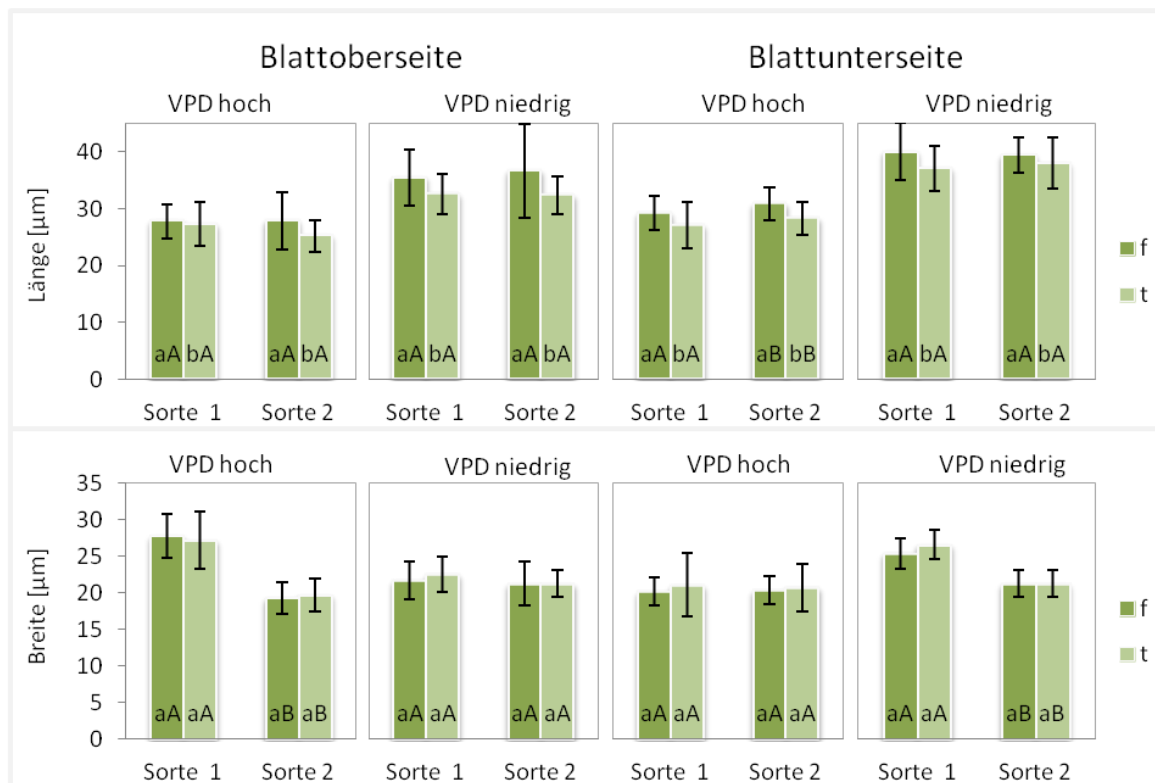


Abbildung 14 Länge und Breite der Stomata auf Blattoberseite und Blattunterseite der vier Behandlungen. Die obere Spalte zeigt die durchschnittliche Länge einer Stoma, die untere Spalte gibt die durchschnittliche Breite in μm an, jeweils mit Standardabweichung. Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdefizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

In Abbildung 14 kann man erkennen, dass die Reduktion der Stomatafläche vor allem auf der Reduktion der Länge der Stomata beruht. Bei allen Behandlungen geht die Länge unter reduziertem Bodenwasserangebot signifikant zurück. Auf der Blattunterseite bei hohem VPD ist diese Reduktion mit einem p – Wert von 0,0002 am signifikantesten. Dort lässt sich auch ein signifikanter Sortenunterschied feststellen. Die Auswertung der durchschnittlichen Breite zeigt in Bezug auf die Bodenfeuchte keine signifikanten Unterschiede. Auf der Blattoberseite bei hohem VPD und auf der

Blattunterseite bei niedrigem VPD hat Sorte 1 signifikant breitere Stomata als Sorte 2 gebildet.

3.4 Destruktive Messung

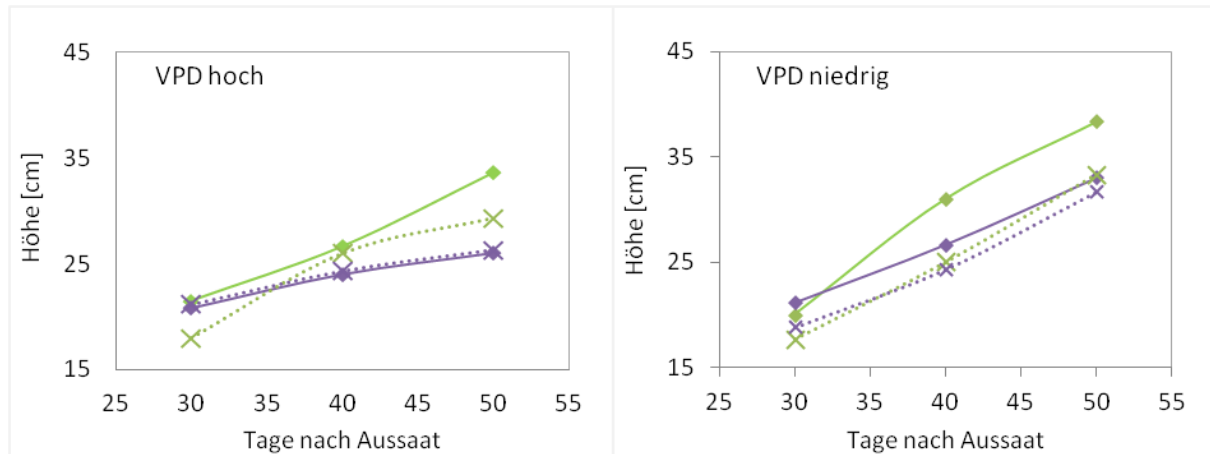


Abbildung 15 Pflanzenhöhe.

Gemessen wurde die Pflanzenhöhe am 23. April, 03. Und 13. Mai. ♦ bildet Sorte 1 ab und × Sorte 2. Grün steht jeweils für die vollbewässerte Behandlung, violett für die wasserreduzierte Behandlung.

Abbildung 15 zeigt die durchschnittliche Pflanzenhöhe der unterschiedlichen Behandlungen. Man kann sehen, dass die Pflanzen mit hoher Bodenwasserverfügbarkeit stärker gewachsen sind, als die Pflanzen mit Bodenwasserdefizit. Am ersten Messtermin, als die Behandlung in den Klimakammern beginnt, lässt sich bei beiden VPD – Stufen kein signifikanter Unterschied in Bezug auf die Bodenfeuchte ermitteln. Bei den Pflanzen, die in die Kammer mit geringerem VPD gestellt wurden, gibt es einen signifikanten Sortenunterschied (Tabelle 5). Diese Signifikanz zeigt sich auch bei dem zweiten Messtermin. Sorte 1 ist zudem in jeder Behandlung höher gewachsen als Sorte 2. Erst bei der letzten Messung zeigen sich signifikante Unterschiede bezüglich der Bodenfeuchte bei beiden VPD – Stufen. Bei hohem VPD gibt es auch einen signifikanten Unterschied bezüglich der Sorten, sowie eine signifikante Wechselwirkung der beiden Faktoren. Sorte 1 ist unter Bodenwasserdefizit im Schnitt knapp 8 cm niedriger, Sorte 2 nur 3 cm niedriger gewachsen als die Kontrollpflanzen.

3 Ergebnisse

Tabelle 4 Ergebnisse der statistischen Auswertung der Pflanzenhöhe.
df steht für Freiheitsgrade, MS für die mittlere Quadratsumme. Ein p – Wert < 0,05 weist auf eine Signifikanz der untersuchten Streuungsursache hin (unterstrichen).

VPD hoch				VPD niedrig			
<i>Streuungsursache</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>P-Wert</i>	<i>Streuungsursache</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>P-Wert</i>
1. Messtermin							
Bodenfeuchte	1	4,69	0,2669	Bodenfeuchte	1	4,1	0,232
Sorte	1	7,52	0,1691	Sorte	1	16,3	<u>0,032</u>
Wechselwirkung	1	11,02	0,1047	Wechselwirkung	1	0,0	1,000
2. Messtermin							
Stichprobe	1	14,08	0,2619	Bodenfeuchte	1	18,8	0,119
Spalten	1	0,08	0,9283	Sorte	1	52,1	<u>0,020</u>
Wechselwirkung	1	0,75	0,7877	Wechselwirkung	1	10,1	0,237
3. Messtermin							
Bodenfeuchte	1	85,33	<u>0,0003</u>	Bodenfeuchte	1	36,8	<u>0,088</u>
Sorte	1	12,00	<u>0,0497</u>	Sorte	1	30,1	0,117
Wechselwirkung	1	16,33	<u>0,0273</u>	Wechselwirkung	1	10,1	0,339

In Abbildung 16 kann man die jeweilige durchschnittliche Gesamttrockenmasse pro Behandlung sehen. Bei beiden VPD – Stufen ist die Trockenmasse bei einem verringerten Bodenwassergehalt signifikant niedriger. Die Differenz beträgt jeweils um die 5 g. Bei hohem VPD liegt der p – Wert bei der Bodenfeuchte unter 0,0001.

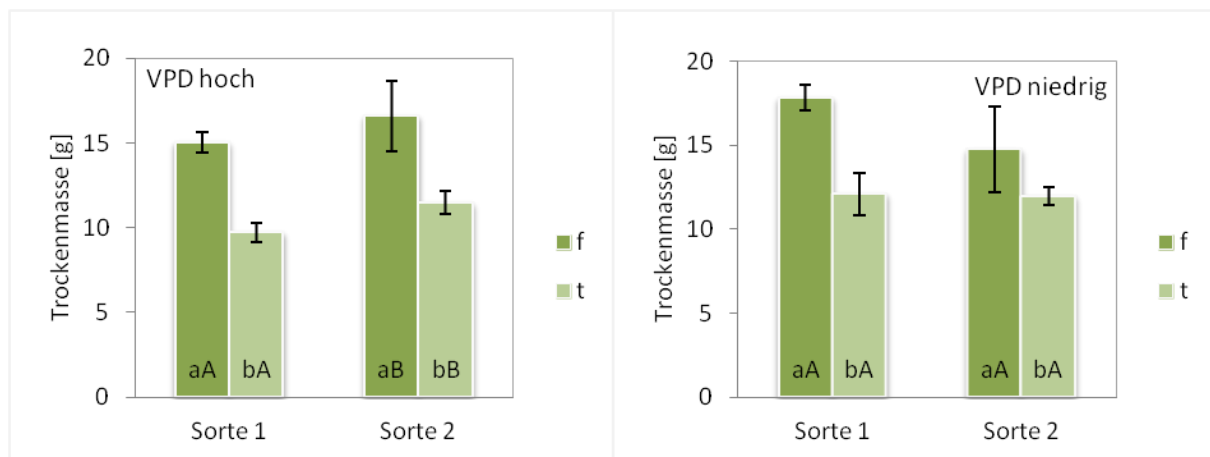


Abbildung 16 Gesamttrockenmasse.

Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdéfizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

Die Sorten zeigen ebenfalls mit einem p – Wert von 0,04 einen geringen signifikanten Unterschied. Sorte 1 bildet weniger Trockenmasse als Sorte 2. Bei niedrigem VPD beträgt der p – Wert für die Bodenfeuchte 0,001.

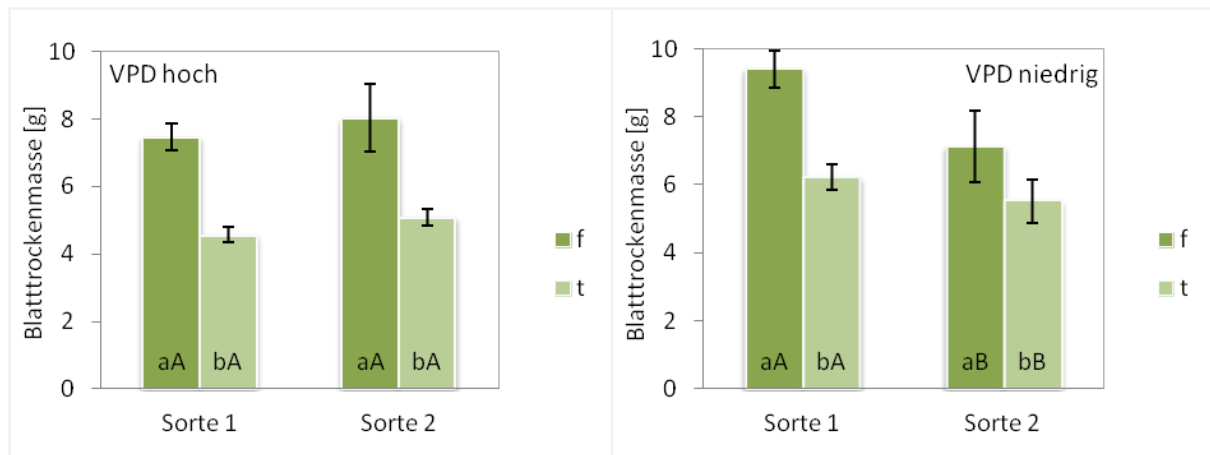


Abbildung 17 Blatttrockenmasse.

Zu sehen ist die jeweilige Blatttrockenmasse mit Standardabweichung. Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdefizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

Abbildung 17 zeigt die durchschnittliche Trockenmasse der Blätter pro Behandlung. Wie bei der Gesamttrockenmasse ist auch die der Blätter unter Bodenwasserdefizit signifikant geringer und sinkt durchschnittlich um 3 g. Bei beiden VPD – Behandlungen liegt der p – Wert unter $> 0,001$. Bei niedrigem VPD sind auch die Sorten signifikant voneinander verschieden. Unter hohem Bodenwassergehalt bildet Sorte 1 eine durchschnittliche Blatttrockenmasse von 9,4 g, Sorte 2 nur 7,1 g.

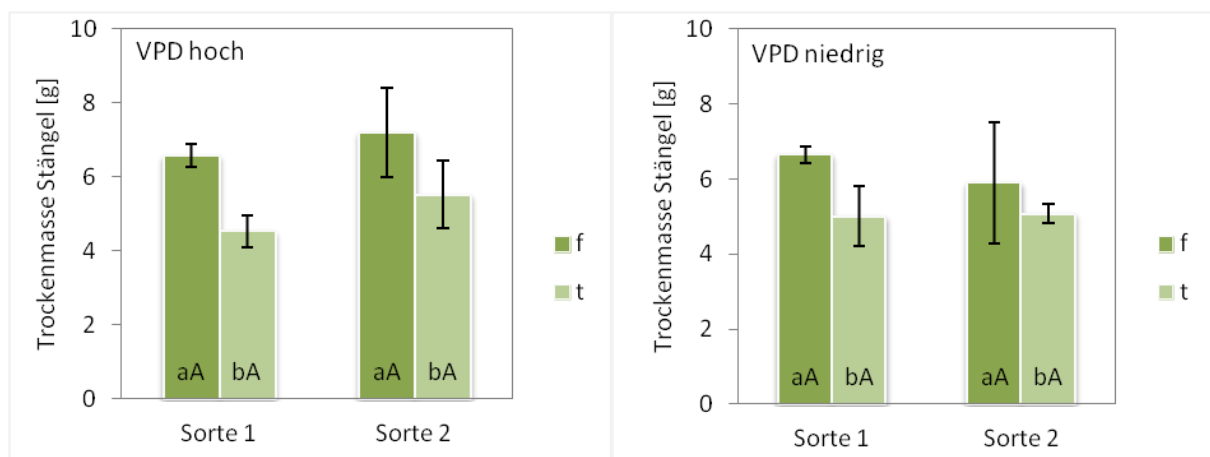


Abbildung 18 Trockenmasse Stängel.

Abgebildet ist die jeweilige Trockenmasse der Stängel pro Behandlung mit Standardabweichung. Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdefizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

Die Trockenmasse der Pflanzenstängel ist ebenfalls bei Pflanzen, die auf 80% BWG gegossen worden sind höher. Unter hohem VPD geht die Trockenmasse von durchschnittlich 7 g auf 5 g bei Bodenwasserdefizit zurück (Abbildung 18). Mit einem p –

Wert von 0,004 sieht man hier auch eine deutliche Signifikanz der Bodenfeuchte. Auch bei niedrigem VPD wird mit einem p – Wert von 0,048 eine leichte Signifikanz ermittelt. Bei Sorte 1 sinkt die Trockenmasse unter Bodenwasserdefizit um 1,6 g, bei Sorte 2 um knapp 1 g. Ein signifikanter Unterschied beider Sorten lässt sich unter beiden VPD – Stufen nicht ermitteln.

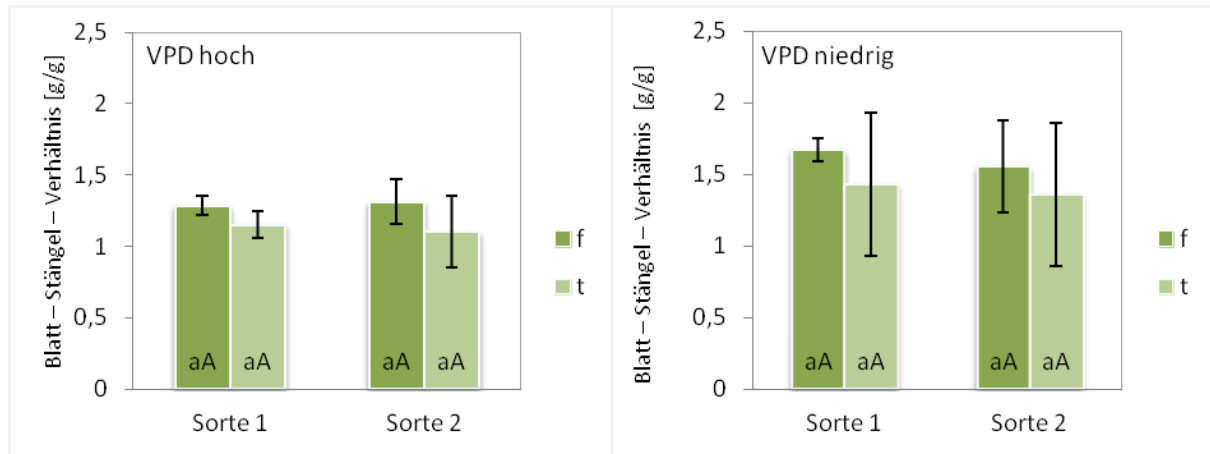


Abbildung 19 Verhältnis gebildete Blattmasse zur Stängelmasse.

Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdefizit. Die Standardabweichung wird mit den schwarzen Balken visualisiert. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. Großbuchstaben stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

Bei der Auswertung des Blatt – Stängel – Verhältnisses in Bezug auf die Trockenmasse zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Behandlungen. Wie man in Abbildung 19 jedoch sehen kann, sinkt das Verhältnis tendenziell unter reduziertem Bodenwassergehalt. Unter niedrigem VPD liegt das Verhältnis der Blatttrockenmasse zu der des Stängels im Durchschnitt um 0,3 g/g höher. Bei der Auswertung der Reduktion des Verhältnisses unter Bodenwasserdefizit bei hohem und niedrigem VPD ist jedoch ebenfalls keine Signifikanz zu sehen (p – Wert = 0,9).

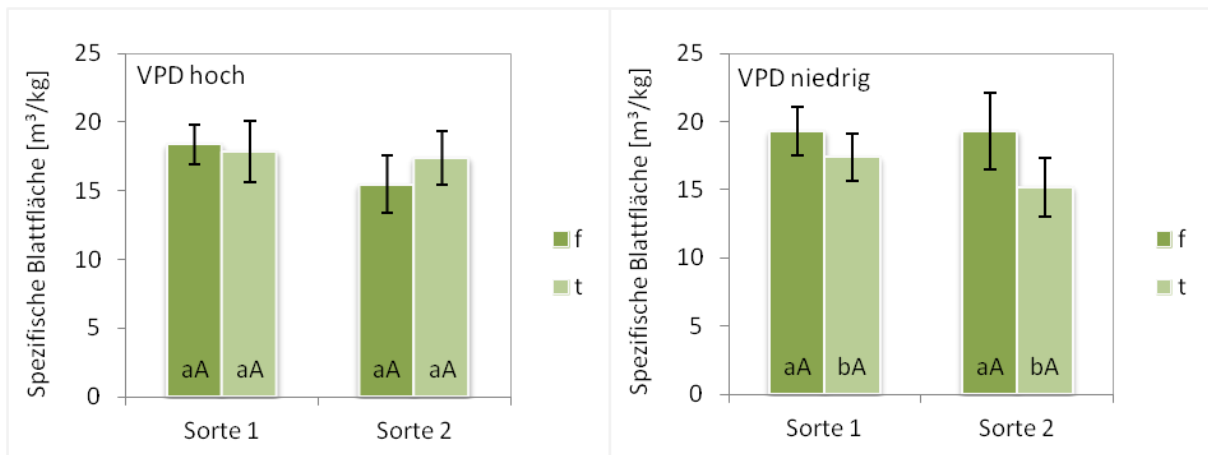


Abbildung 20 Spezifische Blattfläche.

Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdefizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

Abbildung 20 zeigt zusätzlich noch die spezifische Blattfläche pro Behandlung. Bei hohem VPD lässt sich hier kein signifikanter Unterschied ermitteln. Bei Sorte 1 sinkt die spezifische Blattfläche bei Bodenwasserdefizit um 0,5 m³/kg während bei Sorte 2 ein Zuwachs von 1,9 m³/kg gemessen wurde. Bei niedrigem VPD nimmt die spezifische Blattfläche bei beiden Sorten mit einem p – Wert von 0,04 bei Reduzierung des Bodenwasserangebots ab und zeigt somit eine geringe Signifikanz.

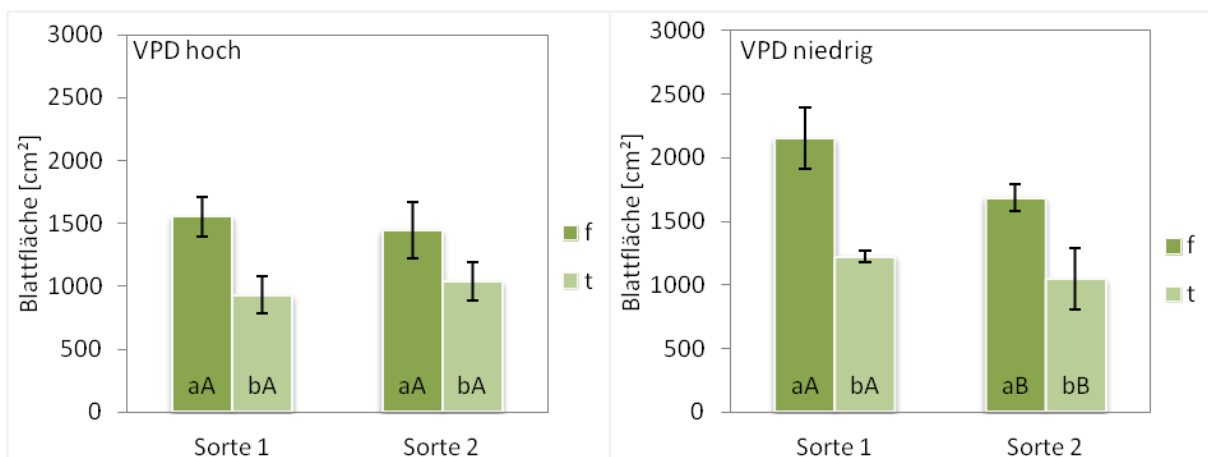


Abbildung 21 Blattfläche.

Zu sehen ist die durchschnittliche Gesamtblattfläche mit Standardabweichung pro Behandlung. Die dunkelgrünen (f) Säulen stehen für die vollbewässerten Pflanzen, die hellgrünen (t) für die unter Bodenwasserdefizit. Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden. stehen für die Sorte, Kleinbuchstaben für den BWG.

Betrachtet man die Gesamtblattfläche (Abbildung 21), kann man wie bereits bei der Auswertung der Blattockenmasse erkennen, dass die Pflanzen mit Bodenwasserdefizit eine geringere Blattfläche ausbilden. Unter hohem VPD und bei hohem Bodenwasserangebot bilden beide Sorten im Durchschnitt eine Gesamtblattfläche von

1500 cm². Bei reduzierter Bewässerung sinkt die Fläche auf 983 cm². Diese Reduzierung zeigt sich mit einem p – Wert von 0,0008 als stark signifikant. Bei niedrigem VPD sind die Blattflächen tendenziell höher und vor allem die Behandlung bei Vollbewässerung der Sorte 1 hat mit einer durchschnittlichen Blattfläche von 2150 cm² die größte Blattfläche entwickelt. Die unterschiedlichen Entwicklungen der beiden Sorten sind mit einem p – Wert von 0,02 leicht signifikant. Bei niedrigem VPD ist vor allem der Unterschied zwischen den verschiedenen Bodenwassergehalten stark signifikant: Die Auswertung liefert einen p – Wert von > 0,0001.

4 Diskussion

Ziel dieser Arbeit war es, zu zeigen, wie die zwei Sorten 113 (Sorte 1) und 134x114 (Sorte 2) der Art *Jatropha curcas* auf bodenbürtige und atmosphärische Dürre reagieren und wie sich dabei die Blattmorphologie verändert. Die Hypothesen waren, dass *Jatropha curcas* unter Trockenstress mehr, dafür kleinere Stomata bildet, sowie eine stärker ausgeprägte Blattnervatur aufweist.

4.1 Transpiration

Die tägliche Transpiration war bei beiden Sorten unter Bodenwasserdefizit signifikant geringer als unter Kontrollbedingungen. Auch das VPD beeinflusst die Transpiration der Pflanzen erheblich. Die durchschnittliche Transpirationsrate war bei voller Bewässerung im Vergleich zu den Pflanzen unter Bodenwasserdefizit um 40 – 50% höher bei hohem VPD und 23 – 45% höher bei niedrigem VPD. Sorte 1 reagierte deutlich empfindlicher auf Bodenwasserdefizit als Sorte 2, da die Transpirationsrate vergleichsweise viel stärker zurückging. Schaut man auf die Transpirationsraten bei unterschiedlichen VPD – Stufen, sah man nur bei Sorte 2 eine signifikante Reaktion bei den Pflanzen, die unter Bodenwasserdefizit angezogen wurden. Zudem transpirierten die Pflanzen der Sorte 2, die bei niedrigem VPD angezogen wurden stärker, als die anderen Behandlungen. In den letzten Jahren wurden an dem Institut für tropische Agrarwissenschaften, Fg. Wasserstress-Management bei Kulturpflanzen in den Tropen und Subtropen der Universität Hohenheim bereits drei weitere Versuche über die blattmorphologische Anpassung bestimmter Pflanzen unter Trockenstress durchgeführt. Dabei wurden die Pflanzen *Gossypium hirsutum* (Rüger 2017), *Pisum sativum* (Stana 2015) und *Helianthus annuus* (Stütz 2014) untersucht. Stana (2015) und Stütz (2014) untersuchten jeweils die Reaktion zweier Sorten unter hohem und nied-

rigem VPD. Rüger (2017) schaute sich in ihrem Versuch nur eine Sorte an, führte jedoch zwei Messwiederholungen durch. Dabei ermittelte sie ebenfalls eine signifikant verringerte tägliche Transpirationsrate unter Bodenwasserdefizit, sowie unter dem Einfluss des erhöhten VPDs. Bei den Transpirationsmessungen unter unterschiedlichen VPD – Stufen, kamen sie und Stana (2015) ebenfalls zu wenig signifikanten Ergebnissen. Stütz (2014) hingegen entdeckte ebenfalls, dass die Pflanzen, die er unter niedrigem VPD angezogen hatte, sensibler auf Änderungen des VPDs reagieren. Fini *et al.* (2013) wies bei *Jatropha curcas* eine stark zurückgegangene Transpirationsrate nach einer 18-tägigen Bodenwasserdefizitbehandlung von 20% FK nach. Bei den drei untersuchten Sorten ging die Transpiration um 65 – 99% zurück. Sie zeigten jedoch auch, dass *Jatropha curcas* nach einer auf den Stress folgenden Bewässerungsphase sich wieder fast vollständig erholen konnte. Auch andere Versuche zeigten, dass die Transpirationsrate unter Trockenstress stark reduziert wird (Díaz-López *et al.* 2012; Arcoverde *et al.* 2011).

4.2 Stomata

Die Reduzierung der Transpiration ist eine sehr häufige Reaktion aller Landpflanzen auf Trockenstress, um den Wasserverlust zu reduzieren (Oliveira *et al.* 2018). Stomatäre Kontrolle zur Wasservermeidung ist bei Euphorbiaceae sehr gängig (Arcoverde *et al.* 2011). Viele gehen davon aus, dass das Schließen der Stomata dabei eine der ersten Reaktionen ist, um Transpirationsverluste zu vermeiden. Die stomatäre Aktivität reagiert dabei schon besonders sensibel auf den Bodenwassergehalt, selbst wenn der Wassergehalt der Blätter noch unverändert ist. (Pirasteh-Anosheh *et al.* 2016) Das wurde auch bei Pflanzen von *Jatropha curcas* festgestellt, deren Blätter bei einem Versuch von Díaz-López *et al.* (2012), außer bei einer Feldkapazität von 0% keinen Turgorverlust aufzeigten, obwohl die Stomata geschlossen waren. Daher geht man von einem aktiven Schließungsprozess der Pflanze aus, der ein Austrocknen verhindern soll.

Auch wenn die Stomata nur 1% der Blattfläche ausmachen, sind sie für über 90% des Wasserverlusts durch Transpiration verantwortlich (Bhatla & Lal 2018). Eine höhere Stomatadichte kann dabei eine größere Porenfläche und damit eine intensivere Transpiration ermöglichen (Bertolino *et al.* 2019; Doheny-Adams *et al.* 2012; Tumanow 1927). Tumanow (1927) zeigte in seinen Versuchen mit *Helianthus annuus* und

Pisum sativum, dass bei welken Blättern mehr Stomata gebildet wurden, die aber deutlich kleiner als bei den Kontrollpflanzen waren (Abbildung 22).

Bei dem Versuch hier zeigen nur die Pflanzen, die bei hohem VPD angezogen worden sind eine erhöhte Stomatadichte bei Bodenwasserdefizit. Und das auch nur auf der Blattunterseite. Auf der Blattunterseite werden bis zu 70% mehr Stomata gebildet als auf der Blattoberseite. Figueiredo *et al.* (2015) maßen bei ihrem Versuch sogar 80% mehr Stomata auf der Unterseite des Blattes. Tendenziell wies Sorte 1 auch mehr Stomata als Sorte 2 auf, ansonsten ließen sich keine signifikanten Veränderungen erkennen. Die Reduktion der Fläche unter Bodenwasserdefizit war zumeist signifikant, wobei auch hier Sorte 1 größere Stomata als Sorte 2 aufwies. Die Unterschiede zwischen den Sorten waren bezüglich ihrer Stomata jedoch nicht signifikant. Bei Rüger (2017) wiesen die Blätter der Baumwolle tendenziell auch mehr und kleinere Stomata auf aber wie hier bei *Jatropha curcas* zeigten sich keine regelmäßigen Signifikanzen. Stana (2015) zeigte keine signifikanten Ergebnisse bezüglich der Stomata, bei Stütz (2014) nahm die Stomatadichte sogar bei trockener Luft ab. Versuche zeigten, dass die Stomatadichte negativ mit der Größe der Stomata korreliert ist, also je höher die Dichte, desto kleiner die Stomata (Franks *et al.* 2009). Da bei dem Einsetzen eines Trockenstresses das Wachstum reduziert wird, werden auf den Blättern kleinere Epidermiszellen gebildet, welche mehr, dafür kleinere Stomata ermöglichen (Tumanow 1927). Eine geringere Stomatagröße und erhöhte Dichte mögen unter Trockenstress eine erhöhte Wassernutzungseffizienz (WUE) begünstigen, man ist sich jedoch noch nicht im Klaren, welche Kosten das für die Pflanze hat (Franks *et al.* 2009). Der Vorteil kleinerer Stomata ist, dass sie schneller reagieren können als große Stomata (Drake *et al.* 2013). In Kombination mit erhöhter Stomatadichte haben diese bei guten Bedingungen einen hohen stomatären Leitwert, den sie rasch unter schlechten Bedingungen reduzieren können, indem die Stomata geschlossen werden (Franks *et al.* 2009). Da der Weg, den die Gasmoleküle bei der Diffusion durch die Stomata zurücklegen müssen mit abnehmender Porengröße auch kleiner wird, erhöht sich die stomatäre Aktivität (Franks & Beerling 2009). Maes *et al.* (2009) zeigten in ihrem Versuch mit *Jatropha curcas*, dass die Stomatadichte nach einer Bodenwasserdefizitbehandlung bei 40% FK auf der Blattunterseite zunimmt. Bei Hsie *et al.* (2015) wurden die Stomata von Blättern fünfjähriger *Jatropha curcas* – Bäume während Regen- und Trockenzeit untersucht und auch hier zeigte sich: Während der

Trockenzeit wurden Blätter gebildet, die auf beiden Seiten jeweils mehr Stomata aufwiesen als Blätter in der Regenzeit.

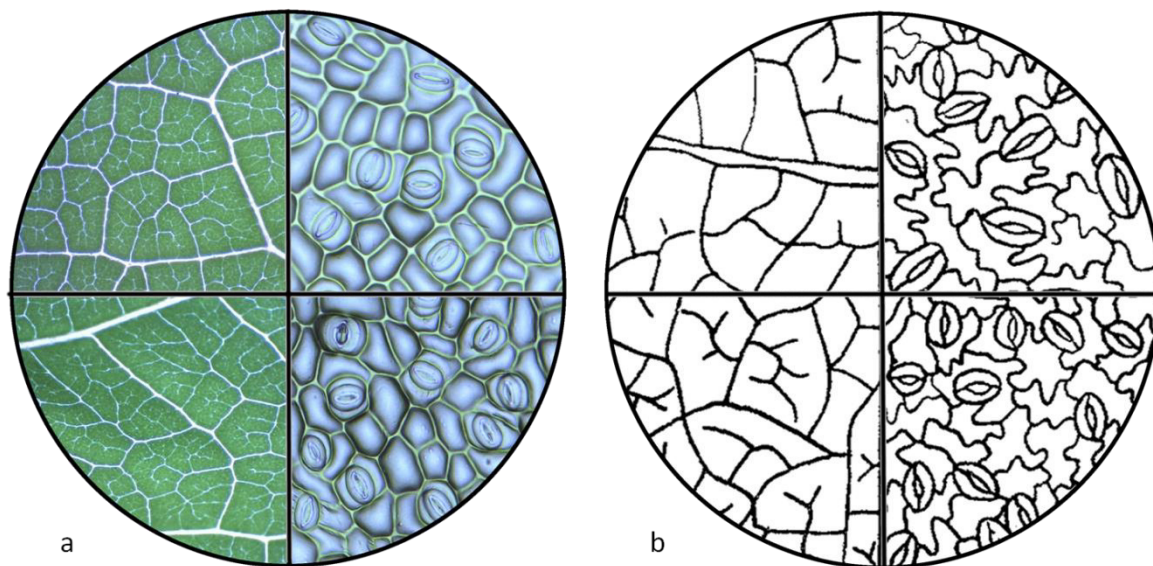


Abbildung 22 Länge der Xylembahnen und Stomatadichte
(a) zeigt den Vergleich der Xylembahnen (links) und der Stomatadichte (rechts) bei dem eigenen Versuch mit *Jatropha curcas* und (b) bei Blättern von *Helianthus annuus*, abgeändert nach Tumanow (1927). Oben werden jeweils die Blätter von vollbewässerten Pflanzen gezeigt, unten diejenigen von Pflanzen, die unter Bodenwasserdefizit gewachsen sind.

4.3 Xylem

Tumanow (1927) beschrieb in seinem Experiment ebenfalls, dass die Blattnervatur unter Trockenstress eine xeromorphe Struktur annimmt, also stärker ausgeprägt ist, als ohne Trockenstress. In dem vorliegenden Versuch konnte das nicht bestätigt werden, wie man auch in Abbildung 22 erkennen kann. Rüger (2017) konnte das in ihren Versuchen auch nicht bestätigen. Stana (2015) und Stütz (2014) hingegen stellten bei ihren Pflanzen unter erhöhtem VPD eine höhere Xylemdichte fest. Eine erhöhte Blattnervatur hat von Vorteil, dass sie einen größeren Wasserfluss im Blatt ermöglichen kann (Adams & Terashima 2018). Oliveira *et al.* (2018) untersuchten bei zehn unterschiedliche Sorten von *Jatropha curcas* die Reaktionen auf ein Bodenwasserdefizit. Bei vier Sorten konnte eine Zunahme der Xylemdichte von 34 – 56% gemessen werden.

4.4 Wachstum

Die Reduzierung des Pflanzenwachstums ist eine weitere Möglichkeit, Wasserverlust zu vermeiden (Sapeta *et al.* 2013). Beide Sorten zeigten unter reduzierter Bodenwasserverfügbarkeit ein signifikant geringeres Wachstum. Unter hohem VPD waren

beide Sorten im Durchschnitt am Ende der Behandlung mit niedrigem BWG 26 cm hoch. Unter hohem BWG jedoch gab es zwischen den Sorten signifikante Unterschiede: Sorte 1 wuchs mit 34 cm um 5 cm höher als Sorte 2. Auch unter niedrigem VPD wuchs Sorte 1 mehr als Sorte 2. Sorte 2 ist nur 33 cm beziehungsweise 31 cm hoch unter Bodenwasserdefizit, Sorte 1 hingegen maß 38 cm bei Vollbewässerung und 33 cm bei geringerem BWG. Auch wenn Sorte 2 ein geringeres Wachstum aufwies, kann man erkennen, dass diese Sorte weniger empfindlich als Sorte 1 auf ein Bodenwasserdefizit reagierte. Das Wachstum der Sorte 1 war je nach VPD – Behandlung jeweils um 8 cm und 5 cm, bei Sorte 2 nur um 3 beziehungsweise 2 cm reduziert. Das VPD hatte auf die Reduktion unter Bodenwasserdefizit zwar keinen signifikanten Einfluss, doch war diese bei beiden Sorten unter niedrigem VPD tendenziell geringer und das Gesamtwachstum größer. Beim betrachten der Trockenmasse fällt auf, dass hier Sorte 2 bei hohem VPD mehr Trockenmasse als Sorte 1 bildete. Die durchschnittliche Trockenmasse von Sorte 1 war je nach Bodenwasserbehandlung 15 g und 9,7 g, bei Sorte 2 16,6 g und 11,5 g. Bei niedrigem VPD zeigte Sorte 1 wieder tendenziell eine höhere Trockenmasse im Vergleich zu Sorte 2. Das gleiche gilt für die Trockenmasse des Stängels. Hier war der Sortenunterschied zwar nicht signifikant, doch war der durchschnittliche Wert bei Sorte 2 bei hohem VPD um 9% bei Vollbewässerung und sogar um 18% bei reduziertem BWG höher als bei Sorte 1. Da Sorte 2 jedoch niedriger gewachsen ist, bedeutet das, dass der Durchmesser des Stängels wohl größer war als bei Sorte 1. Díaz-López *et al.* (2012) konnten in ihrem Versuch bei *Jatropha curcas* ebenfalls unter Einfluss von Trockenstress ein reduziertes Blatt-, Stängel- und Wurzelwachstum feststellen. Dabei wurde der Wachstumsrückgang hauptsächlich oberirdisch und nicht bei den Wurzeln festgestellt. (Maftuchah *et al.* 2019) vermerkten in ihrem Versuch auch, dass das vegetative sowie generative Wachstum von *Jatropha curcas* bei 40% FK geringer war, die Wurzellänge jedoch nicht beeinflusst wurde. Bei Sapeta *et al.* (2013) wurde der BWG über 28 Tage schrittweise bis auf 15% FK gesenkt. Sie konnten damit zeigen, dass das Wachstum von *Jatropha curcas* zwar reduziert, aber unter so starkem Bodenwasserdefizit noch immer möglich war. Bei ihnen, sowie bei Yin *et al.* (2016) wurden bei den von ihnen getesteten Sorten keine signifikanten Unterschiede auf Reduzierung des BWGs festgestellt.

Ein weiterer Parameter, der zur Aussage über die Anpassungsfähigkeit an Trockenstress weiterhilft, ist das Blatt – Stängel – Verhältnis. Wird im Verhältnis zur Blatt-

masse eine hohe Stängelmasse gebildet, verringert sich die transpirierende Oberfläche. Der Versuch zeigt, dass das Verhältnis tendenziell unter Bodenwasserdefizit zurückging. Da sich hier jedoch keine Signifikanzen ermitteln ließen und die Standardabweichung recht hoch ist, lässt sich hier keine verlässliche Aussage treffen. Das kann auch daran liegen, dass *Jatropha curcas* Stammsukkulenz aufweist und deshalb eine relativ hohe Stängelmasse produziert. (Maes *et al.*, 2009) Bei dem Betrachten der Blatttrockenmasse sah man hier starke Signifikanzniveaus. Bei hohem VPD reduzierten beide Sorten durchschnittlich ihre Blatttrockenmasse um 38% bei Bodenwasserdefizit, bei niedrigem VPD gehen die Werte um 22% bzw. 33% zurück. Sorte 2 reduzierte die Blatttrockenmasse dabei signifikant weniger. Das deckt sich mit den Ergebnissen der täglichen Transpirationsrate, da bei niedrigem VPD Sorte 2 die Transpiration unter Bodenwasserdefizit nur wenig reduzierte. Denn nicht nur die Blatttrockenmasse war bei geringerem Bodenwasserangebot geringer, auch die Blattfläche war bei beiden Sorten signifikant reduziert. Bei Sorte 2 ging die Blattfläche mit 26% bei niedrigem VPD wieder am wenigsten zurück. Bei den anderen Behandlungen sank die Blattfläche um durchschnittlich 40% bei Bodenwasserreduktion. Eine geringere Blattfläche sowie ein reduziertes Wachstum ermöglichen eine geringere Transpiration und eine Erhöhung der WUE (Hsie *et al.* 2015). Bei Maes *et al.* (2009) wurden nach ungefähr 50 Tagen bei 40% FK eine Reduzierung um 86% und 54% bei gar nicht bewässerten Pflanzen von *Jatropha curcas* im Vergleich zu vollbewässerten Pflanzen festgestellt. Auch bei dem Sortenvergleich von Fini *et al.* (2013) wurden sortenabhängig 30%, 56% oder sogar 93% der Blattfläche reduziert. Bei dem zuletzt genannten Wert handelt es sich um Pflanzen einer Sorte aus Suriname, die unter der Trockenstressbehandlung 80% ihrer Blätter verloren. Dies deutet daraufhin, dass die Fähigkeit, Trockenheit zu tolerieren bei *Jatropha curcas* genetisch festgelegt sein könnte. Auch bei dem Versuch von Achten *et al.* (2010) verliert *Jatropha curcas* Blätter bei der unbewässerten Behandlung, bei 40% FK konnten die Pflanzen noch gut, aber reduziert wachsen. Bei den Untersuchungen von Carneiro *et al.* (2015) zeigte sich, dass die Reduktion der Blattfläche unter Bodenwasserdefizit bei hoher Sonneneinstrahlung höher (45%) als bei durchgehender Beschattung (18%) war. Die beschatteten Pflanzen zeigten insgesamt eine höhere Blattfläche, da *Jatropha curcas* zum Licht hin wächst. Eine höhere Blattfläche führte jedoch auch zu mehr Selbstbeschattung. Der Einfluss der Selbstbeschattung war in dem hier vorliegenden Versuch sicherlich auch nicht zu vernachlässigen. Da die Pflanzen sehr eng standen

und rasch wuchsen, haben sie nicht nur sich selbst, sondern auch umliegende Pflanzen, sowie die Erdtöpfe beschattet. Dadurch wurden Faktoren wie Wachstum, Evaporation und Transpiration beeinflusst.

Tumanow (1927) beschrieb in seinem Versuch weiterhin, dass die Transpiration nicht nur durch eine erhöhte Stomata- und Xylemdichte im Blatt erhöht wird, sondern auch das diese durch dickere Blätter begünstigt wird. In seinem Versuch wurden die Blätter unter Trockenstress um 19% dicker als die der Kontrollpflanzen. Ein geringeres Oberflächen – Volumen – Verhältnis mindert die Transpiration (Adams & Terashima 2018). Dickere Blätter brauchen zudem mehr und größere Stomata als dünnere Blätter. Beim Berechnen der spezifischen Blattfläche wurden bei diesem Versuch jedoch keine aussagekräftigen Werte gefunden. Nur unter niedrigem VPD fanden sich signifikant geringere Werte. Vor allem Sorte 2 zeigt hierbei eine deutliche Reduktion um 22%. Unter hohem VPD stieg die spezifische Blattfläche von Sorte 2 jedoch an. Bei Carneiro *et al.* (2015) zeigte sich nur unter starker Belichtung eine signifikant geringere spezifische Blattfläche.

Die Pflanzen in diesem Versuch waren noch zu jung, um Auswirkungen auf das generative Wachstum unter Trockenstress untersuchen zu können. Maftuchah *et al.* (2019) berichteten, dass bei ihren Pflanzen, die unter 40% FK wuchsen, die Anzahl an Blüten, sowie der Anteil an gebildeten Früchten zurückging. Zudem wurde das Trockengewicht der Samen stark reduziert. Sie erklärten das damit, dass *Jatropha curcas* unter Trockenstress eine geringere Gesamtblattfläche produziert. Damit eingehend sank auch die Photosyntheseleistung und weniger Energie konnte in das generative Wachstum gesteckt werden.

4.5 Mögliche Fehlerquellen und Verbesserungsvorschläge

Wie bereits im Kapitel Wachstum erwähnt, kam es zur intraspezifischen Konkurrenz um Licht in der Klimakammer durch Selbstbeschattung. Somit wird die Evaporation teilweise überschätzt, da die Töpfe ohne Pflanze weniger beschattet werden, als die Töpfe mit Pflanzen. Um nur den Transpirationsverlust der Pflanzen zu wiegen, könnte man die Pflanzentöpfe alternativ mit Aluminiumfolie abdecken und somit die Evaporation verhindern. Da mit der Methode in jeder Kammer die zwei Töpfe ohne Pflanze fehlen würden, hätten die Pflanzen auch mehr Platz und stünden nicht ganz so eng beieinander. Um die ursprünglich geplante Zahl von vier Wiederholungen pro Be-

handlung zu erreichen, wären mehr Samen pro Sorte notwendig gewesen, jedoch wäre es dann auch wieder eng in der Klimakammer geworden. *Jatropha curcas* ist eine Pflanze, die auch bei ariden Bedingungen noch wachsen kann, wie in diesem Versuch bestätigt wird. Ein Bodenwassergehalt von 50% war vielleicht noch zu hoch um wirklich signifikante Ergebnisse in Bezug auf Trockenstress zu erkennen. Keine der Pflanzen zeigte Welkeerscheinungen, noch kam es zum Blattabwurf, wie in einigen Studien berichtet wird (Fini *et al.* 2013). Es wäre interessant, den Versuch ein weiteres Mal bei noch niedrigerem BWG durchzuführen. Sapeta *et al.* (2013) zum Beispiel führten ihren Versuch bei nur 15% FK durch, Achten *et al.* (2010) bewässerten ihre Pflanzen für zwei Wochen gar nicht.

4.6 Fazit

Tumanow (1927) beschrieb in seinen Versuchen, dass Pflanzen unter Trockenstress ihre Transpiration verringern und Blätter mit xeromorphen Strukturen entwickeln: Die Nervatur der Blätter wird verzweigter und länger und es werden mehr, dafür kleinere Stomata gebildet. Bei den Untersuchungen mit *Jatropha curcas* konnte das hier nicht bestätigt werden. In Bezug auf die Xylemdichte wurden keine signifikanten Unterschiede in Reaktion auf bodenbürtige bzw. atmosphärische Dürre gefunden. Die Xylemdichte von den Pflanzen, die unter Bodenwasserdefizit wuchsen, war im Vergleich zu den Kontrollpflanzen meist geringer. Tendenziell wurde bei den Pflanzen mit niedrigem BWG eine höhere Stomatadichte, sowie eine kleinere –fläche festgestellt, jedoch zeigten sich hier wenig signifikante Ergebnisse. Nur die Länge der Stomata nahm auf beiden Blattseiten signifikant unter Bodenwasserdefizit ab. Bei der Untersuchung der täglichen Transpirationsrate konnte bestätigt werden, dass die Pflanzen bei geringerem BWG deutlich weniger transpirierten als die vollbewässerten. Nur hier zeigte sich zudem ein signifikanter Einfluss des VPDs, da die Reduktion unter Bodenwasserdefizit bei hohem VPD höher als bei niedrigem VPD war. Bei der Transpirationmessung unter unterschiedlichen VPD – Stufen zeigte nur Sorte 2 signifikante Unterschiede bezüglich des BWGs. Demnach zeigte *Jatropha curcas* keine langfristige Anpassung an Trockenstress oder aber das Bodenwasserdefizit war nicht stark genug, um sichtbare Reaktionen der Pflanze zu erkennen.

Das Wachstum der Pflanze wurde durch das Bodenwasserdefizit stark beeinflusst. Die Pflanzenhöhe ging signifikant zurück, die Gesamtblattfläche verringerte sich und die Trockenmasse war geringer. Das ermöglicht eine geringere Transpiration und

eine höhere WUE. *Jatropha curcas* zeigte eine typische Vermeidungsreaktion an Trockenstress. Ein zu hoher Wasserverlust wird vermieden, was zum Beispiel durch stomatäre Kontrolle der Transpiration erfolgen kann. Da nur die Gesamtblattfläche gemessen wurde, kann man nicht genau sagen, ob *Jatropha curcas* unter Bodenwasserdefizit weniger oder kleinere Blätter, oder auch beides gebildet hat. Eine Stressvermeidung von *Jatropha curcas* wird auch bei Krishnamurthy *et al.* (2012) und Fini *et al.* (2013) beschrieben.

Im Großen und Ganzen reagierten beide Sorten relativ gleich auf Trockenstress, doch wurde festgestellt, dass Sorte 134x113 weniger empfindlich reagierte als Sorte 114. Sorte 114 zeigte zwar insgesamt ein stärkeres Wachstum, reduzierte dieses unter Bodenwasserdefizit jedoch deutlich stärker als die andere Sorte. Auffällig war auch, dass Sorte 134x113, obwohl sie eine niedrigere Wuchshöhe erreichte, mehr Trockenmasse bildete. Da es sich bei *Jatropha curcas* um eine Wildpflanze mit sehr vielen verschiedenen Genotypen handelt, können diese Faktoren interessant für die Züchtung in Bezug auf Trockenstress sein.

Der Einfluss von Trockenstress auf Pflanzen ist ein noch nicht vollständig erforschtes Phänomen. Die Ursachen sowie die Auswirkungen sind komplex und können viele Faktoren haben. Rüger (2017), Stana (2015) und Stütz (2014) kamen alle zu unterschiedlichen Ergebnissen, welche sich nicht komplett mit den von dem hier beschriebenen Versuch, sowie den von Tumanow (1927) decken. Reaktionen auf Wasserdefizit können also nicht pauschal erklärt werden, sondern können bei verschiedenen Pflanzen ganz anders auftreten. Zu beachten ist hierbei auch, dass es sich bei *Jatropha curcas* im Gegensatz zu den anderen untersuchten Pflanzen um einen laubabwerfenden Baum handelt und deshalb die Reaktionen unterschiedlich ausfallen können. Vielleicht reagieren Keimlinge von *Jatropha curcas* auch anders als Pflanzen, die zum Beispiel schon fünf Jahre alt sind. Dies wäre interessant, weiter zu erforschen. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Resultate Tumanows (1927) bei *Jatropha curcas* nicht bestätigt werden können, doch lassen sich Tendenzen, wie zum Beispiel bei der Größe und Dichte der Stomata zeigen.

5 Anhang

5.1 Literaturverzeichnis

- Achten, W.M.J., Maes, W.H., Reubens, B., Mathijs, E., Singh, V.P. & Verchot, L. *et al.* (2010). Biomass production and allocation in *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Biomass and Bioenergy*, 34, 667–676.
- Adams, W.W. & Terashima, I. (eds.) (2018). *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis*. Springer International Publishing, Cham.
- Arcoverde, G.B., Rodrigues, B.M., Pompelli, M.F. & Santos, M.G. (2011). Water relations and some aspects of leaf metabolism of *Jatropha curcas* young plants under two water deficit levels and recovery. *Braz. J. Plant Physiol.*, 23, 123–130.
- Asch, F. (2005). Pflanzliche Reaktionen auf abiotischen Stress unter veränderlichen Umweltbedingungen. Kumulative Habilitationsschrift für das Fachgebiet Pflanzenphysiologie/Agrarökologie.
- Bertolino, L.T., Caine, R.S. & Gray, J.E. (2019). Impact of Stomatal Density and Morphology on Water-Use Efficiency in a Changing World. *Frontiers in plant science*, 10, 225.
- Bhatla, S.C. & Lal, M.A. (eds.) (2018). *Plant Physiology, Development and Metabolism*. Springer Singapore, Singapore.
- Carneiro, I.C.S., Pereira, E.G. & Souza, J.P. (2015). Combined effects of low light and water stress on *Jatropha curcas* L. promotes shoot growth and morphological adjustment. *Acta Bot. Bras.*, 29, 467–472.
- Díaz-López, L., Gimeno, V., Simón, I., Martínez, V., Rodríguez-Ortega, W.M. & García-Sánchez, F. (2012). *Jatropha curcas* seedlings show a water conservation strategy under drought conditions based on decreasing leaf growth and stomatal conductance. *Agricultural Water Management*, 105, 48–56.
- Doheny-Adams, T., Hunt, L., Franks, P.J., Beerling, D.J. & Gray, J.E. (2012). Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philo-*

- sophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 367, 547–555.
- Drake, P.L., Froend, R.H. & Franks, P.J. (2013). Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of experimental botany*, 64, 495–505.
- Figueiredo, K.V., Oliveira, M.T., Arruda, E.C.P., Silva, B.C.F. & Santos, M.G. (2015). Changes in leaf epicuticular wax, gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha mollissima* and *Jatropha curcas* under semi-arid conditions. *Acta Physiol Plant*, 37, 164.
- Fini, A., Bellasio, C., Pollastri, S., Tattini, M. & Ferrini, F. (2013). Water relations, growth, and leaf gas exchange as affected by water stress in *Jatropha curcas*. *Journal of Arid Environments*, 89, 21–29.
- Franks, P.J. & Beerling, D.J. (2009). Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 10343–10347.
- 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*. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1737–1748.
- Hooda, N. & Rawat, V.R.S. (2006). Role of bio-energy plantations for carbon-dioxide mitigation with special reference to India. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 445–467.
- Hsie, B.S., Mendes, K.R., Antunes, W.C., Endres, L., Campos, M.L.O. & Souza, F.C. *et al.* (2015). *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae) modulates stomatal traits in response to leaf-to-air vapor pressure deficit. *Biomass and Bioenergy*, 81, 273–281.
- Hübner, R. (2008). Zukunftsfähige Energiebereitstellung: Was kann die Purgiernuss (*Jatropha curcas* L.) dazu beitragen, Januar 2008.
- Kadereit, J.W., Körner, C., Kost, B. & Sonnewald, U. (2014). *Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

- Kathpalia, R. & Bhatla, S.C. (2018). Plant Water Relations. In: *Plant Physiology, Development and Metabolism* (ed. Bhatla, S.C. & A. Lal, M.). Springer Singapore, Singapore, pp. 3–36.
- Krishnamurthy, L., Zaman-Allah, M., Marimuthu, S., Wani, S.P. & Kesava Rao, A.V.R. (2012). Root growth in *Jatropha* and its implications for drought adaptation. *Biomass and Bioenergy*, 39, 247–252.
- Larcher, W. (2001). *Ökophysiologie der Pflanzen. Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt ; 77 Tabellen, 8 Boxen*. 6th edn. Ulmer, Stuttgart.
- Laviola, B.G., Alves, A.A., Rocha, R.B. & Drumond, M.A. (2012). The Importance of *Jatropha* for Brazil. In: *Jatropha, Challenges for a New Energy Crop* (ed. Carels, N., Sujatha, M. & Bahadur, B.). Springer New York, New York, NY, pp. 71–94.
- Lieberei, R., Reisdorff, C. & Franke, W. (2007). *Nutzpflanzenkunde*. 7th edn. Thieme, Stuttgart.
- Maes, W.H., Achten, W.M.J., Reubens, B., Raes, D., Samson, R. & Muys, B. (2009). Plant–water relationships and growth strategies of *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Journal of Arid Environments*, 73, 877–884.
- Maftuchah, Fahmi, I.Z., Zainudin, A., Ikhwan, A., Djumali & Kuan, L.K. (2019). The drought stress tolerance of physic nut (*Jatropha curcas* Linn.) genotypes. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 293, 12029.
- Oliveira, P.S. de, Pereira, L.S., Silva, D.C., Souza Júnior, J.O. de, Laviola, B.G. & Gomes, F.P. (2018). Hydraulic conductivity in stem of young plants of *Jatropha curcas* L. cultivated under irrigated or water deficit conditions. *Industrial Crops and Products*, 116, 15–23.
- Pirasteh-Anosheh, H., Saed-Moucheshi, A., Pakniyat, H. & Pessarakli, M. (2016). Stomatal responses to drought stress, 47, 24–40.
- Rüger, M. (2017). *Blattmorphologische Anpassungen an Wasserdefizit und atmosphärische Dürre bei Baumwolle*. Bachelorarbeit.

- Sapeta, H., Costa, J.M., Lourenço, T., Maroco, J., van der Linde, P. & Oliveira, M.M. (2013). Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, 85, 76–84.
- Stana, A. (2015). *Einfluss von atmosphärischer Feuchte auf Blattmorphologie und Transpirationsverhalten von Markerbsen (Pisum sativum L.)*. Bachelorarbeit.
- Stimm, B., Roloff, A., Lang, U.M. & Weisgerber, H. (2014). *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie*. Wiley.
- Stütz, A. (2014). *Einfluss von atmosphärischer Feuchte auf Blattmorphologie und Transpirationsverhalten von Sonnenblume (Helianthus annuus L.)*. Bachelorarbeit.
- Tumanow, J.J. (1927). Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürresistenz. *Planta*, 3, 391–480.
- Yin, C.Y., Pang, X.Y., Peuke, A.D., Wang, X., Chen, K. & Gong, R.G. (2016). Growth and photosynthetic responses in *Jatropha curcas* L. seedlings of different provenances to watering regimes. *Photosynthetica*, 54, 367–373.
- Zah, R., Gmünder, S. & Ehrensperger, A. (2011). Biotreibstoffe aus Entwicklungsländern. Eine Lebenszyklusbetrachtung. *Biologie in unserer Zeit*, 41, 316–323.