

Auswirkung erhöhter CO₂-Konzentrationen auf die Stomatadichte von Kleeblättern (*Trifolium repens*)

CHRISTINE SATOR, ULRICH SCHENK, HANS JOACHIM WEIGEL und UTE MENGE-HARTMANN

Institut für Produktions- und Ökotoxikologie

Einleitung

Der Anstieg der Kohlenstoffdioxidkonzentration (CO₂) der bodennahen Atmosphäre ist eine der herausragenden Einflußgrößen der gegenwärtigen Klimaveränderung. Durch eingehende Untersuchungen von Luftproben, die aus Gletschereis entnommen wurden, konnte die historische Entwicklung des CO₂-Gehaltes der Luft bestimmt werden (Neftel et al. 1982). Die Ergebnisse lassen darauf schließen, daß die Pflanzen während ca. 10 Millionen Jahren bei Konzentrationen zwischen 250 und 290 ppm CO₂ existiert haben (Gamon et al. 1985). Erst in den letzten 200 Jahren - korrelierend mit der Industrialisierung vor allem auf der nördlichen Halbkugel der Erde - ist ein Anstieg auf die gegenwärtige Konzentration von ca. 350 - 380 ppm zu verzeichnen (Friedli et al. 1986). Kontinuierliche Messungen am Mauna Loa auf Hawai in jüngerer Vergangenheit (seit 1958) unterstreichen die Vermutung, daß einhergehend mit der Zunahme der Weltbevölkerung und deren Aktivitäten mit einem weiteren Anstieg der CO₂-Konzentration zu rechnen ist (z.B. Woodward et al. 1988, Idso 1989, Penuelas et al. 1990, Rogers et al. 1994).

Über den Weg der Photosynthese bilden die Pflanzen aus CO₂, Wasser und anorganischen Salzen mit Hilfe des Sonnenlichtes unter Freisetzung von Sauerstoff organische Substanzen, vor allem Kohlenhydrate und Eiweißstoffe. Genaue Kenntnisse über die Zusammenhänge zwischen Bau und Stoffwechsel der Pflanzen einerseits und dem CO₂-Gehalt der Luft andererseits sowie zur gegenseitigen Beeinflussung sind daher wichtig.

Während ertragsphysiologische und biochemische Untersuchungen zur Wirkung hoher CO₂-Konzentrationen sowohl aus Laboruntersuchungen wie auch aus Feldversuchen in einer Vielzahl vorliegen (z. B. Lemon 1983, Waggoner 1984, Wittwer 1988, Krupa et al. 1993 und Schutz der Grünen Erde 1994, Esmailiyeh 1986, Mann 1986, Pfeuffer 1990, Schenk 1995), gibt es relativ wenige Untersuchungen, die die Wirkung der CO₂-Konzentration auf die Blattanatomie berücksichtigt haben.

Experimentell erzeugte, geringere als gegenwärtig vorliegende CO₂-Konzentrationen wurden z. B. von Rowland-Bamford et al. (1990) bei Untersuchungen zur Stomatadichte an Blättern von Reispflanzen berücksichtigt. Um die historische Entwicklung der Stomatadichte verschiedener Pflanzenspecies zu erfassen, haben sich z. B. Woodward et al.

(1988) Körner (1988) und Penuelas et al. (1990) mit Untersuchungen an Herbarmaterial befaßt. Obwohl wegen meist ungünstiger Feinstrukturhaltung die Untersuchungsergebnisse an Herbarmaterial mit Unsicherheiten behaftet sein können, gibt es Hinweise, daß besonders bei CO₂-Konzentrationen unterhalb 320 - 330 ppm (Woodward 1986) mit Veränderungen der Stomatadichte zu rechnen zu sein scheint. Ertragssteigerungen finden jedoch auch bei weiterem Ansteigen der CO₂-Konzentration statt, besonders bei ausreichender Düngung (siehe hierzu die Zusammenfassungen von z. B. Krupa et al. 1993, Schutz der grünen Erde 1994). Um die Zusammenhänge zwischen Physiologie und Biochemie auf der einen Seite und Anatomie der Blätter andererseits aufklären zu können, sind noch umfangreiche Untersuchungen erforderlich.

Begleitend zu Untersuchungen zur Auswirkung von unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen auf den Ertrag von Grünlandpflanzen wurden daher Untersuchungen zur Stomatadichte an einer der Hauptgrünlandpflanzen - Weißklee (*Trifolium repens*) - durchgeführt.

Material und Methoden

Während der Hauptwachstumszeit der Jahre 1992 und 1993 wurden in Open Top Kammern = OTC (Weigel et al. 1992) Kleepflanzen (*Trifolium repens*, Sorte Carina) mit zwei unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen behandelt. Die Kultur der Pflanzen erfolgte in 12 L-Gefäßen, gefüllt mit sandigem Lehmboden. Mit jeweils 5 Glasfaserdochten standen die Gefäße über einem Wasservoratsgefäß (Volumen 10 L) und versorgten sich daher ständig selbst mit Wasser.

Im ersten Jahr erfolgte die Aussaat am 24. April, im zweiten Jahr am 4. Mai. Die erste Ernte erfolgte am 22. Juni (1992) bzw. am 23. Juni (1993). Die vierte und jeweils letzte Ernte erfolgte am 22. September (1992) bzw. am 27. September (1993). Die jeweiligen zweiten und dritten Ernten werden in den hier beschriebenen Untersuchungen nicht berücksichtigt.

Die Versuche wurden jeweils mit zwei Kammer- und innerhalb der Kammern mit 4 Gefäßwiederholungen durchgeführt. Hierzu wurden zwei Kammern mit Aktivkohle-gefilterter Luft versorgt, deren CO₂-Konzentration der Außenluft d. h. ca. 380 ppm entsprachen. Zwei weiteren Kammern wurde CO₂ zudosiert, so daß eine erhöhte Konzentration an CO₂ nämlich ca. 670 ppm (Schenk 1995) vorlag. Zur Kontrolle der Kammeratmosphäre diente ein automatisches Gasmeßsystem, welches Gasproben in Bestandeshöhe entnimmt und mindestens

		1992	1993
Umgebungsluft		387 +/- 8	385 +/-13
Variante "380"		381 +/- 10	391 +/-13
Variante "670"		670 +/- 23	672 +/-27

Tabelle 1: CO₂-Konzentrationen während der Versuchsperioden in den Jahren 1992 und 1993 in ppm

Beobachtungs- Zeitraum	mittlere Lufttemperatur in °C	mittlere PAR in µE/m ² *s	mittlere rel. Luftfeuchte in %
1.Aufwuchs 1992	18,8	547	61,2
4.Aufwuchs 1992	17,0	392	72,3
Wachstumsper. 1992 gesamt	19,4	502	64,1
1.Aufwuchs 1993	17,7	442	68,8
4.Aufwuchs 1993	13,8	305	78,9
Wachstumsper. 1993 gesamt	16,7	398	72,8

Tabelle 2: Klimameßdaten während der Versuchsperioden in den Jahren 1992 und 1993

Jahr/ Behandlung	380 ppm CO ₂	670 ppm CO ₂	P-Wert	Ertragssteigerung in%
1992 ohne Stickstoff				
1.Ernte	31,97	50,51	0,0000	58
4.Ernte	26,93	35,13	0,0230	30
gesamt	130,2	178,2	0,0001	37
1992 mit Stickstoff				
1.Ernte	33,16	46,84	0,0005	41
4.Ernte	25,57	31,69	0,0012	24
gesamt	121,8	169,5	0,0007	39
1993 ohne Stickstoff				
1.Ernte	17,98	22,61	0,0001	26
4.Ernte	15,34	20,33	0,0044	33
gesamt	92,9	117,8	0,0001	27
1993 mit Stickstoff				
1.Ernte	21,07	26,55	0,0022	26
4.Ernte	16,26	17,23	0,4393	6
gesamt	95,9	111,4	0,0023	16

Tabelle 3: Trockenmasseerträge von Klee (*Trifolium repens*) pro Gefäß und Ernte, sowie Gesamterträge pro Jahr (in g Trockenmasse) (vgl. Schenk 1995)

eine Messung pro Stunde (26 - 30 Messungen pro Tag) der Gase CO₂, O₃, SO₂, NO und NO₂ durchführt. Die Werte wurden automatisch per Computer erfaßt, gespeichert und weiterverarbeitet.

Weitere Klimadaten, wie photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), relative Luftfeuchte (rF) und Temperatur wurden in den Kammern sowie an einer Freilandmeßstation ermittelt und ebenfalls per Computer erfaßt.

Aus versuchstechnischen Gründen wurde die Stickstoffversorgung der Pflanzen variiert. Die Stickstoffdüngung unterblieb oder erfolgte in vier Düngegaben, die 50 kg N/ha entsprachen (Gesamtmenge = 200 kg N/ha). Unmittelbar vor den Ernten zur Ertragsanalyse (Schenk 1995) wurden jeweils von 3 bzw. 4 ausgewachsenen Blättern pro Gefäß aus der Mittelregion des jeweiligen mittleren Fiederblattes der Blätter Gewebeprobe von ca. 3 - 4 mm² entnommen, die sofort in Formaldehyd-Glutaraldehyd-Fixierlösung überführt wurden

(Karnovsky, 1965). Nach 4 - 6 Stunden Fixierung wurden die Proben in aufsteigender wäßriger Acetonlösung (10er Abstufung von 10 % bis 90 % dann 95 % und 3 mal 100 % Aceton) entwässert und schließlich einer Kritischpunkttrocknung unterzogen (Polaron E 3000). Nach Goldbeschichtung (Edwards Sputter Coater S150B) wurden pro Variante jeweils drei Ausschnitte (0,1 mm²) von Interkostalfeldern der Blattober- bzw. -unterseite mit dem Rasterelektronenmikroskop (ISI 60) bei 10 kV Beschleunigungsspannung unter einem Winkel von 10° fotografiert und die Spaltöffnungen auf den Fotografien ausgezählt.

Die statistische Verrechnung erfolgte mittels SAS-Software und Duncan's multiple range test (Irrtumswahrscheinlichkeit P = 0,05).

Ergebnisse und Diskussion

Die CO₂-Konzentrationen in der Außenluft und in den OTC-Kammern waren in den beiden Versuchsjahren nahezu gleich, wie in Tabelle 1 angegeben.

Die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen während der beiden Vegetationsperioden sind in Tabelle 2 aufgelistet.

Während unter erhöhter CO₂-Versorgung die Erträge an Grünmasse und Trockenmasse (Tabelle 3) zunahmen, zeigten sich keine Unterschiede in der Stomatadichte bei allen Behandlungen und Ernten (Abbildungen 1

und 2). Ein zusätzlicher Effekt durch Stickstoff konnte weder bei den Erträgen noch bei der Stomatadichte festgestellt werden. Daß Stickstoffdüngung keinen Einfluß auf die Stomatadichte von Blättern ausübt, wurde schon von Baranowsk a et al. (1975) festgestellt.

Über den Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration und der Stickstoffdüngung auf die Erträge wird im Einzelnen in der Arbeit von Schenk (1995) eingegangen.

Wie an den Abbildungen 1 und 2 zu sehen, unterscheidet sich die Anzahl Stomata auf der Blattoberseite von der auf der Blattunterseite. Auch in der Struktur unterscheiden sich die Stomata der beiden Blattseiten (Abbildungen 3 und 4). Die Zellen der Blattoberseite sind stark mit Wachs beschichtet und die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt, während auf der Unterseite die Spaltöffnungen in gleicher Ebene wie die Epidermiszellen liegen.

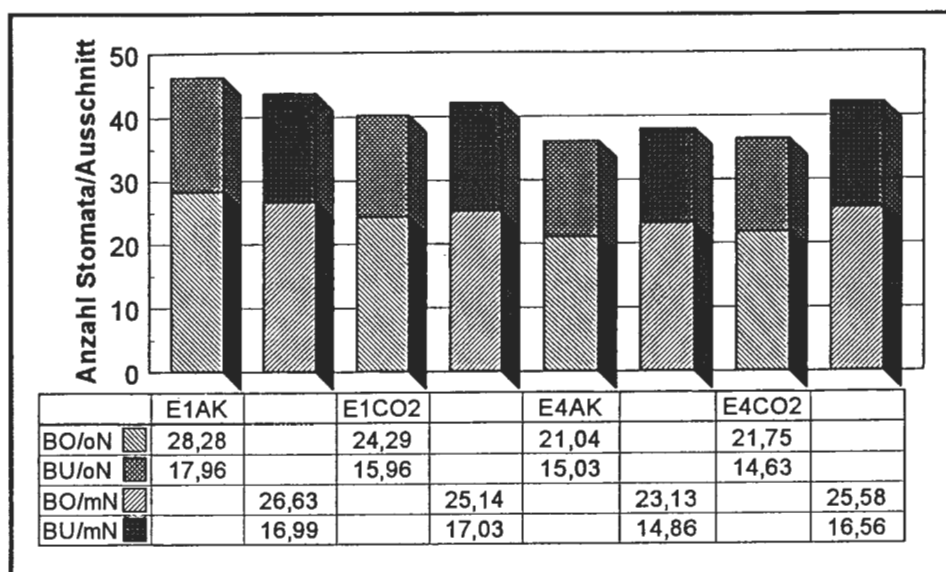


Abbildung 1: Stomatadichte von Weißkleeblättern (*Trifolium repens*)
- 1. Versuchsjahr -

Erläuterung : BO = Blattoberseite, BU = Blattunterseite, oN = ohne Stickstoffdüngung, mN = mit Stickstoffdüngung, E1 = 1. Ernte, E4 = 4. Ernte, AK = 380 ppm CO₂, CO₂ = 670 ppm CO₂ (P=0,1784)

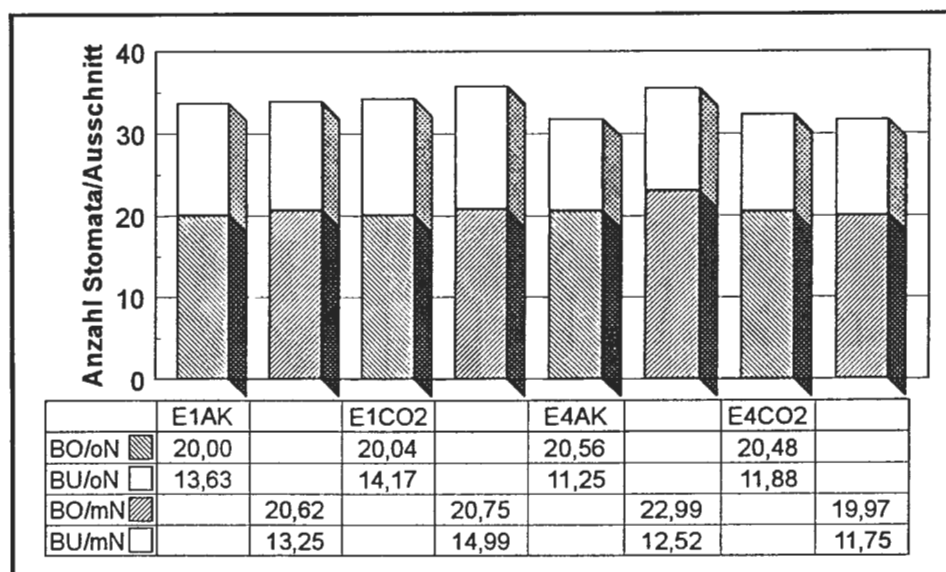


Abbildung 2: Stomatadichte von Weißkleeblättern (*Trifolium repens*)
- 2. Versuchsjahr -

Erläuterung : BO = Blattoberseite, BU = Blattunterseite, oN = ohne Stickstoffdüngung, mN = mit Stickstoffdüngung, E1 = 1. Ernte, E4 = 4. Ernte, AK = 380 ppm CO₂, CO₂ = 670 ppm CO₂ (P=0,2084)

Worin die unterschiedliche Stomatadichte der Blätter der beiden Versuchsjahre begründet ist, kann nicht ganz nachvollzogen werden. Hier liegt eventuell ein Temperatureinfluss vor, da die Temperaturen im ersten Versuchsjahr etwas über den Temperaturen des zweiten Versuchsjahres lagen. Auch Beerling et al. (1993a) kamen bei ihren Untersuchungen an *Quercus robur* zu dem Schluß, daß die Temperatur einen größeren Einfluß auf die Stomatadichte ausübt als Strahlung

und CO₂-Konzentration. Stewart et al. (1993) fanden jedoch bei *Pinus banksiana* eine größere Beeinflussung der Stomatadichte durch die Strahlung als durch CO₂. In diesem Sinne kann auch die Beobachtung von Knapp et al. (1994) verstanden werden, die bei Kammerversuchen - ähnlich wie die hier durchgeführten Experimente - eine höhere Stomatadichte bei Pflanzen feststellten, die außerhalb der Kammern wuchsen, als bei solchen, die innerhalb der Kammern wuchsen. Dies kann auf die geringere Strahlungsintensität innerhalb der Kammern im Vergleich zu Freilandbedingungen zurückgeführt werden. Da im zweiten Versuchsjahr der hier beschriebenen Experimente neben niedrigerer Temperatur auch eine geringere Strahlung vorlag, kann die unterschiedliche Stomatadichte auch auf einem Strahlungseffekt beruhen.

Innerhalb der jeweiligen Versuchsjahre ließen sich keine Beeinflussungen der Stomatadichten auf beiden Seiten der Kleeblätter durch die jeweiligen Wachstumsbedingungen feststellen. Daher muß sich der Meinung von Overdieck et al. (1989) und Beerling et al. (1993b) angeschlossen werden, die eher eine genetische Fixierung der Stomatadichten vermuten, als eine Beeinflussung durch die CO₂-Konzentration. Inwieweit sich die CO₂-Konzentration innerhalb einer evolutionären Entwicklung auf die Stomatadichte auswirkt, kann anhand von einjährigen Versuchen nicht festgestellt werden.

Woodward (1987) fand an Herbariummaterial eine Reduktion der Stomatadichte um bis zu 67 % bei einem Anstieg der CO₂-Konzentration um 21% von 280 ppm auf 340 ppm, jedoch keine Reaktion bei einem weiteren Anstieg über die gegenwärtigen CO₂-Konzentration hinaus. Diese Beobachtungen decken sich auch mit den von Gay et al. (1994) an

Lolium temulentum, von Clifford et al. (1995) an *Arachis hypogea*, Ryle et al. (1992) bei *Lolium perenne* und Thomas et al. (1983) bei *Zea mays*, *Glycine max*, *Pinus taeda* und *Liquidambar styraciflua* gefundenen Ergebnissen. Allerdings scheint die Reaktion von Pflanzenart zu Pflanzenart verschieden, da von Rowland-Bamford et al. (1990) bei Reis eine Zunahme der Stomatadichte auf der abaxialen Blattseite bis 900 ppm CO₂ festgestellt wurde. O'Leary et al. (1981) machten im Gegensatz zu Radoglou et al. (1992) bei Bohnen ähnliche Beobachtungen, sie fanden eine Zunahme der Stomatadichte an den Blättern bis zu 1200 ppm CO₂ gegenüber 400 ppm CO₂. Körner (1988) konnte dagegen

im Gegensatz zu Beerling et al. (1993c, 1994) und Van Der Burgh et al. (1993) keine gesicherte Veränderungen der Stomatadichten durch Vergleich von historischem mit zwischen 1976 und 1986 gesammeltem Material von 200 Pflanzenarten feststellen.

Ein Hinweis, daß einzelne Pflanzenarten in der Stomatadichteverteilung ihrer Blätter verschieden auf unterschiedliche CO₂-Konzentrationen reagieren und sogar Sortenunterschiede vorliegen können, wird durch die Arbeit von Apel (1989) gegeben. Apel (1989) berichtet sowohl von Zunahmen wie auch von Abnahmen der Stomatadichte an Blättern verschiedener Pflanzenspecies bzw. unterschiedlich starke

Zunahmen an verschiedenen Buschbohnsensorten bei CO₂-Konzentrationen von 1500 ppm gegenüber 345 ppm. Mit sortenspezifischen Unterschieden könnten auch die Ergebnisse für Kleeblattunterseiten von Overdieck et al. (1989) erklärt werden, die sich mit den hier beschriebenen Ergebnissen trotz Einsatzes unterschiedlicher Sorten in der Tendenz decken.

Schenk (1995) fand niedrigere Transpirationskoeffizienten respektive bessere Wassernutzungseffizienzen als Folge der CO₂-Anreicherung. Dieser Befund kann nicht auf eine unterschiedliche Stomatadichte der Blätter zurückgeführt werden.

Zusammenfassung

Weißklee (*Trifolium repens*) wurde während der gesamten Vegetationsperiode mit zwei unterschiedlichen Konzentrationen an CO₂ (380 und 670 ppm) begast.

Die Reaktion der Pflanzen sollte in Bezug auf die Stomatadichte der Blätter getestet werden.

Mittels Rasterelektronenmikroskop wurde die Stomataverteilung auf Blattunter- und Blattoberseite bestimmt.

Nach zwei Versuchsperioden konnte keine statistisch gesicherte Veränderung der Stomatadichte festgestellt werden, während die Trockenmasseerträge durch höhere Kohlendioxidkonzentration signifikante Steigerungen erfuhren.

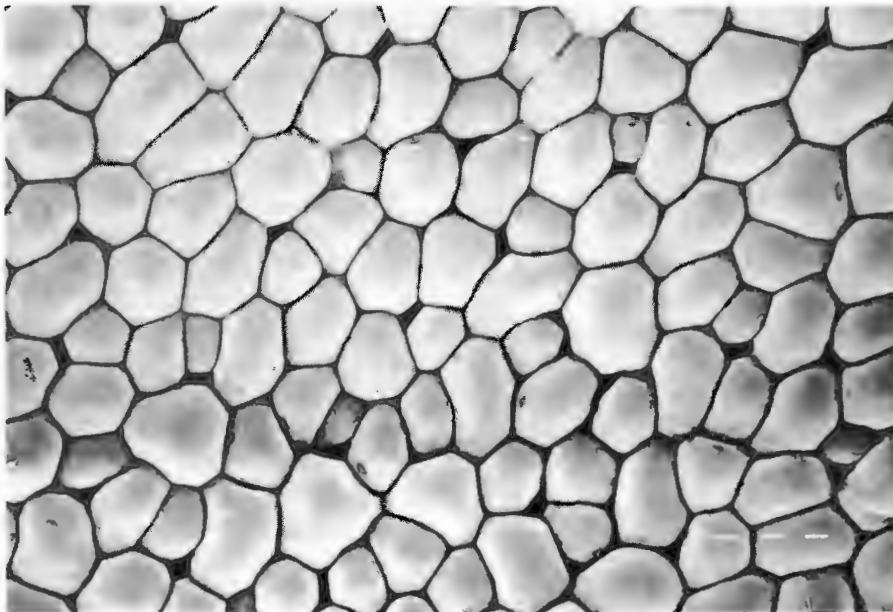


Abbildung 3 a: Blattoberseite, Ausschnitt 300fache Vergrößerung

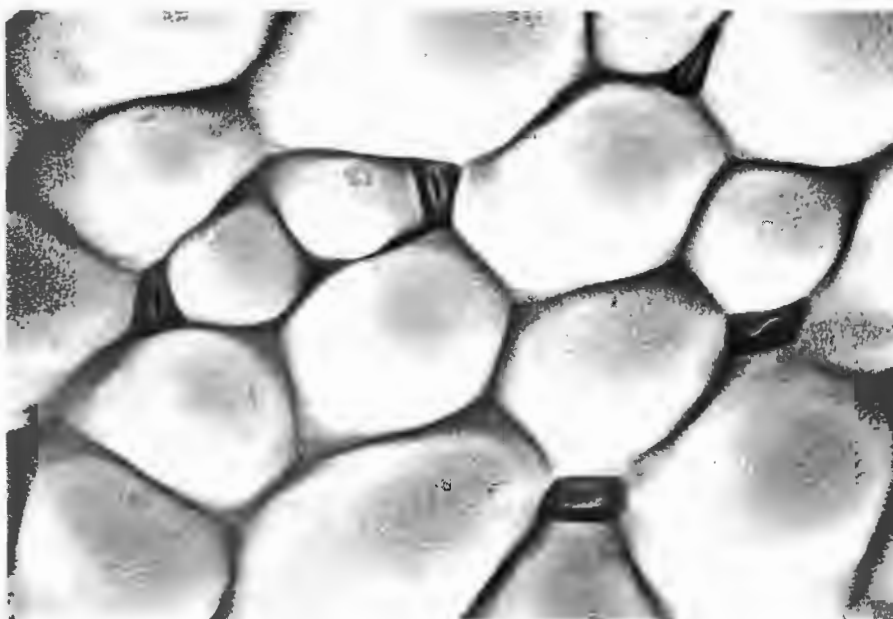


Abbildung 3 b: Detailausschnitt 700fache Vergrößerung

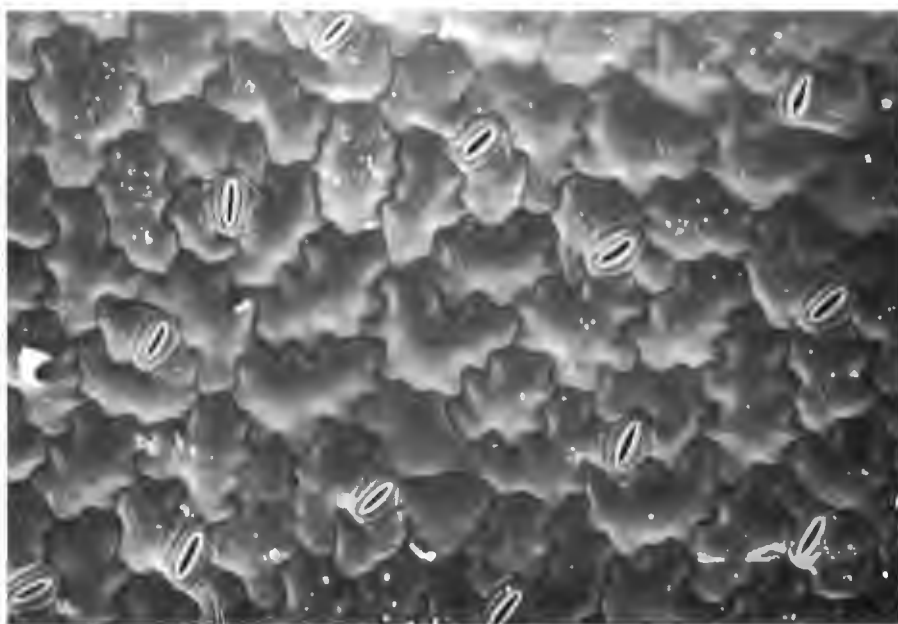


Abbildung 4 a: **Blattunterseite, Ausschnitt 300fache Vergrößerung**

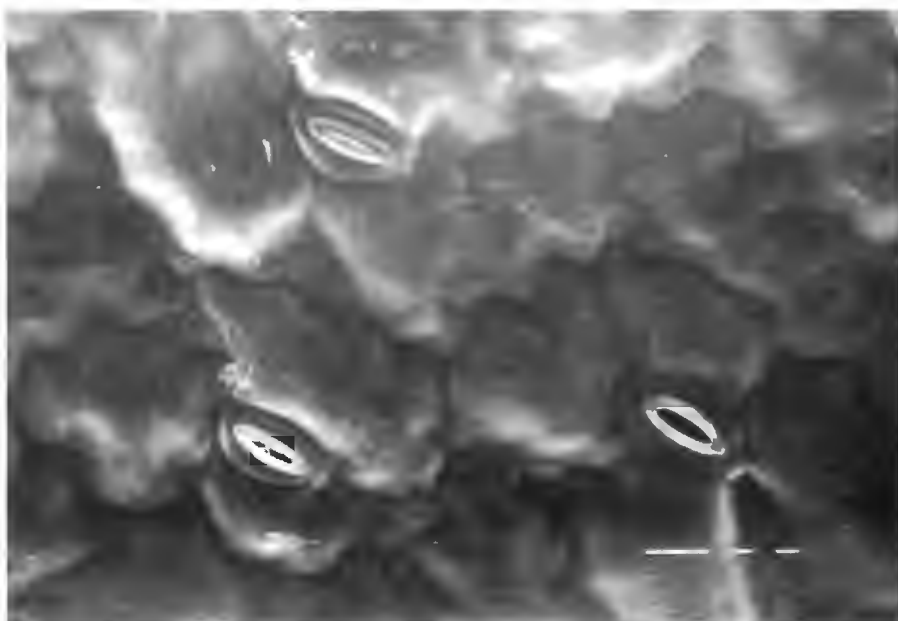


Abbildung 4 b: **Detailausschnitt 700fache Vergrößerung**

Effects of high CO₂-concentrations on stomatal densities of white clover leaves

White clover (*Trifolium repens*) has been grown in OT-chambers under different CO₂-concentrations (380 and 670 ppm).

The reaction of the plants in respect to yield and stomata density of the leaves has been tested.

Yields and CO₂-concentration were correlated positively within two years of investigations. No difference could be found in stomata densities of both leaf sides in respect to CO₂-concentrations.

Danksagung

Frau Britta Ohm (LTA) und Frau Silke Wachholz (BL) sei an dieser Stelle gedankt für die gewissenhafte Ausführung der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen.

Literatur

Apel, P.: Influence of CO₂ on stomatal numbers. - *Biologia Plantarum* (Praha) 31 (1989), S. 72-74.

Baranowska, B.G.H., Mazurkiewicz, J., Rogozinska, E.: Effect of nitrogen nutrition on some physiological, morphological and anatomical properties of tetraploid form of *Lolium multiflorum* Lam. - *Acta Agrobotanica* 28 (1975), S. 95-119.

Beerling, D.J. and Chaloner, G.: The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: Observations from *Quercus robur* lammas leaves. - *Annals of Botany* 71 (1993a), S. 231-235.

Beerling, D.J. and Chaloner, W.G.: Evolutionary responses of stomatal density to global CO₂ change. - *Biological Journal of the Linnean Society* 48 (1993b), S. 343-353.

Beerling, D.J. and Chaloner, W. G.: Stomatal density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂-change since 1327 BC. - *Annals of Botany* 71 (1993c), S. 431-435.

Beerling, D.J. and Chaloner, W.G.: Atmospheric CO₂-changes since the last glacial maximum: evidence from the stomatal density record of fossil leaves. - *Review of Paleobotany and Pathology* 81 (1994), S. 11-17.

Clifford, S.C., Black, C.R., Roberts, J.A., Stronach, I.M., Singleton-Jones, P.R., Mohamed, A.D. and Azam-Ali, S.N.: The effect of elevated atmospheric CO₂ and drought on stomatal frequency in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). - *Journal of Experimental Botany* 46 /288 (1995), S. 847-852.

Enquete-Kommission "Schutz der Erdatmosphäre" des Deutschen Bundestages Schutz der Grünen Erde. - *Economica Verlag* 1994.

- Esmailiyeh, K.P.: CO₂-Wirkungen auf Gaswechsel und Wachstum von Tomatenpflanzen bei unterschiedlicher Salinität. - Dissertation Universität Berlin 1986.
- Friedli, H., Lötscher, H., Oewschger, H., Siegenthaler, U. and Stauffer, B.: Ice core record of the C13/C12 ratio of atmospheric CO₂ in the past two centuries. - *Nature* 324 (1986), S. 237.
- Gammon, R.H., Sundquist, T.E. and Fraser, P.J.: History of carbon dioxide in the atmosphere. - In: *Atmospheric carbon dioxide and the overall carbon cycle*. Ed. by Trabalka, J.R. Washington DC 1985, S. 26-65.
- Gay, A.P. and Hauck, B.: Acclimation of *Lolium temulentum* to enhanced carbon dioxide concentration. - *Journal of Experimental Botany* 45/277 (1994), S. 1133-1141.
- Idso, S.B.: Carbon Dioxide and Global Change, Earth in Transition. - IBR Press, Arizona/USA 1989.
- Knapp, A.K., Cocke, M., Hamberlynck, E.P. and Owensby, C.E.: Effect of elevated CO₂ on stomatal density and distribution in a C₄ Grass and a C₃ Fob under Field conditions. - *Annales of Botany* 74 (1994), S. 595-599.
- Körner, C.: Does global increase of CO₂ alter stomatal density? - *Flora* 181 (1988), S. 253-257.
- Krupa, S.V., Rogers, H.H. and Runion, G.B.: CO₂-fertilizer effect? - *Deutscher Bundestag, Kommissionsdrucksache* 12/14-b (1993), S. 3-68.
- O'Leary, J.W. and Knecht, G.N.: Elevated CO₂-concentration increases stomate numbers in *Phaseolus vulgaris* leaves. - *Botanical Gazette* 141 (1981), S. 438-441.
- Lemon, E.R.: CO₂ and Plants. - Westview Press, Colorado 1983.
- Mann, W.: Wachstumsmodelle zur Wirkung und Bewertung einer CO₂-Anreicherung bei Gewächshauskulturen. - Dissertation Universität Hannover 1986.
- Neftel, A., Oeschger, H., Schwander, J., Stauffer, B. and Zumbunn, R.: Ice core sample measurements give atmospheric CO₂ content during the past 40 000 years. - *Nature* 295 (1982), S. 220-223.
- Overdieck, D. und Ungemach, E.: Wirkungen der atmosphärischen Kohlendioxid-Anreicherung auf die Blattanatomie des Weißklee (*Trifolium repens* L.). - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, Band XVIII (1989), S. 431-436.
- Penuelas, J. and Matamala, R.: Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area on 14 plant species during the last three centuries of CO₂ increase. - *Journal of Experimental Botany* 41 (1990), S. 1119-1124.
- Pfeuffer, B.: Wirkung hoher CO₂-Konzentrationen auf Gemüsearten: Bedeutung äußerer Faktoren, Schadsymptome und Ursachen. - Dissertation Universität Hannover 1990.
- Radoglou, K.M. and Jarvis, P.G.: The effect of CO₂ enrichment and nutrient supply on growth morphology and anatomy of *Phaseolus vulgaris* L. seedlings. - *Annals of Botany* 70 (1992), S. 245-256.
- Rogers, H.H. and Dahlman, R.C.: Crop responses to CO₂ enrichment. - *Vegetatio* 104/105 (1993), S. 117-131.
- Rogers, H.H., Runion, G.B. and Krupa, S.V.: Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. - *Environmental Pollution* 83 (1994), S. 155-18.
- Rowland-Bamford, A., Nordenbrock, C., Baker, J.T., Bowes, G. and Allen, L.H. jr.: Changes in stomatal density in rice grown under various CO₂ regimes with natural solar irradiance. - *Environmental and Experimental Botany* 30 (1990), S. 175-180.
- Ryle, G.J.A. and Stanley, J.: Effect of elevated CO₂ on stomatal size and distribution in perennial ryegrass. - *Annals of Botany* 69 (1992), S. 563-565.
- Schenk, U.: Auswirkungen erhöhter atmosphärischer Kohlendioxid-Konzentrationen auf Konkurrenzverhalten, Ertrag und Futterqualität von *Lolium perenne* und *Trifolium repens* bei unterschiedlicher Stickstoff-Versorgung. - Dissertation Universität Gießen 1995.
- Stewart, J.D. and Hoddinott, J.: Photosynthetic acclimation to elevated atmospheric carbon dioxide and UV irradiation in *Pinus banksian*. - *Physiologia Plantarum* 88 (1993), S. 493-50.
- Thomas, J.F. and Harvey, C.N.: Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment. - *Botanical Gazette* 144 (1983), S. 303-309.
- Van Der Burgh, J., Vissher, H., Dilcher, D.L. and Kürschner, W.M.: Paleoatmospheric Signatures in Neogene Fossil Leaves. - *Science* 260 (1993), S. 1788-1790.
- Waggoner, P.E.: Agriculture and carbon dioxide. - *American Science* 72 (1984), S. 179-184.
- Weigel, H.J., Mejer, G.J., Jäger, H.J.: Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Landwirtschaft: Open-top-Kammern zur Untersuchung von Langzeitwirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen auf landwirtschaftliche Pflanzen. - *Angewandte Botanik* 66 (1992), S. 135-142.
- Wittwer, S.H.: The greenhouse effect No 163. - Carolina Biological Supply Co, Burlington NC 1988.
- Woodward, F.I.: Stomatal numbers are sensitive to increasing CO₂ from preindustrial levels. - *Nature* 327 (1987), S. 617-618.
- Woodward, F.I. and Bazzaz, F.A.: The Responses of stomatal density to CO₂ partial pressure. - *Journal of Experimental Botany* 39 (1988), S. 1771-1781.
- Woodward, F.I.: Plant responses to past concentrations of CO₂. - *Vegetatio* 104/105 (1993), S. 145-155.
- Verfasser: Sator, Christine, Dr. rer. nat., Schenk, Ulrich, Dr. rer. nat., Institut für Produktions- und Ökotoxikologie; Weigel, H.J., Dr. rer. nat. habil., Leiter des Instituts für Produktions- und Ökotoxikologie der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft Braunschweig-Völkenrode (FAL); Menge-Hartmann, Ute, Dr. rer. nat., Institut für Pflanzenbau der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft Braunschweig-Völkenrode (FAL), komm. Leiter: Prof. Dr. Dr. Jean Charles Munch.