

R. B. Linke - H. R. Bolhàr-Nordenkamp - M. H. Meister

Kulturpflanzen im Klimawandel

Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3 °C)

auf Photosynthese und Wasserhaushalt von *Triticum durum* L.

Einleitung

Die fortschreitende Klimaänderung wird sowohl natürliche als auch forstliche sowie Agrar-Ökosysteme betreffen. In natürlichen bzw. naturnahen Ökosystemen werden sich die Artenzusammensetzung (Biodiversität) ebenso wie die Netto-Primärproduktion ändern, sodass auch Auswirkungen auf die primären und sekundären Konsumenten (Herbivore, Karnivore) zu erwarten sind. Im agrarischen Bereich hingegen kann durch Selektion von Sorten und geeignete kulturtechnische Maßnahmen rasch eine Anpassung an die veränderten Bedingungen erreicht werden. Nachdem die Klimaveränderung ein fortschreitender Prozess ist, müssen auch zielführende agrarische Maßnahmen ein dynamischer Prozess sein. Dies zu bewerkstelligen bedarf es fundierten Wissens über die Reaktionen von Nutzpflanzen auf die sich durch den „Global Change“ laufend verändernden Wachstumsbedingungen. Die lokalklimatischen Änderungen der Kulturparameter betreffen die Wasserversorgung (Trockenstress), erhöhtes Temperaturniveau (Atmungsverluste), CO₂-Anreicherung (Kohlenstoffverteilung) und den Einfluss verschiedener Spuren- (Treibhaus)-gase, aber auch Folgeeffekte wie die dadurch geförderte Bildung von bodennahem Ozon.

Das vorliegende Projekt wurde dahingehend ausgerichtet, möglichst viele Reaktionen des pflanzlichen Metabolismus gleichzeitig zu erfassen, wobei in Klimakammern diverse unterschiedliche Klimaszenarien, KS, (Variable: atmosphärischer CO₂-Gehalt, Lufttemperatur und Wasserversorgung/Trockenheit, Stickstoffversorgung) simuliert wurden.

Material und Methode

Hartweizen, *Triticum durum* L. cv. Helidur, wurde in Kick-Brauckmann Gefäßen in zwei Klimakammern der AGES Wien (Agentur für Gesundheits- und Ernährungssicherheit) herangezogen. In einer der beiden Klimakammern wurden die Pflanzen unter gegenwärtigen klimatischen Verhältnissen (367 mg CO₂.m⁻³; "ambient", gegenwärtiges Klimaszenario, KS) kultiviert, während in der zweiten Klimakammer ein Klimaszenario für das Jahr 2100 (700 mg

CO₂.m⁻³ bei gleichzeitiger Erwärmung um +3 °C; IPCC, Modell A1B; "elevated", KS 2100), unter Bedachtnahme des lokalklimatischen Jahreszeiten-verlaufs während der Vegetationsperiode, simuliert wurde.

Tabelle 1: Kulturbedingungen

		FRÜHLING	FRÜHSOMMER	SOMMER
Temperatur	ambient	07-14 °C/ 06-12 °C	13-23 °C/ 12-20 °C	17-28 °C/ 14-20 °C
	elevated	10-17 °C/ 09-15 °C	16-26 °C/ 15-23 °C	20-31 °C/ 17-23 °C
Luftfeuchte		60-80%/ 75-90%	50-90%/ 60-90%	40-85%/ 50-90%
Tageslänge		13,5h	15,5h	17h
Wasser- versorgung	Trockenstress:	45% Feldkapazität		
	Optimal wasserversorgt:	75% Feldkapazität		
Licht	~400µmol.m ⁻² .s ⁻¹			
N-Versorgung	geringe N-Versorgung:	0,75g N/Topf; entspricht 105 kg/ha		
	reichliche N-Versorgung:	2,25g N/Topf; entspricht 315 kg/ha		
Kultursubstrat	Mischung aus zwei Teilen Ackererde (6,33 kg; A-Horizont) und einem Teil Quarzsand (3,17 kg)			

Die pflanzenphysiologischen Untersuchungen wurden zu drei ontogenetischen Zeitpunkten durchgeführt: im Stadium des Schossens (Frühling), im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) und im Stadium der frühen Milchreife (Sommer). Der sich durch die Einwirkung von erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur ergebende Unterschied in der pflanzlichen Entwicklung wurde bei der Planung der einzelnen Messungen berücksichtigt. Alle physiologischen Untersuchungen wurden jeweils am jüngsten voll entwickelten Blatt durchgeführt.

Für die Messung der **Photosyntheseraten** (A-Ci Kurven) wurde ein portables Photosynthesemessgerät verwendet (Li 6400 Portable Photosynthesis System; LiCor Inc., Lincoln, Nebraska, USA). Die Photosyntheseraten wurden bei sättigendem Licht (600 µmol.m⁻².s⁻¹) und der jeweils aktuellen Temperatur und Luftfeuchte in den Kammern gemessen.

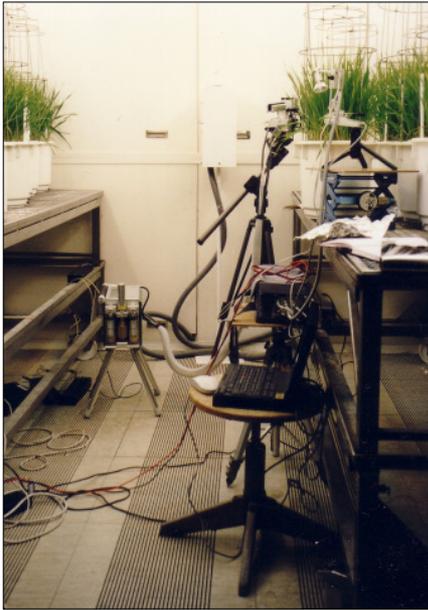


Abbildung 1: Einblick in die Klimakammer der AGES während der Durchführung von Gasstoffwechsellmessungen.

Die Messungen der **Blattleitfähigkeit** wurde mit einem Porometer (steady state porometer; PMR-1, PP-Systems, U.K.) durchgeführt.

Für die Bestimmung des **osmotischen Potentials** wurden Blattproben vor der Morgendämmerung und nach mehrstündiger Belichtung entnommen. Für die Messung des osmotischen Potentials wurde ein Gefrierpunktsmometer (The advanced TM Micro Osmometer, Model 3MO Plus, Norwood, Massachusetts, USA) verwendet.

Für die Herstellung der **Blattabdrücke** (Methode nach Meister, 2002, siehe Abb.2) wurden Objektträger aus polymethyliertem Polymetracrylat (PMMA) verwendet

Ergebnisse und Diskussion

Die **Photosyntheseraten** von *Triticum durum* L. zeigten eine deutliche Beeinflussung durch Erhöhung der CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung um +3 °C (Abb. 4). Im Stadium des Schossens (Frühling) führte eine Veränderung der klimatischen Verhältnisse zu einer Reduktion der lichtgesättigten Photosyntheserate¹ (A_{sat} ; durchschnittlich -34%), während im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) und der frühen Milchreife (Sommer) signifikant höhere Photosyntheseraten beobachtet werden konnten ($p < 0,001$; durchschnittlich +73% und +140%). Vogel und Curtis (1995) fanden bei *Alnus glutinosa* (Schwarzerle), dass eine Erhöhung der CO₂-Konzentration zu einem rascheren Anstieg der Assimilationsraten im Lauf der annualen Entwicklung führte und diese auch länger erhalten blieb als bei Pflanzen unter gegenwärtigen klimatischen Bedingungen. Aus dieser Beobachtung ergibt sich, dass die größten Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien gegen Ende der Vegetationsperiode zu erwarten sind, was auch in der vorliegenden Studie der Fall war.

¹ Die lichtgesättigte Photosyntheserate entspricht jener Photosyntheserate, die bei der CO₂-Konzentration der Umgebungsluft und sättigender Lichtintensität gemessen wird. Dies bedeutet, dass eine weitere Steigerung der Lichtintensität zu keinem weiteren Anstieg der Photosyntheserate führt. A_{sat} wird durch die Enzymaktivität des Calvin-Zyklus (RubisCO) limitiert.

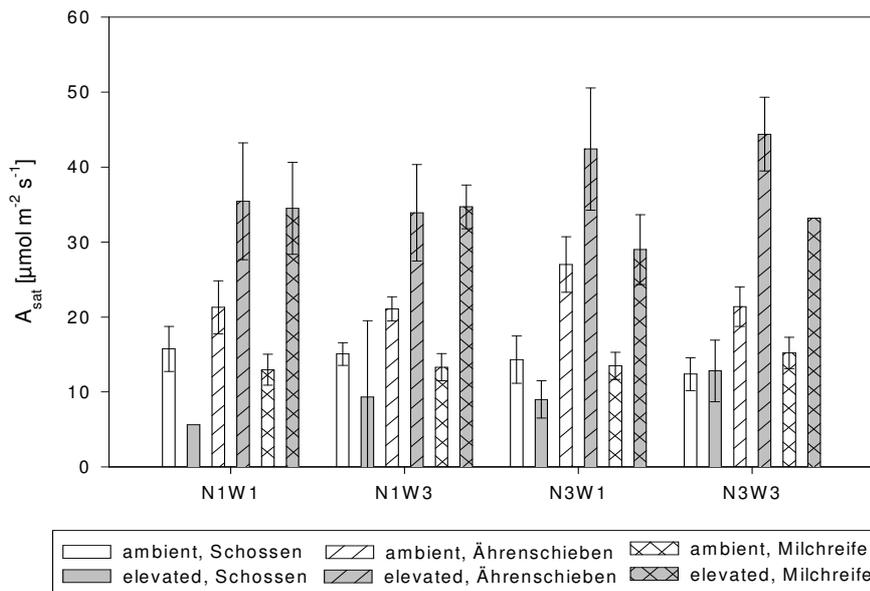


Abbildung 2: Lichtgesättigte Photosyntheserate (A_{sat}) im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife, etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

Milder Trockenstress reduzierte A_{sat} bei erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur während der gesamten Wachstumsperiode (durchschnittlich -14%), während unter gegenwärtigem KS eine Reduktion der Photosyntheseraten nur im Stadium der frühen Milchreife erkennbar war. Verminderte N-Düngung dagegen führte an den meisten Messterminen zu einer Reduktion der Photosyntheseraten. Shangguan et al. (2000) fanden bei optimal wasserversorgten Weizenpflanzen eine Reduktion der Assimilationsraten aufgrund von geringer N-Versorgung, wohingegen unter mildem Trockenstress signifikant niedrigere Photosyntheseraten, unabhängig von der N-Versorgung der Pflanzen, gefunden wurden (siehe Abb. 2).

Eine Erhöhung der CO_2 -Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung um $+3^\circ\text{C}$ führte zu einer Steigerung der Photosyntheseleistung der Pflanzen. Durch die gleichzeitige Verkürzung der Vegetationsperiode um 18 Tage konnte aber kein positiver Effekt auf die Biomasseakkumulation oder den geernteten Pflanzenteil beobachtet werden.

Im Gegenteil, Pflanzen die unter veränderten Kulturbedingungen gewachsen sind zeigten einen deutlich frühere Seneszenz und geringeren Ertrag (Abb. 4).



Abbildung 3: Um die Bodenfeuchtigkeit konstant zu halten, wurde jeder einzelne Topf vor dem Gießen gewogen und so die jeweils erforderliche Wassermenge ermittelt.

Abbildung 4: Vergleich der optimal wasser- und stickstoffversorgten Pflanzen der beiden Klimaszenarien. In dem abgebildeten späten ontogenetischen Stadium wurden die Entwicklungsunterschiede von Pflanzen, die bei gegenwärtigen Klimaverhältnissen bzw. im KS 2100 kultiviert wurden, besonders deutlich sichtbar.

Das angenommene Klimaszenario für das Jahr 2100 führte sowohl zu Beginn der Vegetationsperiode (Schossen) als auch gegen Ende (frühe Milchreife) zu einer signifikanten Zunahme der **Stomatadichte**² ($p \leq 0,006$). Bezüglich der Auswirkungen erhöhter CO_2 -Konzentration auf die Stomatadichte zeigt sich in der Literatur ein uneinheitliches Bild. Am häufigsten sind Berichte, denen zu Folge die Anzahl der Stomata pro mm^2 Blattfläche bei erhöhter CO_2 -Konzentration abnimmt (Woodward, 1988; Croxdale, 1998; Morison, 1998) oder unverändert bleibt (de Mothes, 1996). Reddy et al. (1998), beschrieben jedoch eine Zunahme der Stomatadichte als Folge einer Verdoppelung der CO_2 -Konzentration, wie sie auch im vorliegenden Versuch beobachtet werden konnte. Auch bei Gindel et al. (1969) und Radoglou (1993) finden sich Berichte über eine Erhöhung der Stomatadichte durch eine Erhöhung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration.

Mit Ausnahme der unter erhöhter CO_2 -Konzentration kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens zeigte sich auf der Blattoberseite, dass milder Trockenstress zu einer Reduktion

² Die Stomata- oder Spaltöffnungsichte gibt die Anzahl der Spaltöffnungen pro mm^2 Blattfläche an.

der Stomatadichte führt (durchschnittlich -12%). Auf der Blattunterseite war bei den unter heutigen Bedingungen kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens eine Reduktion (durchschnittlich -10%) und im Stadium der frühen Milchreife eine Zunahme der Stomatadichte (durchschnittlich +28%) zu beobachten. In diesem Entwicklungsstadium zeigte sich bei unter erhöhter CO₂-Konzentration kultivierten Pflanzen eine von der Stickstoffdüngung abhängige Reaktion. Optimal-N versorgte Pflanzen zeigten eine Abnahme (durchschnittlich -9%), gering-N versorgte Pflanzen dagegen eine Zunahme der Stomatadichte (durchschnittlich +12%) unter moderatem Trockenstress. Untersuchungen an Gräsern erbrachten bezüglich der Veränderung der Stomatadichte bei unterschiedlicher Wasserversorgung divergierende Ergebnisse. Quarrie und Jones (1977) fanden bei Versuchen mit *Triticum aestivum* unter Trockenstress am Fahnenblatt eine Erhöhung der Stomatadichte, wobei die Stomata unter diesen Bedingungen signifikant kleiner waren als bei optimaler Wasserversorgung. Croxdale et. al. (1998) beschrieben ebenfalls eine Reduktion der Anzahl der Stomata pro Blatt durch den Einfluss von Trockenstress oder die Applikation von Abscisinsäure.

Geringe N-Versorgung der Pflanzen führte auf der Blattoberseite im Stadium des Schossens zu einer Zunahme der Stomatadichte (durchschnittlich +14%), im Stadium der frühen Milchreife dagegen zu einer Reduktion der Stomatadichte (durchschnittlich -8%).

Auf der Blattunterseite konnte, mit Ausnahme der unter erhöhter CO₂-Konzentration kultivierten Pflanzen im Stadium der frühen Milchreife, eine Zunahme der Stomatadichte bei geringer N-Versorgung beobachtet werden (durchschnittlich +21%).

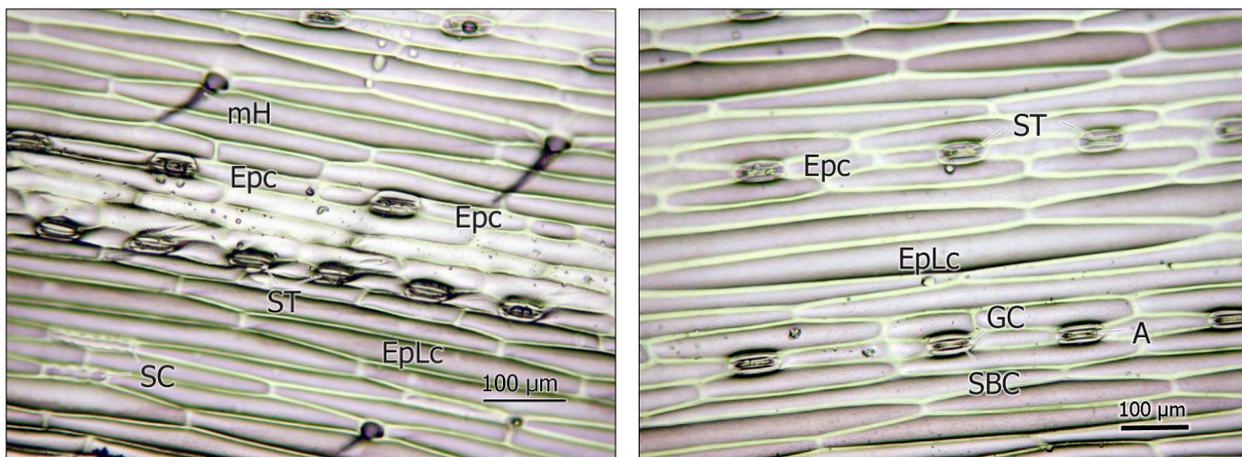


Abbildung 5: Abdrücke der Blattoberseite (links) und Blattunterseite (rechts) der optimal wasserversorgten (W3) und gut stickstoffversorgten (N3) Pflanzen im Stadium des Schossens, (Vergrößerung: 100x);

Adaxiale Blattfläche: Spaltöffnungen in Reihen; Zwischen den Reihen Kieselkurzzellen; Haare nur sehr vereinzelt.

Abaxiale Blattfläche: Spaltöffnungen in Reihen; Kaum bis keine Kieselkurzzellen und Haare.

Abkürzungen: A: Apertur; Epc: Epidermiszelle; EpLc: Epidermislangzelle;

EpSc: Epidermiskurzzelle; GC: Schließzelle; mH: Mikrohaar; SBC: Begleitzelle;

SC: Kieselkurzzelle; ST: Stoma (Spaltöffnung);

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

Im Stadium des Schossens zeigte sich auf der Blattoberseite der Pflanzen im KS 2100 eine signifikant ($p < 0,001$) geringere **Blattleitfähigkeit**³ als bei den unter gegenwärtigen KS kultivierten (durchschnittlich -54%). Im Laufe der weiteren Entwicklung (Ontogenie) kehrte sich dieser Trend um und führte zu signifikant ($p < 0,001$) erhöhten Leitfähigkeitswerten unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (durchschnittlich +69% und +43%; Abb. 5). Dieses Ergebnis steht in Einklang mit jenem von Ferris et al. (1996), die bei *Lolium perenne* L. (Englisches Raygras) eine Reduktion der Blattleitfähigkeit im Frühling und einen leichten Anstieg dieser im Sommer gefunden haben. Berichten in der Literatur zufolge führt eine Erhöhung der CO₂-Konzentration in den meisten Fällen zu einer Reduktion der Blattleitfähigkeit (z.B. Radoglou et al., 1992; Tuba et al., 1994; Ferris et al., 1996; Mitchell et al., 2001), wie es auch in dem vorliegenden Versuch aber nur auf der Blattunterseite beobachtet werden konnte (durchschnittlich -32%). Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen steht jenes von Apple et al. (2000), die keine Veränderung der Blattleitfähigkeit durch den Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration fanden, aber eine Zunahme unter erhöhter Temperatur. Die höchsten Blattleitfähigkeiten wurden in dieser Studie unter erhöhter CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung, KS 2100, gefunden. Dies führt zu dem Schluss, dass die erhöhten Blattleitfähigkeiten, die in der vorliegenden Studie gefunden wurden, zumindest zum Teil, auf die Temperaturerhöhung (gesteigerte Diffusion) zurückzuführen waren.

Trockenstress führte, unabhängig von den klimatischen Bedingungen auf der Blattober- und -unterseite, zu einer geringeren Leitfähigkeit (durchschnittlich -31% auf der Blattoberseite und -29% auf der Blattunterseite). Eine geringere N-Versorgung der Pflanzen führte auf der Blattoberseite zu einer Zunahme der Blattleitfähigkeit (durchschnittlich +11%), auf der Blattunterseite dagegen wurde eine von der Wasserversorgung abhängige Reaktion beobachtet. So kam es bei den optimal wasserversorgten Pflanzen zu einer Reduktion der Blattleitfähigkeit (durchschnittlich -18%) und bei den unter moderatem Trockenstress geführten Pflanzen zu einer Zunahme der Blattleitfähigkeit (durchschnittlich +28%). van den Boogaard (1995), fand ebenfalls eine negative Korrelation zwischen Bodenstickstoffgehalt und Blattleitfähigkeit. Shangguan et al. (1999) dagegen zeigten bei optimal wasserversorgten Pflanzen eine Abnahme der Blattleitfähigkeit bei ausreichender Stickstoffgabe. Pflanzen unter Trockenstress ließen jedoch keinen Zusammenhang zwischen Stickstoffgabe und Blattleitfähigkeit erkennen. Radoglou et. al (1993) und Broadly et. al (2001), dokumentierten ebenso wie Shangguan et. al (1999) unter Trockenstress, eine reduzierte Leitfähigkeit bei geringerer Nährstoffgabe.

Eine Erhöhung der Blattleitfähigkeit, wie sie hier beobachtet werden konnte, lässt den Schluss zu, dass unter diesen Klimabedingungen mehr Wasser verbraucht wurde. Die täglich zugegossenen Wassermengen zeigten tatsächlich einen höheren Wasserverbrauch der unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur gewachsenen Pflanzen. Da aber die pflanzliche Entwicklung (Ontogenie) unter diesen Bedingungen beschleunigt wurde und die Tотреife um 18 Tage früher eintrat, als bei den unter gegenwärtigen Klimaverhältnissen kultivierten Pflanzen, ergab sich ein geringerer Gesamtwasserverbrauch. Die Wasserbilanz des Bodens betreffend kann dies einen Vorteil darstellen und sollte sich insbesondere in Gebieten mit ausgedehnteren Trockenphasen positiv auswirken.

³ Die Blattleitfähigkeit (g_L) stellt ein Maß für die Leitfähigkeit des Blattes für Wasserdampf dar. Dieser Wert kann grob der stomatären Leitfähigkeit gleichgesetzt werden, da die Transpiration über die Blattoberfläche in der Regel klein und somit vernachlässigbar ist.

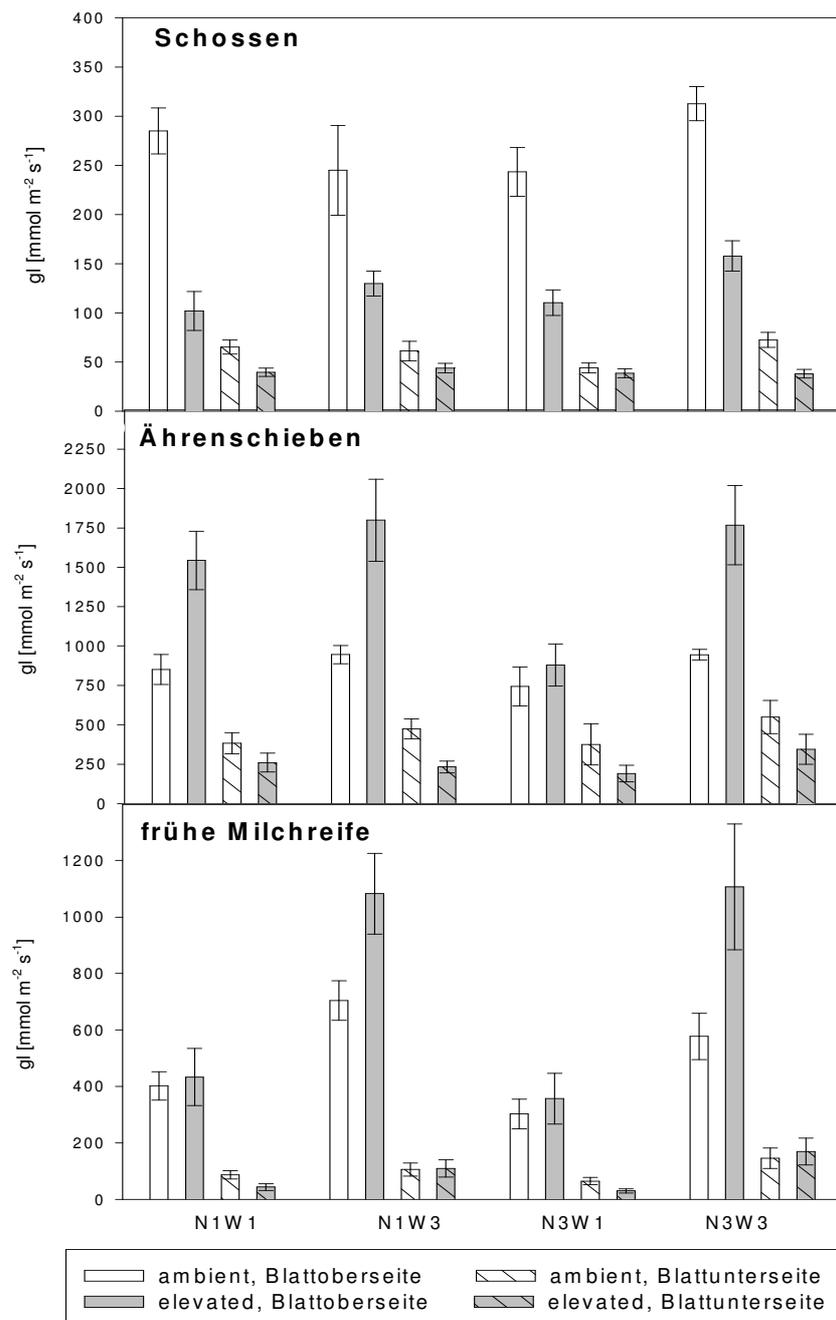


Abbildung 6: Darstellung der Blattleitfähigkeit (Wochenmittelwerte) der verschiedenen Versuchsansätze unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen und erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration und Temperatur im Verlauf der Entwicklung, (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

Eine Erhöhung der CO₂-Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung führte im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens zu einer signifikanten Reduktion ($p \leq 0,001$) des osmotischen Potentials⁴ (negativer), wohingegen im Stadium der frühen Milchreife ein signifikanter Anstieg (weniger negativ) beobachtet werden konnte ($p \leq 0,002$). Sionit et al. (1980) beschrieben ebenfalls eine Reduktion des osmotischen Potentials unter dem Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration bei Weizen. Aufgrund der Tatsache, dass viele der Substanzen, die zu einer osmotischen Anpassung der Pflanze beitragen, Produkte aus der Photosynthese sind, ist es nicht überraschend, dass eine erhöhte CO₂-Konzentration das osmotische Potential der Pflanzen beeinflussen kann (Morgan, 1984).

Milder Trockenstress führte ebenfalls, unabhängig von den Klimaverhältnissen, zu einer Reduktion des osmotischen Potentials. Es ist bekannt, dass Trockenheit zu einer Reduktion des osmotischen Potentials führt (z.B. Rekika, 1998; Schonfeld et al., 1988) und dadurch die Aufrechterhaltung des Turgors (hydrostatisches Skelett) ermöglicht. Eine Reduktion des osmotischen Potentials durch den Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration kann also einen positiven Einfluss auf physiologische Prozesse wie die Blattleitfähigkeit oder die Photosynthese haben, wie es auch von Conroy et al. (1988) bei der Sonnenblume beobachtet wurde.

Geringe N-Versorgung der Pflanzen führte zu stark divergierenden Ergebnissen. Bei den vor der Morgendämmerung entnommenen Proben konnte im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens eine Reduktion des osmotischen Potentials (durchschnittlich -8%), unabhängig von den Klimabedingungen, beobachtet werden. Im Stadium der frühen Milchreife trat allerdings eine Zunahme des osmotischen Potentials auf (durchschnittlich +8%). Bei den zu Mittag entnommenen Proben war auch ein Einfluss der Klimabedingungen erkennbar. So führte eine verminderte N-Gabe bei den unter gegenwärtigem KS kultivierten Pflanzen eine Zunahme des osmotischen Potentials erkennen (durchschnittlich +4%), wohingegen bei den unter erhöhter CO₂-Konzentration eine Reduktion dieses beobachtet werden konnte (durchschnittlich -4%).

⁴ Um auch bei geringerer Wasserverfügbarkeit an das im Boden gebundene Wasser zu kommen, muss die Pflanze unter diesen Bedingungen versuchen, ein niedrigeres Wasserpotential aufzubauen als es im Boden vorhanden ist. Dies wird durch osmotische Adaptation, definiert durch eine aktive Anreicherung von osmotisch wirksamen Substanzen (z.B. Zucker, Zuckeralkohole, Aminosäuren, organische Säuren), erreicht. Je schlechter also die Wasserversorgung des Bodens ist, desto mehr osmotisch wirksame Substanzen werden in die Zellen eingelagert und damit das osmotische Potential reduziert (stärker negativ).

Zusammenfassung und Schlussbemerkung

Die Untersuchung von Kulturpflanzen im Klimawandel, wie sie in der vorliegenden Studie in Kombination mit unterschiedlicher Wasser- und Stickstoffversorgung an Hartweizenpflanzen durchgeführt wurde, stellt vor allem auch wegen der Einbeziehung des Jahreszeitenklimas eine Besonderheit dar.

Entsprechend dem Klimaszenario für 2100 führte eine Erhöhung der CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung um +3°C zu einer Steigerung der Photosyntheseleistung, wobei Wassermangel und geringe Stickstoffversorgung diesen Effekt wieder aufhoben. Wahrscheinlich durch die verkürzte Vegetationsperiode bedingt, war kein positiver Effekt auf die Biomasseakkumulation (Stroh, Körner, Wurzeln) zu beobachten, sondern vielmehr ein deutlich geringeren (Körner-) Ertrag. Zusammen mit anderen Beobachtungen wird dieser Minderertrag insbesondere auf eine veränderte Verteilung innerhalb der Pflanzen (Ernteindex) zurückgeführt

Um für die Züchtung neuer, an veränderte Klimabedingungen angepasste, Sorten wichtige Parameter zu etablieren, wäre es notwendig, weitere Versuche mit gängigen (Hart-) Weizensorten durchzuführen, da aus der Literatur hervorgeht, dass verschiedene Sorten sehr unterschiedlich auf Veränderungen der Klimaverhältnisse reagieren können. Erst aus der Information über die Reaktion verschiedener Sorten auf die prognostizierten Klimaverhältnisse wären ein genereller Trend und damit essentiellen Pflanzeigenschaften für die Züchtung darstellbar.

Literatur:

- Apple M., et. al. (2000). "Morphology and stomatal function of douglas fir needles exposed to climate change: elevated CO₂ and temperature". *Int. J. Plant Sci.* 161(1): 127-132.
- Conroy J.P., Virgona J.M., Smillie R.M., Barlow E.W., (1988). "Influence of drought acclimation and CO₂ enrichment on osmotic adjustment and chlorophyll a fluorescence of sunflower during drought." *Plant Physiology* 86: 1108-1115.
- Croxdale J. (1998). "Stomatal patterning in monocotyledons: *Tradescantia* as a model system." *Journal of Experimental Botany* 49: 279-292.
- Ferris R., N. I., Behaeghe T., Impens I., (1996). "Elevated CO₂ and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer". *Annals of Botany* 78: 489 - 497.
- Gindel I., (1969). "Stomata constellation in the leaves of cotton, maize and wheat. Plants as a function of soil moisture and environment". *Physiologia Plantarum* 22: 1143-1151.

- Meister M.H., Bolhàr-Nordenkamp H.R. (2002). „Stomata imprints: A new and quick method to count stomata and epidermis cells“. In: Handbook of plant ecophysiology. Ed.: Manuel J. Reigosa Roger, Kluwer Academic Publishers
- Mitchell R. A. C., Mitchell V. J., Lawlor D. W., (2001). “Response of wheat canopy CO₂ and water gas-exchange to soil water content under ambient and elevated CO₂”. Global Change Biology 7: 599-611.
- Morgan J.M., (1984). „Osmoregulation and water stress in higher plants“. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 35: 299-319.
- Morison J. I. L. (1998). “Stomatal response to increased CO₂ concentration”. Journal of Experimental Botany 49: 443-452.
- Quarrie S. A., Jones H. G. (1977). “Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat”. Journal of Experimental Botany 28(102): 192-203.
- Radoglou K. M., A. P., Jarvis P. G., (1992). “Response of photosynthesis, stomatal conductance and water use efficiency to elevated CO₂ and nutrient supply in acclimated seedlings of *Phaseolus vulgaris* L.”. Annals of Botany 70: 257-264.
- Radoglou K. M., Jarvis P. G. (1993). “Effects of atmospheric CO₂ enrichment on early growth of *Vicia faba*, a plant with large cotyledons”. Plant Cell and Environment 16: 93-96.
- Rekika D., N. N. M., Araus J. L., Monneveux P., (1998). “Effects of water deficits on photosynthetic rate and osmotic adjustment in tetraploid wheat”. Photosynthetica 35(1): 129-138.
- Schonfeld M.A., Johnson R.C., Carver B.F., Mornhinweg D.W., (1988). “Water relations in winter wheat as drought resistance indicators”. Crop Science 28: 526-531.
- Sionit N., H. H., Strain B. R., (1980). “Growth and yield of wheat under CO₂ enrichment and water stress”. Crop Science 20: 687-690.
- Tuba Z., S. K., Koch J., (1994). “Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat”. Journal of Plant Physiology 144: 661-668.
- Vogel C. S., Curtis P. S. (1995). “Leaf gas exchange and nitrogen dynamics of N₂-fixing, field-grown *Alnus glutinosa* under elevated atmospheric CO₂”. Global Change Biology 1: 55-61.
- Woodward F. I., Bazzaz F. A. (1988). “The response of stomatal density to CO₂ partial pressure”. Journal of Experimental Botany 39(209): 1771-1781.

Autoren:

R. B. Linke, H. R. Bolhàr-Nordenkamp, M. H. Meister

Universität Wien, Institut für Ökologie und Naturschutz, Althanstrasse 14, A-1090 Wien

r.linke@gmx.at