

CN0101628
F530
RIC

Arch. Phytopath. Pflanz., 1994, Vol. 29, pp. 1-12
Reprints available directly from the publisher
Photocopying permitted by license only

© 1994 Harwood Academic Publishers GmbH
Printed in Malaysia

MORPHOLOGISCHE UND HISTOLOGISCHE VERÄNDERUNGEN AN TEMPERATUR- UND WASSERGESTRESSTEN ACKERBOHNEN- UND GERSTENPFLANZEN

SIEGFRIED RICHTER

*Universität Leipzig, Studienprogramm Agrarwissenschaften;
Wissenschaftsbereich Tropische Landwirtschaft, AG Pflanzen- und
Vorratsschutz, Fichtestraße 28, 04275 Leipzig-Deutschland*

MAMADOU BALDE

Institut senegalais de la recherche agricole (ISRA) Bambey-Senegal

FRED EHRIG

*Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen, Institut für
Resistenzforschung Aschersleben, Theodor-Roemer- Weg, 06449 Aschersleben,
Deutschland*

Die Ergebnisse ließen Veränderungen der Stomataapertur und der Ultrastruktur der Chloroplasten an den untersuchten Pflanzen erkennen. Mit steigender Temperatur (30°C) und zunehmender Bodenfeuchtigkeit (85% WK) nahm die Öffnung der Stomata an Ackerbohne und Sommergerste im Gegensatz zu ihren optimalen Entwicklungsbedingungen von 22°C und einer Wasserkapazität des Bodens von 55% zu. Es konnten Beziehungen zwischen Wassergehalt des Bodens und Stomataapertur der Pflanzen ermittelt werden. Hitzestress als auch Wasserüberschuß beeinträchtigten die Struktur der Chloroplasten stärker als niedrige Temperaturen (10 und 15 °C) und Wassermangel (40%). Während bei 22°C und 55% WK keine Schädigungen der Zellorganellen auftraten, schädigten Hitzestress und Wasserüberschuß die Struktur der Chloroplasten, Mitochondrien und Ribosomen stärker als niedrige Temperaturen und Wassermangel. Mit Abweichung von optimalen Entwicklungsbedingungen der Pflanzen war eine Zunahme der Plastoglobuli zu verzeichnen.

Die Ergebnisse zeigen, daß die verminderte Wirtseignung der Pflanzen für Blattläuse unter extremen Stressbedingungen ihre Ursachen weitestgehend in der Zerstörung der inneren Struktur des pflanzlichen Gewebes findet.

SCHLÜSSELWÖRTER: Stress, Temperatur, Wasser, Morphologie, Histologie, Ackerbohne, Gerste

Universität Leipzig, WB Tropische Landwirtschaft, Dr. S. Richter, Fichtestraße 28: 04275 Leipzig-Deutschland

MORPHOLOGICAL AND HISTOLOGICAL CHANGES IN TEMPERATURE- AND WATER-STRESSED BROAD BEAN AND BARLEY PLANTS

Proceeding from optimum conditions for the growth of broad bean and spring barley of 22°C and moderate water supply of the soil of 55% water capacity, the stomata state advanced with rising temperature and especially increasing soil moisture. Heat stress as well as surplus water exercised a greater influence on the ultrastructure of the cell than low temperatures and water deficiency. Thus, especially the structures of chloroplasts, mitochondria and ribosomes were affected and damaged, respectively.

By deviating from growth optimum, the number of plastoglobuli was increased. The results show that the diminished host suitability to the aphides under extreme stress conditions are caused by the destruction of the internal structure of plant tissue.

KEY WORDS: stress, temperature, water, morphology, histology, broad bean, barley

EINLEITUNG

Die Umweltstressoren stellen limitierende Faktoren beim Anbau wie auch bei der Erweiterung der Anbaufläche von Kulturpflanzen dar. Die weltweit festzustellenden beträchtlichen Schwankungen der Agrarproduktion sind vielfach auf den Einfluß abiotischer Stressfaktoren, wie Trockenheit, Überschwemmung, Versalzung und Temperaturstress zurückzuführen (Cherry, 1989). Unter dem Begriff Stress werden nach Larcher (1987) im allgemeinen in der Pflanzenphysiologie sämtliche Belastungssituationen verstanden, die in einem Organismus Abweichungen vom Normalverhalten auslösen. Durch die Stressfaktoren wird die Möglichkeit der optimalen Umsetzung des genetischen Potentials der Pflanzen für Wachstum, Entwicklung und Reproduktion mehr oder weniger stark beeinträchtigt. Um diese Abweichung vom Lebensoptimum überwinden zu können, versucht der gestresste Organismus zum Ausgleich seiner Belastung Energie zu mobilisieren. In diesem Zusammenhang ist die Frage, ob ein bestimmter Organismus in einer gegebenen Situation Stress erfährt, nur mit einem Vergleich zum Normalverhalten zu beantworten. Demzufolge ist nicht die Intensität des Reizes von Bedeutung, sondern die Antwort des Organismus selbst. Insofern herrscht definitionsgemäß Stress dann vor, wenn bei der Pflanze zusätzliche Energie zur Aufrechterhaltung normaler Lebensfunktionen aufgewendet werden muß, d.h., wenn besondere Stoffwechselforgänge zur Kompensation des inneren Milieus notwendig werden und wenn vorzeitige Abbauvorgänge einsetzen (Larcher, 1987). Nach Meinung des Autors können sich die Auswirkungen des Stresses auf die Pflanze wie folgt äußern:

- Strukturdesorganisation, besonders am Photosyntheseapparat;
- Aktivitätsänderungen von Enzymen (Peroxidase, N-Reduktase, Alkoholdehydrogenase, Glutamatdehydrogenase);
- Neubildung und Anreicherung von bestimmten Metaboliten (Prolin, Betain), Stressproteinen und sekundären Pflanzeninhaltsstoffen;
- Auftreten von Stresshormonen (Abscisinsäure, Ethylen);

Veränderung der Membraneigenschaften (Permeabilität, Stofftransporte, Membranpotential);

- Atmungssteigerung
- Photosynthesehemmung
- Verminderung der Stoffproduktion sowie Wachstumsstörungen (Härtel, 1976; Christiansen, 1979; Wien u.a., 1979; Larcher, 1987; Quarrie, 1989)

In der Streßforschung sind neben quantitativen Nachweismethoden (Ertrags-, Frisch- und Trockenmassebestimmung) die physiologischen und genetischen Analysemethoden als frühdiagnostische Streßhinweise von zunehmender Bedeutung. Im Zusammenhang mit Untersuchungen zur Beeinflussung der Erreger-Wirt-Interaktion an den Beispielen Erbsenblattlaus — Ackerbohne und Haferlaus — Sommergerste durch die Stressoren Temperatur und Wasser (Richter und Balde, 1993; Balde und Richter, im Druck) sollen mit Hilfe elektronenmikroskopischer Nachweismethoden mögliche morphologische und ultrastrukturelle Veränderungen an den Pflanzen erfaßt werden, um so zur komplexeren Interpretation gewonnener Ergebnisse über Temperatur- und Wasserstreß auf die Erreger-Wirt-Interaktion beizutragen.

MATERIAL UND METHODEN

Pflanzenanzucht

Die Anzucht der Versuchspflanzen erfolgte bis zur vollständigen Ausbildung des 2. Blattpaares bei *Vicia faba* bzw. im DC 12-Stadium bei *Hordeum vulgare* zum Komplex Temperatur in Klimakammern bei jeweils 10, 15, 22 und 30°C, wobei generell auf eine Wasserkapazität (WK) von 55% gegossen wurde.

Die Pflanzen zum Komplex Wasser wurden unter Gewächshausbedingungen kultiviert. Vor der Überführung in die Klimakammer, wo einheitlich Temperaturen von 22 bzw. 30°C herrschten, wurden die Versuchsgefäße auf eine Wasserkapazität von 40, 55 und 85% eingestellt. Die Wassergabe in der nachfolgenden Versuchszeit erfolgte unter Berücksichtigung der Differenzmethode, wobei die tägliche Wassergabe aus der Summe des Gewichtes absolut trockener Erde, der Garantierung der entsprechenden WK und des leeren Topfgewichtes ermittelt wurde (Balde, 1991).

In den Klimakammern (KPW-mytron) war eine einheitliche Belichtungsdauer von 12 Stunden bei einer Intensität von 3000 lx (3 1,5 Watt/m²) sowie eine relative Luftfeuchtigkeit von 60 bis 80% gegeben.

Die Probenahme erfolgte 10 Tage nach Erreichen der o.g. Entwicklungsstadien der Pflanzen.

Probeentnahme

Ausgehend von der Tatsache, daß sich Streß systematisch auf alle Organe auswirkt, selbst wenn nur ein begrenzter Bereich der Pflanze belastet wird (Larcher, 1987), wurde das Untersuchungsmaterial einheitlich aus der Mitte der Blattspreite des 2. Blattes (Gerste) bzw. des 2. Blattpaares (Ackerbohne)

entnommen. Für rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen wurden Blattstücke von ca. 25 mm² (5 mm x 5 mm) und für Transmissionsuntersuchungen 3 mm² (1 mm x 3 mm) mittels eines Skalpells geschnitten und in Glutaraldehydlösung (3%; pH 7,4) fixiert. Die weitere Aufbereitung des Pflanzenmaterials und die anschließenden Untersuchungen fanden am damaligen Institut für Phytopathologie Aschersleben statt.

Probenvorbereitung und Untersuchungen

Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden für die in der Glutaraldehydlösung fixierten Proben zunächst die kritische Punkttrocknung durchgeführt und anschließend in einer Sputteranlage mit Gold-Paladium bedampft. Die Proben wurden mit einem Rasterelektronenmikroskop ISI-40 untersucht. Zur Erfassung möglicher Veränderungen der Ultrastruktur der Zellen wurden Ultradünnschnitte angefertigt, um sie anhand von Transmissionsuntersuchungen zu bewerten. Dazu wurden die Proben in 0,66%iger Osmiumsäure nachfixiert. Nach Anfertigung der Ultradünnschnitte am LKB-Ultratome (Schweden) wurden diese 10 Minuten mit Uranylacetat und Bleicitratlösung doppeltkontrastiert. Daran schloß sich die Auswertung am Elektronenmikroskop (JEM-100B Jeol, Japan) an.

ERGEBNISSE

Morphologische Untersuchungen

Im Rahmen morphologischer Untersuchungen ging es im wesentlichen um die Veränderung der Oberflächenbeschaffenheit der Pflanzen und der Spaltöffnungen, welche eine entscheidende Bedeutung bei der Regulierung des Gasaustausches mit der Umwelt besitzen. Dabei konzentrierten sich die Beobachtungen besonders auf die Stomataapertur.

Einfluß der Temperatur

Zwischen der Öffnung der Stomata und der Umgebungstemperatur bestand eine enge Wechselbeziehung. Unabhängig von der Pflanzenart öffnen sich die Stomata mit steigenden Temperaturen, wobei eine pflanzenartspezifische Öffnungsweite zugunsten der Ackerbohne zu beobachten war. Während die Spaltöffnungen von *Vicia faba* bei 10 und 15°C geschlossen blieben, befanden sie sich unter Einwirkung von 30°C in einem weit geöffneten Zustand (Abb. 1).

Im optimalen Wachstumsbereich von 22°C konnten sowohl geschlossene als auch leicht geöffnete Stomata beobachtet werden. Während bei Ackerbohnenpflanzen die meisten Keulenhaare durch die Hitze stark geschädigt waren, wurden die Grannenhaare der Sommergerste durch den Hitzestress nicht beeinträchtigt.

Einfluß der Wasserversorgung

Es konnte sowohl an Ackerbohnen als auch an Gerstenpflanzen festgestellt

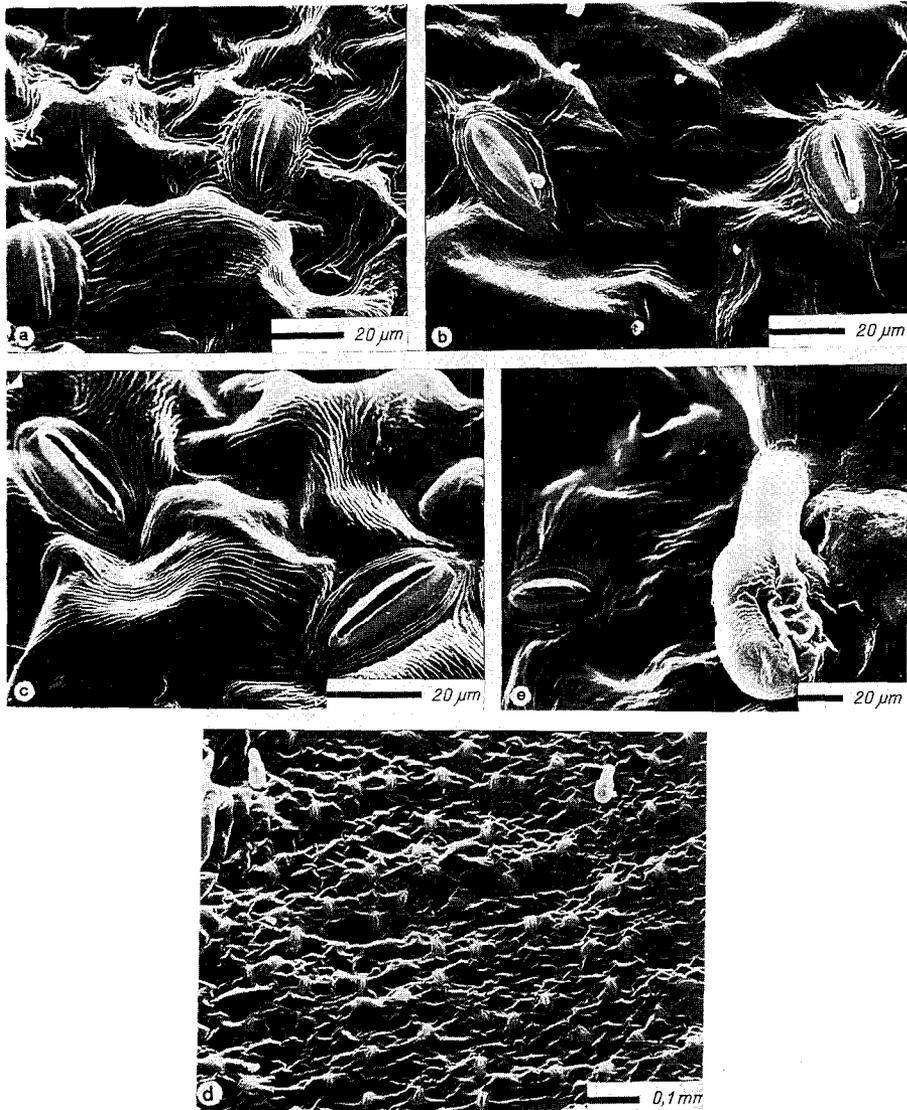


Abbildung 1 Stomataapertur bei *Vicia faba*
 a) geschlossene Stomata bei 15 °C b) geschlossene und offene Stomata bei 22°C
 c) sehr weit geöffnete Stomata bei 30°C d) übersichtsaufnahme bei 22°C
 e) geschädigtes Keulenhaar bei 30°C

werden, daß sich die Stomata unter den optimalen Temperaturbedingungen von 22°C mit steigendem Wasserangebot zunehmend öffneten. Während die Spaltöffnungen bei Wassermangel (40% WK) geschlossen blieben, lagen sie bei einer Wasserkapazität von 85% weitgehend in geöffnetem Zustand vor (Abb. 2).

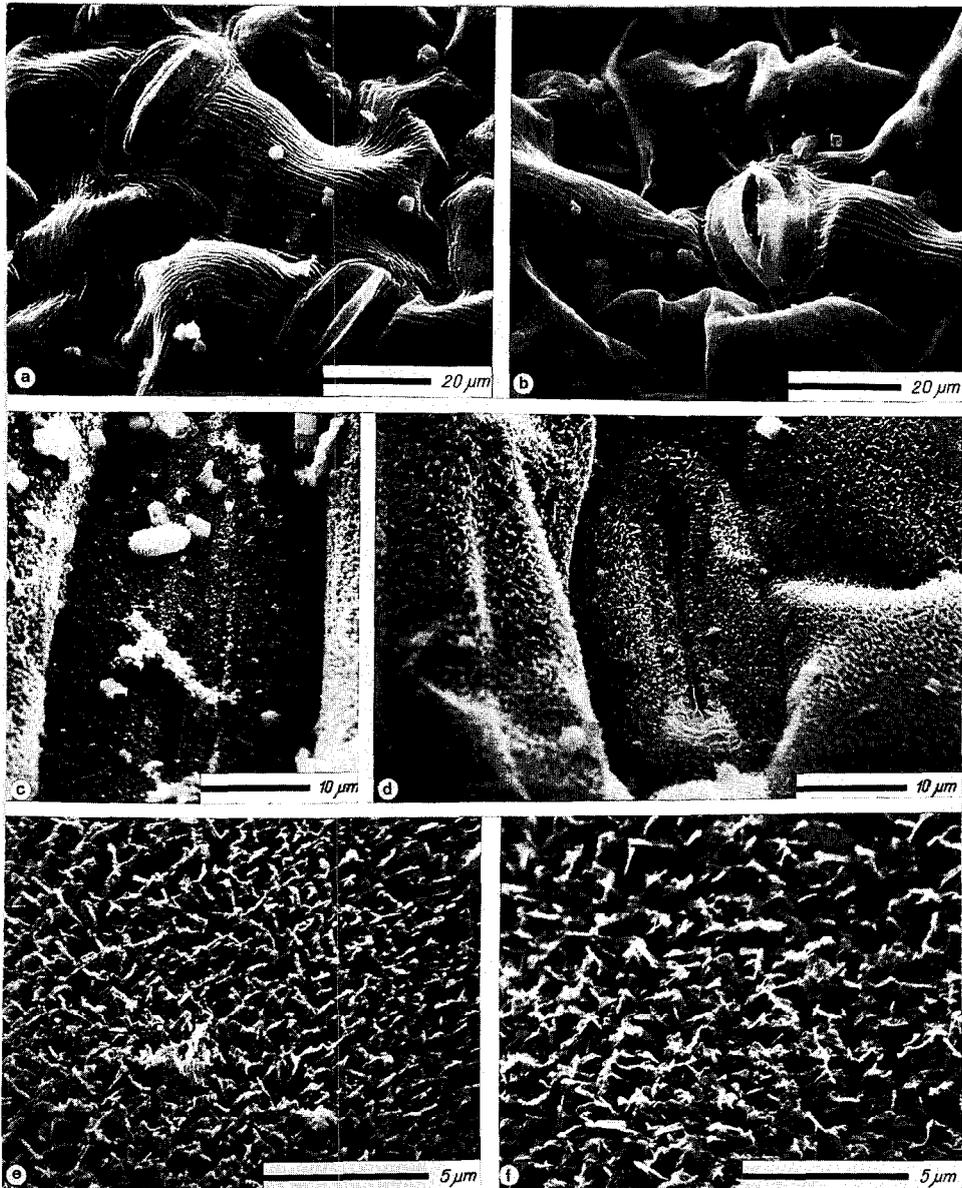


Abbildung 2 Einfluß der Wasserversorgung auf die Stomataapertur und Wachsstruktur bei 22°C

- a) Stomata von *Vicia faba* bei 40% Wasserkapazität geschlossen
- b) offene Stomata von *Vicia faba* bei 85% Wasserkapazität
- c) geschlossene Stomata von *Hordeum vulgare* bei 40% Wasserkapazität
- d) offene Stomata von *Hordeum vulgare* bei 85% Wasserkapazität
- e) Wachsstruktur von *Hordeum vulgare* bei 40% Wasserkapazität
- f) Wachsstruktur von *Hordeum vulgare* bei 85% Wasserkapazität

Weitere Untersuchungen der Blattoberfläche von *Hordeum vulgare* zeigten eine leichte Veränderung der Wachststruktur im Zusammenhang mit dem Wassergehalt des Bodens. Während diese beim **Trockenstreß** kompakter erschien, war sie bei hoher Bodenfeuchtigkeit **locker** angeordnet. Zwischen der **Stomataapertur** und der Wasserversorgung konnten sowohl bei 22°C als auch bei 30°C ähnliche Beziehungen festgestellt werden. Während die Stomata bei **Wassermangel** geschlossen blieben, öffneten sie sich unter hohen Feuchtigkeits- und Hitzebedingungen nahezu auf ihr Maximum. Diese Tatsache bestätigt die Feststellung, daß die Öffnung der Stomata (Stomatabewegung) in hohem Grad von der Wasserbilanz abhängig ist (Lundegardh, 1968). So werden die Stomata unabhängig von den herrschenden Umgebungstemperaturen geschlossen, wenn das Wasserdefizit der Schließzellen steigt.

Ultrastrukturuntersuchungen

Im Vordergrund dieser Untersuchungen stand die Ermittlung möglicher Veränderungen in der Struktur bestimmter Organellen wie **Mitochondrien**, **Ribosomen** und vor allem **Chloroplasten** als Zentrum der Photosynthese.

Einfluß der Temperaturen

Unter den Temperaturbedingungen von 15 und 22°C erfuhren die **Chloroplasten**, die **Mitochondrien** und die **Ribosomen** keine Veränderung. Die Chloroplasten unterschieden sich bei 10 und 15 °C von denen bei 22 °C nur durch die Anzahl und Größe ihrer Plastoglobuli, die unter den kühleren Bedingungen relativ häufig auftraten. Da sie osmiophile Eigenschaften aufweisen, werden sie bei der elektronenmikroskopischen Präparation mit Osmiumsäure besonders intensiv gefärbt. Im Gegensatz dazu waren bei 30°C einige wesentliche strukturelle Veränderungen besonders an den Chloroplasten beider Pflanzenarten zu beobachten. Obwohl die Struktur der Thylakoiden (Grana und Stroma) intakt erschienen, wurden die Hüllmembranen der Chloroplasten und einiger Mitochondrien beschädigt (Abb. 3).

Die meisten Mitochondrien waren zerstört und der Tonoplast weitgehend aufgelöst. Gleichzeitig waren eine besonders starke Anreicherung an Plastoglobuli und eine intensive Vakuolisierung des Protoplasmas unter diesem **Hitzestreß** zu beobachten.

Einfluß der Wasserversorgung

Bei den Untersuchungen unter 22°C konnte festgestellt werden, daß sowohl extrem niedriges als auch hohes Wasserangebot bei den Kulturpflanzen zur Beeinträchtigung der Chloroplasten führte, wobei sich der **Abbauprozess** bei Trockenheit langsamer als bei hoher Bodenfeuchtigkeit vollzog. Im Gegensatz zu der relativ optimalen Wasserversorgung von 55% WK konnten unter den **Trockenstreßbedingungen** (40% WK) nur diffuse Thylakoide beobachtet werden.

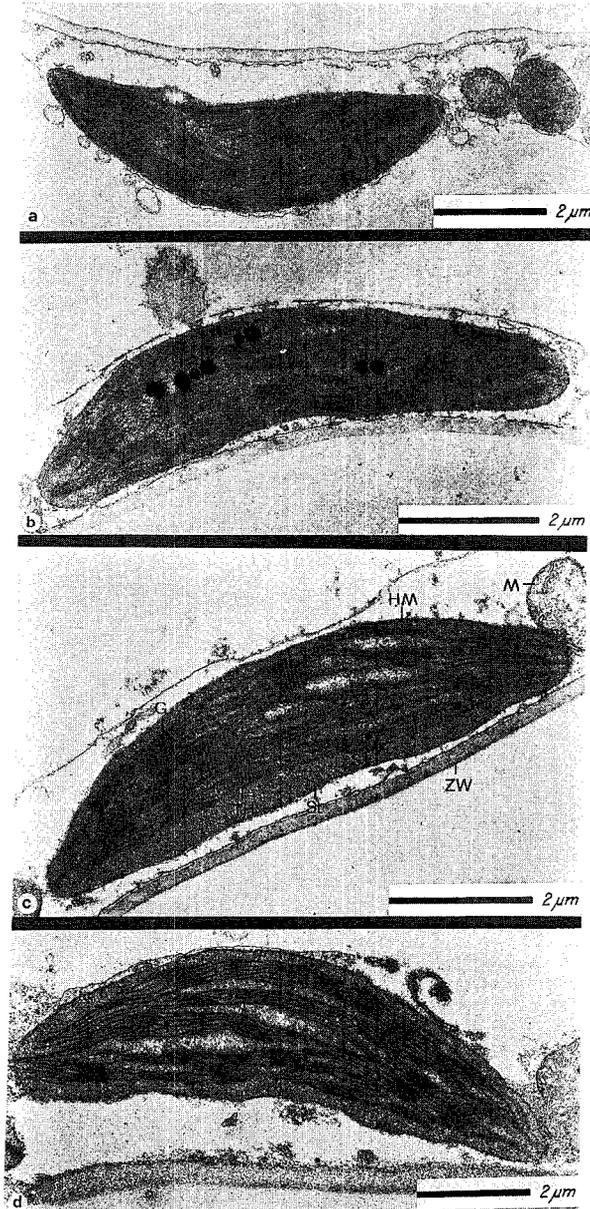


Abbildung 3 Einfluß der Temperatur auf die Chloroplasten

- a) intakter Chloroplast und Mitochondrium von *Hordeum vulgare* bei 22°C
- b) Chloroplast und zerplattetes Mitochondrium von *Hordeum vulgare* bei 30°C
- c) intakter Chloroplast und Mitochondrium von *Vicia faba* bei 22°C
- d) intakter Chloroplast von *Vicia faba* bei 15°C

(M- Mitochondrium, HM- Hiillmembran, St- Stroma, TH- Thylakoide, G- Grana, ZW- Zellwand)

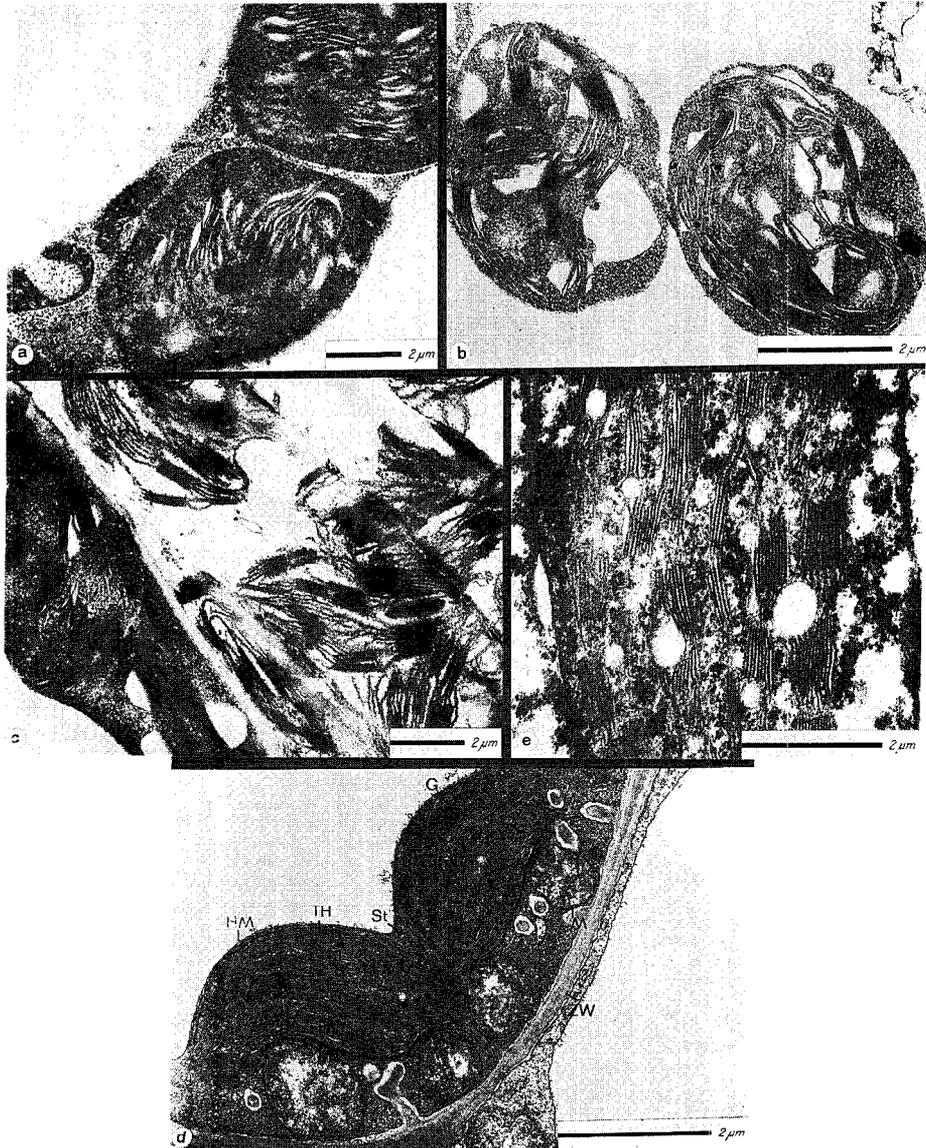


Abbildung 4 Einfluß der Wasserversorgung auf die Chloroplasten

- a) Chloroplast mit diffusen Thylakoiden von *Hordeum vulgare* bei 40% Wasserkapazität
- b) Chloroplast mit starker Stärkeeinlagerung von *Hordeum vulgare* bei 55% Wasserkapazität
- c) zerplatzter Chloroplast von *Hordeum vulgare* bei 85% Wasserkapazität
- d) intakte Chloroplasten und Mitochondrien von *Vicia faba* bei 55% Wasserkapazität
- e) geschädigter Chloroplast von *Vicia faba* bei 85% Wasserkapazität
(M- Mitochondrium, HM- Hüllmembran, ST- Stroma, TH- Thylakoide, G- Grana. ZW- Zellwand)

Die Hüllmembranen waren völlig aufgelöst, wobei die Grundform der Chloroplasten noch erhalten blieb (Abb. 4).

Demgegenüber waren unter dem Einfluß extremer Bodenfeuchtigkeit (85% WK) vorwiegend zerplatzte Chloroplasten festzustellen. Es zeigte sich, daß die Ackerbohne im Vergleich zur Gerste toleranter gegenüber hoher Wasserkapazität im Boden ist.

Bei Hitzestress (30°C) konnte für die geprüften Wasserkapazitäten kein nennenswerter Einfluß auf die Ultrastruktur der pflanzlichen Zellen beobachtet werden. Das trifft auch für die Sommergerste bei den kühleren Temperaturbedingungen von 10°C zu. Das deutet darauf hin, daß bei höheren bzw. niedrigen Temperaturen der Einfluß des Wassers und der Temperatur sich ergänzen.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Durch rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen konnten zwischen der Stomataapertur und den Prüftemperaturen Beziehungen hergestellt werden. Die Öffnungsweite der Stomata, die außer von der Temperatur besonders von den Stellgrößen Licht und Wasser bedingt wird, ist das Ergebnis der interzellularen CO₂-Konzentration, die ihrerseits die Photosynthese beeinflusst. Bei der Regulierung des Gasaustausches und des Wasserhaushaltes besitzen die Stomata nach Raschke und Hendrich (1985) für höhere Pflanzen eine Schlüsselrolle. Zwischen der Stomataapertur und der Abscisinsäure, welche in den Chloroplasten der Mesophyllzellen und vermutlich auch in den Schließzellen produziert wird, besteht eine enge Beziehung (Goldbach und Goldbach, 1977; Homberg und Weiler, 1984). Mit Steigerung der Abscisinstiurekonzentration in den Pflanzen schließen sich die Spaltöffnungen, was von Outlaw und Manchester (1979) mit der Akkumulation von Zuckern in den Schließzellen begründet werden kann. Auf die Tatsache, daß niedrige Temperaturen neben der verstärkten Bildung des Schutzosmotikums Prolin auch die Synthese der Abscisinsäure induzieren und damit den Stomataverschluß fördern, wiesen auch Cape11 und Dörffling (1989) hin. Die gleiche Wirkung ruft auch Trockenstress hervor, wobei zum einen die Bildung von Abscisinsäure durch Verminderung bzw. Verlust des Turgors angeregt wird (Stomataverschluß) und zum anderen Strukturdesorganisationen von Membranen und Organellen mit Einschränkung der Photosynthese einhergehen (Davies und Meinzer, 1990; Hartung und Baier, 1990). Die weite Öffnung der Stomata bei 85% WK ist auf den dabei auftretenden Sauerstoffmangel im Boden zurückzuführen, welcher durch verstärkte Atmung der Pflanzen der Wurzelvergiftung durch CO₂-Überschuß entgegen wirkt und so die Apertur der Schließzellen regelt.

Bei den Untersuchungen der Ultrastruktur der Chloroplasten konnten ebenfalls Beziehungen zu den Einwirkungen der Stressoren gefunden werden. So nahm die Zahl der lipidartigen Plastoglobuli mit Abweichung vom Wachstumsoptimum zu. Obwohl ihre zellphysiologische Bedeutung noch nicht vollständig aufgeklärt ist, deutet ihre Anreicherung nach Schlegel u.a. (1988) vermutlich auf intensive Desintegration der Protein-Lipid-Schichtung bei den Zellorganellen hin. Der Höhepunkt der Stresswirkung wird offensichtlich mit der irreversiblen Schä-

digung der Hüllmembran sowie der Stroma- und Granathylakoiden der Chloroplasten erreicht. Dadurch wurden nicht nur strenge Permeabilitätsbarrieren für bestimmte zelluläre Verbindungen geschaffen, sondern es wurden auch die Enzyme der photosynthetischen Kohlenhydratbiosynthese sowie aktive Pigmente, die für die Umwandlung von Strahlungsenergie in chemische Energie verantwortlich sind, weitestgehend zerstört. Durch die beim Temperaturstreß von 30°C wie auch beim Wasserstreß von 85% WK bewirkte Zerstörung der Hüllmembran und des Tonoplasten gelangen die Photosyntheseprodukte und die in den Chloroplasten synthetisierten Proteine nicht mehr ins Phloem und beeinflussen damit den Nährwert der Pflanzen für die Systembibioten unter den Schadinsekten.

Temperatur- und Wasserstreß rufen sowohl morphologische als auch ultrastrukturelle Veränderungen an den Pflanzen hervor, wobei sie bei der Ackerbohne in der Regel ausgeprägter als bei der Sommergerste sind.

Literatur

- Blade, M.: Einfluß abiotischer Faktoren auf die Interaktion von Wirtspflanzen und Blattläusen. Universität Leipzig, Diss. A, 1991, 112 S.
- Balde, M.; Richter, S.: Einfluss der Wasserversorgung des Bodens auf Ackerbohne und Gerste sowie Entwicklung und Vermehrung von *Acyrtosiphon pisum* Harris und *Rhopalosiphum padi* L. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* (im Druck)
- Capell, B.; Dörffling, K.: Low temperatur-induced changes of acid contents in barley and cucumber leaves in relation to their water. *J. Plant Physiol.* **135** (1989), 571-575
- Cherry, J.H.: Environmental stress in plants; biochemical and physiological mechanisms. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, 1989
- Christiansen, M.N.: Organization and conduct of plant stress research to increase agricultural productivity. In: Mussel, H.; Staples, R.C.: Stress physiology in crop plants. John Wiley & Sons New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 1979
- Davies, W.J.; Meinzer, F.C.: Stomatal responses of plants in drying soil. *Biochem. Physiol. Pflanzen* **186** (1990), 357-366
- Goldbach H.; Goldbach, E.: Abscisic acid translocation and influence of water stress on grain abscisic acid content. *J. Exp. Botany* **107** (1977), 1342-1350
- Härtel, O.: Einwirkungen von Umweltgiften auf Pflanzen. 1. Wie lassen sich Pflanzenschaden definieren? *Umschau* **76** (1976), 347-348
- Hartung, W.; Baier, M.: Content and transport of abscisic acid (ABA) in guard cells. *Biochem. Physiol. Pflanzen* **186** (1990), 341-349
- Homborg, C.; Weiler, E.W.: High-affinity binding sites for abscisic acid on the plasmalemma of *Vicia faba* guard cells. *Nature* **310** (1984), 321-324
- Larcher, W.: Streß bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* **74** (1987), 158-167
- Lundegardh, H.: Pflanzenphysiologie. Fischer Verlag Jena, 1968
- Outlaw, W.H.; Manchester, J.: Guard cell starch concentration related to stomatal aperture. *Plant Physiol.* **64** (1979), 79-82
- Quarrie, S.A.: Abscisic acid as a factor in modifying drought resistance. 27-37 In: Cherry, J.H.: Environmental stress in plants; biochemical and physiological mechanisms. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Paris, Tokyo, 1989
- Raschke, K.; Hendrich, R.: Simultaneous and independent effects of abscisic acid on stomata and photosynthetic apparatus in whole leaves. *Planta* **163** (1985), 105-118
- Richter, S.; Balde, M.: Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung und Vermehrung der Erbsen- und Haferblattläuse an Ackerbohne und Sommergerste. *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. Gießen* **8** (1993), 562-568
- Schlegel, H.; Leistner, H.U.; Anton, C.: Die Wirkung toxischer Stoffwechselprodukte von *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary auf verschiedene Testobjekte. *Zentralblatt Mikrobiol.* **143** (1988), 339-350

Wien, H.C.; Littleton, E.J.; Ayanaba, A.: Drought stress of cowpean under tropical conditions. 283-301. In: Mussell, H.; Staples, R.C.: Stress physiology in crop plants. Wiley & Sons New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 1979