

A HERBÁRIUMOK JELENTŐSÉGE A KLÍMAVÁLTOZÁS KUTATÁSÁBAN

Molnár V. Attila

PhD, habilitált egyetemi adjunktus,
Debreceni Egyetem Természettudományi Kar Növénytani Tanszék, Debrecen
mva@science.unideb.hu

Bevezetés

A bolygónkon jelenleg zajló, írott történelmünk során eddig nem tapasztalt sebességű klímaváltozás hatásait számos különböző élőlénycsoportnál elemezték. A növények klímaváltozása különböző szinteken és módokon egyaránt érzékelhető. A változások különösen látványosak sarkvidéki és hegyvidéki környezetben: például magashegységekben felfelé tolodott a fahatár; az Alpok hegycsúcsainak hetven százalékán nőtt a fajgazdagság; a boreális erdőzónában nőtt a fafajok növekedési üteme, illetve a fák magassága és fatömege; jelentősen növekedett az antarktiszi séd-búza nevű pázsitfűfaj állományainak nagysága.

Ám a változások egyrészt korántsem korlátozódnak ezekre a régiókra, másrészt nem feltétlenül örömteliek. A flóra dinamikus változásban van: míg egy-egy őshonos faj visszaszorulása drámai mértékű, addig rövid generációs idejű, behurcolt növények (köztük számos gyom és allergén faj) intenzíven terjednek. Nagyszámú, 1700 növény- és állatfaj elterjedésének vizsgálata alapján kimutatták, hogy a fajok elterjedési területei átlagosan évtizedenként 6,1 kilométerrel tolódnak a pólusok felé. Az eltolódás azonban nemcsak térben, hanem időben is bekövetkezik. Az

élőlények életszakaszai különböző szakaszokra (fenofázisokra) oszthatók, például a virágos növények esetében a kihajtásra, virágzásra, termésérlelésre. Európában a legutóbbi évtizedekben a vegetációs periódus az 1960-as évek óta átlagosan tizenegy nappal hosszabbodott meg, a korábbi lombfakadás és a későbbi lombhullás következtében.

A klímaváltozás hatásainak megértésében különösen értékesek azok az esetek, amikor nagyobb időtávlatban vannak megfigyelések élőlények bizonyos fenofázisairól.

A növények szárított, préselt herbárium példányai és a hozzájuk tartozó információk évszázadok óta nélkülözhetetlen eszközei a botanikai kutatásoknak. Miközben napjainkban a természettudományos gyűjtemények világszerte válságban vannak (Dalton, 2003), a herbáriumoknak újabb és újabb felhasználási területei jelennek meg, például az invázióbiológia, környezetszennyezés, növényi interakciók, ökológia, konzervációbiológia, molekuláris filogenetika, farmakobotanika vagy éppen a klímaváltozás kutatásának területén.

A herbáriumok szerepét a klímaváltozás kutatásában jól illusztrálja a Google Scholar internetes keresőben (URL1) a 'herbaria' + 'climate change' szavakra együttesen eső találatok számának növekedése (*t. abra*). A ten-

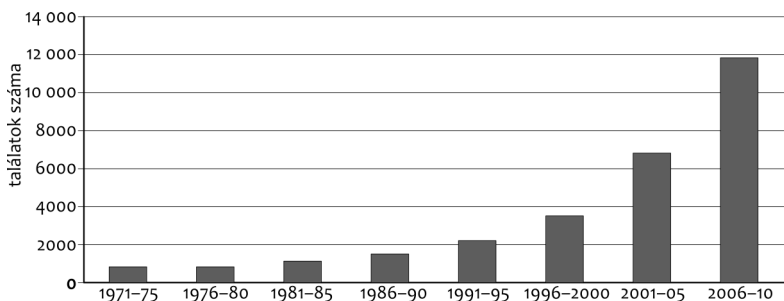
dencia folytatódik, mert a két kulcsszóra együttesen 2011–2012-ben már 6260 (idézetek és szabadalmak nélküli) találat esik.

A növények klímaválaszának megértése különösen fontos, mivel ezek azok az élőlények, amelyek a napfény segítségével szerves anyagot tudnak szervetlenből létrehozni, amit azután az összes többi élőlény felhasznál. Elsődleges termelői szerepüknek köszönhetően a növények alapvető alkotói majd minden földi ökoszisztémának. Ezzel összefüggésben a növényzet fenológiai változásai lehetnek a fő közvetítők az állatvilágra és az emberiségre gyakorolt hatásoknak is. Másfelől, a növényekre is hatnak egyéb élőlények (mint növényevők, élősködők és megporzók). Míg a növényevőkkel és élősködőkkel folytatott evolúciós játszmákban a növények hasznot húzhatnak a fenológiai eltolódásból, a növények és megporzók között keletkező bármely időbeli eltérés jelentősen csökkentheti a megporzás hatékonyságát és így a növények szaporodási sikerét. A növények virágzása és megporzók időbeli összehangoltsága több évezred koevolúciós folyamatának eredménye. A napjainkban tapasztalható *pollinációs krízis* (rovarmegporzású növények és megporzók jelentős hanyatlása) néhány tanulmány alapján részben összefügghet a klímaváltozással.

A légköri szén-dioxid-koncentráció emelkedése és a klímaváltozás – a herbáriumok tükrében

A herbáriumi példányok kémiai összetételének vizsgálata lehetőséget kínál különböző emberi tevékenységek következtében a környezetbe kerülő szennyező anyagok, például policiklikus aromás szénhidrogének, nehézfémek, növények számára felvehető nitrogénformák vagy akár a radioaktív sugárzás intenzitásának változása és a szén-dioxid mennyiségi változásának időbeli nyomon követésére.

A légköri CO₂-koncentráció emelkedésének bizonyítását követően F. Ian Woodward (1987) ismerte fel a herbáriumi példányok alkalmazhatóságát az élőlények e változásra adott válaszáinak kutatásában. Nyolc mérsékelt övi fafaj kétszáz év alatt gyűjtött herbáriumi példányainak levelein megfigyelhető gázcsereenyílás-sűrűség 40%-os csökkenéséről számolt be. Annak bizonyítására, hogy ezt a változást a légköri CO₂-szint emelkedése okozta, élő növényeken kontrollált körülmények közt kísérletesen is igazolta a jelenséget. Josep Peñuelas és Roser Matamala (1993) arról számoltak be, hogy a növények jelenleg észlelhető Al-, Ca-, Cu-, Sr-, Fe-, P-, Mg-, Mn-, K-, Na-, S- és Zn-tartalma alacsonyabb, mint bármikor az elmúlt 250 év során, amiért



I. ábra • A 'herbaria' + 'climate change' szavakra eső találatok száma a Google Scholar programban öt éves időszakoként

véleményük szerint szintén a CO₂-koncentráció emelkedése tehető felelőssé.

A földi légkör szén-dioxid-koncentrációjának emelkedését vizsgáló tanulmányokat követően, a klímaváltozást és annak növényekre gyakorolt hatását taglaló vizsgálatok sem vártak sokat magukra. E tanulmányoknak elsősorban azért fontos adatforrásai a muzeális gyűjtemények, mert kétszáz-kétszázötven éves időtávlatban nem állnak rendelkezésre direkt fenológiai adatsorok. A recens adatokat azonban jól kiegészítik a herbáriumi példányokról nyert történeti adatok. Növények klímaválaszt herbáriumi adatok alapján elsőként Daniel Primack és munkatársai (2004) tanulmányozták. 1885 és 2002 között Boston évi középhőmérsékletében 1,58 °C-os emelkedés volt tapasztalható. Ez egyes fajok nyílási idejének előremozdulását vonta maga után, különösen február, március, április és május hónapokban. A hosszabb nyílási idejű fajokat alkalmasabbnak találják a hőmérsékletváltozásra adott válasz értékelésére, mint a rövid nyílási idejűeket.

A klímaváltozás nem csupán a növényfajok fenológiájában okozhat változásokat, hanem a populációk tengerszint feletti magasság szerinti elmozdulásában is. Ariel Bergamini és munkatársai (2009) hatvanegy mohafaj Svájcban 1880 és 1920, illetve 1980 és 2005 között gyűjtött 8520 herbáriumi példánya esetében azt tapasztalták, hogy az átlagos gyűjtési magasság szignifikáns mértékben (89±29 méterrel) emelkedett. A változás fő hajtóerejét a „fagykedvelő” (cryofil) fajok szolgáltatták, amelyeket éventedenként átlagosan 24 méterrel, összesen pedig 222±50 méterrel magasabban gyűjtöttek.

Azt, hogy a herbáriumi fenológiai adatok alkalmazásakor tekintettel kell lenni a gyűjtőhelyek lokalitásaira, azt jól szemléltetik

Claude Lavoie és Daniel Lachance (2006), valamint Kaesha L. Neil és munkatársai (2010). A két tanulmányban vizsgált fajok virágzási dátumai látványosan elmozdultak az utóbbi évtizedek során, ám ez a változás számos esetben csak az urbán területeken, nagyvárosokban gyűjtött adatsorokban mutatkozik meg, vagyis a nagyvárosok területén érvényesülő „hőkupola-hatást” tükrözik.

A lokalitás mellett a mintavételi aktivitás és a populációk mérete is befolyásolja a herbáriumi adatokat. Az egy-egy évben elsőként észlelt nyílási dátum nem független a populáció méretétől, az alacsony gyűjtési aktivitás pedig későbbre tolja az első virágzás észlelésének dátumát (Miller-Rushing et al., 2008). Az első virágzás dátumánál célravezetőbb módszer az átlagos virágzási dátum vizsgálata.

A herbáriumi példányok alkalmazásának korlátja, hogy egy adott példányról nem tudhatjuk, az adott fenofázis mely szakaszában gyűjtötték, például *nyílás időszakának elején, közepén vagy végén* (Primack – Miller-Rushing, 2009). *Viszont számos példa azt mutatja, hogy kellően nagy mintaszám esetén, különösen rövid ideig nyíló fajok esetén elfogadható becslést kapunk arra, hogy mikor van a virágzás csúcsideje* (Primack et al. 2004; Bolmgren – Lonngren, 2005; Robbirt et al., 2011).

Újszerű, multi-fenofázisos megközelítést mutattak be Eileen Diskin és munkatársai (2012); a *Rubus fruticosus* herbáriumi példányairól nyert fenológiai adatokat fenofázisuk szerint kategorizálták. Lineáris regresszió alkalmazásával értékelték a hőmérséklet és az első virág nyílásának dátuma, a teljes nyílás dátuma, az első termés megjelenésének dátuma és a teljes termésérés dátuma közti összefüggést. Az eredmények azt a tendenciát mutatták, hogy az emelkedő hőmérséklet az

első virág megjelenését, a teljes nyílást és az első termés megjelenését is korábbra tolja.

Az orchideák és az éghajlatváltozás

Az orchideák ideálisak a megporzás és a fenológia közötti kölcsönhatás tanulmányozására, mivel igen különböző megporzási módokat mutatnak: számos képviselőjük önmegporzó, mások a megporzókat nektárral jutalmazták, és a fajok mintegy harmada a megtévesztés különböző módjait alkalmazza. E változatosság miatt vizsgálható, hogy a megporzás mennyire korlátozza, vagy éppen segíti a különböző növények klímaváltozásra adott válaszát. Hiszen ha különbséget kapunk az önmegporzó növények (amelyeknek nincsen szükségük rovarmegporzókra) és a rovarokat „alkalmazó” másik két csoport klímaválaszában, akkor a megporzás folyamatában meglevő különbségek nagy hatással vannak arra, hogy a növények mennyire rugalmasan reagálnak az éghajlatváltozásra.

A növények melegeedésre mutatott reakciójában egyaránt kimutattak szezonális különbségeket a történeti fenológiai adatsorok vizsgálata során és kísérletes tanulmányokban. Általában a kora tavasszal virágzó növények érzékenyebben reagálnak a globális változásra, mivel ezek a fajok a változékonyabb tavaszi időjáráshoz alkalmazkodtak. Ezt a hatást erősítheti a hőmérsékletnek – az év többi időszakával összehasonlítva – nagyobb mértékű emelkedése a téli és tavaszi időszakban.

Az élőlények képességeit befolyásolhatják az életmenet-jellemzők is, hogy a környezeti tényezők változását kövessék. Például a Brit-szigetek növényfajai közül az egyévesek virágzási ideje jóval korábbá vált, mint az évelőké. E megfigyelés lehetséges magyarázata, hogy a rövidebb élettartamú fajok generációs ideje rövidebb, és emiatt a változó

körülményekhez gyorsabban tudnak alkalmazkodni, hiszen a rövidebb generációs idő általában gyorsabb evolúciós folyamatokat jelent. Másfelől, a hosszú életű növényfajoknak nagyobb mértékű lehet a fenotipikus plaszticitása, amely a klímaváltozással összefüggő környezeti tényezők követését pontosabbá teheti, mint a rövid élettartamú fajok esetében. Mindezek alapján a növények fenológiai válaszait leginkább a megporzási típus, az éven belüli aktivitás ideje és az élettartam befolyásolhatják.

A herbáriumi eredetű fenológiai adatok felhasználhatóságát a klímaváltozás kutatásában éppen egy orchideafaj (*Ophrys sphegodes* azaz pókbangó) vizsgálata során igazolták (Robbirt et al., 2011). A nyílási idő tavaszi átlaghőmérsékletet követő változása az 1848–1958 közötti herbáriumi adatsor és az 1975 és 2006 közötti terepi megfigyelések alapján azonos volt – bár a herbáriumi adatok nagyobb szórást mutattak. A tavaszi hőmérséklet 1 °C-os emelkedésének hatására a faj virágzása mintegy hat nappal korábban kezdődik.

A hazai orchideák herbáriumi adatbázisának (Molnár et al., 2012a) létrejötté lehetővé tette, hogy harminckilenc orchideafaj klímaválaszát elemezzük (Molnár et al., 2012b). Az adatsor 1837 és 2009 között gyűjtött, napra pontosan datált, virágzó állapotú 5424 példányon alapult, amelyeket 1980 és 2011 között tett 2071 terepi megfigyeléssel egészítettünk ki. Az egy fajról átlagosan rendelkezésre álló adatok átlagosan 154 éves időszakot fognak át. Mivel két faj nemcsak amiatt reagálhat a klímaváltozásra hasonlóan, mert hasonló tulajdonságaik vannak, hanem azért is, mert közeli rokonok, ezért vizsgálatunkban filogenetikai kontrollt alkalmaztunk, vagyis ellenőriztük, hogy a kapott

eredmények nem csupán a hasonló viselkedést mutató fajok rokonságából adódnak-e.

A meteorológiai adatok elemzése alapján a vizsgált időszakban a január és május közötti hőösszeg szignifikáns emelkedését tapasztaltuk. Az 1960 utáni időszakban ez az érték átlagosan 1,749 Celsius-fokkal magasabb, mint 1960 előtt. Az egyetlen évszak, amelyben a hőmérséklet szignifikánsan emelkedett, a tél volt, míg a havi átlaghőmérséklet csak februárban és márciusban emelkedett jelentősen.

A vizsgált harminckilenc orchidea közül harmincegynek (79 százaléknak) az átlagos virágzási dátuma előbbre tolódott, kilenc esetben statisztikailag szignifikáns mértékben. A fennmaradó nyolc faj átlagos virágzási dátuma viszont későbbre tolódott, igaz, nem számottevő mértékben. Az összes taxon tekintetében az 1960 előtti időszak átlagos virágzási ideje 3,0 nappal korábbi, mint a legutóbbi ötvenéves időszaké. Ugyanez az érték 7,7 nap a szignifikáns eltolódást mutató csoportoknál. A legjelentősebb mértékű klímaválaszt a majomkosbor (*Orchis simia*) mutatta, amely 1960 után átlagosan 13,9 nappal korábban virágzott, mint azt megelőzően.

A statisztikai elemzések alapján a megporzástípus, az élettartam és az átlagos virágzási idő van a legnagyobb befolyással a fenológiai válaszra, de – korábbi tanulmányoktól eltérően – a filogenetikai rokonságnak nincs jelentős hatása. A legfontosabb fenológiai változást a viszonylag korai virágzású, önmegporzó vagy megtevéstző megporzású és hosszú életű fajoknál találtuk.

Az önmegporzó – a megporzó rovaroktól független fajok – virágzási ideje tolódott előbbre a legnagyobb mértékben, míg a rovarmegporzó kosborfélék klímaválaszának mértéke jelentős mértékben függ a megpor-

zás módjától. A megporzó rovaroktól független önmegporzó fajok virágzási idejének változása tisztán az éghajlatváltozásra adott válaszként értékelhető. Ellenben a rovarmegporzású fajok közül a megtevéstzők átlagos virágzási dátuma sokkal jelentősebb mértékben tolódott korábbra, mint a nektártermelőké. Utóbbiak feltehetőleg a megporzókkal való kiterjedt kapcsolattrendszer miatt kevésbé tudnak reagálni a klímaváltozásra.

A jelenség másik lehetséges magyarázata, hogy a megtevéstző fajok intenzíven versengenek a naiv megporzókéért, ezért ezek várhatóan nagyon érzékenyek a környezet változásaira, hogy azokban az években is, amikor nagyon korán tavaszodik, képesek legyenek szinkronizálni a virágzást az első megporzók megjelenéséhez. Ennek eredményeként e fajok könnyebben követhetik az éghajlatváltozást, mint a nektárral jutalmazók.

A klímaválasz másik fontos előjelzőjének az egyedek élettartamát találtuk. Ellenében előzetes várakozásunkkal és a korábbi eredményekkel, a hosszú életű fajok virágzási ideje nagyobb mértékben tolódott előbbre, mint a rövid élettartamúaké. Ez arra utal, hogy a fenotípusos reakció valószínűleg nagyobb szerepet tölt be az orchideák klimatikus válaszában, mint a genetikai alapú evolúciós változások.

Az a tény, hogy nem találtunk filogenetikai jelet, a klímaválasz-változók esetében azt jelenti, hogy a klimatikus hatások a magyarországi orchideákban fajspecifikus válaszokat idéznek elő. Elemzéseink azt mutatják, hogy a virágzás ideje nem határozza meg jelentősen az orchideák klímaválaszát. Ez különösen azért érdekes, mert más vizsgálatok esetében a virágzási időt a fenológiai választ jelentősen befolyásoló tényezőnek találták.

Eredményeink szerint Magyarországon

az önmegporzó vagy megtévesztő rovarmegporzású, hosszú élettartamú, korai virágzású orchideák (például a majomkosbor vagy a tornyos sisakoskosbor) követik a változó éghajlatot a legjobban. Ugyanakkor a későbbi virágzású, a megporzó rovarokat nektárral jutalmazó és rövid élettartamú fajok nem, vagy kevésbé markánsan válaszolnak ezekre a változásokra.

A tapasztaltak összecsengnek egyrészt Kjell Bolmgren és Karin Lönnberg (2005) eredményeivel, akik Svédországban azt tapasztalták, hogy a húsos termésű növényfajok korábban virágoznak, mint a nem húsos termésűek, és ezzel rámutatnak a nyílás időszakának evolúciós függetlenségére. Másrészt a megporzástípus jelentőségére Kellen M. Calinger és munkatársai (2013) friss tanulmánya is rámutat; észak-amerikai adatsoron mutatták be a szél által és a biotikus ágensek által megporzott növényfajok klímaválaszána különbségét.

Összegzés

Bemutattuk, hogy a herbáriumok értékes adatforrásnak bizonyultak az éghajlatváltozás

és a növények klímaválaszána kutatása területén. A fennmaradt herbáriumi példányok mennyisége, valamint a lokalizáció és datálás pontossága többnyire az utóbbi százötven-kétszázötven évben gyűjtött anyag esetében tesznek lehetővé részletesebb elemzéseket. Ezek jelentőségét az adja, hogy ez az időtávlat jóval hosszabb távú adatsorokat jelent, mint ami az előretervezett és célzott kutatásokkal jelenleg elérhető.

A kutatás a TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 *Nemzeti Kiválóság Program* című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg. A kutatás eszközbeszerzését az OTKA K108992 számú pályázata biztosította. Köszönet Prof. Pócs Tamás gondos lektori munkájáért, a szöveg érthetőségét segítő javaslataiért.

Kulcsszavak: *éghajlatváltozás, életmenet-jellemzők, fenológia, globális változás, klímaválasz, növény-klíma interakció, növény-rovar interakció, orchideák, önmegporzás, természettudományi gyűjtemények*

IRODALOM

Bergamini, Ariel – Ungricht, S. – Hofmann, H. (2009): An Elevational Shift of Cryophilous Bryophytes in the Last Century: An Effect of Climate Warming? *Diversity and Distribution*. 15, 871–879. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2009.00595.x

Bolmgren, Kjell – Lönnberg, Karin (2005): Herbarium Data Reveal an Association Between Fleshy Fruit Type and Earlier Flowering Time. *International Journal of Plant Sciences*. 166, 663–670. • http://academic.uprm.edu/~jchina/UIP-MAPR/refs/Bolmgren_e2005.pdf

Calinger, Kellen M. – Queenborough, S. – Curtis, P. S. (2013): Herbarium Specimens Reveal the Footprint of Climate Change on Flowering Trends across North-Central North America. *Ecology Letters*. 16, 1037–1044. DOI: 10.1111/ele.12135 • [http://](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ele.12135/pdf)

onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ele.12135/pdf

Dalton, Rex (2003): Natural History Collections In Crisis as Funding Is Slashed. *Nature*. 423, 575. • <http://www.readcube.com/articles/10.1038/423575a>

Diskin, Eileen – Proctor, H. Jebb, M. – Sparks, T. – Donnelly, A. (2012): The Phenology of *Rubus fruticosus* in Ireland: Herbarium Specimens Provide Evidence for the Response of Phenophases to Temperature, with Implications for Climate Warming. *International Journal of Biometeorology*. 56, 1103–1111. DOI: 10.1007/s00484-012-0524-z

Lavoie, Claude – Lachance, Daniel (2006): A New Herbarium-based Method for Reconstructing the Phenology of Plant Species across Large Areas. *American Journal of Botany*. 93, 512–516. DOI: 10.3732/ajb.93.4.512 • <http://www.amjbot.org/content/93/4/512.full.pdf+html>

- Miller-Rushing, Abraham J. – Inouye, D. W. – & Primack, R. B. (2008): How Well Do First Flowering Dates Measure Plant Responses to Climate Change? The Effects of Population Size and Sampling Frequency. *Journal of Ecology*. 96, 1289–1296. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01436.x • <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2745.2008.01436.x/pdf>
- Molnár V. Attila – Takács A. – Horváth O. – E. Vojtkó A. – Király G. – Sonkoly J. – Sramkó G. (2012a): Herbarium Database of Hungarian Orchids I. Methodology, Dataset, Historical Aspects and Taxa. *Biologia*. 67, 79–86. DOI: 10.2478/s11756-011-0144-9 • <http://link.springer.com/article/10.2478%2F11756-011-0144-9#page-2>
- Molnár V. Attila – Tökölyi J. – Végvári Zs. – Sramkó G. – Sulyok J. – Barta Z. (2012b): Pollination Mode Predicts Phenological Response to Climate Change in Terrestrial Orchids: A Case Study from Central Europe. *Journal of Ecology*. 100, 1141–1152. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2012.02003.x
- Neil, Kaesha L. – Landrum, L. – Wu, J. (2010): Effects of Urbanization on Flowering Phenology in the Metropolitan Phoenix Region of USA: Findings from Herbarium Records. *Journal of Arid Environments*. 74, 440–444. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2009.10.010 • http://leml.asu.edu/jingle/Web_Pages/Wu_Pubs/PDF_Files/Neil_etal-2010-Urbanztn+phenology+herbariumRcds.pdf
- Peñuelas, Josep – Matamala, Roser (1993): Variations in the Mineral Composition of Herbarium Plant Species Collected During the Last Three Centuries. *Journal of Experimental Botany*. 44, 1523–1525. DOI: 10.1093/jxb/44.9.1523
- Primack, Daniel – Imbres, C. – Primack, R. B. – Miller-Rushing, A. J. – Del Tredici, P. (2004): Herbarium Specimens Demonstrate Earlier Flowering Times in Response to Warming in Boston. *American Journal of Botany*. 91, 1260–1264. DOI: 10.3732/ajb.91.8.1260 • <http://www.amjbot.org/content/91/8/1260.full>
- Primack, Richard B. – Miller-Rushing, Abraham J. (2009): The Role of Botanical Gardens in Climate Change Research. *New Phytologist*. 182, 2, 303–313. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.02800.x • <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2009.02800.x/pdf>
- Robbirt, Karen M. – Davy, A. J. – Hutchings, M. J. – Roberts, D. L. (2011): Validation of Biological Collections as a Source of Phenological Data for Use in Climate Change Studies: A Case Study with the Orchid *Ophrys Sphegodes*. *Journal of Ecology*. 99, 235–241. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01727.x • <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2745.2010.01727.x/pdf>
- Woodward, F. Ian (1987): Stomatal Numbers Are Sensitive in CO₂ from Pre-Industrial Levels. *Nature*. 327, 617–618. DOI: 10.1038/327617a0
- URL: www.google.com

