

## DER SÄURESTOFFWECHSEL VON *WELWITSCHIA MIRABILIS* HOOK. FIL. AM NATÜRLICHEN STANDORT IN DER NAMIB WÜSTE

E.-D..SCHULZE, H. ZIEGLER & W. STICHLER

### Abstract

Within the area of its natural distribution in Southwest Africa, *Welwitschia mirabilis* has a higher  $\delta^{13}\text{C}$  value than  $\text{C}_3$  plants and a lower  $\delta^{13}\text{C}$  value than  $\text{C}_4$  plants occurring in the same habitat. This indicates that *Welwitschia m.* fixes part of its carbon by crassulacean acid metabolism (CAM) when growing in its natural habitat. Measurements of  $\delta^{13}\text{C}$  values show the proportion of carbon fixed by CAM to be higher in the savanna zone than in the subtropical grassland zone. Even higher  $\delta^{13}\text{C}$  values were measured on *Welwitschia m.* in the coastal desert. There was no correlation between  $\delta^{13}\text{C}$  values and the ash content of plant material and with water stress indicating that these factors were not responsible for the observed shift in carbon metabolism. It was concluded, after an analysis of temperature conditions, that cool night temperatures were possibly responsible for promoting a greater portion of CAM in *Welwitschia m.* in the coastal desert as compared with savanna and subtropical grassland zones.

### Einleitung

Als der österreichische Arzt Dr. FRIEDRICH WELWITSCH im Jahr 1859 in der nördlichen Namib floristisch arbeitete, fand er eine Pflanze, durch deren ungewöhnliche Erscheinung inmitten der Wüste er, wie er selbst berichtete, derartig überrascht war, daß er an eine Sinnestäuschung glaubte. Er ist vor ihr auf dem heißen Wüstenboden niedergekniet und wagte sich nicht zu berühren, in der Furcht, sie könne sich in ein Nichts auflösen (De WIT, 1964; GIESS, 1969). *Welwitschia mirabilis* hat einen rübenförmigen Stamm, der ohne Grundwasser zu erreichen etwa 1–2 m in den Boden eindringt. Oberirdisch trägt die Pflanze nur 2 Blätter, die durch ein basales Meristem für viele Jahrhunderte in die Länge wachsen. Die Größe der Blätter kann dabei mit etwa 6 m Länge und 3 m Breite gewaltige Ausmaße annehmen (BORNMAN et al., 1972). Das Wachstum der Blätter ist stark abhängig vom Wasserhaushalt der Pflanze. In Jahren mit hohen Niederschlägen wachsen die Blätter 30 bis 40 cm in die Länge, während in niederschlagsarmen Jahren die Blätter von der Spitze her absterben (WALTER, 1974).

Einen ersten Hinweis darauf, daß *Welwitschia m.* einen besonderen Kohlenstoffwechsel haben könnte, geben die Untersuchungen von SMITH & EPSTEIN (1971), die von einem  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von  $-14.4$  berichten. Eine entsprechend starke Diskriminierung des schweren  $^{13}\text{C}$ -Atoms gegenüber dem  $^{12}\text{C}$ -Atom wurde bisher nur an

Fußnote: Der  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert wird definiert als  $^{13}\text{C}\%_{\text{oo}} = \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C Probe}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C Standard}} - 1 \right) \cdot 1000$ . Die

Abkürzung „ $\text{C}_4$ “ bezeichnet Pflanzen mit einem  $\text{C}_4$ -Dicarbonsäure-Stoffwechsel der  $\text{CO}_2$  Fixierung (BLACK, 1973). CAM-Pflanzen haben den sog. Crassulaceen Säurestoffwechsel, bei dem nächtlich  $\text{CO}_2$  fixiert wird.  $\text{C}_3$ -Pflanzen repräsentieren den „normalen“ Calvin Typ.

Pflanzen mit CAM oder C<sub>4</sub>-Stoffwechsel gefunden (SMITH & BROWN, 1973). Nach der bisherigen Überzeugung haben sich diese Stoffwechselwege, außer bei einer Reihe von Algen (KIRST, 1975), in der Stammesgeschichte der *Magnoliophytina* (EHRENDORFER, 1971) nur in weit abgeleiteten Familien entwickelt (EVANS, 1971). Um so erstaunlicher ist es also, daß *Welwitschia m.* als Vertreter der *Cycadophytina* einem derartig spezialisierten Stoffwechseltyp entsprechen soll. Eine entsprechende Enzymausstattung wiesen DITTERICH & HUBER (1974) bereits nach. Unter bestimmten Bedingungen baute diese Art im Dunkelversuch markiertes CO<sub>2</sub> primär in Malat ein. Unabhängig davon stellte WHATLEY (1975) fest, daß *Welwitschia m.* ein peripheres Reticulum in den Chloroplasten besitzt mit besonderen Tubuli, wie sie typisch sind für CAM- und C<sub>4</sub>-Pflanzen.

Es besteht aufgrund dieser cytologischen und physiologischen Befunde das ökologische Problem, ob *Welwitschia m.* sich diese Eigenschaften an ihrem natürlichen Standort zunutze macht. Da diese Art in ihrem Verbreitungsgebiet an ökologisch sehr unterschiedlichen Vegetationsformationen vorkommt, besteht die Frage, ob überhaupt und unter welchen Bedingungen *Welwitschia m.* über den Säurestoffwechsel CO<sub>2</sub> fixiert.

## Material und Methoden

*Welwitschia m.* ist ein Endemit des nördlichen und zentralen Namib-Kaoko-Gebietes (KERS, 1967; GIESS, 1969). Die Art besiedelt einen 50–100 km breiten Küstenstreifen von der Südgrenze Angolas bis zum Kuiseb Revier in Südwestafrika. Durch eine kalte Meeresströmung sind im Küstengebiet die Niederschläge durch Regen sehr selten. Dafür kommt es zu häufiger Nebelbildung und zu Nebelniederschlag. Mit der Küstenentfernung steigt die Niederschlagsmenge durch Sommerregen auf etwa 100–150 mm am Namib-Rand (WALTER, 1974).

Die natürlichen Vorkommen von *Welwitschia m.* umfassen ökologisch sehr unterschiedliche Standorte (VOLK, 1966; GIESS, 1969). Dies wird besonders deutlich auf einem Transekt von der Stadt Khorixas (früher Welwitschia) im Norden von Südwestafrika nach Torrabai an der Küste. In 140 km Küstenentfernung wächst *Welwitschia m.* mit großer Individuenzahl in der Zone der Savannen bei einem Niederschlag von etwa 150–200 mm (Farm Bloemhof). Sukkulente sind nicht dominierend. Krautige Gewächse und Gräser stehen im Unterwuchs des Busch- und Baumbestandes. Näher zur Küste hin (etwa 70–80 km Küstenentfernung) wird die Savanne bei etwa 100 mm Niederschlag abgelöst durch subtropische Grasländer (Farm Wereldsend). Baumwuchs gibt es dort nur als kontrahierte Vegetation der Trockentäler. Die weiten Flächen sind mit ausdauernden arido passiven Gräsern bedeckt. *Welwitschia m.* wächst in dieser Zone mit großen und alten Exemplaren. Mit weiter abnehmender Küstenentfernung (50 km) wird der Graswuchs immer spärlicher. Auch *Welwitschia m.* zeigt in dieser Zone einen auffallend kümmernden Habitus. Es folgt ein Gebiet (30–40 km Küstenentfernung), in dem die Versuchsart ganz ohne Begleitflora steht. Nur wenige Kilometer näher zur Küste (30 km Küstenentfernung) folgt ein Bereich, in dem Flechtenwuchs als Zeiger für das Auftreten von Nebel- und Tauniederschlägen beginnt. In dieser Zone wächst *Welwitschia m.* auffällig groß zusammen mit sukkulenten, perennierenden, immergrünen Zwergsträuchern.

Die Untersuchungen wurden im Frühjahr 1975 durchgeführt. Auf verschiedenen Transekten zwischen dem Inland und der Küste wurde Pflanzenmaterial im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes (Torrabay-Khorixas), in dessen mittleren (nördlich Cape Cross-Brandberg West-Uis) und südlichen Teil (Swakopmund-Gobabeb) gesammelt. An ausgewählten Exemplaren wurden 1–2 cm<sup>2</sup> große Proben in 20 cm Abstand längs des Blattes entnommen. Sofern nicht anders angegeben, wurden nur die jüngsten Blattgewebe aus unmittelbarer Nähe des Meristems zur Auswertung herangezogen. Stammdurchmesser sowie Länge und Breite der Blätter wurde von den Probepflanzen erfaßt. Die Bestimmung des <sup>13</sup>C- und <sup>12</sup>C-Gehaltes von den gesammelten Pflanzenproben wurde massenspektrometrisch durchgeführt. Einzelheiten der Methode sind bei OSMOND et al. (1975) beschrieben.

Das „South African National Department of Education“ in Pretoria förderte die Untersuchungen in dankenswerter Weise. Darüber hinaus setzte sich die südwestafrikanische Naturschutzbehörde, die Wissenschaftliche Gesellschaft in Windhoek (Dr. H. J. RUST) und die Leitung des SWA Herbariums (W. GIESS) bei der Beschaffung der notwendigen Permits ein. Die Untersuchungen wurden von diesen Stellen mit mannigfaltigem Rat zuvorkommend unterstützt. Herr Prof. Dr. O.H. VOLK, Botanisches Institut der Universität Würzburg, half dieser Arbeit sehr wesentlich sowohl bei der Planung als auch bei der späteren Bestimmung des Herbarmaterials mit seiner langjährigen Erfahrung über die Vegetationsverhältnisse von Südwestafrika.

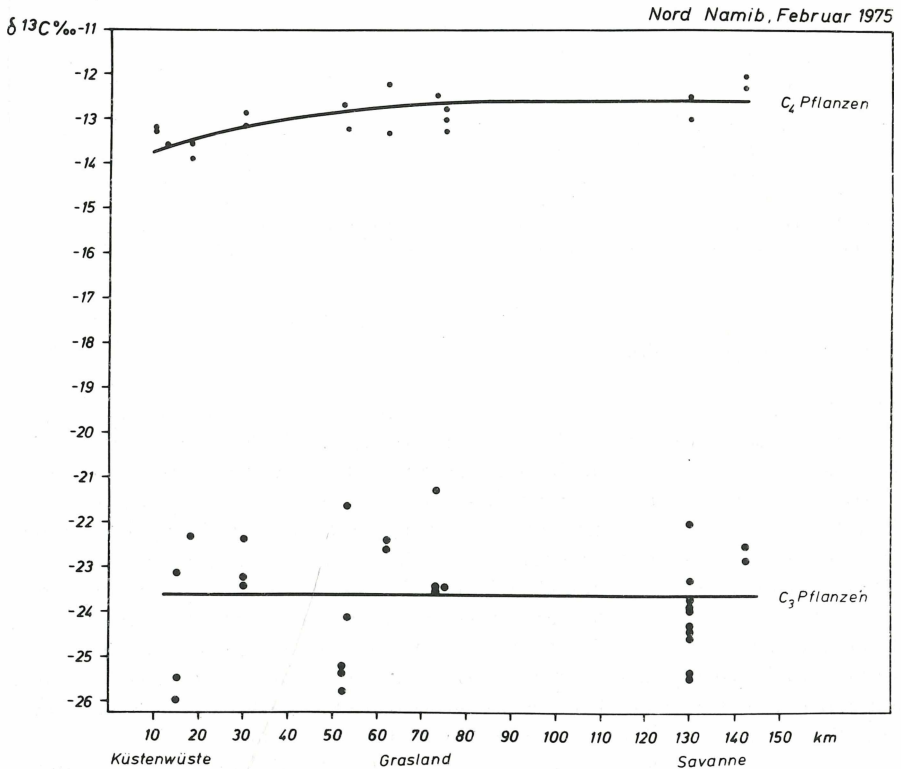


Abb. 1. Die Veränderung des  $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes verschiedener  $\text{C}_3$ - und  $\text{C}_4$ -Pflanzen mit zunehmender Küstenentfernung in verschiedenen Vegetationsformationen (nach SCHULZE et al., 1976).

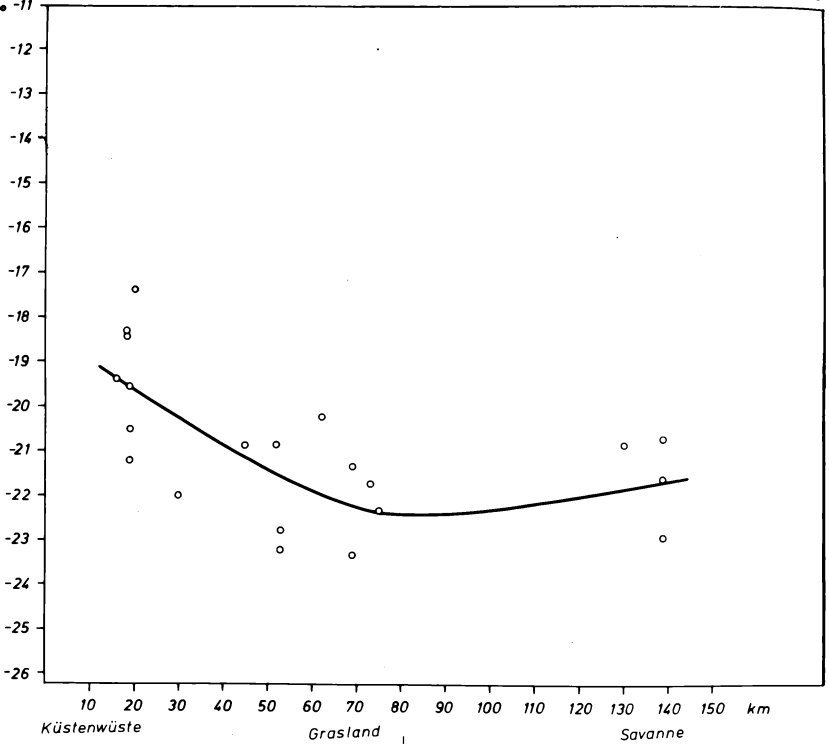


Abb. 2. Die Veränderung des  $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes von *Welwitschia mirabilis* mit zunehmender Küstentfernung in verschiedenen Vegetationsformationen (nach SCHULZE et al., 1976).

## Ergebnisse und Diskussion

Abbildung 1 zeigt das Verhalten typischer  $\text{C}_3$ - und  $\text{C}_4$ -Pflanzen auf dem nördlichen Transekt zwischen Inland und Küste. Zwei unterschiedliche Niveaus der  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte sind deutlich erkennbar. In einem relativ stark streuenden Band liegen die Werte der  $\text{C}_3$ -Pflanzen bei einem mittleren Wert von  $-23,64$ . Die typischen  $\text{C}_4$ -Pflanzen liegen in einem höheren Bereich bei etwa  $-12,8$ . Auffällig ist, daß die Werte der  $\text{C}_4$ -Pflanzen in Küstennähe leicht, aber statistisch gesichert absinken; ein Grund hierfür ist jedoch noch nicht bekannt. Die Meßwerte der  $\text{C}_3$ -Pflanzen stammen von sehr unterschiedlichen Pflanzenarten und Familien, was sicherlich einen Teil der Variabilität erklärt. Die  $\text{C}_4$ -Pflanzen werden vor allem von Gräsern repräsentiert. In der Gruppe der  $\text{C}_4$ -Pflanzen ist die Art *Mollugo cerviana* hervorzuheben. Mit einem  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von  $-12,89$  ist es nach Kenntnis der Autoren die erste *Molluginaceae*, die dem  $\text{C}_4$ -Stoffwechsel zugeordnet werden kann.

Abbildung 2 zeigt das Verhalten von *Welwitschia m.* auf dem gleichen Transekt. Die  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte sind in allen Vegetationszonen weniger negativ als die der  $\text{C}_3$ -Pflanzen. Dies ist ein deutliches Zeichen dafür, daß diese Art auch an ihrem

natürlichen Standort  $\text{CO}_2$  über den CAM bindet. Im Bereich der Savanne ist die Differenz zu den  $\text{C}_3$ -Arten gesichert, während in der Graslandzone die  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von *Welwitschia m.* nicht von den übrigen  $\text{C}_3$ -Pflanzen statistisch zu trennen sind. Der auffällige Anstieg der Werte im Küstengebiet zeigt, daß dort der C-Anteil, der über CAM gebunden wird, besonders groß ist.

Die Meßwerte in Abb. 2 stammen ausschließlich von Proben, die an der Blattbasis entnommen wurden. Es besteht daher die Frage, inwieweit der  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert sich mit dem Blattalter, d. h. mit dem Abstand von der Blattbasis, ändern kann. Abb. 3 zeigt, daß die  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von der Basis bis zur Blattspitze fast konstant bleiben. Dieses Ergebnis bedeutet aber nicht zwingend, daß das Stoffwechselverhalten längs des Blattes gleichbleibend sein muß. Es ist zu erwarten, daß ein Assimilattransport von der Blattspitze zu den Stellen des Wachstums an der Blattbasis stattfindet, der die spezifische Diskriminierung des  $\delta^{13}\text{C}$  in diesem Blattbereich überlagern könnte.

Die Tatsache, daß zu CAM befähigte Sukkulente nur unter bestimmten Bedingungen tatsächlich über CAM Kohlenstoff binden und daher die Möglichkeit besitzen, zwischen CAM und  $\text{C}_3$ -Stoffwechsel zu wechseln, ist bekannt und wurde an verschiedenen Arten nachgewiesen (NEALES, 1975; OSMOND, 1975). In den meisten Fällen sind es die äußeren Standortfaktoren der Photoperiode, der Wasseranspannung, der Salzbelastung und der Temperaturverhältnisse, die darüber entscheiden, ob eine Sukkulente als  $\text{C}_3$ - oder als CAM-Pflanze arbeitet. Es soll im folgenden die Klärung versucht werden, welche dieser Faktoren für das Verhalten von *Welwitschia m.* verantwortlich sein könnten.

Durch steigende Salzbelastung wird in verschiedenen Pflanzenarten ein CAM-Stoffwechsel induziert (WINTER & v. WILLERT, 1972). Daß dieser Faktor bei der Umstimmung des Stoffwechsels anscheinend keine dominierende Rolle spielt, zeigt Abb. 4, auf der die  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in Abhängigkeit vom Aschengehalt des Versuchsmaterials, als Maß für die Salzbelastung, aufgetragen sind. Es ist erkennbar, daß bei

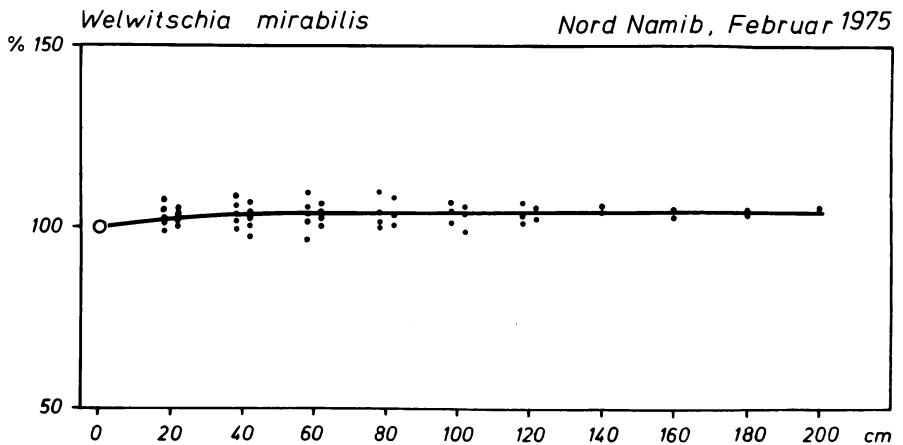


Abb. 3. Die relative Veränderung des  $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes längs des Blattes von *Welwitschia mirabilis*. Der  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert an der Blattbasis wurde als 100% angenommen. Die Proben stammen von 10 Pflanzen, die auf unterschiedlichen Standorten wuchsen (nach SCHULZE et al., 1976).

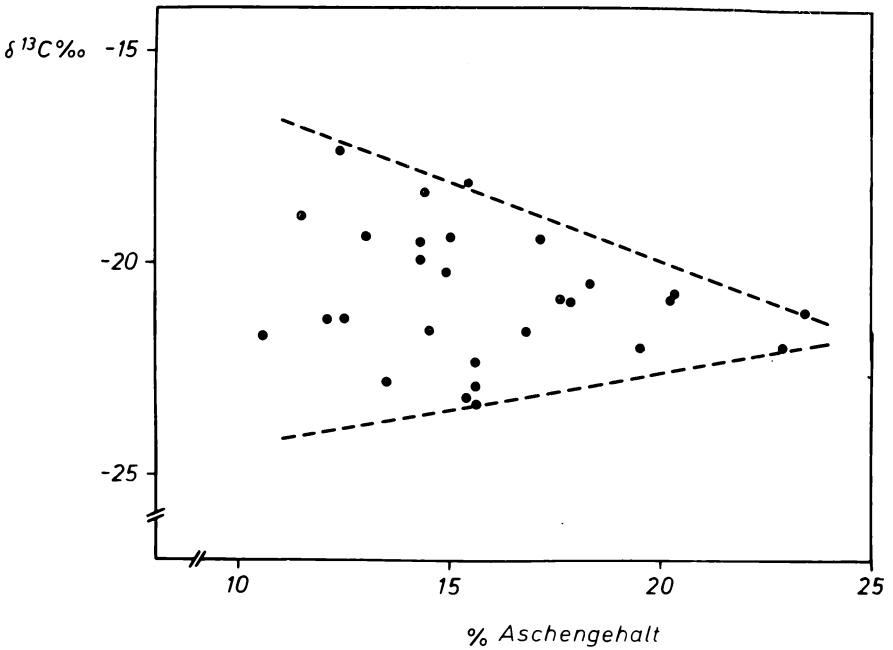


Abb. 4. Die Abhängigkeit des  $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes vom Aschengehalt pro Trockengewicht des untersuchten Pflanzenmaterials (nach SCHULZE et al., 1976).

höchstem Aschengehalt keinesfalls auch die höchsten  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte erreicht werden. Der Trend ist eher umgekehrt. Die Salzbelastung scheint somit nicht für das Stoffwechselverhalten von *Welwitschia m.* verantwortlich zu sein.

Ein Einfluß des pflanzlichen Wasserhaushaltes wurde bei dem Wechsel zwischen CAM und  $\text{C}_3$  Metabolismus bereits nachgewiesen (KLUGE et al., 1973). Dieser Faktor ist auch bei dem Verhalten von *Welwitschia m.* nicht auszuschließen. So zeigt Tab. 1, daß frei stehende, besonnt wachsende Exemplare durchgehend geringere  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte haben als Pflanzen, die am gleichen Standort im Schatten anderer Pflanzen wachsen. Hier könnten jedoch neben den unterschiedlichen Evaporationsbedingungen auch die Temperaturunterschiede von Bedeutung sein. Aber auch

Tabelle 1 Die standörtlichen Veränderungen des  $\delta^{13}\text{C}$  Wertes in *Welwitschia mirabilis*

Vegetationsformation	Standortbedingungen	$\delta^{13}\text{C}$ -Wert	Standortbedingungen	$\delta^{13}\text{C}$ -Wert
Savanne	Besonnt	-21.61	Schatten	-22.94
		-20.74		-22.33
		-20.86		-22.03
Grasland	Hügel	-18.13	Talboden	-20.25

Pflanzen, die in einer Talebene in einer kontrahierten Vegetation vermutlich besser mit Bodenfeuchte versorgt sind, zeigen bedeutend niedrigere Werte als Pflanzen auf einer Anhöhe des gleichen Fundortes. Daß aber der Wasserhaushalt nicht der alleinige Faktor ist, der die geographischen Veränderungen des Stoffwechselverhaltens von *Welwitschia m.* bestimmt, dafür spricht der überaus kräftige Wuchs besonders der Küstenexemplare. Nur in der Graslandzone war ein starkes Absterben der Blattspitzen als Zeichen der Wasseranspannung beobachtet worden. Da bei *Welwitschia m.* der Wasserhaushalt für die Länge des lebenden Blattgewebes mitentscheidend ist, kann die Gesamtlänge der Blätter als Maß für den Wasserzustand der Versuchspflanzen herangezogen werden. Abb. 5 zeigt die  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in Abhängigkeit von der maximalen Blattlänge und es ist deutlich, daß keine Korrelation besteht.

An verschiedenen Sukkulenten wurde gezeigt, daß das Temperaturklima des Standortes besonders wichtig für das Stoffwechselverhalten der CAM-Pflanzen ist (KLUGE et al., 1973; NEALES, 1973; LANGE et al., 1975). Bei *Kalanchoe daigremontiana* entscheidet zum Beispiel bei gleicher Tagestemperatur eine Differenz der Nachttemperatur von nur 3 °C darüber, ob CAM möglich ist oder nicht (OSMOND et al., 1973). Die Bedeutung des Temperaturklimas ist in der jetzigen Untersuchung schwierig nachweisbar, da keine repräsentativen Temperaturmessungen am Standort durchgeführt werden konnten und für das Gebiet der nördlichen Namib keine meteorologischen Temperaturdaten vorliegen. Die Änderungen des Klimas auf dem nördlichen Transekt werden grundsätzlich aber auch deutlich aus Untersuchungen, die in den Jahren 1962 bis 1969 in der zentralen Namib gemacht wurden (BESLER,

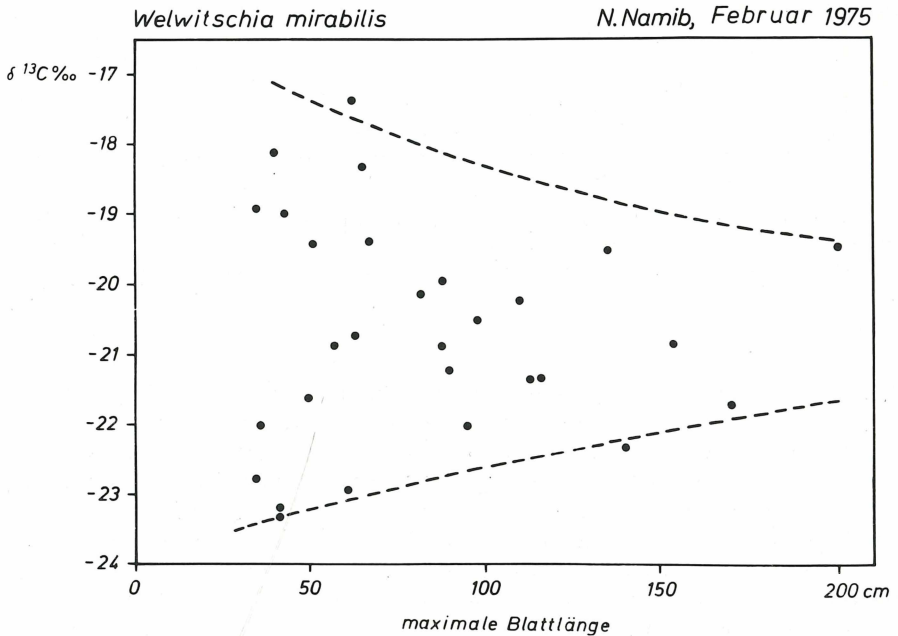


Abb. 5. Die Abhängigkeit des  $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes von der maximalen Länge lebenden Blattgewebes der Versuchspflanzen unterschiedlicher Standortbedingungen (nach SCHULZE et al., 1976).

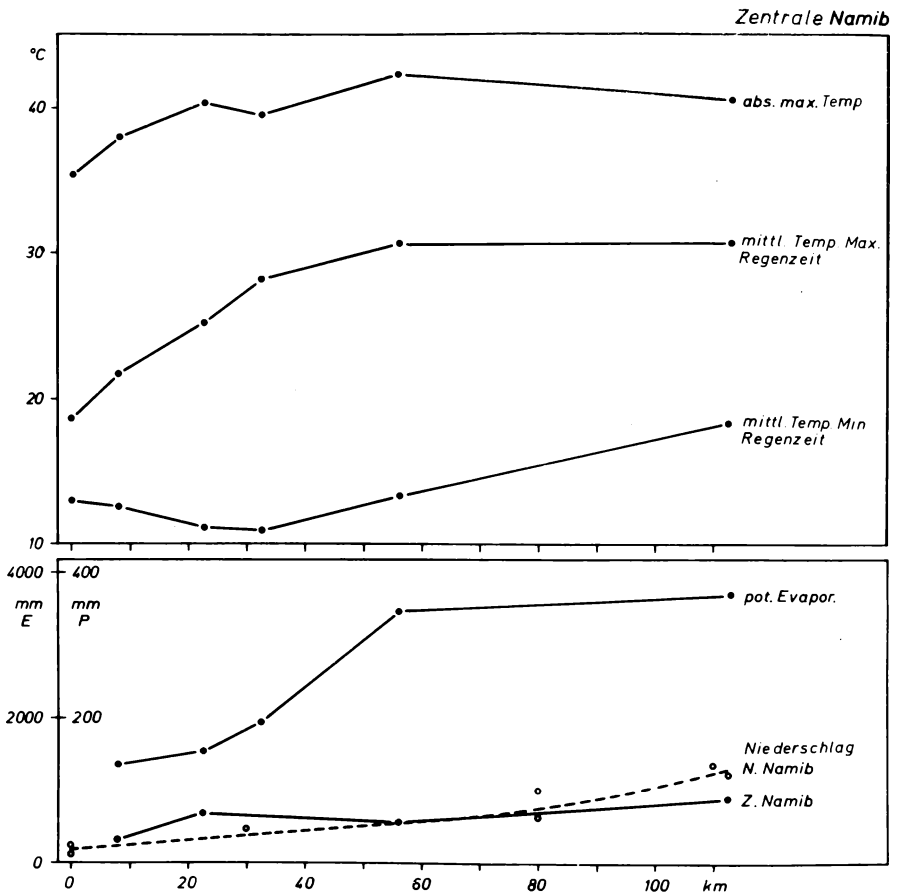


Abb. 6. Die Veränderung der absoluten Maximaltemperatur, der mittleren Maximaltemperatur der Regenzeit, der mittleren Minimaltemperatur der Regenzeit, der potentiellen Evaporation und des Niederschlages in der Nord- und Zentral-Namib mit zunehmender Küstentfernung (nach BESLER, 1972).

1972). Das Klima der Küste ist kühl und ausgeglichen (Abb. 6). Das mittlere Temperaturminimum liegt nur 5 °C unter dem mittleren Maximum. Mit zunehmender Entfernung von der Küste steigt die mittlere Maximaltemperatur von etwa 18 °C an der Küste mit etwa 3 °C/10 km auf etwa 33 °C in 60 km Entfernung an. Die absoluten Maxima steigen sogar über 40 °C. Die Station, bei der diese Meßwerte erfaßt wurden (Gobabeb), liegt immer noch im Bereich der Küstentreibnebel vor der eigentlichen Graslandzone. Der folgende Meßpunkt im Inland (Ganab) liegt im Gegensatz dazu aber bereits am Inlandrand des Grasgebietes in etwa 1000 m Seehöhe. Es ist somit sehr wahrscheinlich, daß noch höhere Temperaturen zwischen diesen beiden Punkten erreicht werden. Wichtiger für die vorliegenden Betrachtungen sind die mittleren Temperaturminima der Nacht während der Regenzeit. Durch

zunehmende Ausstrahlung nimmt die mittlere Nachttemperatur zunächst ab, steigt dann aber mit zunehmender Küstenentfernung erheblich an. Es ist auch hier anzunehmen, daß in der eigentlichen Graslandzone die mittleren Minima noch höher liegen. Der Anstieg von etwa 11 °C in Küstennähe auf über 18 °C im Inland würde in einem Bereich liegen, der an anderen Sukkulenten bereits eine Umstellung von CAM auf C<sub>3</sub>-Stoffwechsel verursachen könnte (OSMOND et al., 1973; NEALES, 1973). Es wäre also denkbar, daß die Temperaturverhältnisse am Standort in der Nord-Namib neben dem Wasserhaushalt für das Stoffwechselverhalten der *Welwitschia m.* eine wesentliche Rolle spielen. Dies müßte aber experimentell noch weiter untersucht werden.

## LITERATUR

- BESLER, H. (1972): Klimaverhältnisse und klimageomorphologische Zonierung der zentralen Namib (Südwestafrika). *Stuttgarter Geographische Studien* 83: 1–209.
- BLACK, C.C. (1973): Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO<sub>2</sub> uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 253–286.
- BORNMAN, C.H., ELSWORTHY, J.A., BUTLER, V., BOTHA, C.E.J. (1972): *Welwitschia mirabilis*: Observations on general habit, seed, seedling, and leaf characteristics. *Madoqua*, Ser. II, 1: 54–62.
- DeWIT, H.C.D. (1964): Knauers Pflanzenreich in Farben Bd 1. Zürich, Droemer.
- DITTRICH, P., HUBER W. (1974): Carbon dioxide metabolism in members of the *Chlamydomasporae*. In: M. AVRON (ed.) Proceedings of the third international congress on photosynthesis. The Weizmann Institute of Science, Rehovot, Israel. pp. 1573–1578 Amsterdam, Elsevier Scientific Publishing Company.
- EHRENDORFER, F. (1971): *Spermatophyta*, Samenpflanzen, In: D. v. DENFFER, W. SCHUMACHER, K. MÄGDEFRAU, F. EHRENDORFER (eds.) Lehrbuch der Botanik. pp. 584–741, Stuttgart, Fischer Verlag.
- EVANS, L.T. (1971): Evolutionary, adaptive, and environmental aspects of the photosynthetic pathway. In: M.D. HATCH, C.B. OSMOND, R.O. SLATYER (eds.) pp. 130–136, New York, London, Sidney, Toronto, Wiley Interscience.
- GIESS, W. (1969): *Welwitschia mirabilis* Hook.fil. *Dinteria* 3: 3–56.
- KERS, L.E. (1967): The distribution of *Welwitschia mirabilis* Hook. f. *Svensk Botanik Tidskrift* 61: 27–125.
- KIRST, G.O. (1975): Wirkung unterschiedlicher Konzentrationen von NaCl und anderen osmotisch wirksamen Substanzen auf die CO<sub>2</sub>-Fixierung der einzelligen Alge *Platymonas subcordiformis*. *Oecologia (Berl.)* 20: 237–254.
- KLUGE, M., LANGE, O.L., EICHMANN, M. v. & R. SCHMID: Diurnaler Säuerhythmus bei *Tillandsia usneoides*: Untersuchungen über den Weg des Kohlenstoffs sowie die Abhängigkeit des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels von Lichtintensität, Temperatur und Wassergehalt der Pflanze. *Planta (Berl.)* 112: 357–372.
- LANGE, O.L., SCHULZE, E.-D., KAPPEN, L., EVENARI, M. & U. BUSCHBOM (1975): CO<sub>2</sub> exchange pattern under natural conditions of *Caralluma negevensis* a CAM plant of the Negev Desert. *Photosynthetica* 9: 318–326.
- NEALES, T.F. (1973): Effect of night temperature on the assimilation of carbon dioxide by mature pineapple plants, *Ananas comosus* (L.) Merr. *Aust. J. biol. Sci.* 26: 539–546.
- NEALES, T.F. (1975): The gas exchange patterns of CAM plants. In: R. MARCELLE (ed.) Environmental and biological control of photosynthesis. 299–310. Junk, The Hague.
- OSMOND, C.B., ALLAWAY, W.G., SUTTON, B.G., TROUGHTON, J.H., QUEIROZ, O., LÜTTGE, U. & K. WINTER (1973): Carbon isotope discrimination in photosynthesis of CAM plants. *Nature* 246: 41–42.
- OSMOND, C.B. (1975): Environmental control of photosynthetic options in crassulacean plants. In: R. MARCELLE (ed.) Environmental and biological control of photosynthesis. pp. 311–321. Junk, The Hague.

- SCHULZE, E.-D., ZIEGLER, H. & W. STICHLER (1976): The crassulacean acid metabolism of *Welwitschia mirabilis*. Hook. fil. in its natural habitat. *Oecologia (Berl.)*. im Druck.
- SMITH, B.N. & H.V. BROWN (1973): The Kranz syndrome in the *Gramineae* as indicated by carbon isotope ratios. *Amer. J. Bot.* 60: 505–513.
- SMITH, B.N. & S. EPSTEIN (1971): Two categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Plant Physiol.* 47: 380–384.
- VOLK, O.H. (1966): Die Florengebiete von Südwestafrika. *S.W.A. Wissenschaftliche Gesellschaft Windhoek Journ.* 20: 25–58.
- WALTER, H. (1974): *Vegetation der Erde Bd I*. Stuttgart, Gustav-Fischer-Verlag.
- WHATLEY, J.M. (1975): The occurrence of a peripheral reticulum in plastids of the gymnosperm, *Welwitschia mirabilis*. *New Phytol.* 74: 215–220.
- WINTER, K. & V.D.J. WILLERT (1972): NaCl-induzierter Crassulaceen Säurestoffwechsel bei *Mesembryanthemum crystallinum*. *Z. Pflanzenphysiol.* 67: 166–170.

Anschriften der Verfasser:

- Prof. Dr. E.-D. SCHULZE, Lehrstuhl Pflanzenökologie, 8580 Bayreuth, Postfach 3008, BRD;
- Prof. Dr. H. ZIEGLER, Institut für Botanik und Mikrobiologie der TU München 8000 München 2, Arcisstraße 21, BRD;
- Dr. W. STICHLER, Institut für Radiohydrometrie, GSF, 8042 Neuherberg, Ingolstädter Landstraße 1, BRD.