Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Berlin 1980) Band IX 1981

Untersuchungen zum Kohlenstoffhaushalt von *Atriplex hymenelytra* (Torr.) Wats. *(Chenopodiaceae)* unter Wasserstreß

H. Wilfried Bennert

In a $^{14}CO_2$ feeding experiment with the halophytic C_4 species *Atriplex hymenelytra* (Torr.) Wats. *(Chenopodiaceae)* under controlled greenhouse conditions the carbon use was determined 4 weeks after labelling in leaves of both well watered plants and plants under water stress. Under stress conditions most carbon (66% of total recovered $^{14}CO_2$) is used for smaller, osmotically active compounds, whereas well watered plants use the greater portion of assimilated CO_2 for synthezising molecules needed for plant growth (lipids, proteins, cell wall substances).
Total radioactivity calculated on dry weight basis confirm the results of direct photosynthesis measurements and show that the plants under water stress have only about half as much carbon at their disposal as the well watered plants. From this reduced carbon gain the stressed plants use a considerably greater (by 26%) amount of carbon for compounds involved in osmoregulation. The result is that only a small surplus of carbon is left that can be chanelled into compounds linked with growth processes, whereas in the watered plants enough carbon remains to promote plant growth.
In the light of the results obtained it is discussed whether the strategy of halophytes could bring about advantages also for the carbon balance of these plants.

Atriplex hymenelytra, carbon use, halophytes, osmoregulation, water stress.

1. Einführung

Zu den ökologischen Erfolgsstrategien der Pflanzen gehören vor allem jene, die sich auf den Erwerb und die Nutzung des für Organismen wichtigsten Elements, des Kohlenstoffs, beziehen. Zahlreiche Anpassungserscheinungen an Standortsbedingungen und damit letztlich auch die Gewährleistung der nötigen Konkurrenzfähigkeit sind eng und in vielfältiger Weise mit dem Kohlenstoffhaushalt verknüpft, dem damit eine fundamentale Bedeutung in der Pflanzenökologie zukommt.

Während die Einnahmeseite des pflanzlichen Kohlenstoffhaushalts, also die photosynthetische CO_2-Fixierung, hinsichtlich Leistungs- und Anpassungsfähigkeit Gegenstand zahlreicher neuerer ökophysiologischer Untersuchungen ist (vgl. MOONEY 1972a; KLUGE, TING 1978; RAY, BLACK 1979; SHOMER-ILAN et al. 1979; OSMOND et al. 1980) und auch vergleichsweise grobe Gesamtbilanzen in Form von Biomasse oder Nettoprimärproduktivität bei pflanzlichen Individuen und Beständen bereits vielfach ermittelt wurden (neuere Zusammenfassungen z.B. bei LIETH, WHITTAKER 1975; LIETH 1978), fand die Frage der Kohlenstoffverwertung (carbon allocation) unter ökologischen Gesichtspunkten bisher relativ geringe Beachtung.

Durch wiederholte chemische Analyse der pflanzlichen Biomasse können bereits Stoffbilanzen erstellt und z.B. die Produktion verschiedener Inhaltsstoffe wie Proteine, nichtstrukturbildende Kohlenhydrate u.a. in der Vegetationsperiode ermittelt werden (vgl. BENNERT 1973, 1980). Noch genauer läßt sich die Verwertung des Kohlenstoffs, also die Frage, an welchen Orten welche Funktionen vorrangig erfüllt werden müssen und welche Substanzmengen dafür zu verschiedenen Zeiten bereitgestellt werden können (MOONEY 1972b), mit Hilfe von radioaktiv markiertem $^{14}CO_2$ weiterverfolgen (vgl. z.B. OECHEL et al. 1972; MOONEY, CHU 1974; BERG et al. 1975; BRADBURY, HOFSTRA 1977; ALLESSIO, TIESZEN 1978).

Ein solches Markierungsexperiment wurde bei einer nordamerikanischen Wüstenpflanze, *Atriplex hymenelytra* (Torr.) Wats. *(Chenopodiaceae)*, einem niedrigwüchsigen, immergrünen Xerohalophyten, durchgeführt. Durch Untersuchungen von PEARCY et al. (1974) und MOONEY et al. (1975, 1976b) ist das Photosyntheseverhalten dieser Art, die zusammen mit dem Creosotbusch *(Larrea tridentata* Cov., vgl. MABRY et al. 1977) in den südwestlichen USA die Mohave- und Sonora-Wüste besiedelt, gut bekannt, aber auch Daten über den Wasserhaushalt liegen vor (BENNERT, MOONEY 1979).

Da bei Wüstenpflanzen neben der Temperatur vor allem dem Wasserfaktor große Bedeutung für das Wachstum zukommt, wurde versucht, den Zusammenhang zwischen Kohlenstoff- und Wasserhaushalt näher zu analysieren. Dazu wurden im Kulturversuch Pflanzen unter Wasserstreß und normal wasserversorgte Kontrollen mit $^{14}CO_2$ markiert und die Verteilung der Photosyntheseprodukte auf verschiedene Substanzklassen in den Blättern nach Ablauf von 4 Wochen untersucht.

2. Material und Methode

Für die Untersuchungen wurden Topfpflanzen von *Atriplex hymenelytra* verwendet, die in den Gewächshäusern der Carnegie-Institution (Stanford, Kalifornien) unter mehrfacher täglicher Bewässerung bei 35 °C und vollem Sonnenlicht aufgezogen worden waren. Sie wurden in den Gewächshäusern der Stanford University bei 25 bis 35 °C und 50 bis 60% rel. Luftfeuchte sowie zunächst bei guter Bewässerung (ca. 90% Wasserkapazität des verwendeten Bodens) und unter Zugabe von Nährsalzlösung weiterkultiviert. Die bei allmählicher Reduzierung der Wasserversorgung (auf weniger als 20% der Bodenwasserkapazität) sich entwickelnden Unterschiede im Wasser-, Druck- und osmotischen Potential wurden mit Hilfe der Scholander-Bombe und von Druck-Volumen-Kurven (vgl. BENNERT, MOONEY 1979) bei den Pflanzen beider Behandlungsstufen verfolgt. Von jeder Behandlungsstufe wurden zwei Individuen angesetzt.

Photosynthesemessungen, Markierung der Pflanzen mit $^{14}CO_2$ sowie Fraktionierung und Analyse der einzelnen Substanzen erfolgte wie bei MOONEY, CHU (1974) näher beschrieben. Die Photosyntheseraten lagen zum Zeitpunkt der Markierung zwischen 12 und 17 $mg \cdot g^{-1} TG \cdot h^{-1}$ (Kontrollpflanzen) bzw. 5 und 6 $mg \cdot g^{-1} TG \cdot h^{-1}$ (Pflanzen unter Wasserstreß).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Einige Daten zum Wasserhaushalt

Zum Zeitpunkt der Markierung wurden für die Gewächshauspflanzen beider Behandlungsstufen die in Tab. 1 zusammengefaßten Wasserhaushaltsdaten ermittelt. Bei guter Wasserversorgung schwanken die Wasserpotential-Werte (Ψ_w) zwischen -9.5 und -10.1 bar, während die Individuen unter Wasserstreß niedrigere Werte (-19.5 bis -23.3 bar) mit deutlich größerer Tagesamplitude aufweisen. Das Druckpotential (Ψ_p) beläuft sich auf 8.0 bis 8.5 bar (Kontrollpflanzen) bzw. 0.5 bis 3.0 bar (Pflanzen unter Wasserstreß). Während die tägliche Wasserzufuhr bei den gut versorgten Pflanzen keine meßbare Veränderung des Druckpotentials bewirkte, konnte bei den nur spärlich bewässerten Pflanzen ein zeitweiliger Anstieg auf den angegebenen Maximalwert in Höhe von 3 bar beobachtet werden. Das osmotische Potential ist bei den Pflanzen beider Behandlungsstufen tageszeitlich relativ konstant und liegt im Mittel bei -18 bar (Kontrollpflanzen) bzw. -23 bar (gestreßte Pflanzen).

Tab. 1: Tägliche Minima und Maxima von Wasserpotential (Ψ_w), osmotischem Potential (Ψ_s) und Druckpotential (Ψ_p) bei Gewächshauspflanzen von *Atriplex hymenelytra*, kultiviert bei normaler (Kontrollpflanzen) und spärlicher Wasserversorgung (Pflanzen unter Wasserstreß).

	Kontroll-pflanzen	Pflanzen unter Wasserstreß
Ψ_w (- bar)	9.5 - 10.1	19.5 - 23.3
Ψ_s (- bar)	17.7 - 18.1	22.5 - 23.8
Ψ_p (+ bar)	8.0 - 8.5	0.5 - 3.0

Von diesen Gewächshauspflanzen unterscheiden sich die am natürlichen Standort im Death Valley untersuchten vor allem im Hinblick auf das osmotische Potential und das Druckpotential, weniger dagegen im Wasserpotential. Letzteres liegt zwar (als Gesamtmittel der erfaßten Tages- und Jahresgänge) bei den in situ-Pflanzen mit etwa -13 bar bei bewässerten und -26 bar bei unbewässerten Pflanzen etwas unter den Werten der entsprechenden Behandlungsstufen der Gewächshauspflanzen, das osmotische Potential weicht jedoch noch stärker ab und liegt für die besser versorgten Pflanzen um 8 bar, bei den schlechter gestellten Pflanzen sogar um 12 bar niedriger. Dementsprechend ergeben sich bei den Freilandpflanzen höhere Druckpotentiale, im Mittel etwa 13 bar bei bewässerten bzw. 8 bar bei unbewässerten Pflanzen (BENNERT, MOONEY 1979).

Wenn auch unter den gewählten Kulturbedingungen im Gewächshaus die Wasserhaushaltsgrößen der Freilandpflanzen nicht simuliert werden konnten, so sind die - im Vergleich mit den Kontrollpflanzen - deutlich erniedrigten Wasser-, Druck- und osmotischen Potentiale der spärlich wasserversorgten Pflanzen doch klar als Indikatoren für eine Wasserstreßsituation anzusehen.

3.2 Wuchs- und Photosynthesecharakteristika

Atriplex hymenelytra gehört als niedrigwüchsiger, immergrüner Strauch zusammen mit anderen Arten zu den ausgesprochenen Xerohalophyten dieser Gattung und besiedelt im Death Valley vorzugsweise die salzhaltigeren, niederen Lagen. Sie besitzt salzsezernierende Epidermishaare, die durch allmähliche Alterung, Austrocknung sowie eine damit einhergehende Salzauskristallisierung die Reflexionseigenschaften der Blattoberfläche merklich verändern und damit einen Beitrag zur Stabilisierung des Energiehaushaltes der Blätter leisten können (MOONEY et al. 1974).

Nach Untersuchungen von PEARCY et al. (1974), MOONEY et al. (1976b) sowie OSMOND et al. (1980) ist *Atriplex hymenelytra* ebenso wie die immergrüne *Larrea tridentata* das ganze Jahr über photosynthetisch aktiv, im Herbst und Winter allerdings mit eingeschränkter Intensität. Dies ist insofern bemerkenswert, als die zum C_3-Typ gehörende *Larrea* zumindest zeitweise höhere Photosyntheseraten aufweist als *Atriplex hymenelytra*, die dem C_4-Typ zuzurechnen ist. Ähnliches gilt übrigens auch für den Vergleich zwischen *Camissonia claviformis* (C_3-Typ) und *Tidestromia oblongifolia* (C_4-Typ), zwei weitere Wüstenpflanzen aus dem Death Valley, wobei für erstere überraschend hohe Photosyntheseraten gefunden wurden (MOONEY et al. 1976a).

Das Temperaturoptimum der Photosynthese liegt nach MOONEY et al. (1975) bei 30 °C, also in einem Temperaturbereich, der während der Hauptaktivitätsphase am Wuchsort von *A. hymenelytra* vorherrscht.

3.3 Die Verwendung von Photosyntheseprodukten bei Gewächshauspflanzen

Je nach Behandlungsweise ist die Verwendung der Photosyntheseprodukte recht unterschiedlich, wie besonders deutlich aus den relativen Werten (Tab. 2) hervorgeht. Die Kontrollpflanzen legen den meisten Kohlenstoff in Form von Protein (30%) und phenolischen Verbindungen (23%) an, während die gestreßten Pflanzen damit hauptsächlich organische Säuren (44%) und Aminosäuren (14%) aufbauen. Unter Wassermangel wird der Kohlenstoff also vornehmlich für niedermolekulare Verbindungen verwendet; lösliche Kohlenhydrate, Aminosäuren und organische Säuren machen zusammen über 65% aus. Die Kontrollpflanzen investieren im Mittel hierfür weit weniger als die Hälfte, nämlich knapp 28%. Besonders auffällig ist der Unterschied bei den organischen Säuren, deren Anteil unter Wasserstreß 4mal höher liegt als bei den Kontrollserien. In den hochmolekularen Substanzen findet sich bei den Kontrollpflanzen wesentlich mehr Radioaktivität als bei den wenig gewässerten Pflanzen, z.T. mehr als das Doppelte (Proteine, Zellwandsubstanzen). Auch die phenolischen Verbindungen werden bei guter Wasserversorgung vermehrt aufgebaut. Insgesamt wird also der Stoffwechsel unter Wasserstreß mehr in Richtung auf Synthese niedermolekularer Verbindungen gelenkt, während die für das Wachstum benötigten höhermolekularen Stoffe, insbesondere Proteine, aber auch Lipide, Zellwandsubstanzen (vgl. Tab. 2; 25% gegenüber 47%) und phenolische Verbindungen (Schutzsubstanzen gegen Fraß) in weit geringerem Maße gebildet werden.

Tab. 2: Relative[1)] sowie auf Trockengewicht[2)] bezogene Radioaktivität in verschiedenen organischen Verbindungen von Blättern normal (Kontrollpflanzen) und spärlich wasserversorgter (gestreßter) Pflanzen von *Atriplex hymenelytra* (4 Wochen nach Markierung).

		a Lipide	b phenol. Verb.	c lösl. Kohlenhydrate	d Aminosäuren	e organ. Säuren	f Protein	g Stärke	h Zellwandsubst.	Summe c bis e	Summe a + f + h
Kontrollpflanzen	relativ	5.0	22.8	4.6	11.6	11.3	30.0	3.0	11.6	27.5	46.6
	auf TG bezogen	87	397	80	203	197	523	53	203	480	813
Pflanzen unter Wasserstreß	relativ	3.5	9.2	8.2	13.6	43.8	12.8	0.8	8.2	65.6	24.5
	auf TG bezogen	32	85	76	126	405	118	7	76	607	226

1) in % des gesamten wiedergefundenen $^{14}CO_2$
2) in cpm · 10^3 · g^{-1} TG

Bei der Interpretation dieser relativen, d.h. auf die wiedergefundene Gesamtradioaktivität bezogenen Werte, bleibt die Tatsache unberücksichtigt, daß beide Pflanzengruppen wegen der stark differierenden Photosyntheseraten über unterschiedliche Kohlenstoffeinnahmen verfügen. Die direkt gemessenen Raten lagen zum Zeitpunkt der Markierung, wie eingangs erwähnt, bei den Kontrollen 2- bis fast 3mal so hoch wie bei den wenig bewässerten Pflanzen. Die auf Blatttrockengewicht bezogene Gesamtradioaktivität bestätigt die unterschiedliche Kohlenstoffassimilation. Sie liegt bei den Kontrollpflanzen (vgl. Tab. 2) fast doppelt so hoch wie in der anderen Versuchsgruppe (1 743 gegenüber 925 cpm $\cdot$ $10^3 \cdot g^{-1}$ TG). Es kann also davon ausgegangen werden, daß die normal wasserversorgten Pflanzen über eine etwa doppelt so große Kohlenstoffeinnahme verfügen können.

Auf der Basis dieser auf Blatttrockensubstanz bezogenen Werte (Tab. 2) ergibt sich folgendes Kohlenstoffverteilungsmuster: In die beim Wachstum vornehmlich gebildeten Substanzen, Lipide, Proteine und Zellwandsubstanzen, können die Kontrollpflanzen etwa 3- bis 4mal, in phenolische Verbindungen und Stärke sogar 8- bzw. 5mal so viel Kohlenstoff investieren wie die unter Streß stehenden Pflanzen. Für lösliche Kohlenhydrate, Aminosäuren und organische Säuren zusammen wenden die gestreßten Pflanzen etwa ein Viertel mehr an Kohlenstoff auf als die Kontrollpflanzen; dabei entfällt auf die löslichen Kohlenhydrate bei beiden Versuchsgruppen ein gleich großer Anteil, während die Aminosäuren bei den Kontrollpflanzen, die organischen Säuren bei den gestreßten Pflanzen in starkem Maße überwiegen.

Faßt man diese 3 niedermolekularen Substanzgruppen als osmotisch wirksame organische Komponenten zusammen, leisten die Pflanzen unter Wasserstreß für das Zustandekommen und zur Aufrechterhaltung des bei ihnen gegenüber den Kontrollpflanzen (zahlenmäßig) um gut ein Viertel erhöhten osmotischen Potentials einen entsprechend größeren Kohlenstoffbeitrag. In Anbetracht der etwa um die Hälfte reduzierten Kohlenstoffeinnahmen bleibt diesen gestreßten Pflanzen damit nur noch ein geringer Anteil zum Aufbau von Verbindungen übrig, die für das Wachstum benötigt werden. Unter Wasserstreß kann also das zur Wasseraufnahme notwendige niedrigere osmotische Potential Ψ_s (-23 gegenüber -18 bar, Tab. 1) nur durch weitgehenden Verzicht auf Wachstum zustande gebracht und aufrecht erhalten werden.

3.4 Salze als Entlastung für den Kohlenstoffhaushalt von Halophyten?

Das Dilemma von Pflanzen extremer Trockenstandorte ist bekannt: Der angespannte Wasserhaushalt erfordert eine Herabsetzung der Transpirationsrate, wodurch die Photosyntheseleistung gesenkt und damit der Kohlenstoffhaushalt auf seiner Einnahmeseite beschränkt wird. Von diesen begrenzten Einnahmen müssen relativ hohe Kohlenstoffausgaben für osmotisch wirksame Substanzen getätigt werden. Ein geringerer Aufwand für diese Verbindungen, also eine (zahlenmäßige) Verminderung des osmotischen Potentials, würde zwar den Kohlenstoffhaushalt entlasten können, gleichzeitig aber die Wasseraufnahme verringern oder gar beenden und daher letztlich die Photosynthese noch weiter einschränken.

In diesem Zusammenhang erscheint es angebracht, daran zu erinnern, daß es sich bei unserem Objekt, *Atriplex hymenelytra*, um einen Halophyten handelt, der am natürlichen Standort größere NaCl-Mengen aufnimmt, wenn auch Na^+-Ionen nur in niedrigen Konzentrationen benötigt werden (OSMOND et al. 1980). Vorläufige Chlorid-Analysen an *Atriplex*-Pflanzen vom Standort im Death Valley haben (nach Abzug der außen an den Blättern anhaftenden Salzmengen, vgl. BENNERT, MOONEY 1979) ergeben, daß NaCl hier anders als bei der glykophytischen *Larrea tridentata* als osmotisch wirksame Substanz im Zellinneren durchaus von Bedeutung ist und u.U. ein Drittel des osmotischen Potentials darauf zurückgeführt werden kann. Im Sinne der beschriebenen Ergebnisse an Gewächshauspflanzen könnte dies als eine nicht unerhebliche Entlastung für den Kohlenstoffhaushalt interpretiert werden, dies um so mehr, als die Pflanzen am Wüstenstandort niedrigere osmotische Potentiale entwickeln als im Kulturexperiment. So zeigen unbewässerte Pflanzen im August Ψ_s-Werte von -43 bar, bewässerte Pflanzen von -26 bar (BENNERT, MOONEY 1979).

Einige vorläufige Analysen deuten darauf hin, daß die niedrigeren osmotischen Potentiale der unbewässerten Pflanzen nicht nur auf vermehrte Salzmengen, sondern auch auf höhere Konzentrationen an organischen Verbindungen zurückzuführen sind. So ist offenbar ein etwas größerer Anteil niedermolekularer N-Verbindungen beteiligt; bei den löslichen Kohlenhydraten deuten sich ebenfalls etwas höhere Gehalte bei den unbewässerten Pflanzen an, auch wenn diese Verbindungen offenbar nur in bescheidenem Maße am Zustandekommen des osmotischen Potentials beteiligt sind (vgl. dazu ALBERT, POPP 1978). Eine besondere Bedeutung kommt sicherlich den organischen Säuren zu, für die im Kulturexperiment recht große Kohlenstoffanteile

aufgewendet wurden. Auch andere *Atriplex*-Arten und weitere Chenopodiaceen enthalten höhere Konzentrationen an organischen Säuren, vor allem Oxalat (WAISEL 1972; ALBERT, KINZEL 1973; ALBERT, POPP 1977; FLOWERS et al. 1977), die offenbar zur Neutralisation der im Zusammenhang mit der Nitratreduktion gebildeten OH^--Ionen benötigt werden (OSMOND et al. 1980). Die zuletzt genannten Autoren weisen darauf hin, daß Oxalat die am höchsten oxidierte Carbonsäure darstellt, ihre Synthese also vergleichsweise geringen Energieaufwand erfordert.

Während die mineralischen Salzverbindungen der Halophyten vor allem in der Zellvakuole lokalisiert sind und ihre Konzentration im Cytoplasma vermutlich sehr viel niedriger ist (weniger als ein Drittel, nach FLOWERS et al., 1977), werden im Plasma überwiegend organische, plasmaverträgliche Substanzen (compatible solutes) zur Osmoregulation verwendet; nur so ist verständlich, daß vermutlich viele Stoffwechselreaktionen bei Halophyten nicht weniger empfindlich gegenüber NaCl sind als bei Nichthalophyten (OSMOND et al. 1980).

Bisher wurde das Problem der Halophyten überwiegend unter dem Gesichtspunkt einer Belastung durch aufgenommene und evtl. abzuscheidende Salze und/oder einer notwendigen Anpassung von Stoffwechselerscheinungen an ein erhöhtes inneres Ionenmilieu angesehen (so z.B. KREEB 1974, ALBERT 1975). Zwar wurde dabei auch auf die bedeutende Rolle von Salzen als Osmoregulatoren hingewiesen (vgl. CALDWELL 1974, BOTHE 1976, OSMOND et al. 1980); auf Grund der vorliegenden Ergebnisse kann darüber hinaus in einem internen Salzpool auch eine Entlastung für den Kohlenstoffhaushalt gesehen werden, insofern, als das salzbedingte osmotische Potential der Vakuole und das Teilpotential des Cytoplasmas keinen oder wenig Kohlenstoff verbrauchen, also ein größerer Kohlenstoffanteil als bei Glykophyten für die Bildung neuer Biomasse bereitgestellt werden kann. Diese Überlegungen, für die auch Literaturbefunde (vgl. WINTER 1979) über eine verbesserte Ökonomie des Wasserverbrauchs (Verhältnis Wasserverlust zu produzierter Trockensubstanz) von Halophyten bei steigenden NaCl-Gaben sprechen könnten, sollten insbesondere für Pflanzen trockener Standorte mit eingeschränkter Wasserversorgung zutreffen; ähnliches könnte aber auch für Mangroven oder andere Halophyten salzhaltiger und damit "physiologisch trockener" Naß- und Feuchtstandorte gelten.

Für wertvolle technische Hilfe danke ich Frau C. Chu, Stanford (Kalifornien). Herrn Prof. Dr. H.A. Mooney bin ich zu Dank verpflichtet für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes an der Stanford University. Die vorliegende Arbeit ist im Rahmen eines Ausbildungsstipendiums der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert worden.

Literatur

ALBERT R., KINZEL H., 1973: Unterscheidung von Physiotypen bei Halophyten des Neusiedlerseegebietes (Österreich). Z. Pflanzenphysiol 70: 138-157.

ALBERT R., 1975: Salt regulation in halophytes. Oecologia 21: 57-71.

ALBERT R., POPP M., 1977: Chemical composition of halophytes from the Neusiedler Lake region in Austria. Oecologia 27: 157-170.

ALBERT R., POPP M., 1978: Zur Rolle der löslichen Kohlenhydrate in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Oecol Plant. 13: 27-42.

ALLESSIO M.L., TIESZEN L.L., 1978: Translocation and allocation of ^{14}C-photoassimilate by Dupontia fisheri. Ecol. Studies 29: 393-413.

BENNERT H.W., 1973: Chemisch-ökologische Untersuchungen an Arten der Krautschicht eines montanen Hainsimsen-Buchenwaldes (Luzulo-Fagetum). Diss. Freie Univ. Berlin.

BENNERT H.W., MOONEY H.A., 1979: The water relations of some desert plants in Death Valley, California. Flora 168: 405-427.

BENNERT H.W., 1980: Über die stoffliche Zusammensetzung von Waldbodenpflanzen eines montanen Hainsimsen-Buchenwaldes. I. Asche-, Stickstoff- und Proteingehalt. Flora 170: 433-455.

BERG A., KJELVIK S., WIELGOLASKI F.E., 1975: Distribution of ^{14}C photosynthates in Norwegian alpine plants. Ecol. Studies 16: 208-215.

BOTHE H., 1976: Salzresistenz bei Pflanzen. Biologie in unserer Zeit 6: 3-9.

BRADBURY I.K., HOFSTRA G., 1977: Assimilate distribution patterns and carbohydrate concentration changes in organs of Solidago canadensis during an annual developmental cycle. Can. J. Bot. 55: 1121-1127.

CALDWELL M.M., 1974: Physiology of desert halophytes. In: (Eds. REIMOLD R.J., QUEEN W.H.) Ecology of halophytes. New York/London (Academic Press): 355-378.

FLOWERS T.J., TROKE P.F., YEO A.R., 1977: The mechanism of salt tolerance in halophytes. A. Rev. Pl. Physiol. 28: 89-121.

KLUGE M., TING I.P., 1978: Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Ecol. Studies 30.

KREEB K., 1974: Pflanzen an Salzstandorten. Naturwiss. 61: 337-343.

LIETH H., WHITTAKER R.H. (Eds.), 1975: Primary productivity of the biosphere. Ecol. Studies 14.

LIETH H.F.H. (Ed.), 1978: Patterns of primary production in the biosphere. Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross).

MABRY T.J., HUNZIKER J.H., DiFEO D.R., Jr. (Eds.), 1977: Creosote bush. Biology and chemistry of Larrrea in New World deserts. US/IBP synth. ser. 6. Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross).

MOONEY H.A., 1972a: Carbon dioxide exchange of plants in natural environments. Bot. Rev. 38: 455-469.

MOONEY H.A., 1972b: The carbon balance of plants. Rev. Ecol. Syst. 3: 315-346.

MOONEY H.A., BJÖRKMAN O., TROUGHTON J., 1974: Seasonal changes in the leaf characteristics of the desert shrub Atriplex hymenelytra. Carnegie Inst. Year Book 73: 846-852.

MOONEY H.A., CHU C., 1974: Seasonal carbon allocation in Heteromeles arbutifolia, a California evergreen shrub. Oecologia 14: 295-306.

MOONEY H.A., BJÖRKMAN O., BERRY J., 1975: Photosynthetic adaptations to high temperature. In: (Ed. HADLEY N.F.) Environmental Physiology of Desert Organisms. Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross): 138-151.

MOONEY H.A., EHLERINGER J., BERRY J.A., 1976a: High photosynthetic capacity of a winter annual in Death Valley. Science 194: 322-323.

MOONEY H.A., BJÖRKMAN O., EHLERINGER J., BERRY J., 1976b: Photosynthetic capacity of in situ Death Valley plants. Carnegie Inst. Year Book 76: 410-413.

OECHEL W.C., STRAIN B.R., ODENING W.R., 1972: Tissue water potential, photosynthesis, ^{14}C-labeled photosynthate utilization, and growth in the desert shrub Larrea divaricata Cav. Ecol. Monographs 42: 127-141.

OSMOND C.B., BJÖRKMAN O., ANDERSON D.J., 1980: Physiological processes in plant ecology. Toward a synthesis with Atriplex. Ecol. Studies 36.

PEARCY R.W., HARRISON A.T., MOONEY H.A., BJÖRKMAN O., 1974: Seasonal changes in net photosynthesis of Atriplex hymenelytra shrubs growing in Death Valley, California. Oecologia 17: 111-121.

RAY T.B., BLACK C.C., 1979: The C_4 pathway and its regulation. In: (Eds. GIBBS M., LATZKO E.) Encycl. Plant Physiol. N.S. 6: 76-101. Berlin (Springer).

SHOMER-ILAN A., BEER S., WAISEL Y., 1979: Biochemical basis of ecological adaptation. In: (Eds. GIBBS M., LATZKO E.) Encycl. Plant Physiol. N.S. 6: 190-201. Berlin (Springer).

WAISEL Y., 1972: Biology of halophytes. New York/London (Academic Press).

WINTER K., 1979: Photosynthetic and water relationships of higher plants in a saline environment. In: (Eds. JEFFERIES R.L., DAVY A.J.) Ecological processes in coastal environments. Oxford (Blackwell): 297-320.

Adresse

Dr. H. Wilfried Bennert
Arbeitsgruppe Spezielle Botanik
Abteilung für Biologie
Ruhr-Universität Bochum
Universitätsstr. 150

D-4630 Bochum 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 9_1981

Autor(en)/Author(s): Bennert Herbert Wilfried

Artikel/Article: Untersuchungen zum Kohlenstoffhaushalt von Atriplex hymenelytra (Torr.) Wats. (Chenopodiaceae) unter Wasserstreß 129-134