

***Welwitschia mirabilis* - das Überlebenswunder der Namib**

von Dieter J. von Willert, Münster

Vortrag, gehalten am 1. April 1998

Selten hat eine Pflanze die Aufmerksamkeit von Botanikern und Laien gleichermaßen so uneingeschränkt auf sich gezogen wie *Welwitschia mirabilis*. Dies hat sie einmal ihrem ungewöhnlichen Äußeren, das seinesgleichen in der Pflanzenwelt nicht kennt, zu verdanken und zum anderen der harschen und lebensfeindlichen Umgebung, in der *Welwitschia* offenbar ohne Probleme existieren kann.

Als der österreichische Arzt und Naturforscher Dr. Friedrich Welwitsch diese Pflanze am 3. September 1859 im südlichen Angola fand, erkannte er sofort die Einzigartigkeit dieses Gewächses und schickte einige Exemplare zur wissenschaftlichen Bearbeitung an den Kew Garden in London. Wie schwer es war, *Welwitschia*, eine Repräsentantin eines sehr alten, ins Mesozoikum zurückreichenden

Verwandtschaftskreises innerhalb der Gymnospermen, in die Welt der Pflanzen einzuordnen, belegt die Beschreibung des Briten Thomas Baines, der im gleichen Jahr wie Welwitsch über die Entdeckung einer merkwürdigen Pflanze östlich von Swakopmund in der Namib berichtet. Er hielt sie wohl auf Grund der Parallelnervatur der Blätter und des rübenförmigen Hypocotyls für eine „bulbous plant with four leaves“. Wie sich erst viel später herausstellte, war mit den beiden Funden des Jahres 1859 fast das gesamte Verbreitungsgebiet von *Welwitschia* beschrieben, die in einem fast 1200 km langen Streifen von Mossamedes (Angola) bis zum Kuiseb-Fluss (Gobabeb, Namibia) in der Namibwüste vorkommt. Sie erreicht nie die Küste, der küstennächste Standort ist etwa 12 km von ihr entfernt, kommt aber auch außerhalb der Namib in der Mopane-Savanne ca. 36 km westlich von Khorixas vor (KERS 1967). In den küstennahen Bereichen fällt ein erraticischer Niederschlag von ca. 10 mm während nach Osten hin bis zu 200 mm Regen pro Jahr in den Sommermonaten fallen können. Die Temperaturen im Verbreitungsgebiet von *Welwitschia* können in klaren Winter Nächten einige Grade unter Null liegen und im Sommer tagsüber nahe an die 50°C Marke heranreichen (VON WILLERT 1994). Damit weist *Welwitschia* eine erstaunlich breite ökologische Amplitude sowohl hinsichtlich der Niederschläge als auch der Temperaturen auf.

Die Begleitflora von *Welwitschia* zeigt die typischen Wuchs- und Lebensformen, wie sie bei Pflanzen

arider Gebiete mit hoher Einstrahlung und hohen Temperaturen vorkommen. Dies sind blattlose Rutensträucher (*Arthroaerua leubnitziae*), immergrüne Blattsukkulente mit meist senkrecht stehenden Blättern (*Zygophyllum stapfii*, *Aloe asperifolia*) saisonal grüne Bäume mit mehrfach gefiederten Blättern (*Acacia*-Arten), caudiciforme Bäume mit regenrönen gefiederten Blättern und sukkulentem Stamm (*Commiphora*-Arten) sowie kurzlebige, meist einjährige Gräser mit C4-Photosynthese. *Welwitschia* unterscheidet sich von diesen Pflanzen dadurch, dass sie keines dieser Anpassungskriterien ausgebildet hat. Sie ist immergrün, ihre Blätter sind groß, nicht sukkulent und der Strahlung voll ausgesetzt. Damit scheint *Welwitschia* hinsichtlich der Anpassung von Wuchs- und Lebensform allem zu widersprechen, was eine Wüstenpflanze auszeichnen sollte und doch scheint sie gut an die Bedingungen ihrer Standorte angepasst zu sein, denn sie ist oft die einzige Pflanze im weiten Umkreis (Abb. 1) oder bildet "dichte Bestände" auf sonst fast vegetationsfreien Flächen (Abb. 2).

Ausdauernde, immergrüne Pflanzen extremer Standorte sollten wenigstens zwei wesentliche Strategieelemente besitzen. Erstens: sie müssen als Individuum am Standort leben und überleben, d.h. Anpassungen an die vorherrschenden Bedingungen entwickelt haben. Zweitens: sie müssen sich als Population am Standort behaupten. Letzteres stellt hohe Anforderungen an die Reproduktion und Etablierung der Nachkommen. Die Tatsache, dass es

ca. 160.000 *Welwitschia*-Pflanzen gibt (GIESS 1969) und dass bisher kein Bericht über einen deutlichen Rückgang der Populationsdichte vorliegt, darf nicht unbedingt als ein Zeichen dafür angesehen werden, dass es eine hinreichend gute permanente Verjüngung gibt. Die Abb. 2 zeigt eine sehr einheitlich aussehende Population, die möglicherweise auf eine einzige oder nur wenige Perioden günstiger Keim- und Etablierungsbedingungen zurückgeht. Die letzte außergewöhnliche Regenzeit in der Namib war 1934/1935. Dies deutet darauf hin, das *Welwitschia* sehr alt werden kann und auch sehr langsam wächst. Ein eindrucksvolles Beispiel für das langsame Wachstum lieferte MASSMANN (1976), der eine 1885 von Schenck in der Namib fotografierte *Welwitschia* (SCHENCK 1903) wiederfand und mit einem Vergleichsfoto beweisen konnte, dass diese Pflanze in 90 Jahren nicht erkennbar an Größe zugenommen hatte. Die Langlebigkeit einmal etablierter Pflanzen ist für *Welwitschia* eine wichtige Voraussetzung, um einen Standort dauerhaft zu besiedeln.

Das Fehlen einer kontinuierlichen Altersstruktur einer Population legt die Vermutung nahe, dass entweder die Samenproduktion und/oder die Keimung und Etablierung von Keimlingen hierfür verantwortlich sein könnten. Die Samenbildung dieser zweihäusigen Art ist vielen Berichten zufolge (BORNMAN 1978) weitestgehend unabhängig vom Niederschlag. Es werden 10.000-20.000 Samen pro Pflanze und Jahr gebildet, von denen zwar oftmals infolge Infektion mit *Aspergillus niger* nur 10-20% keimfähig

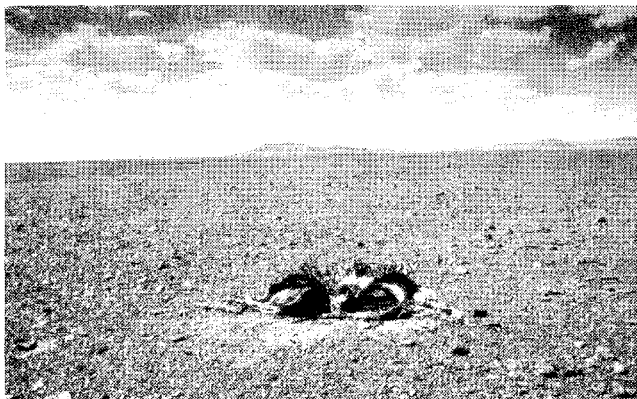


Abb. 1: Eine isoliert wachsende *Welwitschia mirabilis* in der Steinwüste zwischen Küste und Brandbergmassiv.



Abb. 2: Ein "dichter Bestand" von *Welwitschia mirabilis* in der "Welwitschia-Fläche".

sind, dennoch ist die Zahl keimfähiger Samen recht hoch. Da die Samenproduktion nicht Grund für die diskontinuierliche Altersstruktur der *Welwitschia*-Population eines Standortes sein kann, muss die Keimung und Etablierung der Keimlinge hierfür verantwortlich sein.

Keimung und frühes Wachstum

Der birnenförmige Samen von *Welwitschia* ist bei einer durchschnittlichen Breite von 7 mm etwa 1,5 cm breit geflügelt und wird daher sehr leicht vom Wind verbreitet. Ohne Samenschale wiegt ein reifer Samen im Durchschnitt 48 ± 12 mg. Mit ca. 35 % sind Fette die Hauptreservestoffe, aber auch Proteine machen bis zu 30 % der Trockenmasse des Samens aus, während Kohlenhydrate nur zu 5-10 % vorhanden sind. Die Energiegehalte eines *Welwitschia* Samens liegen zwischen 1146 und 1292 J pro Samen und damit in der Größenordnung eines Sonnenblumensamens. Über die Keimung am Standort schreibt BORNMAN (1978), dass sie 10-20 Tage nach guten Niederschlägen erfolgt. Zunächst wächst die Wurzel aus, dann erst erscheint ein Keimhaken mit den aneinandergedrückten nach unten gerichteten beiden Keimblättern, die sich dann aufrichten und wenig später entfalten. Zunächst sind die Keimblätter rot gefärbt, mit dem Entfalten werden sie grün. 3-6 Wochen nach Entfalten der Keimblätter fangen die beiden Folgeblätter an zu wachsen, die erst 4 Monate später die Keimblätter an Größe übertreffen. Unter weniger natürlichen Bedingungen vollziehen sich Keimung und weiteres Wachstum des Keimlings im Laborexperiment

deutlich langsamer. Insbesondere die Folgeblätter erscheinen später und wachsen langsamer, so dass sie die Größe der Keimblätter erst nach 30 Wochen erreichen (VON WILLERT, 1994). Ein Beispiel des Verlaufs des Wurzel- und Blattwachstums während der ersten 250 Tage nach Keimung gibt Abb. 3 wieder. Bei Gewächshauspflanzen bleiben die Keimblätter bis zu 2 Jahren aktiv. Auf sie entfallen bei 15 Monate alten Jungpflanzen noch 20% des Kohlenstoffgewinns der ganzen Pflanze. Die wohl wichtigste Voraussetzung für eine Etablierung am Standort muss im raschen Wurzelwachstum gesehen werden.

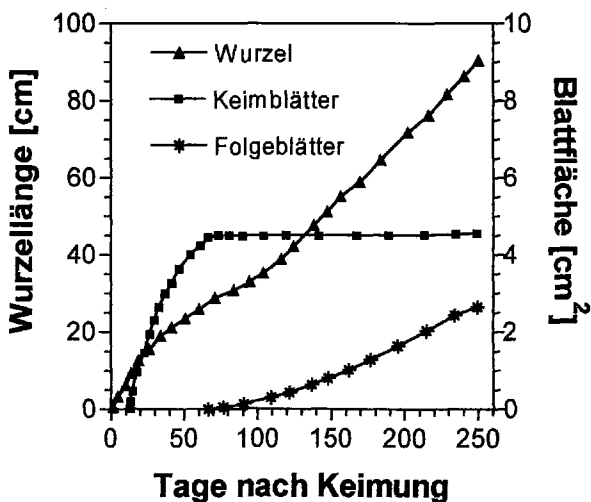


Abb. 3: Die Entwicklung eines *Welwitschia*-Keimlings in den ersten acht Monaten nach Keimung. Zuerst wächst die Keimwurzel aus. Etwa 12 Tage später entwickeln sich die Keimblätter. Wenn diese ihre Endgröße erreicht haben, fangen die Folgeblätter an zu wachsen.

VON WILLERT (1994) beschreibt ein Wachstum von 1 cm pro Tag während der ersten 50 Tage, wenn man den Boden von oben austrocknen lässt und nur von unten feucht hält. In einem durchgehend feuchten Boden ist das Wurzelwachstum dagegen deutlich verlangsamt und beträgt nur etwa 0,3 cm pro Tag.

Fasst man alle diese Ergebnisse zusammen, dann müssen für eine erfolgreiche Etablierung von Keimlingen folgende Bedingungen erfüllt sein:

1. Der Niederschlag muss so fallen, dass der Oberboden etwa eine Woche lang feucht ist (Keimphase)
2. Die Gesamtmenge des Niederschlags muss so groß sein, dass die absinkende Feuchte stets genug pflanzenverfügbares Wasser enthält, bevor sie möglicherweise permanent feuchte Schichten des tieferen Bodens erreicht.
3. Das Wurzelwachstum muss so schnell sein, dass es mit der absinkenden Feuchte Schritt halten kann.

Da solche Niederschlagsereignisse in der Namib äußerst selten sind, haben die *Welwitschia*-Populationen eine extrem diskontinuierliche Altersstruktur. Lediglich in der Mopane Savanne mit ihren wesentlich höheren Niederschlägen könnte eine andere Altersstruktur vorliegen. Hier findet man große und kleine Pflanzen in unmittelbarer Nachbarschaft. Ohne genaue Kenntnis der Wachstumsraten ist die Größe allerdings kein verlässliches Maß für das Alter. Obwohl in der Mopane Savanne viele *Welwitschien* wachsen, sind sie bisher wissenschaftlich völlig ungenügend bearbeitet worden. In diesem

Zusammenhang ist eine Beobachtung von WHELLAN (1972) interessant. Er beschreibt *Welwitschia*-Standorte südlich von Mossamedes (Angola) und führt aus, dass küstennah im Sand nur große (=alte) Pflanzen vorkommen, dass aber weiter landeinwärts auf steinigem Grund in einem Gebiet mit stärkeren Niederschlägen auch viele kleine *Welwitschien* wachsen, hier also eine kontinuierliche Altersstruktur der Population vorliegen könnte. Sollte sich herausstellen, dass die *Welwitschia*-Population in der Mopane Savanne eine kontinuierliche Altersstruktur hat, wäre dies ein weiterer Hinweis darauf, dass ungenügende Niederschläge Keimung und Etablierung von Jungpflanzen in der Namib verhindern.

Außer den beiden Keimblättern und den dazu kreuzgegenständig stehenden Folgeblätter bildet *Welwitschia* keine weiteren Laubblätter aus. Der Sprossvegetationspunkt geht nach der Anlage eines dritten rudimentär bleibenden Blattpaares zugrunde. Das Meristem der beiden Laubblätter gelangt durch beidseitiges Überwachsen in eine Hypokotylgrube, in der es gut geschützt ist. Mit zunehmendem Alter der Pflanze wird diese Grube bis zu 2,5 cm tief. Die Ausdifferenzierung des Blattes erfolgt bereits in den ersten 3 mm nach dem Meristem und ist spätestens nach 5 mm abgeschlossen. Da die Blätter von *Welwitschia* zwischen 0,1 und 1,1 mm pro Tag wachsen (VON WILLERT 1994, HENSCHEL & SEELY 1999) dauert es zwischen 20 und 250 Tage bis das gebildete Blatt aus der Meristemgrube herausgeschoben wird. Das Blatt wächst ständig, wenn

auch nicht immer mit gleicher Rate. Dies führt je nach Blattlänge und Bildungsrate zu Blättern mit einem kontinuierlichen Altersgradienten von bis zu 10 Jahren. Damit nimmt das *Welwitschia*-Blatt eine einzigartige Stellung in der Pflanzenwelt ein. Von der Spitze her vertrocknet es, wobei der Übergang vom lebenden zum toten Gewebe abrupt ist. Die Blattlänge wird durch die Neubildungsrate und den Zurücktrocknungsprozess bestimmt. Beide Vorgänge hängen in erster Linie von der Wasserverfügbarkeit im Boden ab (VON WILLERT 1994, HENSCHEL & SEELY 1999). Um das Wachstum eines *Welwitschia*-Blattes zu bestimmen, genügt es daher eigentlich nicht, nur seine Neubildung zu messen.

Die Auseinandersetzung mit den Standortbedingungen

Eine wichtige Voraussetzung für den Erhalt einer *Welwitschia*-Population liegt in der langen Lebensdauer der sie aufbauenden Individuen. Die lange Lebensdauer sollte sich in einer Reihe von Anpassungsqualitäten an die extremen Standortbedingungen widerspiegeln. Diese Anpassungen können morphologisch-anatomische aber auch physiologische und biochemische Merkmale und Aspekte betreffen.

Immergrüne Pflanzen arider Standorte werden auch Xerophyten genannt. Ihre Blätter zeichnen sich durch einen xeromorphen Bau aus. Sie sind meist äquifacial. Die Stomata sind in die Epidermis eingesenkt, die Epidermisaußenwände sind dick und tragen eine dicke Cuticula oft mit massiven Wachs-

einlagerungen. Den harten Charakter verdanken die Blätter Sklerenchymfasern und einzeln im Mesophyll liegenden, oft bizarr geformten Sklereiden. Das *Welwitschia*-Blatt ist ein typisch xeromorphes Blatt, sein Sclerophylliegrad liegt, wenn man ihn auf eine Blattdicke von 1 mm korrigiert zwischen 3,1 und 5,4 g. dm².mm⁻¹. Es ist amphistomatisch mit stets mehr Stomata auf der Oberseite. Es ist reichlich von Sklerenchymfaserbündeln in Längsrichtung durchzogen und besitzt sogenannte Spikularzellen (Sklereide) mit Ca-Oxalatkristallen in den extrem verdickten Zellwänden (HOOKER 1863). Der Wassergehalt eines *Welwitschia*-Blattes ist nicht sehr hoch und hängt stark von der jeweiligen Wasserverfügbarkeit im Boden ab. Bei extrem anhaltender Dürre liegt er bei 100% der Trockenmasse und darunter, bei guter Wasserverfügbarkeit je nach Standort bei 139 bzw. 171% Wasser bezogen auf die jeweilige Trockenmasse.

Wüstenpflanzen sollten sich durch einen sparsamen Wasserumsatz auszeichnen. Schon frühe Abschätzungen der Wasserverluste von *Welwitschia* am Standort ließen erkennen, dass dies offenbar nicht der Fall ist (WALTER 1936, GAFF 1972). Erste Messungen der Transpiration im Tagesgang wiesen nach, dass *Welwitschia* pro m² Blattfläche etwa 1 l Wasser pro Tag verliert (VON WILLERT *et al.* 1982).

Die Größe eines *Welwitschia*-Blattes und sein Wassergehalt sind von der Wasserverfügbarkeit im Boden abhängig. Für drei verschiedene Standorte

der Namib, die sich in der Wasserverfügbarkeit deutlich unterscheiden, wurden an je einer Pflanze die Wasserverluste gemessen. Tabelle 1 fasst die wichtigsten Ergebnisse zusammen. Die drei Standorte sind die "Welwitschia-Fläche" - hier hatte es vier Wochen vor der Messung geregnet, ein Trockenfluss nahe der Mine Brandberg West und ein extrem trockener Standort südwestlich des Brandbergmassivs. Der Wasserverlust pro Flächeneinheit ist bei den Pflanzen der Standorte Welwitschia-Fläche

	Welwitschia Fläche	Mine West	Brandberg
Blattfläche [m ²]	0,651	1,84	0,309
Blattdicke [mm]	2,2	3,8	1,5
Blattwasser [l Pfl. ⁻¹]	0,911	3,864	0,256
Blattwassergehalt in % Trockenmasse	139	171	104
Transpiration [l d ⁻¹]	0,916	2,6	0,053
[l a ⁻¹]	334	949	19,3
tägl. Wasserverlust in % Blattwasser	100	67	21
"predawn" Wasserpotential [MPa]	-3,45	-3,15	-5,7
Wachstumsrate [mm d ⁻¹]	0,83	1,12	0,17

Tab. 1: Einige Merkmale von *Welwitschia mirabilis* an drei Standorten der Namibwüste. Die Messungen wurden in der Zeit von November 1990 bis März 1991 durchgeführt.

und Mine West etwa gleich groß, der vom Standort Brandberg aber bedeutend geringer. In der absoluten Wassermenge pro Pflanze unterscheiden sich die *Welwitschien* aller drei Standorte erheblich. Ihr täglicher Verlust durch Transpiration liegt zwischen 50 ml und 2,6 l.

Das frühmorgendliche („predawn“) Wasserpotential von Pflanzen steht mit der Verfügbarkeit des Wassers am Standort in direkter Beziehung. Ein Vergleich dieser Wasserpotentiale, die ebenfalls in Tab. 1 aufgeführt sind, unterstreicht die bisher gemachten Ausführungen über die Beziehungen zwischen Blattfläche, Wassergehalt, Transpiration und Wasserverfügbarkeit an den Standorten. Das Wasserpotential der Pflanze am Brandberg ist um mehr als 2 MPa niedriger als das der *Welwitschien* der anderen Standorte. Im Laufe des Tages sinkt das Wasserpotential der Pflanzen infolge negativer Wasserbilanz ab, weil die Transpirationsverluste nicht so schnell durch Wasseraufnahme ausgeglichen werden können. Nimmt am Nachmittag die Transpiration wieder ab, steigt das Wasserpotential an, d.h. die Aufnahme von Wasser übersteigt die Abgabe und das Blattwasserdefizit der Pflanze wird kleiner. Je nach Verfügbarkeit des Wassers im Boden erholt sich das Wasserpotential schnell, wie dies für *Welwitschia* am Standort Mine West in Abb. 4 zu sehen ist, oder nur langsam und erreicht den „predawn“-Wert erst wieder unmittelbar vor Sonnenaufgang, wie dies für *Welwitschia* am Standort Brandberg gut zu erkennen ist (Abb. 4).

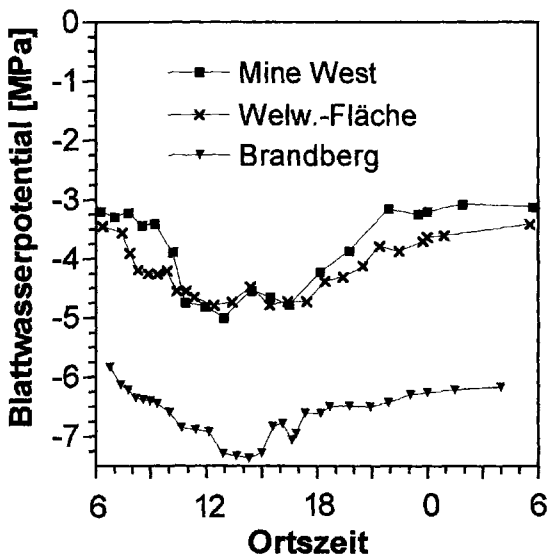


Abb. 4: Tagesverlauf der Blattwasserpotentiale von *Welwitschia mirabilis* an drei verschiedenen Standorten der Namib im Dezember 1990.

Da zum Wachstum eines Blattes Wasser nötig ist, verwundert es nicht, dass es einen deutlichen Zusammenhang zwischen dem „predawn“-Wasserpotential und der Wachstumsrate des Blattes gibt (VON WILLERT 1994, HENSCHEL & SEELY 1999). Dies wird auch in Tabelle 1 deutlich.

Die breite ökologische Amplitude von *Welwitschia* spiegelt sich in den physiologischen Antworten auf die Standortbedingungen wider. Dabei reagieren die Pflanzen eines Standortes relativ einheitlich und mit nur geringer Variationsbreite. Für die Standorte Brandberg und Welwitschia-Fläche nimmt die Transpi-

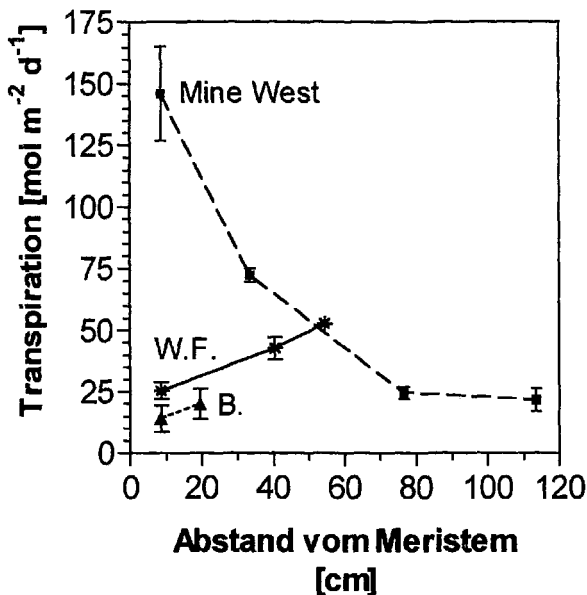


Abb. 5: Abhängigkeit des Wasserverlustes über 24 h vom Alter des Blattabschnittes (hier als Entfernung vom Meristem angegeben) und vom Standort. Es wurde über alle im November und Dezember 1990 sowie März 1991 durchgeführten Messungen gleicher Blattabschnitte gemittelt. W.F. steht für den Standort Welwitschia-Fläche, B. für den Standort Brandberg.

ration mit steigendem Alter des Blattes (gemessen als Abstand der Messstelle vom Meristem) zu, während die dicken Blätter am Standort Mine West genau das umgekehrte Verhalten zeigen (Abb. 5). Hier nimmt die Transpiration mit steigendem Alter ab. Die hohen Wasserverluste des vorderen Blattabschnittes von *Welwitschia* am Standort Mine West erscheinen für eine Wüstenpflanze ungewöhnlich.

Sie beruhen offensichtlich auf einer mangelnden Spaltöffnungsregulation (VON WILLERT & WAGNER-DOUGLAS 1994). Positiv ist natürlich ihr Einfluss auf die Energiebilanz des Blattes (ELLER *et al.* 1983), und sie spiegelt wider, dass dieser Standort über ausreichende Wasserreserven verfügen muss.

In Abb. 6 sind die Tagesgänge der Transpiration für verschiedene Blattabschnitte einer Pflanze am Standort Mine West wiedergegeben, die gleichzeitig an einem extrem heißen und trockenen Tag (Wasserdampfdefizit der Luft um die Mittagszeit 120 Pa.kPa^{-1}) gemessen wurden. Unter diesen Bedingungen verhält sich nur der alte Blattabschnitt wie eine Wüstpflanze. Seine maximale Transpiration liegt deutlich unter $1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Der mittlere Blattabschnitt hat mit einer Maximalrate von $3,45 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ eine Transpiration, die für Laubbäume der gemäßigten Zone typisch ist, während der junge Blattabschnitt mit knapp $7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ eine maximale Transpiration zeigt, die krautige Dicotyledonen und Schilfgräser auszeichnet (LARCHER 1994).

Etwa 1,1% des CO_2 der Atmosphäre haben als Kohlenstoffatom das schwere Isotop ^{13}C . Von den beiden CO_2 -fixierenden Enzymen in Pflanzen, RUBISCO und PEP-Carboxylase, diskriminiert nur die RUBISCO das schwere Isotop. Da C4- und CAM-Pflanzen über die PEP-Carboxylase CO_2 primär fixieren, gelangt im Vergleich zu C3-Pflanzen, die nur über die RUBISCO fixieren können, mehr des schweren Isotops in ihre Biomasse. Diesen Anteil des schweren Isotops am Gesamtkohlenstoff kann man

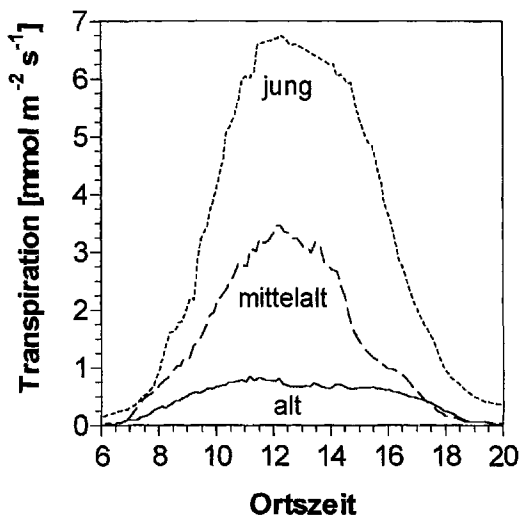


Abb. 6: Tagesgang der Transpiration von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang für *Welwitschia mirabilis* am Standort Brandberg Mine West für den vorderen (jung), mittleren (mittelalt) und hinteren (alt) Blattabschnitt am 10. November 1990. Um die Mittagszeit betrug die Lufttemperatur 52,5 °C, das Wasserdampfdefizit der Luft (ΔW) war 120 Pa kPa⁻¹.

leicht aus der Trockenmasse der Pflanzen bestimmen und so eine Zuordnung zu einer der drei Pflanzengruppen, C3, C4 oder CAM, vornehmen. Durch den Bezug auf einen Standard und die Subtraktion von 1 erhält man relative Isotopenanteile, die als $\delta^{13}\text{C}$ -Wert angegeben werden und kleiner 1, d.h. negativ sind. Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von C4-Pflanzen liegen im Bereich -10 bis -18‰, von C3-Pflanzen im Bereich -23 bis -34‰ während CAM-Pflanzen, die CO_2 auch über die RUBISCO primär fixieren können,

stärker variable $\delta^{13}\text{C}$ -Wert haben, die zwischen -14 und -33‰ liegen. Der erste Hinweis, dass *Welwitschia* keine "normale" C3-Pflanze sein könnte, kam von SMITH & EPSTEIN (1971), die für Gewächshausmaterial einen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von -14,4‰ angeben. Wenig später berichteten DITTRICH & HUBER (1974) über eine schwach ausgeprägte nächtliche Ansäuerung, wie sie für CAM-Pflanzen typisch ist.

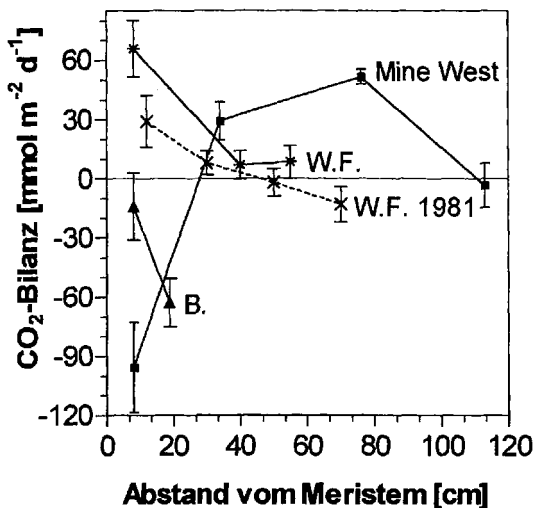


Abb. 7: Abhängigkeit der CO_2 -Bilanz über 24 h vom Alter des Blattabschnittes (hier als Entfernung vom Meristem angegeben) und vom Standort. Es wurde über alle im November und Dezember 1990 sowie März 1991 durchgeführten Messungen gleicher Blattabschnitte gemittelt. Es handelt sich um die parallel zur Transpiration durchgeführten Messungen (s. Abb. 5). Zusätzlich sind noch Messungen in der Welwitschia-Fläche vom September 1981 wiedergegeben. W.F. steht für den Standort Welwitschia-Fläche, B. für den Standort Brandberg.

Erste Messungen des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes in *Welwitschia* entlang eines Transektes durch die Namib haben SCHULZE & SCHULZE (1976) durchgeführt. Sie fanden $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zwischen -17,3 und -23,3 ‰. Dies ist zu niedrig für C4- aber zu hoch für C3-Pflanzen. Trotz früherer Mitteilungen, dass die Stomata von *Welwitschia* am Tag geöffnet sind (GAFF 1972), wurde hierin das Vorliegen eines CAM bei *Welwitschia mirabilis* gesehen. Umfangreiche Messungen des Gaswechsels von *Welwitschia mirabilis* an mehreren Standorten der Namib konnten in der Folgezeit weder eine nächtliche CO_2 -Aufnahme noch wenigstens eine vorübergehende Einschränkung der nächtlichen CO_2 -Abgabe nachweisen (VON WILLERT *et al.* 1982, ELLER *et al.* 1983, VON WILLERT & WAGNER-DOUGLAS 1994). Es wurde zwar ein hoher Gehalt an Äpfel- und Zitronensäure in den Blättern gefunden, dieser zeigte aber mit einer Ausnahme keine Tag-Nacht-Schwankungen im Sinne eines CAM.

Die CO_2 -Bilanz eines *Welwitschia*-Blattes über 24h ist wie die Transpiration deutlich abhängig vom Blattalter und vom Standort. Abb. 7 zeigt, dass *Welwitschia* am extrem trockenen Standort Brandberg eine negative CO_2 -Bilanz hat, dennoch sind alle Blätter im Untersuchungszeitraum von 3 Monaten gewachsen. Dies macht deutlich, dass Kohlenstoffreserven existieren müssen, die auch bei negativer CO_2 -Bilanz ein Wachstum unterhalten können. Für eine immergrüne Art mit einem äußerst langsamen Blattwachstum scheint es wichtig zu sein, möglichst viel Blattfläche am Leben zu halten, um bei

Verbesserung der Wasserverfügbarkeit schnell zu reagieren. Dass eine Verbesserung der Wasserverfügbarkeit die Bilanz aller Blattabschnitte verbessern kann, haben nicht nur Bewässerungsversuche gezeigt, sondern wird eindrucksvoll von *Welwitschia mirabilis* am Standort Welwitschia-Fläche dokumentiert.

1981 hatte auf dem Höhepunkt einer längeren Trockenphase nur die vordere Hälfte eines 80 cm langen Blattes eine positive, die hintere dagegen eine negative CO_2 -Bilanz (Abb. 7 W.F., gestrichelte Linie) während 1990 nach guten Regenfällen das gesamte Blatt, obwohl im mittleren Bereich durch Sandstürme geschädigt, eine positive CO_2 -Bilanz hatte (Abb. 7: W.F., ausgezogene Linie). An den Standorten Welwitschia-Fläche und Brandberg nimmt die CO_2 -Bilanz mit steigendem Blattalter ab, am Standort Brandberg Mine West ist dies nicht der Fall. Hier haben die jüngsten Blattabschnitte eine extrem negative CO_2 -Bilanz, die mittleren Blattabschnitte eine positive Bilanz, die zur Blattspitze hin erneut negativ wird (Abb. 7, Mine West).

Aus den Tagesgängen der CO_2 -Aufnahme (Abb. 8) sieht man, dass alle Pflanzen unabhängig vom Standort eine ausgeprägte Mittagsdepression der CO_2 -Aufnahme haben. Die Pflanze am Brandberg war sieben Tage vor der Messung gewässert worden. Erst diese Wässerung hat zu einer CO_2 -Aufnahme am Morgen und am Abend geführt, was die Befunde von 1981 in der Welwitschia-Fläche be-

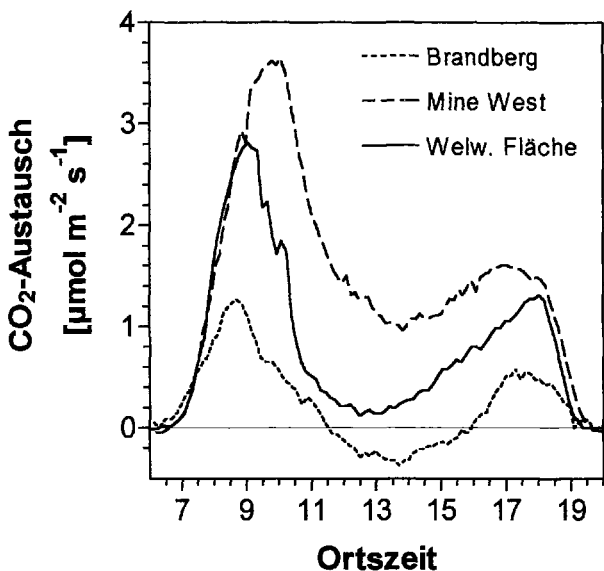


Abb. 8: Tagesgang der photosynthetischen CO₂-Aufnahme von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang für *Welwitschia mirabilis* an den Standorten Mine West, *Welwitschia*-Fläche und Brandberg für jeweils den Blattabschnitt mit der höchsten CO₂-Bilanz über 24 h. Es handelt sich jeweils um Strahlungstage. Allerdings ist die Blattemperatur nicht in allen Fällen gleich. Die Pflanze am Brandberg war 7 Tage vor der Messung ausreichend gewässert worden.

stätigt (VON WILLERT *et al.* 1982). Für den in Abb. 8 dargestellten Vergleich wurden jeweils die Blattabschnitte mit der größten CO₂-Bilanz über 24 h genommen. Die Maximalrate der Photosynthese ist natürlich von der Verfügbarkeit von Wasser abhängig, liegt aber in einem Bereich, der für immergrüne Nadelbäume typisch ist (LARCHER 1994).

Schlussbetrachtung

Es hat sich gezeigt, dass die breite ökologische Amplitude von *Welwitschia mirabilis* ihre Grundlage in einer hohen Flexibilität der physiologischen Antworten auf die jeweiligen Standortbedingungen hat. Selbst eine negative CO₂-Bilanz über 24h bei extremer Trockenheit führt nicht zu einem Wachstumsverlust der Blätter. Wasser vorausgesetzt, konnte gezeigt werden, dass eine solche *Welwitschia* etwa ein Jahr mit den mobilisierbaren Kohlenstoffreserven des Blattes weiterwachsen kann (VON WILLERT 1994). Neben charakteristischen Anpassungen zeigt *Welwitschia mirabilis* aber auch unverständliche Reaktionen, die allerdings nahe legen, dass *Welwitschia* an Wasservorräte im Boden herankommen muss, die anderen Pflanzen nicht zugänglich sind. Auch wenn wir inzwischen wichtige Erkenntnisse über die Auseinandersetzung von *Welwitschia* mit den harschen Bedingungen der Namib gewonnen haben, sind wir von einem ganzheitlichen Verstehen noch weit entfernt.

Wichtiger Nachtrag

Gaswechsellmessungen in der Mopane Savanne und im NW des Brandberges, die Anfang Januar 2001 durchgeführt wurden, zeigten eine geringe CO₂-Aufnahme während der Nacht (4% der gesamten über 24 h aufgenommenen CO₂-Menge). Dies ist der erste Nachweis einer solchen Reaktion am natürlichen Standort und belegt die oft vermutete Annahme eines CAM-Stoffwechsels bei *Welwitschia mirabilis*.

Literatur

- BORNMAN C.H. 1978: *Welwitschia*, Paradox eines verdorrten Paradieses. C.Struik Publishers, Cape Town.
- DITTRICH P. & HUBER W. 1974: Carbon dioxide metabolism in members of the Chlamidospermae.p.1573-1578, In:M.AVRON (ed.): Proceedings of the Third International Congress on Photosynthesis, Elsevier Scientific Publishing Comp., Amsterdam
- ELLER B.M., VON WILLERT D.J., BRINCKMANN E. & BAASCH, R. 1983: Ecophysiological studies on *Welwitschia mirabilis* in the Namib desert. South African Journal of Botany 2, 209-223
- GAFF D.F. 1972: Drought resistance in *Welwitschia mirabilis* Hook. fil. Dinteria 7, 3-7
- GIESS W. 1969: *Welwitschia mirabilis* Hook.fil.. Dinteria 3, 3-55
- HENSCHEL J.R. & SEELY M.K. 2000: Long-term growth pattern of *Welwitschia mirabilis*, a long-lived plant of the Namib Desert (including a bibliography). Plant Ecology 150 (1-2): 7-26
- HOOKE J.D. 1863: On *Welwitschia*, a new Genus of Gnetaceae. Transactions of the Linnean Society, 24, 1-48, Tab. 1-14.
- KERS L.E. 1967: The distribution of *Welwitschia mirabilis* Hook.f. Svensk Botanisk Tidskrift 61, 97-125
- LARCHER W. 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. Eugen Ulmer, Stuttgart
- MASSMANN, U. 1976: Nach 90 Jahren. Namib und Meer 7, 45-46.
- SCHENCK A. 1903: Vegetationsbilder aus Südwest-Afrika. In: G.KARSTEN & H.SCHENK (eds.): Vegetationsbilder 1(5) Tafel 25. Verlag Gustav Fischer, Jena.
- SCHULZE E.-D. & SCHULZE I. 1976: Distribution and control of photosynthetic pathways in plants growing in the Namib desert, with special regards to *Welwitschia mirabilis* Hook. fil.. Madoqua 9(3), 5-13

- SMITH B.N. & EPSTEIN S. 1971: Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology* 47,380-384
- VON WILLERT D.J. 1985: *Welwitschia mirabilis* - new aspects in the biology of an old plant. *Advances in Botanical research* 11, 157-191
- VON WILLERT D.J. 1994: *Welwitschia mirabilis* Hook.fil. - das Überlebenswunder der Namibwüste. *Naturwissenschaften* 81, 430-442
- VON WILLERT D.J., ELLER B.M., BRINCKMANN E. & BAASCH R. 1982: CO_2 gas exchange and transpiration of *Welwitschia mirabilis* Hook.fil. in the central Namib desert. *Oecologia* 55, 21-29
- VON WILLERT D.J. & WAGNER-DOUGLAS U. 1994: Water relations, CO_2 exchange, water use efficiency and growth of *Welwitschia mirabilis* Hook.fil. in three contrasting habitats of the Namib Desert. *Botanica Acta* 107, 291-299
- WALTER H. 1936: Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika). *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 84, 58-222.
- WHELLAN J.A. 1972: *Welwitschia* the wonderful. *Excelsa* 2,51-59

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Dieter J. von Willert
Institut für Ökologie der Pflanzen
Westfälische Wilhelms-Universität
Hindenburgplatz 55
D-48143 Münster

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [137_140](#)

Autor(en)/Author(s): Willert Dieter J. von

Artikel/Article: [Welwitschia mirabilis - das Überlebenswunder der Namib. 287-310](#)