

# *Welwitschia mirabilis* – Eine ökophysiologische Betrachtung

Eine der außergewöhnlichsten und bekanntesten Wüstenpflanzen der Namib ist *Welwitschia mirabilis*, die weite Teile der zentralen Namib-Wüste nördlich des Kuiseb-Reviers bis zum Nicolau-Revier im südlichen Angola besiedelt. Vor allem in der kargen Landschaft der zentralen Namib ist sie mit ihrer Größe sehr auffällig. Seit ihrer Entdeckung durch den österreichischen Arzt und Naturforscher Friedrich Welwitsch im südlichen Angola und durch Thomas Baines im Swakop-Revier ranken sich um diese Pflanze viele wissenschaftliche Rätsel und Mythen. Viele davon beziehen sich auf ihre erstaunliche Fähigkeit, den extrem trockenen Bedingungen zu widerstehen – einigen dieser physiologischen Besonderheiten wird hier nachgegangen. Im Vordergrund stehen Untersuchungen zur Frage der Regulation des Wasserhaushaltes über die Spaltöffnungen und die mögliche Bedeutung einer nächtlichen CO<sub>2</sub>-Fixierung über den diurnalen Säurerhythmus (Crassulaceen-Säurestoffwechsel).

Wüstenpflanzen haben im Laufe der Evolution eine Vielzahl von speziellen morphologischen und physiologischen Anpassungen entwickelt, um in diesem extremen Lebensraum zu überleben. Speziell *Welwitschia mirabilis* hat seit ihrer Entdeckung immer wieder Forscher unterschiedlicher Disziplinen fasziniert, etwa der Systematik [1] oder der Ökologie [2, 3]. Sie wird auch als ein Indikator für den Klimawandel in der Namib angesehen, wie jüngst dargestellt wurde [4]. Um die erstaunliche Anpassungsfähigkeit dieser bizarren Pflanze besser verstehen zu lernen und insbesondere genauere Informationen über ihren Wasser- und Kohlenstoffhaushalt zu gewinnen, führte die Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Dieter J. von Willert von der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster von 1979 bis 2002 umfangreiche ökophysiologische Messungen entlang eines 106 km langen Küsten-Inland-Transektes von der Welwitschia-Vlakte (15° 00,16' O, 22° 39,34'S) bis in die Mopane-Savanne (14° 40,76' O, 20° 25,27' S) durch.

Das Transekt überstreicht einen Bereich, in dem die klimatischen Bedingungen an den Wuchsstandorten von *Welwitschia* deutlich voneinander abweichen. Während in der Welwitschia-Vlakte (Abb. 1), etwa 35 km östlich von Swakopmund gelegen, die Tagestemperaturen meistens moderat sind und im Maximum 30° bis 40°C erreichen [2], können sie in der Umgebung des Brandbergs (14° 20,04' O, 21° 08,40' S) deutlich höher sein. Insbesondere bei Ostwinden steigen die Temperaturen dort auf über 48°C im Schatten an, während die Luftfeuchtigkeit dabei auf unter 5% sinkt. Die Fähigkeit, gerade unter solchen extremen Umweltbedingungen zu



Abb. 1. *Welwitschia mirabilis* in der Welwitschia-Vlakte.

überleben, macht *Welwitschia*, die auf den ersten Blick gar nicht dem Bild einer „typischen Wüstenpflanze“ entspricht, interessant für ökologische und ökophysiologische Untersuchungen. Außer den nach ca. 2 Jahren zugrundegehenden Keimblättern und einem weiteren rudimentären Blattansatz bilden die getrenntgeschlechtlichen Pflanzen von *W. mirabilis* normalerweise nur ein Blattpaar aus, das kontinuierlich aus einer Hypokotylgrube des kurzen, rübenförmigen Stammes wächst und von der Spitze her ebenso kontinuierlich abstirbt. Wachstums-, aber auch Absterberate sind dabei von verschiedenen Umweltfaktoren, speziell aber von der Langzeit-Wasserverfügbarkeit abhängig.

### Wasserhaushalt

Über die Wasserversorgung der Pflanze an einem so ariden Standort wurde schon viel spekuliert. Ohne Zweifel sind die Anforderungen enorm: So muss *W. mirabilis* auch während lang anhaltender Trockenheit ein Viertel bis ein Drittel des aktuellen Blattwassergehaltes pro Stunde ersetzen [2]. Erst genaue Messungen der Transpiration, die seit Anfang der 1980er Jahre durchgeführt wurden, erlaubten eine Hochrechnung der jährlichen Wasserverluste. Zur Ermittlung dieser Ergebnisse wurden direkt am Standort klimatisierte Küvetten entlang eines Blattes installiert (Abb. 2). Dies erlaubte exakte Messungen der Variabilität der Transpiration und des Kohlenstoffdioxidaustauschs. Am Standort Brandberg-West (Abb. 3, 14° 13,86' O, 21° 03,49' S) wuchsen die Pflanzen direkt in einem Revier (Trockenfluss) und erreichten auch die größten Blattflächen und -dicken (Tab.). In den jungen Blattabschnitten an der Blattbasis waren die Transpirationsraten fast 14-mal höher als an der Blattspitze. Diese hohen Werte in den jungen Blattabschnitten waren auf eine fehlende Transpirationssteuerung durch die Spaltöffnungen (Stomata) zurückzuführen. In den älteren Blattabschnitten war hingegen die stomatäre Kontrolle aktiv, weshalb auch die Transpiration mit steigendem Wasserdampf-sättigungsdefizit nur unwesentlich anstieg. Interessanterweise war dies nur am Brandberg-West nachzuweisen, bei den Pflanzen der anderen untersuchten Standorte stieg die Transpiration mit dem Blattalter kontinuierlich an, allerdings auf einem durchweg niedrigen Niveau.

Je nach Standort und der damit verbundenen Bodenwasserverfügbarkeit kann der durchschnittliche Wasserverbrauch der untersuchten Pflanzen deutlich voneinander abweichen (Tab.) und am Brandberg-West fast 1000 Liter pro Jahr erreichen, während er am Brandberg weniger als 20 Liter pro Jahr beträgt [2, 16].

Wie Messungen des Wasserzustands aufzeigten, konnten die Pflanzen das Wasserdefizit, das durch Transpiration entstanden war, in der Nacht nahezu vollständig ausgleichen und am nächsten Tag das morgendliche Wasserpotential (siehe Glossar) des Vortags wieder erreichen. Allerdings war die nächtliche Erholung des Wasserpotentials am Brandberg-West deutlich schneller als in der Welwitschia-Vlakte, was auf die bessere Wasserversorgung an diesem Standort hinweist. Der trockenste von allen untersuchten Standorten war der am Brandberg. Hier lag das morgendliche Wasserpotential mit  $-5,7\text{ MPa}$  mehr als  $2\text{ MPa}$  niedriger als an den beiden anderen Standorten. Die physiologischen Unterschiede bezüglich stomatärer Transpirationskontrolle und Wasserverbrauch spiegeln damit deutlich die Bodenwasser-



**Abb. 2.** Messung der Netto-Photosynthese und Transpiration mittels klimatisierter Gaswechsellkuvetten am Standort Brandberg-West.

verfügbarkeit wider, die eine entscheidende Größe für den jährlich realisierten Blattzuwachs ist (Tab.).

Vor allem die Bedeutung des Nebels als Wasserquelle für *Welwitschia* wurde immer wieder intensiv diskutiert und eine direkte Aufnahme des Nebelwassers oder Taus durch die Blattoberfläche [5] oder durch ein oberflächennahes Feinwurzelsystem [6] angenommen. Gegen die Bedeutung von Nebel und Tau als direkte Wasserquelle spricht allerdings, dass *W. mirabilis* über keine morphologischen Strukturen verfügt, um Wasser über die Blätter aufzunehmen. Die Blätter sind typisch xeromorph gebaut, die Cuticula ist sehr dick, die Stomata sind eingesenkt und die Spalten besonders cutinisiert. Auch eine nächtliche „reverse Transpiration“, d.h. eine Aufnahme von Wasserdampf über die Stomata ist auszuschließen. Rein physikalisch könnten solche Prozesse auftreten, wenn sich in feuchten Nächten ein in das Blatt gerichteter Wasserdampfgradient aufbaut und die Blattemperatur unterhalb der Umgebungstemperatur liegen würde. Derartige Bedingungen treten in der Zentralen Namib aber eher selten auf. Auch reicht der Treibnebel kaum landeinwärts bis zur Inneren Namib [7], und die Mengen des auf den Blättern zu beobachtenden Taufalls sind gering. Im Allgemeinen liegen die Taufallmengen in der Namib und anderen Wüsten zwischen  $0,1$  bis  $0,3\text{ mm}$  pro Nacht, dagegen werden  $2\text{ mm}$  Taufall benötigt, um die tägliche Transpiration zu kompensieren [9]. Außerdem befeuchten Taufall und Nebel nur die obersten Millimeter des Bodens [8], wo sich keine Wurzeln von *W. mirabilis* befinden, die dieses Wasser aufnehmen könnten. Mehrtägige diurnale Wasserpotentialmessungen zeigten, dass der Wert des morgendlichen

	Welwitschia-Vlakte	Brandberg-West	Brandberg
Blattfläche	$0,65\text{ m}^2$	$1,84\text{ m}^2$	$0,31\text{ m}^2$
Transpiration	$0,91\text{ l d}^{-1}$	$2,60\text{ l d}^{-1}$	$0,05\text{ l d}^{-1}$
Jährlicher Wasserverlust	$334\text{ l}$	$949\text{ l}$	$19\text{ l}$
Blattwachstum	$0,83\text{ mm d}^{-1}$	$1,12\text{ mm d}^{-1}$	$0,17\text{ mm d}^{-1}$

**Tab.** Blattfläche, Transpiration und Blattwachstum von drei *Welwitschia*-Pflanzen an verschiedenen Standorten in der Namib-Wüste [2].

Wasserpotentials bereits wieder in der frühen Nacht erreicht wird und kaum Schwankungen zwischen den einzelnen Tagen auftreten.

Dass Wasserverfügbarkeit bzw. Wasseraufnahme der Pflanzen allerdings begrenzt ist, beweist die Entwicklung des Wasserzustandes während der Föhnstürme, die als trocken-heiße Ostwinde vom Hochland in die Namib blasen. Während dieser Zeiten sind die nächtlichen Wasserverluste des *Welwitschia*-Blattes so hoch, dass die Wasseraufnahme die Wasserverluste des Tages nicht ausgleichen kann. Allerdings reicht dann bereits eine normale Nacht aus, um den Wasserzustand der Pflanze zu normalisieren. Es spricht also alles dafür, dass die Wasseraufnahme aus dem Boden die alleinige Wasserquelle für *W. mirabilis* ist.

Über die tatsächliche maximale Wurzeltiefe der Pfahlwurzel ist bis zum heutigen Zeitpunkt nichts bekannt. Eine Verbindung mit dem Grundwasser, wie bei den Akazien, die in vielen Revieren der Namib neben *Welwitschia* vorkommen (Abb. 2, 3), muss vielerorts vorausgesetzt werden, um die hohen Transpirationsraten zu erklären.

### Photosynthese und Kohlenstoffhaushalt

Ihre beiden einzigen großen, dunklen, z. T. flach auf dem Boden aufliegenden Blätter (Abb. 3, 4) geben *W. mirabilis* eine für den Wüstenstandort sehr ungünstige Gestalt, denn sie erleichtern die Absorption von Strahlung, während gleichzeitig die konvektive Abgabe überschüssiger Wärme erschwert wird. Bei der häufig vorherrschenden hohen Einstrahlung von mehr als  $2500 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  führt dies leicht zu extremen Temperaturen und Wasserdampfgradienten [10]. Wie umfangreiche ökophysiologische Untersuchungen zeigten [9, 11], besitzt *Welwitschia* deshalb am natürlichen Standort an heißen und trockenen Tagen einen ausgeprägt zweigipfligen Verlauf von  $\text{CO}_2$ -Austausch und Blattleitfähigkeit mit höheren  $\text{CO}_2$ -Gewinnen in den Morgen- und späten Nachmittagsstunden, und zwar unabhängig von der Bodenwasserversorgung.

Dieses Gaswechsellmuster, die hohen und variablen Gehalte an Äpfel- und Zitronensäure in den Blättern von *W. mirabilis* sowie die Tatsache, dass in getrocknetem Blattmaterial das Verhältnis der beiden Kohlenstoffisotope  $^{12}\text{C}$  und  $^{13}\text{C}$  (meist dargestellt als sog.  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert) zwischen denen von  $\text{C}_3$ - und  $\text{C}_4$ -Pflanzen gefunden wurde, legten schon sehr frühzeitig die Vermutung nahe, dass diese Gymnosperme die Fähigkeit zum Crassulaceen-Säurestoffwechsel besitzt (CAM, engl. Crassulacean acid metabolism; vgl. Glossar). Pflanzen, die diesen Stoffwechselweg nutzen, sind in der Lage, nachts aus der Außenluft über geöffnete Stomata aufgenommenes oder intern in der Atmung freigesetztes  $\text{CO}_2$  zu binden und in Form von Äpfelsäure (aber auch Zitronensäure oder Isocitronensäure) reversibel in den Vakuolen zu speichern. Die nächtliche Akkumulation von organischen Säuren ist somit das Kernmerkmal des CAM.

Mit einsetzender Bestrahlung und damit anlaufender Photosynthese wird die Äpfelsäure (bzw. die anderen organischen Säuren) wieder in das Cytoplasma entlassen und



Abb. 3. Ökophysiologische Freilanduntersuchungen an *Welwitschia mirabilis* südwestlich des Brandberges in Namibia.

### GLOSSAR

**C<sub>3</sub>-, C<sub>4</sub>-, CAM-Pflanzen:** Da das bei der photosynthetischen  $\text{CO}_2$ -Fixierung durch die RuBisCO im Calvin-Zyklus gebildete instabile Zwischenprodukt aus 6 C-Atomen sofort zerfällt, sind die dabei entstehenden zwei Moleküle der 3-Phosphoglycerinsäure (3-PGS) das erste stabile Produkt der Photosynthese. Diese ist aus drei Kohlenstoffatomen aufgebaut und damit ein „C<sub>3</sub>-Körper“. Pflanzen, die ausschließlich diesen „normalen“ Weg der  $\text{CO}_2$ -Fixierung nutzen, werden daher **C<sub>3</sub>-Pflanzen** genannt. Bei vielen Pflanzen aus tropischen und subtropischen Breiten ist der Photosynthese ein räumlich getrennter  $\text{CO}_2$ -Vorfixierungsmechanismus vorgeschaltet. In den Mesophyllzellen der Blätter wird aufgenommenes  $\text{CO}_2$  bzw. das in einer Gleichgewichtsreaktion schnell daraus entstehende und leichter verfügbare  $\text{HCO}_3^-$  mit hoher Effizienz durch das Enzym Phosphoenolpyruvat-Carboxylase (PEPC) an Phosphoenolpyruvat gebunden. Die daraus entstehende Oxaloesigsäure ist ein C<sub>4</sub>-Körper; daher der Name **C<sub>4</sub>-Pflanzen**.

Bei den **CAM-Pflanzen** ist die  $\text{CO}_2$ -Vorfixierung nicht wie bei den C<sub>4</sub>-Pflanzen räumlich, sondern zeitlich getrennt. Die Vorfixierung findet mit Hilfe von PEPC in der Nacht statt. Das Fixierungsprodukt wird in Form von Äpfelsäure (oder Zitronensäure bzw. Isocitronensäure) in den Vakuolen gespeichert und am Tag mit einsetzender Bestrahlung und damit anlaufender Photosynthese wieder in das Cytoplasma entlassen.

**$\delta^{13}\text{C}$ -Wert:** Dieser Wert ist ein Maß für die unterschiedliche Diskriminierung der Kohlenstoffisotope  $^{12}\text{C}$  und  $^{13}\text{C}$  durch die wichtigen carboxylierenden Enzyme. Im Gegensatz zur PEPC, die beide Kohlenstoffisotope gleich behandelt, bevorzugt die Rubisco  $^{12}\text{CO}_2$  und diskriminiert  $^{13}\text{CO}_2$ .

**Wasserpotential:** Ein Maß für das tatsächlich wirkende Wasserdefizit (immer bezogen auf „reines“ Wasser), dem die Pflanze zu einem bestimmten Zeitpunkt ausgesetzt ist. Es ist auch die treibende Kraft jeden Wasserflusses in der Pflanze. Das Wasserpotential ist in etwa die maximale Kraft, mit der die Pflanze (die „wässrige Lösung“ in ihr) reines Wasser anziehen kann. Eine ältere, sehr anschauliche Beschreibung nutzt den Begriff Saugspannung. Es hat sich deshalb eingebürgert, die Größe Wasserpotential in (negativen) Druckeinheiten (MPa oder bar) anzugeben.

dort bzw. in den Mitochondrien oder Chloroplasten durch verschiedene Enzyme wieder gespalten. Dadurch erhöht sich die Kohlenstoffdioxid-Konzentration im Blattinneren drastisch, was zu einem partiellen Schluss der Spaltöffnungen führt. Das freiwerdende CO<sub>2</sub> steht aber auch direkt am Ort der Photosynthese deren Schlüsselenzym Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase (RuBisCO) in großer Menge zur Verfügung. CAM-Pflanzen können also während des Tages bei mehr oder weniger stark geschlossenen Stomata und damit entsprechend reduziertem Transpirationsverlust effektiv Photosynthese betreiben. Auch wenn bei starkem Wassermangel die Stomata nahezu vollständig schließen, sind CAM-Pflanzen dank des nächtlich gespeicherten CO<sub>2</sub> weiterhin in der Lage, die Photosynthese aktiv zu halten.

Für *W. mirabilis* wäre dieser für zahlreiche sukkulente Wüstenpflanzen belegte Mechanismus von großem Vorteil. Allerdings ist bei ihr die Sachlage unklar, weshalb trotz intensiver Forschung über den tatsächlich genutzten Mechanismus der CO<sub>2</sub>-Fixierung lange kontrovers diskutiert wurde. Auf Grund der extrem hohen Variabilität des Äpfelsäure- und Citronensäuregehaltes im Blatt ist es nämlich sehr schwierig, die diurnale Änderung dieser organischen Säuren mit Sicherheit nachzuweisen [14]. Allerdings wurden in Laborexperimenten Hinweise auf eine geringe nächtliche <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>-Fixierung gefunden [12].

Ein weiterer Anhaltspunkt für das mögliche Vorliegen eines CAM in *W. mirabilis* war der  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert ihrer Blätter [14], der durch die unterschiedliche Diskriminierung der Kohlenstoffisotope <sup>12</sup>C und <sup>13</sup>C durch die wichtigen carboxylierenden Enzyme bedingt wird. Während die PEPC die beiden Kohlenstoffisotope gleich behandelt, bevorzugt die RuBisCO <sup>12</sup>CO<sub>2</sub> und diskriminiert das schwere <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> [15]. Aufgrund dieses Unterschiedes lassen sich die primären Kohlenstoffdioxid-Fixierungswege von Pflanzen charakterisieren. Pflanzen, die auf eine CO<sub>2</sub>-Vorfixierung durch die PEPC verzichten, also alle C<sub>3</sub>-Pflanzen, haben eine hohe Diskriminierung und damit sehr negative  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte (etwa -20 bis -35‰). Da C<sub>4</sub>-Pflanzen die CO<sub>2</sub>-Vorfixierung durch PEPC immer nutzen, wird die Auswirkung der ausgeprägten Diskriminierung durch die RuBisCO reduziert, was ihre  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte weniger negativ werden lässt (-7 bis -18‰). Für CAM-Pflanzen ist bekannt, dass ihre  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zwischen den für C<sub>3</sub>- und C<sub>4</sub>-Pflanzen üblichen liegen, da die PEPC ja nur in der Nacht aktiv ist. Tatsächlich wurden für *W. mirabilis* an Pflanzen der unterschiedlichsten Standorte  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zwischen -17 und 23‰ gefunden [14, 16]. Damit lagen die untersuchten Pflanzen schon sehr nahe an den Werten von normalen C<sub>3</sub>-Pflanzen, was sich leicht mit einer sehr schwachen Ausprägung des CAM erklären ließe. Es ist jedoch zu bedenken, dass die durch Trockenheit bedingte starke stomatäre Limitierung des Gasaustausches, wie sie gerade für *W. mirabilis* typisch ist, die CO<sub>2</sub>-Diffusion erschwert und damit die Möglichkeit der RuBisCO zur Diskriminierung von <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> mindert. Dies führt ebenfalls zu deutlich weniger negativen  $\delta^{13}\text{C}$ -Werten [17]. Deshalb scheinen die gefundenen intermediären  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte als Beweis für das Vorliegen eines CAM wenig plausibel zu sein.



**Abb. 4.** Großflächiges Vorkommen der Wüstenpflanze in der Welwitschia-Vlakte. [Alle Photos M. Veste]

Dies gilt auch für das oft beschriebene CAM-ähnliche diurnale Gaswechsellmuster von *W. mirabilis* [9, 11, 12]. Wie eingangs erwähnt, führt die hohe Einstrahlung, gekoppelt mit extremen Temperaturen und Wasserdampfgradienten am natürlichen Standort, auch bei ausreichender Wasserversorgung zu einem ausgeprägten zweigipfligen Verlauf von CO<sub>2</sub>-Austausch und Blattleitfähigkeit mit höheren CO<sub>2</sub>-Gewinnen in den Morgen- und späten Nachmittagsstunden. Diese „Mittagsdepression“ des Gasaustausches ist aber primär eine Reaktion auf die hohen Temperaturen und Wasserdampfdefizite zwischen Blattinnerem und Außenluft und wird durch Wassermangel deutlich verstärkt [17].

Die mittägliche Reduktion der CO<sub>2</sub>-Aufnahme ist auch zum Teil durch eine von der hohen Einstrahlung induzierten Photoinhibition bedingt [10, 18]. Mit diesem Begriff meint man ein kontrolliertes Herunterregeln der primären photochemischen Prozesse der Photosynthese (v. a. der Absorption von Photonen, der Weitergabe der Anregungsenergie und des primären Elektronentransports in Photosystem II). Dies wird immer dann wichtig, wenn kurzzeitig wirksame photoprotektiven Mechanismen, die eine gefahrlose Abgabe der von den Chlorophyllen aufgenommenen nicht nutzbaren Lichtenergie in Form von Wärme erleichtern (unter anderem der sogenannte Xanthophyllzyklus), ausgelastet sind. Ein Teil des komplexen, auf unterschiedlichen Mechanismen beruhenden Gesamtprozesses der Photoinhibition beinhaltet die Inaktivierung von Photosystem II-Kernkomplexen, die, photochemisch inkompetent, noch überschüssige Energie umwandeln und anschließend wieder „repariert“ werden können. Die bei Messungen an den natürlichen Standorten in der Namib nachgewiesene Reversibilität der Inhibierung der Photosyntheseeffizienz zeigt, dass es sich tatsächlich nicht um eine dauerhafte Schädigung des Photosyntheseapparates („photodamage“) handelt.

An diesen strahlungsreichen Wüstenstandorten sichert nur das effektive Zusammenwirken von verschiedenen optimal angepassten und fein regelbaren Schutzmechanismen das Überleben der Pflanzen. So weist *W. mirabilis* auch

eine sehr hohe Photorespirationsaktivität auf [18]. Diese „Gegenreaktion“ zur Photosynthese kann im Tagesverlauf am frühen Nachmittag in Abhängigkeit von der Blatttemperatur bis zu 80% betragen. Bis zu diesem hohen Anteil werden ausgehend von der dann als Oxygenase (Sauerstoff umsetzend) aktiven RuBisCO in vielen Reaktionsschritten die gerade in der Photosynthese gebildeten Zucker wieder abgebaut. Diese Reaktionsfolge läuft unter Verbrauch von Sauerstoff und im Überschuss vorhandener Energie sowie unter Freisetzung von CO<sub>2</sub> ab. Durch die Photorespiration wird also ein gefährlicher „Energietau“ vermieden und die Sekundärreaktion der Photosynthese wieder mit ihrem wichtigen Substrat (CO<sub>2</sub>) versorgt.

Schon bei moderaten Temperaturen von 25 °C kann man bei *W. mirabilis* eine Photorespirationsaktivität von bis zu 40% feststellen [14]. Durch das Zusammenwirken von Photoinhibition und Photorespiration kann es unter den extremen Bedingungen zu einer kurzfristigen mittäglichen Brutto-CO<sub>2</sub>-Abgabe kommen, ohne dass die Pflanzen dauerhaft geschädigt werden [2] oder dass es auf eine CAM-Aktivität zurückzuführen wäre.

Das alles macht den Nachweis, dass *W. mirabilis* tatsächlich eine CAM-Pflanze ist, sehr schwer. Außerdem zeigten CO<sub>2</sub>-Gaswechselformen im Labor [12, 13] sowie in der Welwitschia-Vlakte und an anderen natürlichen Standorten nicht die für CAM-Pflanzen oft als typisch angesehene nächtliche CO<sub>2</sub>-Aufnahme, sondern eine für C<sub>3</sub>-Pflanzen normale CO<sub>2</sub>-Abgabe (Atmungsrate) von mehr als 0,2 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> [2, 9]. Nur bei Freilandmessungen im Hochsommer (Dezember und Januar) und nur bei blühenden Pflanzen konnte eine sehr geringe nächtliche CO<sub>2</sub>-Aufnahme nachgewiesen werden [14]. Sie betrug etwa 4% der täglichen CO<sub>2</sub>-Assimilation und war weder von der Bodenwasserverfügbarkeit noch von der Nachttemperatur direkt beeinflusst. Der Nachweis dieser sicherlich sehr geringen nächtlichen CO<sub>2</sub>-Aufnahme belegt eindeutig, dass *W. mirabilis* tatsächlich einen schwach ausgeprägten CAM besitzt, obwohl das Fehlen der nächtlichen CO<sub>2</sub>-Aufnahme natürlich das Vorliegen eines CAM nicht ausschließt. Bei den CAM-cycling-Pflanzen wird ja primär Atmungs-CO<sub>2</sub> für die Säurebildung genutzt [3, 13].

Auch wenn das Vorliegen des CAM als nachgewiesen gelten darf [14], so bleibt seine wirkliche ökologische Relevanz für diese bizarre Wüstenpflanze noch völlig ungeklärt. Der Anteil des CAM am Gesamtkohlenstoffgewinn von *W. mirabilis* ist praktisch nicht messbar. Verglichen mit den sehr effektiven photosynthetischen Schutzmechanismen ist die potentielle maximale Wirkung, die ein bestenfalls sehr schwach ausgeprägter CAM hier haben kann, verschwindend gering. Auch die normalerweise damit verbundene Reduktion des diurnalen Wasserverlustes ist vernachlässigbar gering. Ein reproduktiver Vorteil ist ebenfalls nicht ersichtlich. Ganz offensichtlich nutzt *W. mirabilis* diesen Kohlenstofffixierungsweg nur unter ganz speziellen Bedingungen.

## Schlussfolgerungen

Die Untersuchungen in der Namib zeigten die vielfältigen physiologischen Anpassungsstrategien dieser extremen Wüstenpflanze auf. Insbesondere zum Wasser- und Kohlenstoffhaushalt liefern sie verlässliche Daten, die viele bisherige Erklärungen zur Ökologie der Pflanze relativieren. Weiterhin ungeklärt sind die Bedingungen, die zur Etablierung der Pflanzen in diesem ariden Gebiet geführt haben. Sicherlich spielen auch Extrem-Ereignisse, wie die außergewöhnlich hohen Niederschläge im Jahr 1892, 1934 und 2000 eine wichtige Rolle für die Vegetation der Namib.

Dr. **Maik Veste** (geb. 1963) studierte Biologie an der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster und promovierte an der Universität Hohenheim über ökophysiologische Adaptationen bei Wüstenpflanzen der Namib und Negev. Mehrere Forschungsreisen führten ihn u. a. nach Israel, Ägypten, Südafrika, Namibia, Marokko, China und Chile. 1990/91 nahm er an einer neunmonatigen Forschungsexpedition in die Karoo und Namib teil, während der umfangreiche ökophysiologische Freilandmessungen an *Welwitschia mirabilis* durchgeführt wurden. Sein Forschungsschwerpunkt sind ökologische und ökophysiologische Anpassungen von Pflanzen an extremen Standorten und Klima-Vegetation-Interaktionen.

Brandenburgische Technische Universität Cottbus, Forschungszentrum Landschaftsentwicklung und Bergbau Landschaften, 03046 Cottbus, Email: maik.veste@ecology-climate.de

Dr. **Werner B. Herppich** (geb. 1956) studierte an der Universität Bayreuth Biologie und Chemie. Er promovierte an der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster über den Einfluss unterschiedlicher Klimafaktoren auf die Ausprägung des CAM, am Beispiel von *Plectranthus marruboides*. Von 1989 bis 1996 arbeitete er als Wissenschaftler an der WWU unter anderem über Wasserzustand und Photosynthese von CAM-Pflanzen und führte in diesem Rahmen Untersuchungen an *Welwitschia mirabilis* durch. Seit 1997 ist er als Pflanzenphysiologe in der Abteilung Technik im Gartenbau des Leibniz-Institutes für Agrartechnik Potsdam Bornim tätig. ATB Potsdam, Max-Eyth-Allee 100, 14469 Potsdam; Email: wherppich@atb-potsdam.de.

## Literatur

- [1] E. I. Kärnefelt, Svensk Bot. Tidskr. **88**, 287 (1994). – [2] D. J. von Willert, Naturwissenschaften **81**, 430 (1994). – [3] M. Veste, *Welwitschia mirabilis*. In: H. Walter, S.-W. Breckle: Ökologie der Erde, Bd. 2. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2004. – [4] V. Kaminske, Naturw. Rdsch. **61**, 389 (2008). – [5] C. H. Bornman, C. E. J. Botha, L. J. Nash, Madoqua (II) **2**, 25 (1973). – [6] C. H. Bornman, J. A. Elsworth, V. Butler, C. E. J. Botha, Madoqua (II) **1**, 53 (1972). – [7] K. Loris, N. Jürgens, M. Veste, Zonobiom III: Die Namib-Wüste im südwestlichen Afrika (Namibia, Südafrika, Angola). In: H. Walter, S.-W. Breckle: Ökologie der Erde, Bd. 2. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2004. – [8] M. Veste, T. Littmann, J. Arid. Land. Studies **16**(3), 139 (2006). – [9] D. J. von Willert, B. M. Eller, E. Brinckmann, R. Baasch, Oecol. **55**, 21 (1982). – [10] W. B. Herppich, M.-T. Flach, D. J. von Willert, M. Herppich, Flora **192**, 165 (1997). – [11] B. M. Eller, D. J. von Willert, E. Brinckmann, R. Baasch, S. Afr. J. Bot. **2**, 209 (1983). – [12] J. B. Ting, J. H. Burk, Plant Sci. Lett. **32**, 279 (1983). – [13] K. Winter, M. J. Schramm, Plant Physiol. **82**, 173 (1986). – [14] D. J. von Willert, N. Armbrüster, T. Drees, M. Zaborowski, Funct. Plant. Biol. **32**, 389 (2005). – [15] D. J. von Willert, R. Matyssek, W. B. Herppich: Experimentelle Pflanzenökologie. Grundlagen und Anwendungen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1995. – [16] D. J. von Willert, U. Wagner-Douglas, Bot. Acta **107**, 291 (1994). – [17] G. D. Farquhar, J. R. Ehleringer, K. T. Hubick, Ann. Rev. Plant Phys. Plant Mol. Biol. **40**, 503 (1989). – [18] W. B. Herppich, M.-T. Flach, D. J. von Willert, M. Herppich, Flora **191**, 59 (1996).