

FID Biodiversitätsforschung

Der Palmengarten

Die Wurzel - Hilfe für das Überleben von *Welwitschia mirabilis* und anderer
Arten der Namib

**Kutschera, Lore
Lichtenegger, Erwin**

1997

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

[urn:nbn:de:hebis:30:4-274977](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30:4-274977)

Die Wurzel – Hilfe für das Überleben von *Welwitschia mirabilis* und anderer Arten der Namib

LORE KUTSCHERA MITTER & ERWIN LICHTENEGGER
unter Mitarbeit von MONIKA SOBOTIK & DIETER HAAS

Abstract

By means of the roots, the higher plants could settle land. In the Namib, the oldest fog desert, there are several well adapted species. *Welwitschia mirabilis*, the most famous plant of the area, extends its roots up to 15 m and more. The root runs horizontally in a depth of 40-90 cm. The walls of the wood cells of *Welwitschia* contain calcium oxalate crystals. These wood cells are numerous in the stem and the roots. In the leaves that dry up earliest, there are far fewer wood cells. Wood is an important water reservoir. *Welwitschia*, a slope and valley water plant, especially needs a water reservoir due to the high absorptive strength of the air and the soil. *Acanthosicyos horrida* is a ground water plant. It develops a twisted more than 8 m long stem, and roots with a length of about 100 m. The vessels are the widest that are known and can be inhabited by water organisms. For *Trianthema hereroensis* water obtained from foggy locations is sufficient. The succulence of the leaves and the far reaching roots are good adaptation to these conditions.

Zusammenfassung

Mit Hilfe der Wurzeln konnten die Höheren Pflanzen die Land gewordenen Teile der Erde besiedeln. In der Namib, der ältesten Nebelwüste der Erde, finden sich einige hervorragend angepasste Arten. *Welwitschia mirabilis*, die berühmteste Pflanze des Gebietes, verlängert, wie die Freilegung zeigte, ihre aus dem Wurzelpol entstehende Wurzel auf über 15 m. Die Wurzel verläuft horizontal in ca. 60-90 cm Tiefe. *Welwitschia* hat eigenartige Holzzellen. Stamm und Wurzel enthalten diese Holzzellen in großer Zahl, die am frühesten vertrocknenden Blätter in geringerer. Holz ist ein wichtiger Wasserspeicher. *Welwitschia*, eine Hang- und Talwasserpflanze, benötigt ganz besonders einen Wasserspeicher wegen der hohen Saugkräfte von Luft und Boden. *Acanthosicyos horrida* ist dagegen eine Grundwasserpflanze. Sie bildet einen liegenden und gewundenen, bis über 8 m langen Stamm und ca. 100 m lange Wurzeln. In deren Gefäßen, den weitesten der Pflanzen, können Wasserbewohner leben. Für *Trianthema hereroensis* genügt auf nebelreichen Standorten am Unterhang hoher Dünen dank der Blattsukkulenz das durch den Nebel zugeführte Wasser. Gut angepasst ist *Trianthema* durch die weitreichenden, besonders gebauten Wurzeln.

1. Einleitung

Einer der bedeutendsten Schritte in der Stammesgeschichte der Pflanzen war die Entwicklung der Wurzel. Sie erfolgte mit dem Entstehen der farnartigen Gewächse, die dank der erstmaligen Ausbildung eigener Leitungsbahnen Stoffe im Pflanzenkörper rasch über große Entfernungen leiten können. Dadurch ist es den höheren Pflanzen mit Hilfe der Wurzeln möglich gewesen, die Land gewordenen Teile der Erde zu besiedeln. Die Wurzel verdankt ihre Ausbildung in erster Linie der vermehrten Lichteinstrahlung und den größeren Wärme- und Feuchteschwankungen während des Wachstums auf dem Lande im Vergleich zum Wachstum im Wasser. Der Sproß bildet unter diesen Bedingungen zeitweise mehr Assimilate, als er für sein Wachstum verwenden kann. Der Überschuß muß abgeleitet werden, damit wichtige Lebensvorgänge ungehindert ablaufen können. Die erste Aufgabe der Wurzel ist daher die Aufnahme des zeit-

weisen Überschusses an Assimilaten. Die weiteren Aufgaben, wie die der Wasser- und Mineralstoffaufnahme sowie der Verankerung im Boden oder an festen Körpern im Luftraum, sind wichtige Folgeerscheinungen. Vor allem in Gebieten mit ungünstigen Wachstumsbedingungen, wie in Wüsten und Halbwüsten, zeigt sich die große Bedeutung der Wurzel. In solchen Gebieten ist auch eindrucksvoll zu sehen, daß die Schwerkraft mit Hilfe der Bewegung des Wasserdampfes das Richtungswachstum von Sproß und Wurzel lenkt. Ein besonderes Beispiel dafür ist die Namib.

2. Die Namib

Die Namib gilt als die älteste Wüste der Erde. In ihrer ausgeprägten Form der Nebelwüste ist sie auch die eigenartigste Wüste (SEELY 1988). Sie liegt im großklimatischen Bereich der Subtropen. Durch die kalte Meeresströmung des Benguela-Stroms erfährt das Klima

eine besondere Abwandlung. Der Niederschlag in Form von Regen ist sehr gering und unregelmäßig. In Teilgebieten, wie im Raum um Swakopmund, sind mitunter 37-45 Jahre vollkommen regenfrei, gefolgt von 1-2 Jahren mit Niederschlägen. Dafür überzieht täglich mehr oder weniger dichter Nebel das Land. Nur einige eng begrenzte Beckenlagen sind davon ausgeschlossen. Dementsprechend eigenartig ist die Gestalt namentlich jener Pflanzen, die nur in der Namib vorkommen. Am meisten trifft dies auf das Kerngebiet der Namib zu, das dem Namen entsprechend die Mittlere Namib und Teile der Nördlichen Namib umfaßt. Denn ursprünglich bedeutet das Wort Namib Ebene oder Fläche. Bezeichnet wurde damit die kahle Fläche hinter den Dünen (MORITZ 1970), also nicht das Gebiet der hohen Dünen, das heute als die Südliche Namib abgegrenzt wird.

3. *Welwitschia mirabilis*

Die Mittlere und die Nördliche Namib sind ausgezeichnet durch das teilweise häufige Vorkommen der außergewöhnlichsten Pflanze des Gebietes, *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae). Südwärts dringt sie nur bis zum Grenzfluß zur Südlichen Namib, dem Kuiseb, vor. Nach neueren Angaben überschreitet sie ihn vereinzelt (GIESS 1971). Die bewegten Sande der bis 300 m Höhe aufragenden Dünen der Südlichen Namib kann sie nicht besiedeln. Nordwärts ist *W. mirabilis* bis Mozâmedes in Angola, der Nordgrenze der Namib, zu finden. Für CHRIS BORNMAN, der 1978 eine der besten Beschreibungen von Sproß und Lebensraum von *W. mirabilis* veröffentlichte, ist sie das Kronjuwel des Pflanzenreiches. *W. mirabilis* gehört gleich *Gnetum* und *Ephedra* (Meerträubchen) zu den Gnetales und steht damit zwischen den Gymnospermen und den Angiospermen. Nach ihrer Keimung bildet sie zwei lanzettliche, 2-4 cm lange, etwa 21 Monate ausdauernde Keimblätter und ausgehend von dem kurzen, sich später verkehrt kegelförmig verdickenden und beinartig verfestigten Stamm zwei das ganze Leben ausdauernde Laubblätter. Diese verlängern sich jährlich

um etwa 2-17 (40) cm und breiten sich endwärts über den Boden aus. Durch Wind und Sandgebläse sind sie mitunter bis nahe zum Grund zerschlitzt. Aus dem Bildungsgewebe nahe dem Grund der Blätter entstehen die verzweigten, in Ähren endigenden Blütenstände der zweihäusigen Art. Die männliche Blüte ist eine Scheinzwitterblüte. Sie besteht aus sechs am Grunde verbundenen Staubblättern und einer verkümmerten weiblichen Blütenanlage. Außerdem hat sie eine aus zwei deckblattartigen Gebilden bestehende Blütenhülle. Damit leitet sie zu den Angiospermen über. Die weibliche Blüte ist ohne Blütenhülle, der Blütenstand ist zapfenförmig wie bei den Gymnospermen.

Auffallend ist, daß die größten und ältesten Pflanzen mit einem Alter bis 2 000, nach neueren Annahmen bis 5 000 Jahren, auf Flächen wachsen, wo wegen des Mangels an Regen nahezu keine anderen Pflanzen auftreten (Abb. 1). Der Nebel ist an diesen Standorten besonders dicht. Mit abnehmendem Nebel bleiben die Pflanzen kleiner, auch wenn es öfter regnet (Abb. 2). Offenbar kann die Art den Nebel gut nutzen. Dazu befähigt sie u. a. die große Zahl der Spaltöffnungen der Blätter. Gezählt wurden an der Ober- bzw. Unterseite 117 und 88 je mm² (ELLER et al. 1983), nach BORNMAN (1978) etwa 250 je mm² der Ober- und Unterseite. Während des Nebels dringt Luft mit hoher Wassersättigung in die Atemhöhlen ein. Die Randzellen können Wasser aufnehmen und weiterleiten, da sich der vom Meer kommende Nebel ständig erneuert. In der nebelfreien Zeit ist die Wasserabgabe wegen der dicken Kutikula und den eng zusammenschließenden Spaltöffnungen gering. Außerdem fließt das an der Oberfläche der Blätter kondensierte Wasser teils zum Grunde der Blätter und versorgt hier zusätzlich das meristematische Gewebe, teils rinnt es in

Abb. 1 (oben): *Welwitschia mirabilis*. Naukluft-Park. Pflanze vermutlich über 2000 Jahre alt.

Abb. 2 (unten): *Welwitschia mirabilis*. Damaraland. Blätter morgens mit Tau bedeckt, Tau teilweise entfernt.



den Boden und ermöglicht im Schatten der Pflanze die Ausbildung feiner, weißlicher Wurzeln. Auf nebelärmeren Standorten fehlen diese.

Die weitere Wasseraufnahme und Wasserspeicherung muß aber durch ein weitreichendes Wurzelsystem erfolgen (Abb. 3). Dabei spiegelt der Verlauf der Wurzeln die Wasserversorgung der Pflanze während ihres Wachstums wider. Grundwasser als gleichbleibendes Wasserangebot steht den Pflanzen nicht zur Verfügung. Es fehlt auf ihren Standorten mit Ausnahme von etwa 40-50 m tief liegenden, schmalen Wasseradern. Im Bereich der flachen Rinnen, die die weiten Ebenen durchziehen, sammelt sich jedoch das von den umgebenden Bergen zeitweise zufließende Hangwasser. Am Fuß felsiger Hänge, wo sie meist in kleineren Formen auftreten, erhalten die Pflanzen ebenfalls zusätzlich Hangwasser aus den oberen Teilen der Hänge. Die Pflanzen sind daher gezwungen, Wasser über längere Zeit zu speichern.

3.1 Die Wurzeln von *Welwitschia*

Keimen können die Samen nur nach größeren und länger andauernden oder wiederholten Regenfällen, die den Boden tiefreichender durchfeuchten. Die Polwurzel, d.h. die aus dem Wurzelpol hervorgehende erste Wurzel der Pflanze, kann dadurch für ihr Streckungswachstum genügend Wasser von außen aufnehmen. Sie wächst deshalb unter dem Einfluß der Schwerkraft zunächst abwärts. Die Seitenwurzeln setzen ihr Wachstum mit Hilfe der Wasservorräte der Pflanze fort. Sie verlaufen daher vorwiegend horizontal. Erst nach abermaligen stärkeren Niederschlägen wachsen sie in einem engen Bogen abwärts. Bei andauernd mangelnder Wasserversorgung von außen können Wurzeln wie bei der freigelegten Pflanze über 15 m und mehr horizontal verlaufen. Es ist anzunehmen, daß sich die Wurzelsysteme älterer Pflanzen mitunter in Etagen übereinander bis zu einer Tiefe von 3,5-5 m weiträumig ausbreiten. Wie weit dies tatsächlich der Fall ist, müßten weitere Untersuchungen klären. Eine in ein Bohrloch ein-

gedrungene Wurzel soll eine Länge von 50 m erreicht haben.

Offenbar unter dem Einfluß des zeitweise stärkeren Wassermangels dringen Seitenwurzeln nach kurzem Verlauf wieder in die Mutterwurzel ein, bzw. jüngere Wurzeln in ältere Wurzeln. Bei der 15 m langen horizontal wachsenden Polwurzel war dies an sechs Stellen der Fall. Beobachtet wurde ein solches Wachstum schon von WALTER GIESS (1971) aus Windhoek. Dieses Verhalten der Wurzeln ist ein weiterer Hinweis darauf, wie sehr die Pflanzen auf die Speicherung von Wasser in älteren Teilen angewiesen sind.

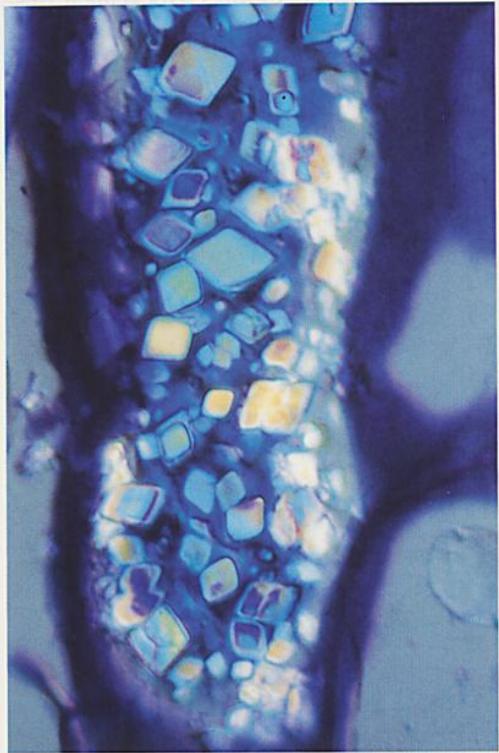
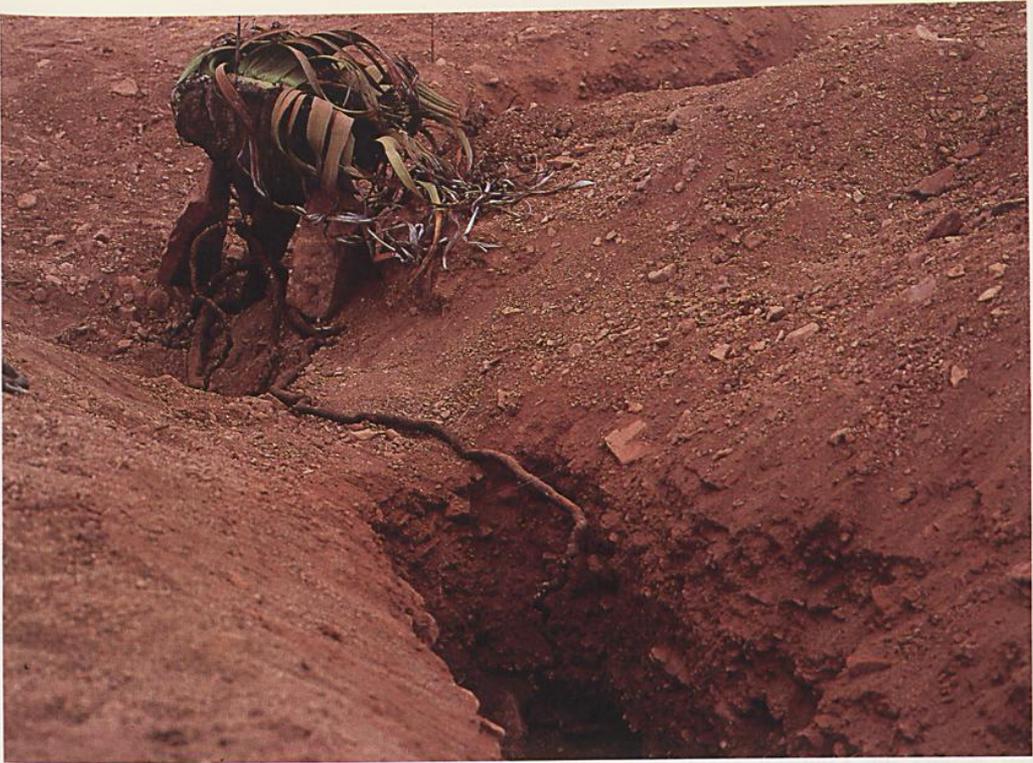
Noch deutlicher zeigt sich dies im inneren Bau der Wurzeln. Eine schwammartige Borke schützt sie gegen die hohen Saugkräfte des Bodens. Bast und Markstrahlen enthalten Holzzellen, die in so großer Zahl und Stärke bei keiner anderen Art beobachtet wurden (Abb. 4). Die Dichte und Größe von Calciumoxalat-Kristallen in ihren Zellwänden läßt auf wiederholten Wasserzustrom schließen (Abb. 5). Die Zahl dieser eigenartigen spindelförmigen, oft gebogenen und verstellten Holzzellen ist in den Wurzeln größer als in den Blättern. Besonders zahlreich sind sie im Stamm. Holz vermag Wasser rasch aufzunehmen und gibt es sehr langsam ab. PORSCH (1926) bezeichnete es deshalb als wichtigen Wasserspeicher. In weit geringerem Ausmaß und geringerer Größe findet man solche Holzzellen und Ansammlungen von Calciumoxalat-Kristallen auch bei *Ephedra*.

Die Böden am Standort von *Welwitschia* bestehen aus einem durch Salze verfestigten Gemisch aus Grus und Sand. In Trockenzeiten kristallisieren die Salze z. T. ohne Kristallwas-

Abb. 3 (oben): *Welwitschia mirabilis*. Damaraland. Mehrere Seitenwurzeln sind nach 0,4-2 m langem, nahezu waagrechttem Wachstum nach engem Bogen senkrecht abwärts gewachsen.

Abb. 4 (links unten): *Welwitschia mirabilis*. Wurzel-schrägschnitt. Bast mit Holzzellen und Harzgang.

Abb. 5 (rechts unten): *Welwitschia mirabilis*. Wurzellängsschnitt. Holzzelle mit Calciumoxalat-Kristallen in Zellwand.



ser aus. Schon eine geringe Wasserzufuhr durch Tau oder Nebel führt zur Aufnahme von Kristallwasser und damit zu entsprechender Vergrößerung des Rauminhaltes. Eine Gesteinsspalte soll dadurch bis um 300 % erweitert werden können (BESLER 1970). Grus und Sand werden nur wenig verfrachtet. Die Böden unterscheiden sich dadurch von den stark bewegten Sandböden der Dünengebiete, auf denen *W. mirabilis* nicht vorkommen kann.

Die starke Verfestigung der Böden zeigte sich besonders beim Freilegen der Wurzeln. Bei der dargestellten Pflanze dauerte es stellenweise eine Stunde, um die Wurzeln in 1 cm Bodentiefe ausgraben zu können. Ein Freilegen tiefer als 90-100 cm war unmöglich. Es hätte den Einsatz von Kompressoren erfordert. Dies dürfte der Grund sein, daß bisher über den Verlauf und die Ausbreitung der Wurzeln nur wenige zutreffende Angaben vorliegen, und daß daher die Lebensansprüche der Art nicht immer richtig beurteilt werden. Der hohe Gehalt an Calciumoxalat – Kristallen schützt die Pflanzen gegen den Verbiß durch Tiere. Nur bei großer Trockenheit fressen beispielsweise Zebras Teile der Blätter. Sie zerkauen sie, offenbar um einige Tropfen Flüssigkeit zu gewinnen, und spucken dann den Rest aus. Nach dem Einfall von Heuschreckenschwärmen bezahlten die Insekten das Befressen der Blätter mit dem Tod. Zu Tausenden sollen sie tot um die Pflanzen gelegen haben (DOLEZAL 1960-1964).

4. *Acanthosicyos horrida*

Abweichend von den für *Welwitschia* beschriebenen Verhältnissen sind Bau, Standortwahl und Nutzungsmöglichkeiten einer weiteren Kostbarkeit des Gebietes, der Nara (*Acanthosicyos horrida*, Cucurbitaceae). Sie wächst an den Seiten von Trocken- bzw. Fernflußtälern (Abb. 6). Die Benennung Trocken- oder Fernflußtal kennzeichnet die Eigenart des Geländes. Das Wasser strömt aus weit entfernten Gebieten ein. Oft liegt das Flußbett trocken. In Schichten, die ein bis wenige Meter unter Flur liegen, bleibt jedoch der Boden ständig feucht. Die Nara erschließt mit ihrer

etagenförmig verlaufenden Bewurzelung diese grundfeuchten Schichten. Im Gegensatz zu *Welwitschia* ist sie daher eine Grundwasserpflanze und keine Hangwasserpflanze. Über-einstimmend damit kann sie vom Wasser stärker bewegte Sandböden besiedeln. Außerdem erträgt sie Überlagerungen mit Sand. Ihr Stamm neigt wie jener anderer Kürbisgewächse zu liegendem Wuchs (Abb. 6). Er ist häufig gänzlich von Sand bedeckt und dadurch vor Verdunstung weitgehend geschützt. Nur die stärker verfestigten Äste mit ihren dornigen Endverzweigungen ragen über den Sand empor. Eine genauere Beschreibung des Sprosses und der Nutzung ihrer wertvollen Früchte findet man bei RUMRICH & RUMRICH (1996). In der Nähe der Walfischbucht bildete die Nara die Lebensgrundlage für einen etwa 1000 Menschen zählenden seßhaften Stamm der Hottentotten, die Topnaars. Entdeckt wurde sie ebenfalls von WELWITSCH an der Südküste von Mozâmedes, nahe der Nordgrenze ihrer Verbreitung.

4.1 Das Wurzelsystem von *Acanthosicyos horrida*

Die Jungpflanzen der Nara wachsen bei genügender Feuchte sehr rasch. Das Sproß-Wurzelsystem einer zwei Jahre alten bewässerten Jungpflanze hatte nahe Swakopmund den Sandboden seitwärts 3,40 m und nach der Tiefe 2 m weit erschlossen. Höhe und Breite des Sprosses betragen 0,4 m und 1,50 cm. Eine ältere Pflanze hatte einen etwas über 8 m langen, liegenden, von Sand überdeckten Stamm, von dem zwei 30-35 mm dicke Wurzeln ausgingen. Ob eine davon eine Polwurzel war, konnte nicht festgestellt werden. In der

Abb. 6 (oben): *Acanthosicyos horrida*. Fernflußtal des Swakop nahe Swakopmund. Übersicht nach Freilegung des Stammes und des Anfangs zweier Sproßwurzeln.

Abb. 7 (links unten): *Acanthosicyos horrida*. Durchfeuchtung des Sandes durch Wasser aus 60 cm langen Wurzelstücken.

Abb. 8 (rechts unten): *Acanthosicyos horrida*. Kleinlebewesen im Wasser der Gefäße.



oberen, etwa 1,2 m mächtigen Feinsand-Schicht verliefen die beiden Wurzeln horizontal und gestreckt. Die eine drang nach 8 m Länge und zweimaligem Wechsel ihrer Richtung in eng gewundenem, schrägem Verlauf durch eine etwa 3 m mächtige Grobsand- und Schotterschicht. Danach wuchs sie im anschließenden Feinsand wieder horizontal. Ihre Dicke nach etwa 20 m Gesamtlänge war größer als an der Abzweigungsstelle vom Sproß. Die Freilegung war mit Hilfe einer Schubraupe möglich. Angaben von Wurzellängen von 100 m und mehr dürften daher zutreffen. DUPARQUET (nach DOLEZAL) berichtet von einer durch Wasser und Wind freigelegten Wurzel mit einer Länge von 325 Fuß.

In diesen weitreichenden, dicken Wurzeln können große Mengen an Wasser gespeichert und rasch dem Sproß zugeführt werden. Die Wurzeln haben die weitesten bisher bekannt gewordenen Leitelemente der Pflanzen mit einem Durchmesser bis zu 1 mm, vielleicht auch mehr. Bevor ihre Wurzeln untersucht

wurden, glaubte man, daß Weiten von 1 mm nie erreicht werden. Wasserbewohner können in den Gefäßen leben (Abb. 8). Durch seitwärts eingedrungene Zellen des Grundgewebes, die sich verlängert haben, kann möglicherweise Wasser entnommen werden, eine Eigenart, die auch bei anderen Kürbisgewächsen zu finden ist (BRAUNE et al. 1992). Der ungewöhnlich hohe Gehalt an Wasser und die rasche Wasserbewegung zeigten sich an abgeschnittenen Teilen der Wurzel. Das ausfließende Wasser aus 50-60 cm langen Stücken durchfeuchtete zunächst den Sand (Abb. 7). Nach Senkrechtstellung rannen noch mehrere cm^3 Wasser aus der Wurzel.

Die Zellen von Bast und Markstrahlen, die zwischen den nach außen aufgefächerten Reihen der Leitungsbahnen liegen, enthalten reichlich Stärke. Die Wurzeln können daher über lange Zeit das Wachstum des Sprosses ermöglichen, auch wenn kein Wasser das Flußbett durchströmt und kein Regen fällt. Bezeichnend ist, daß die Borke der Wurzeln



nicht wie bei *Welwitschia* schwammartig, sondern verfestigt ist.

5. *Trianthema hereroensis*

Auf bewegten Dünenansanden und auf Sanden gemischt mit Schotter wachsen im nebelreichen Küstengebiet von Swakopmund Arten mit verdickten, wasserspeichernden Blättern oder Verästelungen des Sprosses. Es gehören dazu Vertreter mehrerer Familien. Einige davon kommen ebenfalls nur in der Namib vor wie *Trianthema hereroensis* (Aizoaceae, Abb. 9). Die Art wächst am Unterhang der Dünen zwischen Swakopmund und der Wal-fischbucht an Stellen, wo keine anderen Pflanzen gedeihen. Für diesen Standort wird mit Recht angenommen, daß die Pflanze das nötige Wasser ausschließlich durch den Nebel erhält und zwar z.T. über die Durchfeuchtung des Sandes. Sie kann allerdings auch vereinzelt auf nebelarmen Standorten, 35 km von der Küste entfernt, auftreten.

Die unterschiedlichen Lebensbedingungen erträgt *T. hereroensis* mit Hilfe der verschiedenen räumlichen Ausbildungen ihres Wurzelsystemes. Es wurden zwei verschiedene Individuen untersucht. Die ältere Pflanze wuchs nahe dem Kamm der Rippe. Durch die stärkere Sandüberwehung ist die Wasserdampfbewegung stärker nach oben gerichtet. Der Sproß erhöht sich polsterförmig. Die Polwurzel dringt nahezu senkrecht bis 1,5 m in den Sand ein und stirbt danach infolge der Trockenheit ab. Die Temperaturschwankungen reichen auf dem exponierten Standort offenbar zeitweise bis zu dieser Tiefe. Die meiste Zeit dürfte jedoch schon ab 0,3 m Tiefe ein ausgeglicheneres Bodenklima herrschen. In dieser Tiefe wachsen daher die Seitenwur-

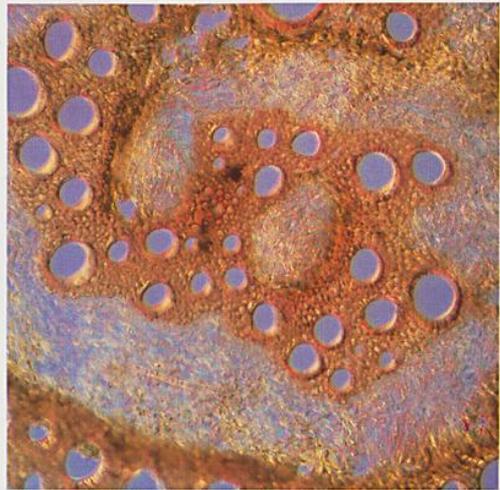
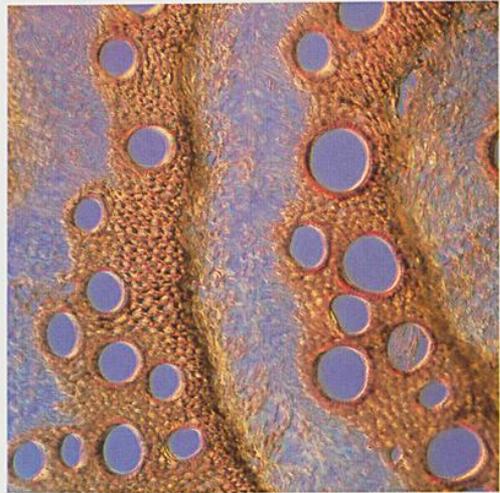
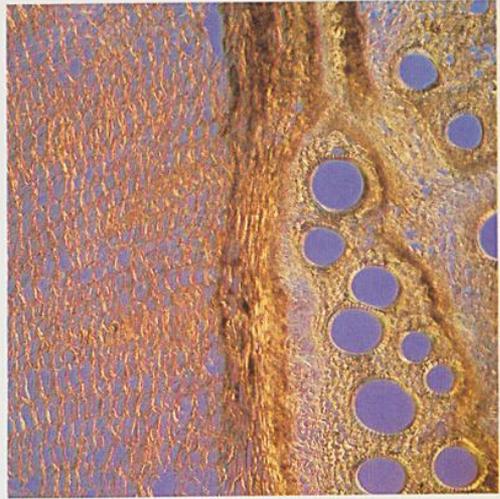


Abb. 9 (S. 38): *Trianthema hereroensis*. 15 km südlich Swakopmund, nahe Küste, Dünenunterhang, Beginn der Freilegung.

Abb. 10 a-c (von oben nach unten): *Trianthema hereroensis*. Wurzelquerschnitt mit spiralig angeordneten Leitelementen, Stoffaustausch zwischen Holz und Bast erleichtert.

zeln der Hangneigung folgend seitwärts. Die jüngere Pflanze wuchs wenige Meter entfernt in einer schwach vertieften Mulde. Auf dem windgeschützteren Standort erhöht sich der Sproß nur wenig. Die starke Erhitzung der Bodenoberfläche bewirkt eine teilweise gegensätzlich zur Schwerkraft gerichtete Wasserdampfbewegung und begünstigt daher das horizontale Wachstum des Sprosses. In der Mulde ist der Sand schon ab 0,15 (0,25) m feuchter und in der Temperatur ausgeglichener. Demgemäß beginnt das horizontale Wachstum der Wurzeln früher. Auch die Polwurzel stirbt dank der höheren Feuchte nicht ab. Sie geht in ein horizontales Wachstum über. Auf nebelarmen Standorten verliefen dagegen die Wurzeln nach NOTT & SAVAGE (1985) vorwiegend abwärts. Die Wasserdampfbewegung erstreckt sich auf solchen Wuchsorten infolge der größeren Unterschiede im Gang der Temperatur bis in die tiefen schwach grundfeuchten Bodenschichten. An allen Standorten hatten die Pflanzen in der Regel zwei bis drei kräftige Wurzeln entwickelt. Die größten Längen wurden bei den horizontal verlaufenden Wurzeln festgestellt, sie erreichten Längen bis 6 m (NOTT & SAVAGE 1985) bzw. 8 m.

Auffallend ist, daß an dem Nebelstandort jüngere Wurzeln stellenweise wie mit Wachs bedeckt erscheinen. An ihrer Oberfläche liegen Reste der primären Rinde. Mit Beginn des sekundären Dickenwachstums bilden die Wurzeln in spiraliger Folge laufend neue Wasser- und Zucker-Leitelemente (Abb. 10-12), ein Kennzeichen von Aizoaceen. Neueren Untersuchungen zufolge benötigen die Wurzeln dadurch weniger Wasser für den Stoffaustausch zwischen den beiden Leitungsbahnen.

Das Richtungswachstum der Pflanzen wird durch die allorts gleich wirksame Schwerkraft über die Wasserdampfbewegung gesteuert, d. h. über das Luft- und Bodenklima gelenkt, wie es die dargestellten Pflanzen zei-

gen. Auf diese Weise gelangen Sproß und Wurzel jeweils in die für die Pflanze günstigste Lage sowohl für die Deckung ihres Wärme- als auch ihres Wasser- und Nährstoffbedarfs (KUTSCHERA-MITTER 1971, 1983, 1997).

Danksagung

Unterstützt wurden die Arbeiten in dankenswertester Weise durch das Ministry of Wildlife Conservation and Tourism in Windhoek, vertreten durch DIETER MORSBACH, und durch die Außenstelle in Swakopmund, vertreten durch Dr. HU BERRY und B. BRABY. Wertvolle Hilfe gewährten uns in Windhoek WALTER GIESS und die Mitarbeiter am National Herbarium sowie in vielfacher Weise ELKE ERB in Swakopmund.

Literatur

- BORNMAN, C. H. 1978: *Welwitschia*. Paradox eines verdorrten Paradieses. – Cape Town, Johannesburg.
- BESLER, H. 1970: Geomorphologie der Wüste. – Namib & Meer **1**(1): 59-67.
- BRAUNE, W., VORSATZ, E. & MÜLLER, T. 1992: Root tyloses in wilt diseased cucumber cultivars. *Root Ecology and its Practical Application* **2**: 21-36.
- DOLEZAL, H. 1960-1964: FRIEDRICH WELWITSCH. Leben und Werk. – Portugaliae Acta Biol. **7**: 49-276.
- ELLER, B. M., VON WILLERT, D. J., BRINCKMANN, E. & BAASCH, R. 1983: Ecophysiological studies on *Welwitschia mirabilis* in the Namib desert. – S. African Tydskr. Plantk. **2**(3): 209-223.
- GIESS, W. 1971: Eine vorläufige Vegetationskarte von Südwestafrika. – *Dinteria* **4**: 31-114.
- KUTSCHERA-MITTER, L. 1971: Über das geotrope Wachstum der Wurzel. – *Beitr. Biol. Pflanzen*. **47**: 371-436.
- 1983: Wurzelotropismus als Funktion der Wasserabgabe und -aufnahme, die „Wassertheorie“. – In: BÖHM, W., KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E. (Hrsg.): *Wurzelökologie*. – Irdning.
- 1997: Geotropismus und Wurzelverlauf von *Welwitschia mirabilis* sowie anderer Arten der Namib. – Im Druck, Preßburg.
- MORITZ, W. 1970: Zur Bedeutung des Wortes Namib. – *Namib & Meer* **1**(1): 83-84.
- NOTT, K. & SAVAGE, M. J. 1985: Root distribution of *Trianthema hereroensis* in the Namib dunes. – *Madoqua* **14**(2): 181-183.
- PORSCH, O. 1926: Zur physiologischen Bedeutung der Verholzung. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **44**(2): 137-142.
- RUMRICH, U. & RUMRICH, M. 1996: Naras – die Gurken der Namib. – *Palmengarten* **60**(1): 47-51.
- SEELY, M. 1988: Die Namib: Die Naturgeschichte einer uralten Wüste. – Shell Namibia Ltd, Windhoek.