

Welwitschiaceae – Welwitschiengewächse (Gnetales)

1 Systematik und Verbreitung

Die Welwitschiaceae aus den Gnetales sind mit nur einer immergrünen Art *Welwitschia mirabilis*, die zwei Unterarten aufweist, in den Nebelwüsten Südwestafrikas und Namibias beheimatet.

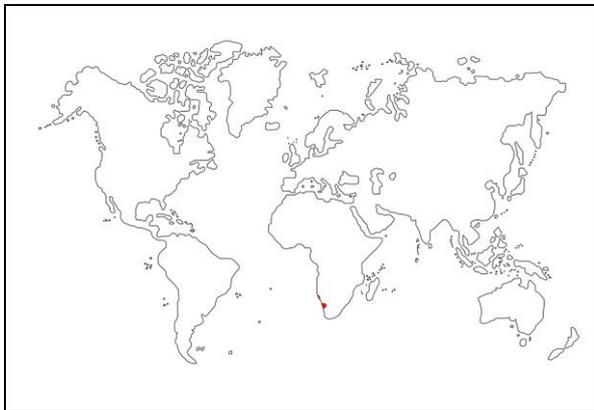


Abb. 1: Verbreitungskarte (vgl. STEVENS, 2001);

2 Morphologie

2.1 Habitus

Die Art hat einen kurzen, bis maximal 1 m hohen und im oberen Bereich breit-tellerförmig abgeflachten Stamm. *Welwitschia* hat eine ausgeprägte Pfahlwurzel.



Abb. 2: *Welwitschia mirabilis*, Habitus;



Abb. 3: *Welwitschia mirabilis*, im terminalen Bereich tellerartig abgeflachter Stamm;

2.2 Belaubung

Die Belaubung von *Welwitschia* ist im Pflanzenreich einzigartig. Unmittelbar auf die Keimblätter werden zwei Folgeblätter ausgebildet. Primärblätter fehlen. Keim- und Folgeblätter sind also die einzigen photosynthetisch aktiven Blätter, die bei *Welwitschia* während des gesamten Lebens hervorgebracht werden. Die Blätter weisen eine für Gymnospermen typische **Parallelnervatur** auf.



Abb. 4: *Welwitschia mirabilis*, basale Wachstumszone eines Blattes;

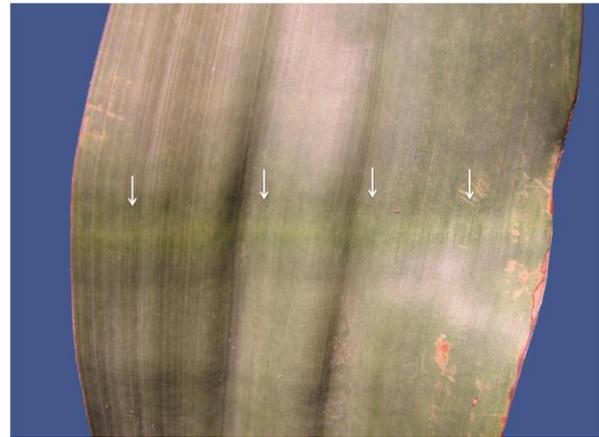


Abb. 5: *Welwitschia mirabilis*, Blattausschnitt mit "Jahreszuwachs-grenze";

Das Blattwachstum der Folgeblätter erfolgt **interkalar** und **basiplast**. So wird am Blattgrund fortwährend neue Blattfläche produziert. Mit zunehmendem Umfang des Stammes reißen die Blattbasen und vor allem auch das blattbildende Meristem ein, sodass es bei älteren Individuen scheint, als würden sie mehrere Blätter ausbilden. Auf den Blättern selbst kann man Jahreszuwächse anhand deutlich hellerer Bereiche erkennen, die im Winter gebildet wurden. Ob es sich bei *Welwitschia* tatsächlich um eine CAM-Pflanze mit einem diurnalen Säurerhythmus handelt, wird derzeit noch kontrovers diskutiert.

2.3 Reproduktive Strukturen

Welwitschia ist **diözisch** (zweihäusig). Es gibt männliche und weibliche Individuen. Die männlichen "Blüten" stehen in aufrechten zapfenartigen "Blütenständen", die sich aus zahlreichen "Einzelblüten" aufbauen.

Die männliche, scheinbare "Einzelblüte" von *Welwitschia* ist in Wirklichkeit ein stark verzweigtes System, also ein "Blütenstand" und keine "Einzelblüte". Sie entspricht einem Teilblütenstand in einem männlichen "Zapfen".



Abb. 6: *Welwitschia mirabilis*, männl. Individuum;



Abb. 7: *Welwitschia mirabilis*, weibl. Individuum;

Dieser Teilblütenstand steht in der Achsel eines Tragblattes, auf das zwei weitere, im Unterschied zu *Gnetum*, nicht verwachsene Vorblätter (**Brakteolen**) folgen. Der "Blütenstand" baut sich aus drei Einzelblüten auf. Lateral stehen zwei männliche "Blüten". In terminaler Position inseriert eine weibliche Samenanlage. Die Samenanlage in dieser terminalen weiblichen "Blüte" ist immer steril, bildet jedoch noch einen Bestäubungstropfen aus. Das Tragblatt der weiblichen "Blüte" ist verlorengegangen. Auf die zwei Brakteolen folgt die sog. **Chlamys**, eine Struktur, welche für die ganze Ordnung der Gnetales typisch ist.



Abb. 8: *Welwitschia mirabilis*, männlicher "Blütenstand"; terminale sterile Samenanlage mit Bestäubungstropfen;

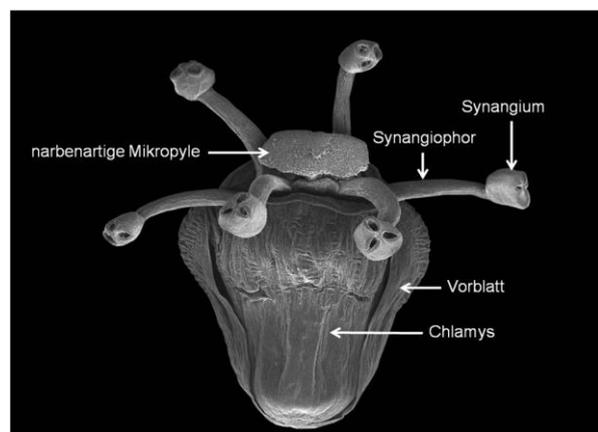


Abb. 9: *Welwitschia mirabilis*, männlicher "Blütenstand" mit 6 Synangiophoren und 1 terminalen, sterilen weiblichen Blüte;

Für die Interpretation der Chlamys gibt es zwei konkurrierende Hypothesen: 1. Die Chlamys ist ein Verwachsungsprodukt von zwei Blättern. In diesem Fall fehlten/fehlen die Tragblätter für die Seitensprosse, die die männlichen "Blüten" tragen. 2. Die Chlamys ist ein Verwachsungsprodukt aus vier kreuzgegenständigen Blättern, die aus zwei dekussiert inserierenden Wirteln mit jeweils zwei Blättern

hervorgegangen sind. Alleine auf der Basis ontogenetischer Studien kann die tatsächliche Identität der Chlamys nicht geklärt werden, da diese aus einem bereits ringförmig angelegten Primordium hervorgeht. Eine eindeutige Bestätigung einer der beiden aufgestellten Hypothesen ist daher nicht möglich. Sicher ist jedoch, dass es sich um ein Verwachsungsprodukt von mehreren Blättern handelt.



Abb. 10 & 11: Details aus einem männlichen "Blütenstand" zum Zeitpunkt der "Blüte"; papillöse Narbe der sterilen Samenanlage mit Bestäubungstropfen (links); reifes aus drei verwachsenen Sporangien aufgebautes Synangium; dies öffnet sich an drei Stellen, sodass die Pollen entlassen werden können (rechts);

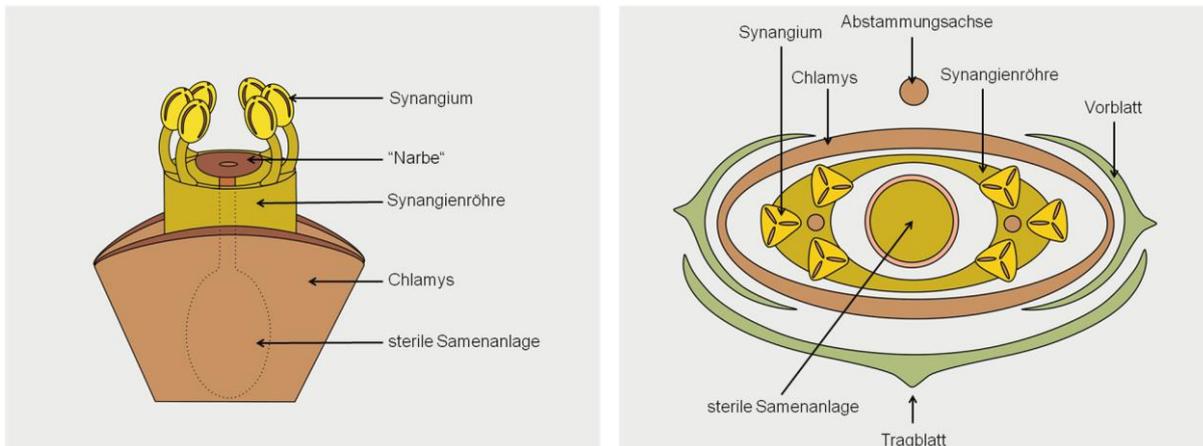


Abb. 12 & 13: Schemazeichnung eines männlichen "Blütenstandes" von *Welwitschia*; Synangiophore zu einer Synangienröhre verwachsen; Synangien aus jeweils drei verwachsenen Sporangien aufgebaut; zentral steht eine sterile weibliche "Blüte"; Blütenstand von einer Chlamys umschlossen; Ansicht (links), Diagramm (rechts);

Die Chlamys umschließt die im Inneren liegenden reproduktiven Strukturen. Die **Synangienträger** der zwei männlichen Blüten sind im unteren Bereich zu einer gemeinsamen ringförmigen Struktur, einer sog. **Synangienröhre**, verwachsen. Jeder Synangienträger trägt drei **Synangien**. Jedes Synangium ist wiederum aus drei verwachsenen **Mikrosporangien** (Pollensäcken) aufgebaut, die sich jeweils mittig öffnen. Die Synangienröhre wurde lange Zeit als ein Verwachsungsprodukt von zwei Sporophyllen angesehen. Demzufolge wurde die männliche "Blüte" lange Zeit als eine unverzweigte Einzelblüte angesehen. Bei dieser Interpretation der

Synangienröhre war eine Tatsache besonders problematisch, nämlich dass die zentrale weibliche “Blüte” aufgrund der terminalen Position die Sprossachse beendet und nicht wie die Synangien an einem vermeintlichen Sporophyll steht.

Die weiblichen “Blüten” stehen ebenfalls in aufrechten zapfenartigen “Blütenständen”, die sich aus zahlreichen “Einzelblüten” aufbauen. Jede “Einzelblüte” steht in der Achsel eines Tragblattes und hat nur eine Samenanlage. Gelegentlich werden zwei freie Vorblätter ausgebildet. Auf die Vorblätter folgt auch in den weiblichen “Blüten” die Chlamys. Diese differenziert sich in eine äußere papierartige Schicht, die den Samenflügel ausbildet und der späteren Windausbreitung dient. Die inneren Schichten der Chlamys sklerifizieren mit zunehmender Samenreife stark und dienen dem Schutz des Embryos.



Abb. 14: *Welwitschia mirabilis*, weiblicher Blütenstand; Samenanlagen von den Tragblättern bis auf die lange Mikropyle vollständig umgeben;

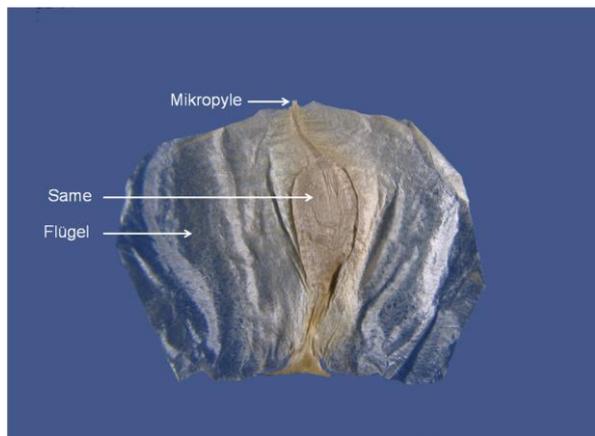


Abb. 15: *Welwitschia mirabilis*, reifer Same, mit einem von der Chlamys gebildeten Samenflügel;

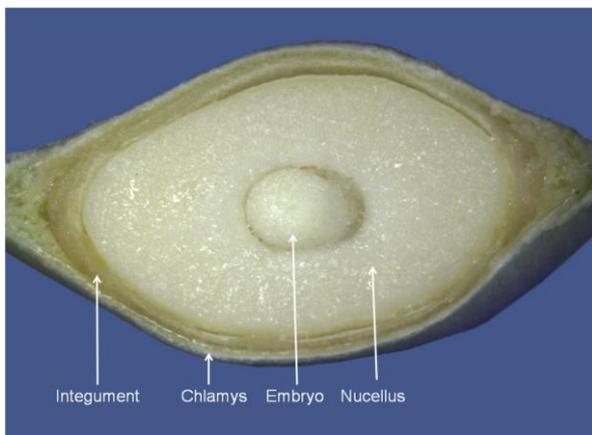


Abb. 16: *Welwitschia mirabilis*, Querschnitt durch einen reifen Samen;

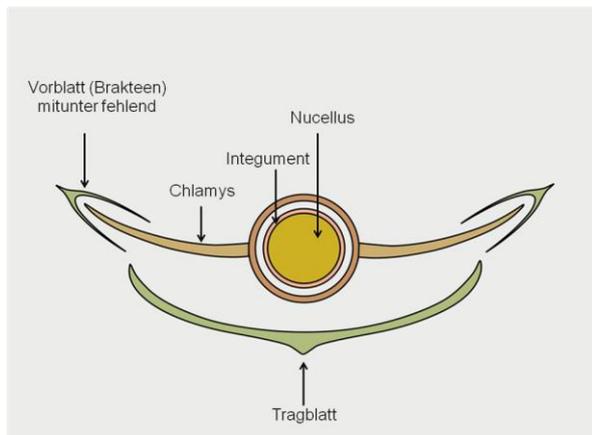


Abb. 17: Schemazeichnung eines Querschnittes durch einen reifen Samen von *Welwitschia mirabilis*;

3 Weiterführende Literatur

- CHAW S.M., PARKINSON C.L., CHENG Y., VINCENT T.M., PALMER J.D. (2000).** Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. – *PNAS* (97)8: 4086-4091.
- DÖRKEN V.M. & NIMSCH H. (2018).** Differentialdiagnostik in Koniferen – ein illustrierter Gattungsschlüssel. – Verlag Kessel, Remagen-Oberwinter.
- KRAMER K.U. & GREEN P.S. (1990).** Pteridophytes and Gymnosperms. In: KUBITZKI K. (ed.): The families and genera of vascular plants. – Springer, Heidelberg.
- MUNDRY M. & STÜTZEL TH. (2004).** Morphogenesis of the reproductive shoots of *Welwitschia mirabilis* and *Ephedra distachya* (Gnetales), and its evolutionary implications. – *Org. Div. Evol.* 4: 91–108.
- STEVENS P.F. (2017).** Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, Juli 2017 (kontinuierlich aktualisiert) <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- STÜTZEL TH. & RÖWEKAMP I. (1997).** Bestäubungsbiologie bei Nacktsamern. – *Palmengarten* 61(2): 100-110.
- TAYLOR T.N., TAYLOR E.L. & KRINGS M. (2009).** Paleobotany, the biology and evolution of fossil plants. 2nd ed. – Academic Press, Burlington, London, San Diego, New York.