

Sukkulente – Überlebenskünstler in Trockengebieten

von Beat Akeret

Oplurus cyclurus im Isalo-Sandsteinmassiv mit *Pachypodium rosulatum* ssp. *gracilius* und *Xerophyta* sp. *Xerophyta* sind Wiederauferstehungspflanzen, die komplett ausgetrocknet sein können. Bei Nebel und Regen kann die Pflanze jedoch in kurzer Zeit Wasser aufnehmen und quasi über Nacht ergrünen.
Foto: M. Grubenmann

Kakteen mögen die bekanntesten Sukkulente n sein, doch zählt zu diesen wasserspeichernden Pflanzen, die an besondere, meist karge, trockene Klima- und Bodenverhältnisse angepasst sind, eine Vielzahl weiterer, höchst unterschiedlicher Pflanzengruppen. Sukkulenz ist von weit mehr als 10.000 Arten in etwa 70 Pflanzenfamilien bekannt. Darunter befinden sich auch zahlreiche Vertreter, die nicht nur dankbare Topfpflanzen im Zimmer sind, sondern auch dekorative Elemente in Terrarien.



Anfang August, mitten im Sommer. Die letzten zwei Wochen sind wir von San Francisco entlang der kalifornischen Pazifik-Küste nach San Diego und nun über die Berge ins abflusslose, rund 70 m unter dem Meeresspiegel gelegene Imperial Valley gefahren. Ziel war der in der Colorado-Wüste westlich des Salton-Sees gelegene Anza-Borrego Desert State Park. Meine Frau und ich waren schon mehrmals im Frühjahr und Herbst in dieser Region und wollten dem Park nun auch mal im Sommer einen Besuch abstatten.

Bei der Ankunft wunderten wir uns, dass der Campingplatz leer da lag. Waren die letzten Male viele Plätze belegt, schienen wir diesmal die einzigen Gäste zu sein. Weshalb, das zeigte sich, als wir aus dem klimatisierten Wohnmobil aussteigen wollten: Eine trockene Backofenhitze schlug uns mit brutaler Wucht entgegen und trieb uns unverzüglich zurück in die gekühlte Kabine. Dort überlegten wir, was wir tun könnten. Sich im Freien zu bewegen, war absolut unmöglich. Zurück an die kühlere Küste kam aber auch nicht infrage, wollten wir doch in der Wüste nach Reptilien und Sukkulente n suchen. Aber bei dieser Hitze? Viel zu gefährlich!

Wie überall auf den Campingplätzen der amerikanischen Naturparks gab es auch hier bei jedem Stellplatz eine Steckdose. Zum Glück hatte niemand den Strom ausgeschaltet, sodass wir unser Wohnmobil mit Energie versorgen und die Klimaanlage einschalten konnten. So lagen wir den Rest des Nachmittages da, lasen in unseren Büchern und warteten auf eine abendliche Abkühlung. Währenddessen brannte draußen die Wüstensonne unbarmherzig vom wolkenlosen Himmel und trieb das Thermometer auf sagenhafte 117 °F (rund 47 °C)!

Sehr zeitig am nächsten Morgen machten wir uns auf, um die Umgebung zu erkunden – bevor die Sonne die Wüste erneut in einen Backofen verwandeln würde. Und tatsächlich fanden wir auch schon bald einen Wüsten-Stachelleguan (*Sceloporus magister*) sowie einzelne Zebra-Schwanzleguane (*Callisaurus draconoides*), die bei „kühlen“, morgendlichen 35 °C im Schatten dürer Wüstenbüsche saßen oder nach Insekten stöberten. Doch schon bald kehrte die unbarmherzige Hitze zurück und trieb sowohl die Echsen als auch uns in schattige Verstecke.

Keine Chance, sich aus diesem Backofen zurückzuziehen, hatten aber die Pflanzen. Sie waren der gnadenlos gel-

„Take plenty of water with you – and drink it!“

len Wüstensonne und den mörderisch hohen Temperaturen ausgeliefert. Doch wie halten sie diese Hitze und den Wassermangel aus?

Ohne Wasser kein Leben

In den Besucherzentren US-amerikanischer Wüstenparks wird jedem Besucher eingeschärft: „Take plenty of water with you – and drink it!“ (Nimm viel Wasser mit – und trink es!). Als Faustregel gilt 1 Gallone (ca. 3,8 Liter) pro Tag und Person. Nun können aber Pflanzen nicht beliebig viel Wasser von irgendwo herholen. Einzelne Arten sind zwar in der Lage, viele Meter tief bis ins Grundwasser zu wurzeln. Die meisten müssen aber mit den spärlichen Niederschlägen auskommen, die hier oftmals im Abstand von mehreren Monaten fallen. Nur wenige Gewächse sind in der Lage, sich

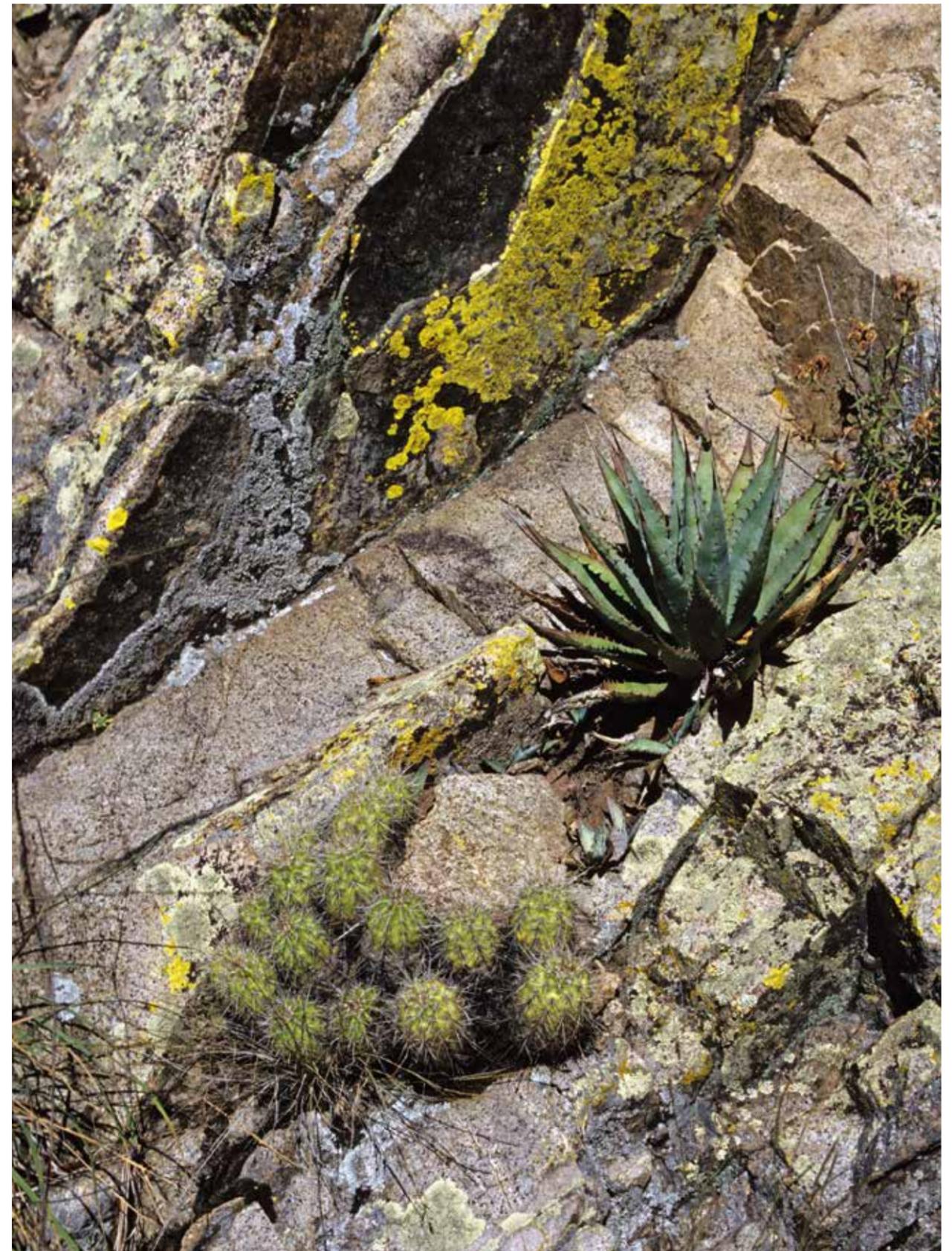
solch extremen Klimabedingungen anzupassen, wie sie im Imperial Valley herrschen. Neben dem Creosot- (*Larrea tridentata*) und dem Rauchbusch (*Psoralea spinosus*) findet man in diesem Gebiet insbesondere Sukkulente n wie Feigenkakteen (*Opuntia*), kugel- bis säulenförmige Kakteen (*Echinocereus*, *Ferocactus*) und Wüstenagaven (*Agave deserti*).

Die meisten Sukkulente n aus Trockengebieten sind Flachwurzler. Ihr Wurzelsystem reicht nur wenige Zentimeter tief in den Boden, breitet sich dafür aber oftmals über mehrere Quadratmeter aus. So können die Pflanzen selbst geringe Niederschlagsmengen nutzen, die kaum versickern. Die Besonderheit der Sukkulente n besteht aber darin, dass sie in der Lage sind, die aufgenommene Feuchtigkeit über Wochen oder gar Monate zu speichern – dies im Gegensatz zu „normalen“ Pflanzen, die gespeichertes Wasser bei Trockenheit zumeist rasch verlieren und im schlimmsten Fall verdorren.

Was sind Sukkulente n?

Der Name „Sukkulente“ leitet sich vom lateinischen „sucus“ ab, was „Saft“ bedeutet. Als Pflanzensaftspeicher können Sukkulente n eines oder mehrere ihrer drei Grundorgane nutzen: Blätter, Spross (Stamm bzw. Äste) und/oder Wurzeln. Man unterscheidet folgerichtig zwischen Blatt-, Stamm- und Wurzelsukkulente n.

Blattsukkulente n zeichnen sich aus durch mehr oder weniger verdickte Blätter, in denen das Wasser gespeichert wird. Typische Vertreter dieser Gruppe sind Agaven, *Aloe*, *Gasteria*, *Haworthia* oder die einheimischen Hauswurz-Arten (*Sempervivum*). Bei diesen Blattsukkulente n sind die Triebe stark verkürzt, sodass die Blätter eine mehr oder weni-



Zwei unterschiedliche Varianten von Sukkulente n am selben Standort, einer steilen Felswand am Mt. Wrightson in Südarizona: rechts oben eine Agave als Vertreterin der Blattsukkulente n, links unten die stammsukkulente n Triebe eines kleinen Säulenkaktus (*Echinocereus* sp.). Foto: B. Akeret



Der Berg-Hauswurz (*Sempervivum montanum*) ist eine Blattsukkulente, die an trockenen Standorten in den Alpen vorkommt Foto: B. Akeret

ger kompakte Rosette bilden. Im Gegensatz dazu gibt es auch viele Arten, bei denen der Spross recht lang sein kann. Zu dieser Gruppe gehören etwa manche Zwergpfeffer (z. B. *Peperomia rotundifolia*, *P. emarginella*), sukkulente Wachsbäume (z. B. *Hoya carnosa*, *H. kerrii*) oder die einheimischen Mauerpfeffer

(*Sedum*). Bei manchen hochsukkulenten Arten wie den Lebenden Steinen (*Lithops*) sind die verdickten Blätter auf den ersten Blick kaum noch als solche zu erkennen. Hier ragen nur gerade die Blattspitzen aus dem Boden, und der Rest der Pflanze ist unter der Substratoberfläche gut geschützt vor der sengenden Sonne.

Spezielle „Fenster“ in den Blattspitzen leiten das Licht zu den Photosynthesegeweiben der Pflanze.

Stammsukkulenten dagegen speichern das Wasser im Spross. Dieser ist hierfür oftmals stark verdickt oder gar mehr oder weniger kugelförmig. Rippen oder Warzen ermöglichen es vielen Stammsukkulenten, nach Regenfällen erstaunlich große Mengen an Wasser aufzunehmen und dabei wie eine Ziehharmonika größer zu werden, um während Trockenperioden wieder zu schrumpfen. Durch den weitgehenden oder gar vollständigen Verzicht auf Blätter können diese Pflanzen den Wasserverlust minimieren. Die für die Photosynthese verantwortlichen Blattgrünkörner (Chloroplasten) sitzen in der Regel in den äußeren Gewebeschichten des Stamms, sodass dieser grün erscheint. Die bekanntesten Stammsukkulenten sind die Kakteen. Häufig ist diese Art der Sukkulenz aber auch bei vielen Wolfsmilchgewächsen (Euphorbiaceen) oder bei Aasblumen (*Caralluma*, *Huernia*, *Hoodia*, *Orbea*, *Stapelia*

Durch den Verzicht auf Blätter können die Pflanzen den Wasserverlust minimieren

usw.). Bei den sogenannten Caudex-Pflanzen kann der verdickte Stamm grotesk geformt sein und mehr einem Felsblock ähneln als einer Pflanze. Zu dieser Gruppe gehören die Schildkröten- oder Elefantenfußpflanzen (z. B. *Dioscorea [Testudinaria] elephantipes*, *D. [T.] mexicana*).

Problematisch ist die Definition wurzelsukkulenter Pflanzen. Nicht alles, was bei einer Pflanze unterirdisch wächst, muss auch zwingend eine Wurzel sein. Gerade in Trockengebieten gibt es viele Pflanzen, die einen Teil ihres Sprosses in den Boden verlagert haben. Deshalb ist manches, was auf den ersten Blick als Wurzel erscheint, bei genauerer Betrachtung ein Stück des Stammes. Oftmals ist es außerdem schwierig abzugrenzen, wo die Wurzel endet und der Spross beginnt. Umgekehrt gibt es viele

Pflanzen mit verdickten Wurzeln, die zwar in erster Linie als Nährstoffspeicher dienen, in denen aber auch Wasser gespeichert wird. Trotzdem wird wohl kaum jemand auf die Idee kommen, eine Karotte oder eine Schwarzwurzel als „Sukkulente“ zu bezeichnen. Lebt nun aber eine karottenähnliche Pflanze in einem Trockengebiet, so wird sie ihre saftige Pfahlwurzel sicherlich auch als Wasserspeicher nutzen, womit sie im eigentlichen Sinn eine Sukkulente wäre. Im Vergleich zur Artenvielfalt der Blatt- und Stammsukkulenten sind die Wurzelsukkulenten aber nahezu bedeutungslos (EGGLI 2000).

Solche Beispiele zeigen, dass es oftmals schwierig ist, sukkulente klar von nicht-sukkulenten Pflanzen abzugrenzen. Die Übergänge zwischen „normalen“ Pflanzen und Sukkulenten sind, wie so oft in der Natur, unscharf – und es gibt viele Übergänge. So ist es in manchen Fällen eine Frage der Interpretation, ob man eine Art z. B. mit etwas dicken, leicht ledrigen Blättern als sukkulent bezeichnet oder nicht.

Verdunstungsschutz

Was nutzt einem Wanderer in der Wüste ein großer Wasservorrat, wenn der Behälter leckt? Weit kommt jemand mit einer solchen Ausrüstung garantiert nicht. Ähnlich verhält es sich mit dem Wasserspeicher einer Pflanze. Legt man eine saftige Tomate oder Erdbeere im Sommer an die pralle Sonne, so wird sie binnen kürzester Zeit ihren Saft verlieren, schrumpfen und zu einer Dörrfrucht verkommen.

Damit Sukkulenten mit dem während einer Feuchtperiode aufgenommenen und gespeicherten Wasser



Aloe ferox ist eine großwüchsige, stammbildende Aloe aus der Baumsavanne in KwaZulu-Natal (Republik Südafrika) Foto: B. Akeret

eine Trockenperiode überdauern können, benötigen sie einen effektiven Verdunstungsschutz. Von großer Bedeutung ist dabei die Epi-

dermis („Haut“). Diese scheidet eine Wachsschicht aus, die bei vielen Sukkulenten in Form von Kristallen, Bändern, Plättchen oder Puder vorliegt und einerseits verhindert, dass Wasser aus dem lebenden Gewebe entweichen kann. Andererseits reflektiert die Wachsschicht je nach Struktur mehr oder weniger viel Sonnenlicht und wirkt so als Sonnenschutz.

Als sogenannte photoautotrophe Lebewesen nutzen Pflanzen das Sonnenlicht als Energiequelle. Mit Hilfe dieser Energie kombinieren sie die Atome aus Wasser (H₂O) und Kohlendioxid (CO₂) neu zu Zucker (C₆H₁₂O₆) und Sauerstoff (O₂). Aus dem Zucker und verschiedenen, zumeist über die

Die Mexikanische Schildkrötenpflanze (*Dioscorea mexicana*) gehört zu den Caudex-Sukkulenten Foto: B. Akeret



Wurzeln aufgenommenen Nährstoffen bauen sie weitere Substanzen auf wie Stärke, Cellulose, Proteine, Lipide und viele mehr. Das für die Photosynthese benötigte Wasser entnehmen sie in der Regel dem Boden, während das CO₂ aus der Luft stammt. Damit dies möglich ist, besitzen Pflanzen an der Oberfläche ihrer Blätter und teilweise auch am Spross sogenannte Spaltöffnungen (Stomata). Über diese winzigen, verschließbaren Öffnungen wird nicht nur das für den

Um nicht zu vertrocknen, müssen die Pflanzen ihre Spaltöffnungen verschließen

Zuckeraufbau benötigte Kohlendioxid aufgenommen, sondern auch das in der Photosynthese als Abfall anfallende O₂ abgegeben.

Steht den Pflanzen ausreichend Wasser zur Verfügung, so sind die Stomata offen und ein ungehinderter Gasaustausch und damit eine maximale Photo-

synthese möglich. Zusammen mit dem Sauerstoff verlieren die Pflanzen aber auch immer mehr oder weniger viel Wasser. Gerade für Pflanzen aus trocken-heißen Regionen ist dies Fluch und Segen zugleich: Fluch, weil so die Gefahr besteht, dass die Pflanze vertrocknet; Segen, weil das verdunstende Wasser den von der Sonne aufgeheizten Körper kühlt. Um nicht zu vertrocknen, müssen sie ihre Spaltöffnungen verschließen, können dann aber kein CO₂ mehr aufnehmen und somit keine Photosynthese betreiben – was zur Folge hat, dass sie auch nicht wachsen können.

CAM – der Crassulaceen-Stoffwechsel

Viele Sukkulenten haben dieses Problem auf bemerkenswerte Weise gelöst: Sie halten ihre Stomata während des Tages geschlossen und öffnen sie erst in der Nacht, wenn die Temperatur gering und die Luftfeuchtigkeit in der Regel höher ist. Dadurch können sie den Wasserverlust deutlich reduzieren. Um trotzdem

Photosynthese betreiben zu können, speichern sie das in der Nacht aufgenommene Kohlendioxid temporär in Form von Apfelsäure.

Um die Bedeutung dieses Prozesses besser verstehen zu können, soll hier zunächst das grundlegende Prinzip der Photosynthese erklärt werden, die in zwei unabhängig voneinander ablaufende Teilprozesse unterteilt werden kann:

1. In der sogenannten Lichtreaktion wird in einem ersten Schritt Wasser in Sauerstoffatome, Elektronen (e⁻) und Protonen (H⁺) gespalten. Jeweils 2 Sauerstoffatome verbinden sich zu O₂, während die Elektronen und Protonen zum Aufbau energiereicher Substanzen (ATP, NADPH/H⁺) genutzt werden. Technisch betrachtet entspricht dieser Prozess dem Aufladen eines Akkus mit Hilfe von Solarzellen.

2. In einem zweiten Schritt werden im sogenannten Calvin-Zyklus die aus der Wasserspaltung stammenden und in den energiereichen Substanzen („Akkus“) zwischengespeicherten Elektronen und Protonen mit insgesamt sechs

Kohlendioxid-Molekülen verbunden und zu Traubenzucker kombiniert. Die energiereichen Substanzen werden dabei wieder zu energiearmen abgebaut. Dies entspricht dem Entladen eines Akkus, wenn dessen Energie zum Betrieb eines technischen Gerätes genutzt wird.

Nun haben viele Sukkulenten den zweiten Teilprozess, also den Aufbau des Kohlendioxids zu Traubenzucker, mit einem besonderen Zwischenschritt versehen: Sie bauen das in der Nacht aufgenommene CO₂ mit Hilfe der während des Tages gespeicherten Energie zunächst zu nur mäßig energiereicher Apfelsäure auf und lagern diese bis zum Morgen in der Zelle ein. Sobald die Sonne zu scheinen beginnt, werden die Stomata geschlossen und kein weiteres Kohlendioxid mehr aufgenommen. Stattdessen werden die nun durch das vorhandene Licht neu aufgeladenen „Akkus“ genutzt, um aus der Apfelsäure energiereichen Traubenzucker herzustellen. Sobald alle Apfelsäure verbraucht ist, kommt die Zuckersynthese zum Erliegen. Nun kann die Pflanze den Rest

des Tages nutzen, um weitere „Akkus“ zu laden, die dann in der nächsten Nacht, wenn die Spaltöffnungen wieder offen sind, genutzt werden, um erneut Apfelsäure zu synthetisieren.

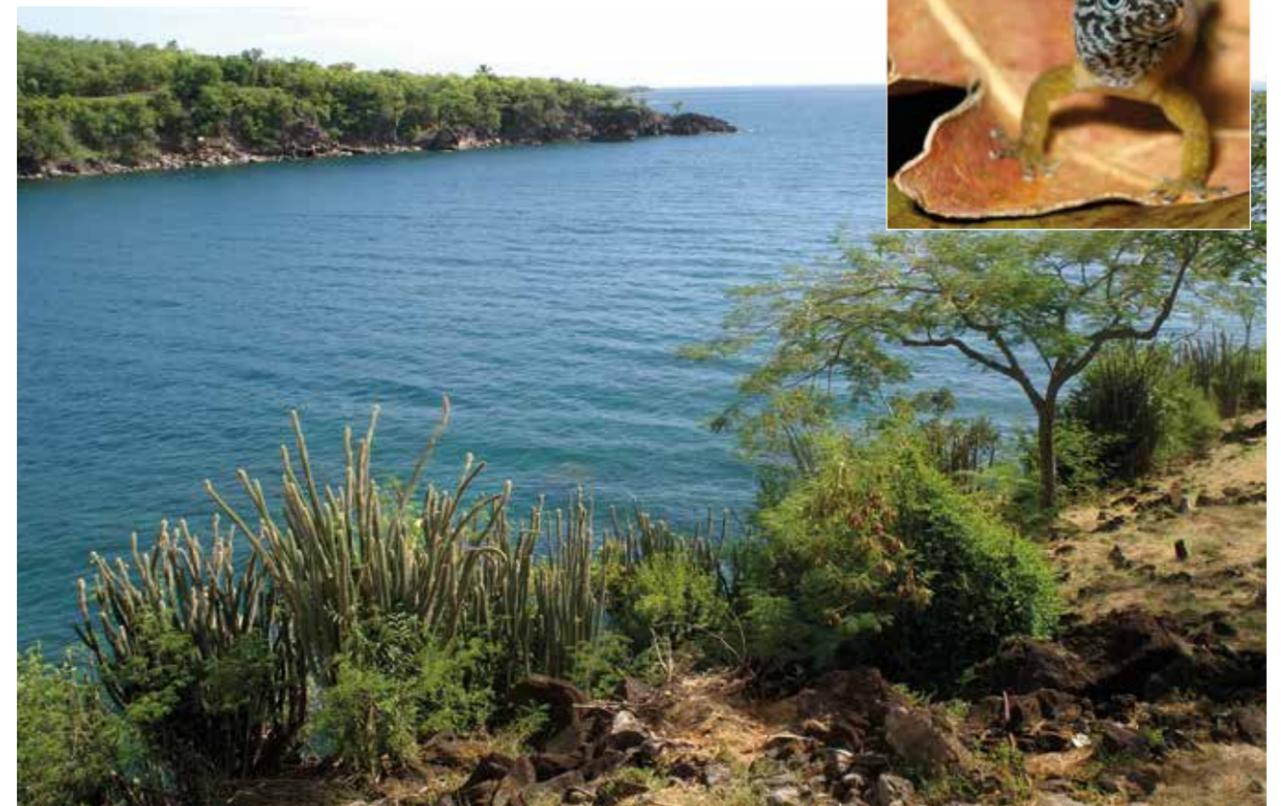
Dieser Prozess wurde zuerst an Vertretern der Familie der Crassulaceen (Dickblatt-Gewächse) entdeckt. Entsprechend wurde er als „Crassulaceen-Säure-Stoffwechsel“ (Crassulacean Acid Metabolism = CAM) bezeichnet. Spätere Forschungen haben gezeigt, dass es neben den Dickblatt-Gewächsen auch noch zahlreiche andere CAM-Pflanzen gibt, wobei viele Sukkulenten diesen Typ der Photosynthese nutzen. Dass die Apfelsäure-Synthese im Verlaufe der Nacht zu einer deutlichen Ansäuerung des Zellsaftes führt, belegt eindrücklich der einheimische Scharfe Mauerpfeffer (*Sedum acre*), der vielerorts an trockenen Standorten wie Mauern oder an Straßenrändern wächst. Mit „scharf“ ist hier eigentlich „sauer“ gemeint. Wer am frühen Morgen Blättchen dieser Pflanze zerkaut, stellt rasch fest, dass diese viel Säure enthalten. Im Laufe des Tages nimmt

die „Schärfe“, d. h. der Säuregehalt deutlich ab, sodass ein am Abend degustiertes Blatt viel weniger sauer ist als das vom frühen Morgen.

Neben Vorteilen bringt der Crassulaceen-Säure-Stoffwechsel aber auch einen entscheidenden Nachteil für die Pflanzen: Weil sie ihre Spaltöffnungen während des Tages geschlossen halten, können sie ihren Körper nicht mit Hilfe der Verdunstungskälte kühlen. Bei Temperaturen über 60 °C beginnen jedoch ihre Proteine zu denaturieren, d. h., sie gerinnen – ähnlich wie wenn man ein Spiegelei kocht und die zunächst transparente Flüssigkeit fest und weiß wird. Durch das Denaturieren der Proteine verlieren die Zellen ihre spezifischen Stoffwechseleigenschaften und sterben ab. Oftmals lassen es die Pflanzen zwar nicht so weit kommen, sondern öffnen ihre Stomata, auch wenn sie dabei Wasser verlieren.



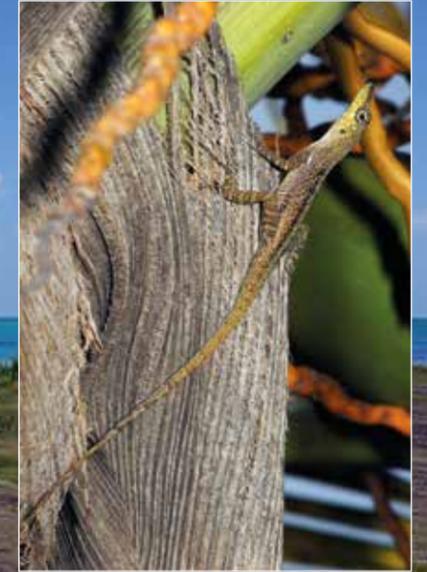
In-situ-Aufnahme eines Europäischen Chamäleons (*Chamaeleo chamaeleon*) von der Mittelmeerinsel Malta, zusammen mit einem Mauerpfeffer (*Sedum*)
Foto: B. Akeret



Entlang der trockenen Westküste von Guadeloupe (französische Antillen) wachsen Säulenkakteen (*Cereus hexagonus*) nur wenige Meter über dem Meeresspiegel im Lebensraum von *Anolis marmoratus girafus* und *Sphaerodactylus f. fantasticus* Fotos: B. Akeret



Der Säulenkaktus *Cereus hexagonus* wächst im trockenen Süden der Karibikinsel Martinique auf steinigem Terrain in Meeresnähe



Die Palmen im Hintergrund sind Lebensraum von *Anolis roquet salinei* Fotos: B. Akeret

Lange halten sie dies allerdings nicht aus, sodass sie – oder zumindest Teile der Pflanze – als Folge des Wasserverlustes vertrocknen (EGGLI 1994).

Lebensräume von Sukkulente

Über dem Äquator steigen ständig große Mengen warmer Luft auf, die im Bereich der Wendekreise wieder absinken. Die Aufwärtsbewegung führt zur Bildung von Tiefdruckgebieten mit den dazugehörigen Niederschlägen. Durch die Abwärtsbewegung entstehen gleichzeitig Hochdruckgebieten mit Schönwetterlagen: Wolkenlos blauer Himmel, viel Sonnenschein und hohe Temperaturen

sind die Folge. Hoch- und Tiefdruckgebiete wandern, wegen der Neigung der Erdoberfläche gegenüber der Umlaufbahnebene, im Laufe der Jahre nach Norden und wieder zurück nach Süden. Dieser Prozess führt dazu, dass entlang des Äquators Regenwälder und im Bereich der Wendekreise Trockengebieten entstanden sind. Letztere zeichnen sich aus durch ausgeprägte, oft mehrmonatige Trockenzeiten, die von mehr oder weniger langen Regenzeiten unterbrochen werden. Neben der geographischen Breite beeinflussen aber auch noch weitere Faktoren wie die Kontinentalität (d. h. die Entfernung zum Meer), das Vorhan-

densein und die Lage von Gebirgen sowie Meeresströmungen die Verteilung der Niederschläge.

Etwa ein Drittel der Erdoberfläche erhält weniger als 300 mm Niederschlag pro Jahr und gilt somit als arid (trocken) oder semiarid (halbtrocken). Echte Wüsten entstehen in Gebieten, in denen durchschnittlich weniger als 100 mm Niederschlag pro Jahr fallen. Obwohl Sukkulente Meister in der Besiedlung trockener Lebensräume sind, reichen ihnen in solch ariden Regionen die geringen Niederschlagsmengen großenteils nicht zum Überleben – zumal der Regen vielerorts ausgesprochen unregelmäßig auftritt und mehrjährige Trockenperioden – wie etwa in weiten Gebieten Australiens oder in der Sahara – keine Seltenheit sind. Entsprechend findet man hier, von seltenen Einzelfällen abgesehen, keine Sukkulente. Fallen zwischen 100 und 200 mm Regen im Jahr, so entsteht eine Halbwüste. In semiariden Regionen mit Jahresniederschlagsmengen von mehr als 200 mm findet man in kühl-gemäßigten Klimazonen Steppen bzw. in subtropischen Klimazonen Savannen. Halbwüsten und Savannen sind das Hauptverbreitungsgebiet der Sukkulente, wobei die Artenvielfalt insbesondere in Regionen mit zwei Regen- und zwei Trockenzeiten pro Jahr am größten ist.

Neben Trockenheit und hoher Sonneneinstrahlung beeinflussen weitere

Faktoren die Lebensräume von Sukkulente. So sind vielerorts Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht von teilweise über 30 °C keine Seltenheit. Solch extreme Temperaturwechsel lassen selbst massive Felsen und Steine mit der Zeit zerspringen. Die hier lebenden Pflanzen müssen mit solchen Bedingungen zurechtkommen.

Zusätzlich sind viele Sukkulente-Standorte aufgrund fehlender Baumbestände zumindest zeitweise starken Winden ausgesetzt. Diese sorgen dafür, dass die Pflanzen austrocknen. Gleichzeitig wirbeln die heftigen Luftströmungen feine und leichte Bodenbestandteile auf, die sich unter Umständen als feiner Staub auf den Pflanzen absetzen. Oder die Feinpartikel werden über weite Distanzen fortgeweht – teilweise sogar über Ozeane hinweg – und so dem Lebensraum entzogen. Starkniederschläge während Regenperioden waschen die Böden zusätzlich aus. So sind viele Sukkulente-Standorte, insbesondere in Halbwüsten, durch sogenannte Skelettböden gekennzeichnet, d. h., sie enthalten keinen Humus, dafür einen hohen Anteil kiesig-sandiger Bestandteile, wobei Nährstoffe in mineralischer Form meist ausreichend vorhanden sind, aber das Wasserhaltevermögen stark reduziert ist. In Senken können die Böden außerdem versalzen, was ein Pflanzenwachstum zusätzlich erschwert (HOFFMANN 1978).

Sukkulente findet man aber nicht nur in Halbwüsten und Savannen. Sie können auch Lebensräume besiedeln, die eigentlich ausgesprochen feucht sind. Selbst in tropischen Regenwäldern findet man eine erstaunliche Vielfalt an Sukkulente. Hier besiedeln sie aber ausschließlich Spezialstandorte, an denen das Wasser nach Niederschlägen rasch abfließt. So findet man Sukkulente im Regenwald etwa auf felsigen Hügeln oder an steilen Felswänden. Bäume und krautige Pflanzen können hier nicht aufkommen, weil die Humusaufgabe fehlt bzw. durch die heftigen Niederschläge weggeschwemmt werden, sodass

die Standorte regelmäßig austrocknen. Andere Regenwaldsukkulente sind zu Epiphyten geworden, d. h., sie wachsen auf den Ästen oder Stämmen der Regenwaldbäume, wo das Wasser nach einem Regenguss rasch abfließt und danach wieder relativ trockene Bedingungen herrschen.

Selbst im eigentlich recht feuchten Mittel- und Westeuropa lebt eine Reihe von Sukkulente. Auch hier besiedeln die Pflanzen trockene Spezialstandorte. So findet man vielerorts Mauerpfeffer (*Sedum*) in den Spalten von Trockenmauern – etwa in Rebbergen oder sogar mitten in Städten. Wer genau hinsieht,



Blühender *Echinocereus triglochidiatus* in der Mojave-Wüste im Osten von Kalifornien Foto: B. Akeret



Haworthia truncata ist eine hochsukkulente Haworthie aus der westlichen Kap-Provinz Foto: B. Akeret



Saguaros (*Carnegiea gigantea*) sind die Charakterpflanzen der Sonora Wüste in Arizona und dem angrenzenden Mexiko.

kann die flachen, durch intensive Sonneneinstrahlung oftmals rötlich gefärbten Mauerpfefferpolster auf Kiesplätzen, kiesbedeckten Flachdächern oder entlang von Straßen finden. In allen europäischen Gebirgen und darüber hinaus besiedeln diverse Hauswurz-Arten (*Sempervivum*) Felsspalten oder felsige Trockenrasen. In manchen Gegenden werden diese Pflanzen zum Begrünen von Dächern genutzt, woher auch der Name „Hauswurz“ stammt – wobei man früher glaubte, dass die Gewächse Gebäude vor Blitzschlägen schützen würden (EGGLI 1996).

Insgesamt kennt man heute mehr als 10.000 Sukkulente-Arten aus insgesamt 71 Familien (ANDERSON 2011; EGGLELI 1994, 2001, 2002a, b, 2003; JAARVELD & DE PIENAAR 2004). Die artenreichsten Familien mit sukkulenten Pflanzen sollen in der Folge kurz vorgestellt werden.

Kakteen

Die bekannteste Gruppe der Sukkulente sind sicherlich die Kakteen (Cactaceae) mit 1.500–1.800 Arten. Fast alle Kakteen sind blattlose Stammsukkulente, nur ganz wenige, urtümliche Arten besitzen noch Blätter. Die allermeisten Kakteen schützen sich mittels Dornen vor Tierfraß. Entgegen der weit verbreiteten Meinung besitzen Kakteen nämlich keine Stacheln, sondern Dornen. Bei Pflanzen sind Dornen umgebildete Organe (meist Blätter), während Stacheln zugespitzte Vorsprünge der Sprossachse sind. Stacheln können ziemlich leicht abgestreift werden, während Dornen relativ gut verankert sind. Stacheln findet man z. B. bei Rosen, Brombeeren oder auf den Früchten der Rosskastanie. Dornen hingegen sind typisch für Berberitzen und manche Wolfsmilchgewächse – oder eben für Kakteen. Bei manchen sind diese klein und fein oder gar haarartig, bei anderen dünn, lang und spitz oder auch dick und abgeflacht. Die dichte, oftmals weiße oder gelbe Bedornung mancher Kakteen stellt einen effektiven Sonnenschutz dar.

Bei manchen Arten sind die Spitzen der Dornen umgebogen oder sie tragen Widerhaken, sodass sie im Fell bzw. in

der Haut von Tieren leicht steckenbleiben. Manche Kakteen nutzen dies zur vegetativen Verbreitung. Denn berührt ein Tier (oder Mensch) die Dornen und bleiben diese haften, so brechen oft Triebstücke von der Mutterpflanze ab. Diese werden dann vom betroffenen Tier wegtransportiert. Irgendwann fällt der Trieb ab oder wird abgestreift. Aus einem solchen Triebstück kann dann, oftmals weit weg von der Mutterpflanze, ein neuer Kaktus heranwachsen.

Besonders tückisch sind die feinen, borstenartigen, „Glochidien“ genannten Dornen von Feigenkakteen (*Opuntia*). Sie sitzen oft in Büscheln an der Basis längerer Dornen, bei manchen Arten aber auch an anderen Stellen auf den Trieben. Bei Berührung brechen die Glochidien leicht ab und bleiben in der Haut stecken. Um sie wieder entfernen zu können, tropft man flüssiges Kerzenwachs auf die betroffene Stelle; nach dem Erkalten zieht man das Wachs zusammen mit den darin eingebetteten Glochidien ab. Falls man im ersten Anlauf nicht alle erwischt, hilft eine zweite Wachsbehandlung.

Kakteen sind Charakterpflanzen fast aller Trockengebiete der Neuen Welt, von Kanada bis Patagonien. Ihre größte Artenvielfalt haben sie in den Halbwüsten, Savannen und Gebirgsregionen der südöstlichen USA und Mexikos sowie in den Trockengebieten Südamerikas und den ariden Andentälern. Neben bodenbewohnenden Kakteen kennt man auch eine Reihe von epiphytischen Arten wie die Blatt- (*Epiphyllum*, *Hatiora*, *Lepismium*, *Schlumbergera* usw.) und Binsenkakteen (*Rhipsalis*). Epiphytische Kakteen besiedeln vielerorts Trocken- und Regenwälder, oftmals zusammen mit Orchideen, Bromelien, Farnen und anderen Aufsitzerpflanzen.

Neben eher kleinbleibenden, kugel- oder säulenförmigen Arten gibt es auch große Kandelaber-Kakteen, wie den bekannten Saguaro (*Carnegiea gigantea*) aus der Sonora-Wüste, die 12–15 m hoch aufragen. Kletternde Arten wie die Königin der Nacht (*Selenicereus grandiflorus*) bilden oft viele Meter lange Triebe. Mit Hilfe spezieller Luftwur-



Echinocactus horizontalis bildet in den steinigen Halbwüsten zwischen Südarizona und Westtexas sowie im mexikanischen Bundesstaat Chihuahua zwischen Mai und August auffällig große, hellviolette Blüten Foto: B. Akeret

zeln wie auch mit den Dornen halten sich Kletterkakteen an der Unterlage fest. Binsenkakteen haben lange, feine Triebe, die manchmal wie grüne Spaghetti von den Bäumen hängen.

Wolfsmilchgewächse

Von den rund 8.000 Arten der Wolfsmilchgewächse (Euphorbiaceae) gibt es insbesondere in der Unterfamilie der Euphorbioideae sehr viel Sukkulente. Die meisten sind Stammsukkulente. Insbesondere die hochwüchsigen Arten gleichen auf den ersten Blick oftmals Säulenkakteen und werden entsprechend häufig mit diesen verwechselt. Charakteristisch für fast alle Wolfsmilchgewächse und verantwortlich für deren Namen ist ein weißer oder teilweise auch bunter

und fast immer giftiger Pflanzensaft. Dieser schützt die Pflanzen einerseits vor Fraß, dient aber auch als Wundverschluss. Wer mit Euphorbien hantiert, sollte äußerst vorsichtig sein und darauf achten, jeden Kontakt mit dem Pflanzensaft zu vermeiden! Besonders gefährdet sind Augen und Schleimhäute. Bei einigen Arten sind die Inhaltsstoffe so gefährlich, dass selbst Euphorbiensaft-Dämpfe zu schwerwiegenden Vergiftungen führen können! Im Handel sind in erster Linie Euphorbien aus dem tropischen Afrika und aus Madagaskar erhältlich. Es gibt aber auch interessante sukkulente Vertreter aus der neuen Welt. Bei BUDDENSIEK (1998) werden viele sukkulente Euphorbien farblich abgebildet und ihre Kultur besprochen.



Auf den kargen Sandsteinplateaus in der Savanne des Bomfobiri-Wildschutzgebietes in Ghana wachsen dichte Bestände des stammsukkulente Wolfmilchgewächses *Euphorbia deightonii* Foto: B. Akeret



Blühender Christdorn (*Euphorbia milii*) Foto: B. Akeret

Seidenpflanzen

Eine weitere Pflanzengruppe mit vielen sukkulenten Arten sind die Seidenpflanzengewächse (Asclepiadaceae, ca. 3.000 Arten). Besonders interessant sind die Aasblumen (*Stapelia*) und ihre Verwandten (*Caralluma*, *Huernia*, *Orbea* usw.). Es handelt sich dabei um zumeist niederwüchsige, mehr oder weniger säulenförmige Stammsukkulente. Die meisten Arten sind in den Halbtrockengebieten des südlichen und östlichen Afrikas sowie auf der Arabischen Halbinsel beheimatet. Viele besitzen auffällige Blüten, die sich allerdings teilweise durch recht üble Gerüche auszeichnen. So passierte es mir mehrfach, dass ich im Sommer

nach der Arbeit heimkam und mir ein starker Verwesungsgeruch entgegen schlug. Der erste Gedanke war jeweils, dass eines meiner Terrarientiere gestorben sei und die sommerliche Hitze den Verwesungsprozess schon weit habe fortschreiten lassen. Die Kontrolle all meiner Terrarien brachte dann aber nicht den befürchteten Leichenfund. Die Übeltäterin war keineswegs tot, sondern stand auf der Fensterbank in der Abendsonne und stank still und heftig vor sich hin: Meine *Stapelia grandiflora* hatte eine Blüte geöffnet und versuchte mit dem intensiven Kadavergeruch Fleischfliegen anzulocken. Sofort wurde die Pflanze mit zugehaltener Nase ins Freie

gestellt, und ich musste nicht lange warten, bis die ersten Fliegen auf der wunderschönen, mehr als 20 cm großen Blüte saßen, um dort ihre Eier auf dem vermeintlich toten Tier abzulegen.

Ebenfalls zu den Asclepiadaceen gehören die Wachsblumen (*Hoya*) und die Vertreter der Gattung *Dischidia*. Es sind dies blattsukkulente Schlingpflanzen oder Epiphyten. Der Verbreitungsschwerpunkt beider Gattungen liegt in Süd- und Südostasien, wobei einzelne Arten bis ins tropische Australien verbreitet sind. Während die Blüten der Dischidien klein und wenig auffällig sind, bilden die Vertreter der Gattung *Hoya* große, mehrblütige Dolden. WENNSTRÖM & STENMAN (2008) stellen fast alle *Hoya*-Arten mit farbigen Abbildungen und kurzen Steckbriefen vor. Einen umfassenden Überblick über die sukkulenten Asclepiadaceen gibt EGGI (2002b).

Mittagsblumen

Ihren Verbreitungsschwerpunkt in den Trockengebieten des südlichen Afrikas haben die Mittagsblumen oder Eiskrautgewächse (Aizoaceen, ca. 2.400 Arten). Viele dieser Pflanzen sind einjährig und müssen deshalb in der Kultur jedes Jahr neu ausgesät werden. Mehrjährige Arten wachsen teils strauchartig, andere bilden als kriechende Bodendecker oftmals großflächige Polster. Mittagsblumen werden im Mittelmeerraum vielerorts als Gartenpflanzen verwendet. Die ehemals aus Südafrika stammende Hottentottenfeige (*Carpobrotus*) ist heute im Mittelmeergebiet, aber auch in anderen Regionen mit vergleichbarem Klima, vielerorts verwildert.

Besonders interessant sind die sogenannten „hochsukkulente“ Mesembs. Die bekanntesten Vertreter dieser Gruppe sind sicherlich die Lebenden Steine (*Argyroderma*, *Conophytum*, *Lithops*, *Pleiospilos* usw.). Diese Pflanzen haben sich an ein Leben in kargen, steinigen und sonnendurchfluteten Halbwüsten angepasst. Um mit diesen harschen Bedingungen zurecht zu kommen, haben sie den größten Teil ihrer Organe in den Boden verlagert. Nur die Spitzen der Blätter ragen über das Kiessubstrat hinaus. Wie bereits erwähnt, haben man-

che Arten spezielle „Blattfenster“ entwickelt, durch welche das Licht ins Blattinnere gelangt und für die Photosynthese genutzt werden kann. Gleichzeitig hat der Selektionsdruck dazu geführt, dass die Blätter vieler Lebender Steine sich farblich der Färbung des Halbwüstenbodens angepasst haben. Die Pflanzen verschmelzen dadurch komplett mit ihrer Umgebung und sind zwischen echten Steinen kaum zu erkennen. Sie verhindern so äußerst effektiv, als lebende Feuchtigkeitsquelle für Tiere zu enden.

Lebende Steine haben den größten Teil ihrer Organe in den Boden verlagert

Einen umfassenden Überblick der sukkulenten Mittagsblumen Südafrikas mit sehr vielen Farbabbildungen geben JAARSVELD & DE PIENAAR (2004). Wer sich im Speziellen für Lebende Steine interessiert, dem sei HEINE (1990) empfohlen.

Agaven

Mehrheitlich recht großwüchsige Blattsukkulente sind die Agaven (über 100 Arten) und ihre Verwandten (Agavaceen). Typischerweise haben diese Pflanzen rosettenartig angeordnete, dickfleischige Blätter. Die meisten besitzen steife, spitze Rand- und Enddornen, die zu erheblichen Verletzungen führen können.

Ursprünglich stammen Agaven aus den Trockengebieten der südlichen USA und Mexikos, wobei einzelne Arten auch bis ins nördliche Südamerika verbreitet oder in der Karibik beheimatet sind. Einige Agaven wurden durch den Menschen in andere Regionen wie den Mittelmeerraum verpflanzt, wo sie teilweise verwilderten. Nur wenige, kleinwüchsige Arten eignen sich für die Kultur. Bietet man ihnen insbesondere im Winter Schutz vor übermäßiger Nässe und kultiviert sie in einem durchlässigen, mineralischen Substrat, sind einzelne Agavenarten in Mittel- und Westeuropa sogar winterhart (z. B. *Agave parryi*, *A. utahensis*, *A. toumeyana*). Einen guten Überblick mit wertvollen Angaben zur Kultur von Agaven findet sich bei HELLER (2006).



Der Lebende Stein *Lithops lesliei* var. *hornii* ist ein hochsukkulentes Mittagsblumengewächs aus den steinigen Halbwüsten südlich von Kimberley in der Kap-Provinz (Republik Südafrika) Foto: B. Akeret



Riesen-Agavenwanzen (*Acanthocephala thomasi*) auf einer *Agave havardiana* im Guadalupe Mountains NP im Südwesten von Texas (USA). Mit ihrem Stechrüssel saugen die Insekten Pflanzensaft aus den Blättern Foto: B. Akeret

Dickblatt- und Liliengewächse

Ihren Verbreitungsschwerpunkt in den gemäßigten Zonen der Nordhalbkugel (Nordamerika, Europa, Asien) und in Mexiko haben die etwa 1.500 Arten der Dickblattgewächse (Crassulaceen). Die meisten sind blattsukkulente, manche bilden kompakte Blattrosetten. Zu dieser Familie gehören u. a. die einheimischen Mauerpfeffer- (*Sedum*) und Hauswurzarten (*Sempervivum*). Ausschließlich mit Dickblattgewächsen befasst sich EGGLI (2003), Informationen zur Kultur von Mauerpfeffer finden sich bei STEPHENSON (1994).

Von den etwa 4.500 Arten der Liliengewächse (Liliaceae) ist nur ein Teil sukkulente. Die bekannteste Gattung ist sicherlich *Aloe* mit Verbreitungsschwer-

oftmals bunten Blättern. Manche Arten tragen relativ weiche Blattranddornen. Während die Blattrosetten mancher *Aloe* flach dem Boden aufliegen, bilden andere Arten langgezogene, aufrechtstehende Rosetten und einige, wie der afrikanische Köcherbaum (*Aloe dichotoma*), sogar mehrere Meter hohe Stämme. Viele Arten sind in Kultur blühwillig und bilden attraktive Blütenstände.

Neben *Aloe* sind auch noch andere sukkulente Liliengewächse als Zimmerpflanzen verbreitet. So etwa *Haworthia* und *Gasteria* aus dem südlichen Afrika. Einige Haworthien haben – ähnlich wie die lebenden Steine – Blattfenster ausgebildet. Abgesehen von diesen hochsukkulente Arten sind viele Haworthien und Gasterien hervorragende und ausdauernde Terrariumpflanzen, die auch unter halbschattigen Bedingungen noch gut wachsen.

Wer sich eingehender über die Artenvielfalt sukkulenter Pflanzen informieren möchte, sei auf die entsprechende Fachliteratur verwiesen, wobei insbesondere die diversen Bücher von Urs EGGLI, Botaniker in der Sukkulente-Sammlung Zürich, sehr zu empfehlen sind. ■

Einzelne Agavenarten in Mittel- und Westeuropa sind sogar winterhart

punkt im südlichen und östlichen Afrika sowie auf Madagaskar. Diese Pflanzen sind Blattsukkulente mit rosettenartig angeordneten, dicken, fleischigen und



Die Blätter von *Aloe pearsonii* aus der Hellskloof im Grenzgebiet von Namibia zu Südafrika sind als Sonnenschutz prächtig weinrot gefärbt Foto: S. Meyer

Literatur

- ANDERSON, R.F. (2011): Das große Kakteen-Lexikon. – Ulmer Verlag, Stuttgart, 744 S.
- BUDDENSIEK, V. (1998): Sukkulente Euphorbien. – Ulmer Verlag, Stuttgart, 176 S.
- EGGLI, U. (1994): Sukkulente. – Ulmer Verlag, Stuttgart, 336 S.
- (1996): Sukkulente vor der Haustüre ... Hauswurz und Mauerpfeffer. – Mitteilungen der Städtischen Sukkulente-Sammlung Zürich 55, Zürich, 21 S.
- (2000): Was sind Sukkulente? – Die Sukkulente-Welt 5, Zürich: 9–10.
- (Hrsg.) (2001): Sukkulente-Lexikon, Band 1. Einkeimblättrige Pflanzen (Monocotyledonen). – Eugen Ulmer, Stuttgart, 416 S.
- (Hrsg.) (2002a): Sukkulente-Lexikon, Band 2. Zweikeimblättrige Pflanzen (Dicotyledonen), ausgenommen Aizoaceae, Asclepiadaceae, Cactaceae und Crassulaceae. – Eugen Ulmer, Stuttgart, 662 S.
- (Hrsg.) (2002b): Sukkulente-Lexikon, Band 3. Asclepiadaceae (Seidenpflanzengewächse). – Eugen Ulmer, Stuttgart, 432 S.
- (Hrsg.) (2003): Sukkulente-Lexikon, Band 4. Crassulaceae (Dickblattgewächse). – Eugen Ulmer, Stuttgart, 536 S.
- HEINE, R. (1990): *Lithops* – Lebende Steine. – Neumann Verlag, Radebeul, 176 S.
- HELLER, T. (2006): Agaven. – Natur und Tier - Verlag, Münster, 167 S.
- HOFFMANN, W. (1978): Sukkulente. Mittagsblumen, Lebende Steine, Wolfmilchgewächse u. a. – Falken-Verlag, Niederhausen/Ts, 64 S.
- JAARVELD, E.J. & U. DE PIENAAR (2004): Aizoaceae. Die Mittagsblumen Südafrikas. – Ulmer Verlag, Stuttgart, 240 S.
- STEPHENSON, R. (1994): *Sedum*. Cultivated Stonecrops. – Timber Press, Portland, 335 S.
- WENNSTRÖM, A. & K. STENMAN (2008): The Genus *Hoya* – Species & Cultivation. – Botanova AB, Umea, 144 S.