

Konvergenzen und Homologien bei Sukkulente

Hilke Steinecke, Jana Nolding

Palmengarten Frankfurt, Siesmayerstr. 61, 60323 Frankfurt,
info.palmengarten@stadt-frankfurt.de

Die Begriffe Homologie und Analogie werden im Unterricht im Zusammenhang mit Evolution und Ähnlichkeiten verschiedener Tier- oder Pflanzenarten erwähnt. Es bietet sich an, Homologien und Analogien am Beispiel sukkulenter Gewächse und ihrer Ökologie sowie Evolution zu erarbeiten, da viele dieser Beispiele auch leicht im Pflanzenhandel zu erhalten sind.

Stichwörter: Homologie, Analogie, Konvergenz, Evolution, Blattsukkulenz, Sprossukkulenz, Kaudexpflanzen, Dornen, Stacheln

1 Homologie

Ein typisches Merkmal von Kakteen ist ihre Sprossukkulenz, wobei im Rindengewebe reichlich Wasser gespeichert wird und sich je nach Art die Form von Säulen- oder Kugelkakteen ergibt. Der Spross ist deutlich gerippt oder von spiralig angeordneten Warzen (z. B. beim Warzenkaktus *Mammillaria*) überzogen, vgl. Abb. 1. Die Blätter sind bis auf wenige Ausnahmen (*Pereskia*) reduziert. Die Kurzsprosse mitsamt der Blätter sind bei den Kakteen zu Dornen umgebildet, die in für diese Familie charakteristischen Dornenpolster (Areolen) stehen entweder an den Kanten der Rippen oder auf den Warzen, vgl. Abb. 3.



Abb. 1: Ein typisch gerippter Säulenkaktus (*Cereus hexagonus*) mit Dornenpolstern an den Kanten der Rippen.
Foto: Steinecke



Abb. 2: Feigenkaktus (*Opuntia ficus-indica*) mit blattartigen Flachsprossen.
Foto: Steinecke



Abb. 3: Typisches Dornenpolster eines Säulenkaktus (*Trichocereus terscheckioides*).
Foto: Dörken

Feigenkakteen (Opuntia) speichern das Wasser ebenfalls im Rindengewebe. Hier sind die Sprossachsen allerdings abgeflacht (Platykladien). Diese Flachsprosse werden umgangssprachlich als Ohren bezeichnet und von Laien oft für Blätter gehalten, vgl. Abb. 2. Blätter können es nicht sein, da sich auf der Fläche der „Ohren“ Areolen befinden (auf Blättern gibt es keine seitlichen Verzweigungen). Außerdem tragen die Enden der Flachsprosse Blüten und später Früchte, ein Merkmal, das ebenso nicht bei Blättern vorkommt.



Abb. 4: Querschnitt durch einen Spross eines Feigenkaktus-Verwandten (*Astrocylindropuntia subulata*). Gut zu erkennen der ringförmige verholzte Zentralzylinder, der das helle Mark umgibt. Die grüne Rinde enthält Chloroplasten und ist wasserspeichernd. Am Spross sind 4 Blätter entwickelt.
Foto: Dörken



Abb. 5: Ein eingetrocknetes Ende eines abgebrochenen Säulenkaktus. Der verholzte Zentralzylinder ist von Rinde umgeben, an den Kanten der Rippen sind die Areolen deutlich zu erkennen. Aus den Holzzylindern von Kakteen werden die so genannten Regenstäbe, die als Musikinstrument verwendet werden, hergestellt.
Foto: Steinecke

2 Homologie und Homologiekriterien

Ähnlichkeiten, die auf Verwandtschaft und Anlagengleichheit beruhen, werden als Homologien bezeichnet. Im genannten Beispiel der Kakteen ist es also immer die Sprossachse, die ein wasserspeicherndes Rindengewebe entwickelt. Im Innern des Kaktus befindet sich zur Stabilisierung ein Holzzylinder, vgl. Abb. 4, 5. Sind Strukturen anderen Organen homolog, müssen sie gewisse Homologiekriterien erfüllen. Das Stetigkeitskriterium bezieht sich darauf, dass es zwischen unterschiedlichen Ausprägungen eines Organs Übergänge gibt (z. B. Laubblatt, Hochblatt, Blütenblatt). Außerdem muss das Lagekriterium erfüllt sein. Die Flachsprosse (Platykladien), also die „Ohren“ der Feigenkakteen (Opuntien) sehen zwar Blättern ähnlich und übernehmen wie diese die Fotosynthesefunktion, können aber gemäß des Lagekriteriums keine Blätter sein, vgl. Abb. 6. Die „Ohren“ sind also Sprossachsen homolog. Bei einigen Arten tragen sie Dornenpolster, also reduzierte Kurzsprosse, die sich in den Achseln kleiner, oft kurzlebiger Tragblätter entwickeln.



Abb. 6: Beim Feigenkaktus sitzen die Früchte an den breiten blattartigen Sprossachsen, das Lagekriterium für ein Blatt ist hier nicht erfüllt.
Foto: Steinecke

3 Analogie und Konvergenz

Der klassische „Kaktustyp“ ist nicht nur bei Kakteen zu finden. Und manch ein vermeintlicher Kaktus auf der Fensterbank ist gar kein Kaktus, sondern z. B. eine Wolfsmilch (s.u.). Denn ökologische Faktoren haben im Laufe der Evolution das Erscheinungsbild von Pflanzen beeinflusst. Ein entsprechendes Erscheinungsbild, das auf einer Anpassung an eine gleiche Funktion (z. B. Wasserspeicherung an trockenen Standorten, Ausprägung von Sukkulenz) beruht, nicht aber auf Anlagegleichheit und enge Verwandtschaft zurückzuführen ist, heißt Analogie. So hat sich z. B. bei den Lebenden Steinen (Lithops, Abb. 7) aus den Wüstengebieten Südafrikas wie auch bei den Kakteen aus Trockengebieten Kaliforniens und Mexikos (Abb. 8) eine gedrungene, kugelige, wasserspeichernde Wuchsform durchgesetzt. Die Kugel ist der Körper mit der relativ kleinsten Oberfläche. Somit ist hier die

transpirierende Oberfläche bei maximaler Wasserspeicherkapazität optimal reduziert. Lebende Steine gehören aber zur Familie der Aizoaceae (Mittagsblumengewächse) und die Kakteen zu den Cactaceae. Während bei den Kakteen die Sprossachse sukkulent ist, wird der fleischig-sukkulente Kopf des Pflanzenkörpers der Lebenden Steine von einem Blattpaar gebildet. Hier liegt also eine Analogie vor.



Abb. 7: Lebende Steine (*Lithops schwantesii*) bilden mit ihren fleischigen Blättern einen rundlichen Vegetationskörper. Foto: Dörken



Abb. 8: Der Peyote-Kaktus (*Lophophora williamsii*) hat einen relativ glatten, kugeligen Vegetationskörper.
Foto: Steinecke

Ein weiteres Analogie-Paar bilden der Prisma-Kaktus (*Leuchtenbergia principis*) und Agaven. Erstgenannte Art ist der einzige Vertreter der Gattung *Leuchtenbergia*. Dieser Kaktus stammt aus Mexiko. Er wird etwa 35 cm hoch. Sein Spross bildet keine Rippen, dafür über 10 cm lange Warzen, die blattartig aussehen und an ihrer Spitze jeweils eine Areole mit bis 15 cm langen papierartigen Dornen tragen. Vegetativ ähnelt dieser Kaktus den Rosetten von Agaven (Abb. 10), weshalb er auch als Agavenkaktus bezeichnet wird. Agaven allerdings sind Blattsukkulente. Agaven sind ebenfalls bewehrt, die Blätter vieler Arten tragen einen spitzen Enddorn, sind bei einigen Arten aber auch seitlich bewehrt. Etwa agavenartig wirken auch Ariocarpus-Kakteen (Abb. 9), deren dornenlose Warzen ähnlich wie bei *Leuchtenbergia* blattartig vergrößert sind.



Abb.9: Ein Ariocarpus-Kaktus (*Ariocarpus retusus* subsp. *trigonus*) hat Warzen, die an die sukkulenten rosettigen Blätter von Agaven erinnern.

Foto: Steinecke



Abb. 10: Eine kleine Agave (*Agave polianthiflora*) aus Kalifornien ähnelt habituell dem Ariocarpus-Kaktus; hier sind die Blätter sukkulent.

Foto: Steinecke

So genannte Blattkakteen werden manchmal gar nicht als Kakteen erkannt. Sie wachsen meist als Epiphyten auf Bäumen. Ihre Sprosse sind flächig, blattartig entwickelt und bei vielen Arten auch wie ein Blatt gezähnt, gebuchtet oder tief eingeschnitten. Eigentliche Laubblätter fehlen. Der verholzte Zentralzylinder wirkt wie eine dicke Mittelrippe eines Blattes. Die Gattung *Epiphyllum* umfasst etwa 15 Arten. Ähnlich wie Weihnachts- und Osterkakteen entwickelt *Epiphyllum* blattartige, abgeflachte Sprosse. *Epiphyllum chrysocardium* (= *Selenicereus chrysocardium*), ein Verwandter der Königin der Nacht, ist ein kräftiger, derber Kaktus aus Mexiko, der mit seinen meterlangen Trieben in andere Pflanzen klettert. Seine Triebe sind bis zur Mittelrippe hin kammartig gesägt. Dieser Kaktus gedeiht am besten unter feucht-warmen Bedingungen. Besonders im Winterhalbjahr blüht er bei uns als Zierpflanze regelmäßig. Habituell erinnert dieser Kaktus an epiphytische Farne mit Fiederblättern bzw. mit fiederförmig tief eingeschnittenen Wedeln.



Abb. 11: *Selenicereus chrysocardium*.

Foto: Steinecke

Kasten 1 informativer Text:

Ähnliche besondere Ausprägungen homologer Strukturen bei nicht weiter verwandten Gruppen werden als Parallelevolution, konvergente Evolution oder kurz Konvergenz bezeichnet. Ein klassisches Beispiel einer Konvergenzreihe ist die Form eines Säulenkaktus, vgl. Abb. 12. Im nichtblühenden Zustand sehen sich Arten der Gattungen *Cereus* (Cactaceae, Säulenkaktus), *Cissus* (Vitaceae, Verwandtschaft der Weinrebe), *Senecio kleinia* (Asteraceae, Verwandtschaft des Kreuzkrautes), *Stapelia* (Ordensstern, Apocynaceae, Verwandtschaft des Oleanders), *Euphorbia* (Wolfsmilch, Euphorbiaceae, Verwandtschaft des Weihnachtssterns) und *Alluaudia* sowie *Didierea* (Didiereaceae, eine vor allem auf Madagaskar, aber auch in Afrika vorkommende Familie) sehr ähnlich. Dass es sich um Vertreter ganz verschiedener Familien handelt, wird oft erst einsichtig, wenn die jeweiligen Blüten erscheinen. Ist die Heimat der entsprechenden Sukkulenten bekannt, ist ihre Zuordnung erleichtert: Die unter den Zimmerpflanzen besonders beliebten Kakteen und Kandelaber-Euphorbien unterscheiden sich z. B. darin, dass fast alle Kakteen ursprünglich in der Neuen Welt heimisch sind, während die klassischen sprossukkulente Wolfsmilchgewächse vor allem aus Afrika oder von den Kanarischen Inseln stammen.

Als Eselsbrücke zur Unterscheidung von Kandelaber-Wolfsmilch und Säulenkakteen kann man sich merken: Eine Wolfsmilch ist wie eine Kuh, sie gibt Milch und hat zwei Hörner.

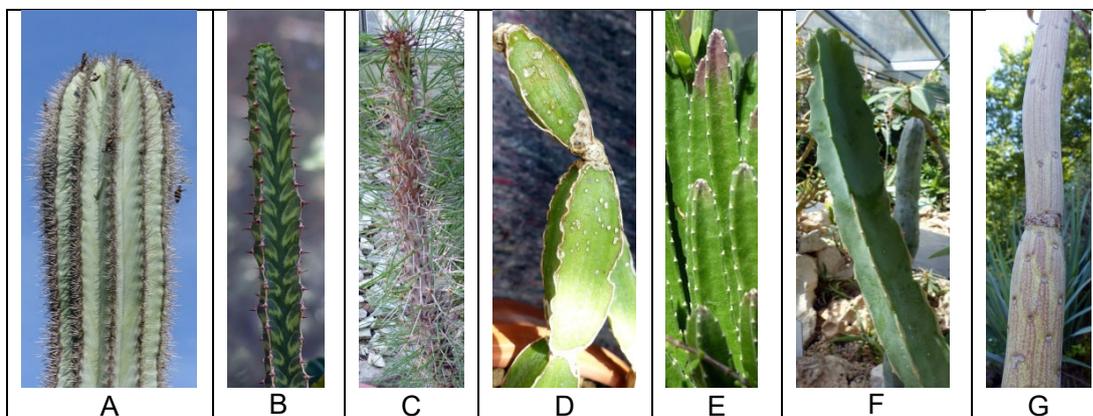


Abb. 12: A Cardón-Kaktus (*Pachycereus pringlei*), B Säulen-Wolfsmilch (*Euphorbia pseudocactus*), C Alluaudie (*Alluaudia ascendens*), D Weinreben-Verwandtschaft (*Cissus quadrangularis*), E Ordensstern (*Stapelia*-Art), F Seidenblumen-Verwandtschaft (*Caralluma penicillata*), G Greiskraut-Verwandtschaft (*Senecio kleinia*).

Fotos Steinecke

Gemeint ist damit, dass sich eine Wolfsmilch durch ihren weißen Milchsaft von Kakteen unterscheidet. Bei einer Wolfsmilch stehen immer nur 2 Dornen beieinander, weil diese den beiden Nebenblättern des reduzierten Blattes homolog sind. Bei manchen Wolfsmilch-Arten zeigen sich Übergangsformen: Zwischen den beiden Nebenblattdornen befindet sich bei manchen Arten

nämlich eine kleine Blattspreite, vgl. Abb. 12. In den Areolen der Kakteen stehen meist mehrere Dornen. Entsprechende Konvergenzen sind auch für die Kugelkaktusform bekannt, hier verdeutlicht an dem Kaktus Bischofsmütze (*Astrophytum myriostigma*) aus Nord- und Mittelmexiko und an der Wolfsmilch *Euphorbia obesa* aus der südafrikanischen Provinz Ostkap, vgl. Abb. 13, 14.



Abb. 13: Bischofsmütze (*Astrophytum myriostigma*)
Foto: Steinecke



Abb. 14: Kugel-Wolfsmilch (*Euphorbia obesa*)
Foto: Steinecke

Verschiedene sukkulente Gewächse zeigen ein ähnliches Erscheinungsbild. Einige von ihnen haben einen kaktusartigen Habitus, obwohl sie nicht näher miteinander verwandt sind. Anhand verschiedener Beispiele wie den Pflanzenpaaren Kaktus/Säulenwolfsmilch, Prisma-Kaktus/Agave oder Blattkaktus/epiphytischer Farn werden die Begriffe Homologie,



Abb. 15: Säulenkaktus
Foto: Steinecke



Abb. 16: Säulenwolfsmilch
Foto: Steinecke

Homologiekriterium, Analogie und Konvergenz erklärt, vgl. Abb. 15, 16 und Arbeitsblatt 1. Zudem werden Caudexpflanzen und Fassbäume thematisiert. Einige der besprochenen Arten sind als Zimmerpflanzen beliebt und können deshalb als Anschauungsmaterial leicht besorgt werden.

4 Kaudexpflanzen

Eine ganze Reihe verschiedener Sukkulente gehört zu den so genannten Kaudexpflanzen. Es handelt sich um Stammsukkulente aus Wüstengebieten, die den verschiedensten Familien angehören, also nicht weiter miteinander verwandt sind und deshalb eine konvergente Entwicklung zeigen. Der untere Teil ihres Stammes ist verdickt und häufig knollig unförmig gestaltet. Hier werden reichlich Wasser und Nährstoffe eingelagert. Während der Trockenzeit machen die Pflanzen eine Ruhephase durch und sind laublos, bei ausreichender Wasserversorgung treiben sie schnell wieder aus. Kaudexpflanzen gibt es z. B. unter den Gattungen *Dioscorea*, *Jathropa*, *Adenium*, *Adenia* oder *Beaucarnea*. Manche von ihnen werden Elefantenfuß genannt, vgl. Abb. 17.

Besonders beeindruckend ist der Elefantenfuß namens *Dioscorea elephantipes*. Dieser entwickelt als Speicherorgan eine bis 3 m breite und 1 m hohe Sprossknolle, deren unterer Bereich in der Erde verborgen ist. In ihr werden Wasser und Stärke eingelagert, um längere Trockenperioden zu überleben. Die korkige Rinde der Knolle ist gefeldert und erinnert an den Panzer von Schildkröten (*Testudines*). Darauf beziehen sich das Synonym *Testudinaria elephantipes* sowie der deutsche Name Schildkrötenpflanze. Im Sommerhalbjahr trocknen die Triebe samt der Blätter ein und fallen ab. Zum Herbst treibt der Elefantenfuß wieder aus, die bis 6 m lang rankenden Triebe tragen herzförmige, glänzende Blätter.



Abb. 17 Elefantenfuß oder Schildkrötenpflanze (*Dioscorea elephantipes*)

Foto: Steinecke

5 Literatur

- [1] Andersohn, G. (1988): Kakteen und andere Sukkulente – Niedernhausen.
- [2] Bresinsky, A., et al. (2008): Strasburger, Lehrbuch der Botanik. 36. Auflage – Heidelberg.
- [3] Götz E., und Gröner G. (1996): Kakteen. Kultur, Vermehrung, Pflege, Lexikon der Gattungen und Arten. – Stuttgart.
- [4] Preston-Mafham, R. und Preston-Mafham K. (1992): Kakteen Atlas. 1094 Kugelkakteen in Farbe. – Stuttgart.
- [5] Rauh, W. (1979): Die großartige Welt der Sukkulente. – Berlin und Hamburg.
- [6] Schuler, S. (Ed.) (1985): Cacti and succulents. – New York.
- [7] Troll, W. (1954): Allgemeine Botanik - Ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage. - Stuttgart.

Verblüffende Ähnlichkeiten: Agaven/Agavenkaktus sowie Blattkaktus/Farn



Abb. 1 Blattrosette einer Königin-Victoria-Agave (*Agave regina victoria*).
Foto: Steinecke



Abb. 2 Agavenkaktus (*Leuchtenbergia principis*). Foto: Dörken



Abb. 3 Blattkaktus (*Epiphyllum chrysocardium*) mit blattartig eingeschnittener Sprossachse.
Foto: Dörken



Abb. 4 Goldtüpfelfarn (*Phlebodium aureum*) mit fieder-schnittigen Blättern.
Foto: Steinecke



Abb. 5 Unterseite des Blattes des Goldtüpfelfarns mit runden Sporenlagern.
Foto: Steinecke

Aufgaben:

1. Welche gemeinsame Funktion haben die flachen Organe einer Agave bzw. eines Agavenkaktus?
2. In welchem Organ speichert die Agave das Wasser?
3. In welchem Organ speichert der Blattkaktus das Wasser? Begründen Sie Ihre Antwort.
4. Der Blattkaktus *Epiphyllum chrysocardium* wächst in Mexiko in feuchten Wäldern. Warum „hat er es überhaupt nötig, Wasser zu speichern?“ Begründen Sie Ihre Antwort!
5. Wem sind die Dornen des Agavenkaktus homolog?
6. Recherchieren Sie, was der Unterschied zwischen Dornen und Stacheln ist.

Sukkulenz bei Kakteen

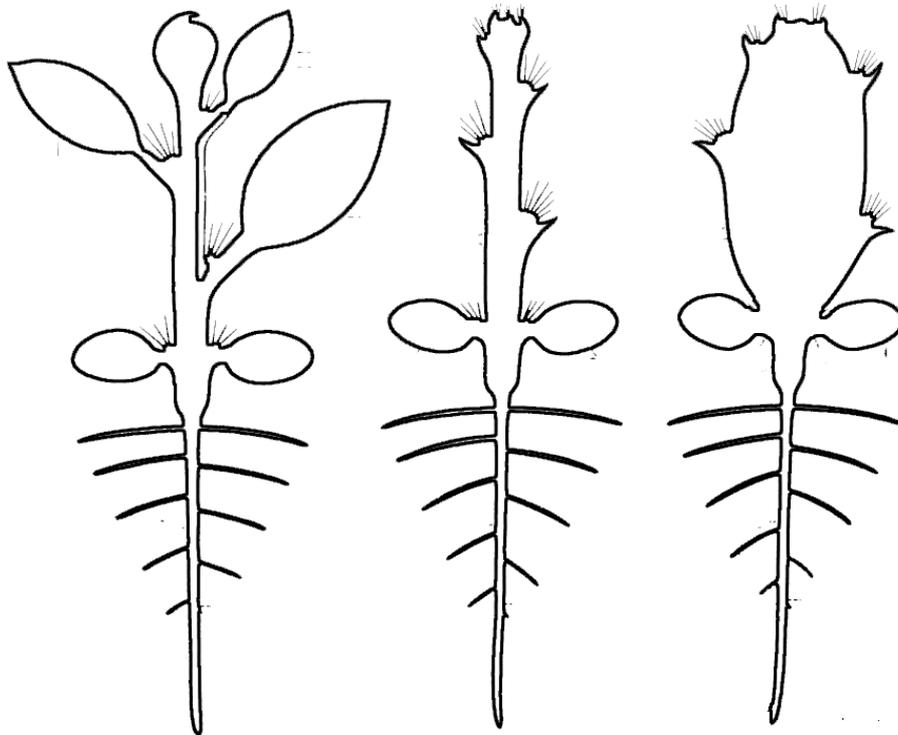


Abb. 1: Schematische Ableitung der Kakteenform. Links: Pflanzen mit Dornenpolstern und Blättern; Mitte: Wenig sukkulente Art mit Dornenpolstern; Rechts: Stark sukkulente Art.

Aufgaben:

1. Das Beispiel in Abbildung 1 zeigt einen unterschiedlichen Grad an Sukkulenz bei verschiedenen Kakteen. Welches Homologiekriterium ist hier besonders auffällig? Begründen Sie Ihre Antwort.
2. Beschreiben Sie, wie es innerhalb der Evolution zur Ausprägung starker Sukkulenz gekommen ist.
3. Wem ist das wasserspeichernde Gewebe hier homolog?
4. Worauf lassen die Keimblätter schließen? (Antwort: zweikeimblättrige Pflanze, dieses Merkmal ist nicht durch Umwelteinflüsse geprägt)

Oberflächenreduktion und Kugelform

Zu den größten Kugelkakteen gehört der Goldkugel- oder Schwiegermutterst- Kaktus (*Echinocactus grusonii*). Der aus Mexiko stammende Kaktus wird über 1 m hoch bei einer Breite von etwa 80 cm. Der Kaktus bildet zwischen 21 und 37 Rippen, die mit goldgelben, auffälligen Dornen besetzt sind. Der Scheitel ist wollig behaart. Im Schutz der Haare entwickeln sich bei älteren Exemplaren die relativ kleinen, gelben Blüten. Schwiegermutterst-Kakteen können sehr alt werden und wachsen langsam. Für den Zierpflanzenhandel werden sie bevorzugt in Kakteenzuchtbetrieben auf den Kanaren herangezogen, wo sie im heißen, sonnigen Klima bei reichlich Stickstoffdüngung und regelmäßiger Bewässerung deutlich schneller als am Naturstandort heranwachsen, weshalb man relativ große Individuen gelegentlich recht preiswert erstehen kann. Der aus Mexiko (u.a. aus Baja California) stammende Cardón-Kaktus (*Pachycereus*



Abb. 1: Schwiegermutterst- Kaktus (*Echinocactus grusonii*).

Foto: Dörken



Abb. 2: Cardón-Kaktus (*Pachycereus pringlei*)

Foto: Steinecke

pringlei) ist ein riesiger Säulenkaktus. Alte Individuen werden am Naturstandort meist 30-50 cm, seltener bis 1m dick und rund 20 m hoch, womit sie die größten Kakteen überhaupt sind. Sie haben knapp 20 Rippen. Geht man vereinfacht davon aus, dass ein Kaktus größtenteils aus Wasser besteht und der innere Holzteil nur in geringem Maße das Gewicht

des Kaktus mitbestimmt, entspricht das Volumen des Körpers der Wassermenge, aus der auf das Gewicht des Kaktus geschlossen werden kann. Die Oberflächenvergrößerung durch die Rippen wird hier zur Vereinfachung nicht mitberücksichtigt. Zudem haben beide hier erwähnten Kakteen viele Rippen, so dass der Fehler bei der Oberflächenberechnung beider Arten entsprechend ist und dementsprechend bei einem Vergleich der beiden Formen grob vernachlässigbar ist.

Aufgaben:

1. Berechnen Sie, wie viel Wasser ein älterer Schwiegermutterst-Kaktus speichert, dessen Körper die Form einer 80 cm breiten Kugel einnimmt. Vergleichen Sie das daraus resultierende Gewicht mit ihrem eigenen Körpergewicht.
2. Wie groß ist die Oberfläche der Kaktus-Kugel, wenn dabei die Rippen nicht mitberücksichtigt werden?
3. Der Körper eines Cardon-Kaktus kann idealisiert als Zylinder aufgefasst werden. Wie viel Wasser kann ein älteres Exemplar von 15 m Höhe und 30 cm Durchmesser speichern?
4. Wie hoch müsste der Kaktus sein, um bei einer Dicke von 30 cm eine entsprechende Menge Wasser aufzunehmen wie der Schwiegermutterst-Kaktus? Wie groß ist dann die Oberfläche, wenn die Rippen nicht mitberücksichtigt werden?

Kaktusform und doch kein Kaktus

Ordnen Sie die Blüten den entsprechenden kaktusartigen Pflanzen zu. Verbinden Sie Blüten und Habitus mit einem Pfeil: **Stapelie (Ordenstern)**, **Schwiegermutterstich**, **Lebender Stein**, **Wolfsmilch**, **Warzenkaktus**.



Hinweise zu den Blüten:

Blüten der Stapelien: Locken Aasfliegen als Bestäuber an und imitieren bezüglich Duft und Blütenfarbe faules Fleisch

Blüten der Kakteen: Mit zahlreichen Kron- und Staubblättern und vielen Narben

Blüten der Lebenden Steine: Die Blüten entspringen dem Spalt zwischen den Blättern; sie haben viele Kronblätter

Blüten der Wolfsmilch: Die einzelnen Blüten sind stark reduziert und unscheinbar. Sie sind in meist unauffälligen Blütenständen vereint, die von Nektarblättern umgeben werden

Abbildung 1: Diverse sukkulente Pflanzen mit und ohne deren Blüten. Fotos: Steinecke, Dörken

Kaudexpflanzen und Fassstämme

Die Abbildungen zeigen verschiedene Kaudexpflanzen sowie Bäume mit fassartig verdicktem Stamm. Recherchieren Sie, wo die entsprechenden Pflanzen vorkommen und welche klimatischen Bedingungen an ihren Wuchsorten vorliegen. Die abgebildeten Arten sind oft beliebte Zierpflanzen, so dass man über sie im Internet reichlich Informationen findet. Stellen Sie ein kleines Porträt über die verschiedenen Arten nachfolgendem Schema zusammen.



Phytolacca dioica



Moringa ovalifolia



Beaucarnea recurvata



Pachypodium windsorii



Adansonia digitata



Cyphostemma juttae

Abbildung 1 Verschiedene Kaudexpflanzen. Fotos Steinecke

Deutscher Name:

Wissenschaftlicher Name:

Pflanzenfamilie:

Natürliche Heimat:

Klima am Wuchsort:

Höhe:

Aussehen der Blüte:

Aussehen der Früchte:

gegebenenfalls Pflege als Topf- oder Kübelpflanze:

Besonderheiten: