

Cactaceae

Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft ^{E.}_{V.}

1937

Einleitender Sonderteil

Herausgegeben von der Deutschen Kakteen-Gesellschaft E.V.

Verlag Ernst Janetzke . Berlin S 42 . Wassertorstraße 14

Copyright bei Deutsche Kakteen-Gesellschaft

Manuskripte für „Cactaceae (Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft)“ sind an den Präsidenten der Gesellschaft (Berlin-Spandau, Recklinghauser Weg 36) zu senden. Die Verfasser erhalten einen Kostenbeitrag von 3 RM für die Druckseite; außerdem erhält auf Wunsch jeder Autor bis zu 40 Sonderabdrucke seiner Arbeit. Weitere Sonderabdrucke werden berechnet.

Das Werk beginnt mit dem Jahrbuch 1937 und erscheint in zwanglosen Lieferungen von zunächst mindestens 90 bis 100 Seiten jährlich. Der Preis beträgt für Mitglieder der Deutschen Kakteen-Gesellschaft, für Mitglieder ausländischer Kakteen- und Sukkulente-Gesellschaften und für die Bezieher der von Curt Backeberg herausgegebenen Blätter für Kakteenforschung jährlich 3 RM, im übrigen jährlich 5 RM.

Zur Einführung bringt die Deutsche Kakteen-Gesellschaft hiermit eine einleitende Sonderlieferung heraus, die über den eigentlichen Umfang des Jahrbuchs hinausgeht. Der Preis für diese Sonderlieferung beträgt 1 RM (und 15 Pfg. Porto).

Bestellungen gehen an den Schriftführer der Gesellschaft, Herrn Dr. Friedrich Dobe, Berlin NO 43, Am Friedrichshain 3, Zahlungen an den Kassensführer Bruno Güldemann, Berlin-Weißensee, Prenzlauer Promenade 185 (Postscheckkonto Berlin 324 48).

Die Neugestaltung des DKG.-Jahrbuchs.

Vom Jahre 1937 ab will sich die Deutsche Kakteen-Gesellschaft nicht mehr damit begnügen, in ihrem Jahrbuch wertvolle Beiträge aneinandertzureihen. Sie will versuchen, zwischen den Jahrbuchbeiträgen eine innere Verbindung zu schaffen und sie zu Stücken eines großen Gesamtwerkes über die Cactaceae zu gestalten. Jedes Jahrbuch soll seinen selbständigen Wert unvermindert behalten, aber es soll gleichzeitig Teil eines großen Werkes sein, das herauszubringen die Gesellschaft sich auf Grund ihrer Vergangenheit verpflichtet fühlt.

An diese große Aufgabe muß trotz ihrer Schwierigkeit einmal herangegangen werden. Heute im Jahre 1936 kann ich auch noch nicht sagen, ob das geplante Werk die uns vorschwebende Idealgestalt annimmt, aber ich hoffe, daß wir später einmal froh sind, den Anfang gewagt zu haben, und daß die Deutsche Kakteen-Gesellschaft einmal stolz auf ihr aus den Jahrbüchern entstandenes Werk „Cactaceae“ sein kann.

Da dieses Werk nach Vollständigkeit strebt und alle Seiten der Kakteenkunde umfassen soll, da es auf einmal aus naheliegenden Gründen nicht erscheinen kann, müssen wir uns schon heute über den Aufbau in großen Zügen klar sein. Wir wollen die Jahrbucharbeiten folgender Gesamtübersicht unterordnen:

- A) Die Phylogenese der Cactaceae.
 - a) Ihre Stellung im Pflanzenreich.
 - b) Ihre Entwicklungszusammenhänge.
- B) Die Morphologie der Cactaceae.
 - a) Die allgemeine Morphologie der Familie.
 - b) Morphologische Forschungen.
- C) Die Phytogeographie und Ökologie der Cactaceae.
 - a) Phytogeographie.
 - b) Ökologische Forschungen.
- D) Nomenklatur und Beschreibung.
 - a) Allgemeines.
 - b) Die Elemente der Botanik für die Cactaceae.
 - c) Die internationale Nomenklaturregelung und die Cactaceae.
- E) Biographie und Literaturkunde.
 - a) Biographie.
 - b) Literaturkunde.
- F) Beiträge zur Kenntnis der Cactaceae auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage.
- G) Die Synonyme; Untersuchungen und Neubearbeitungen.
- H) Die Schlüssel.

Es handelt sich im Vorstehenden mehr um ein vorläufiges Programm als um ein bereits eine feste Ordnung angegebendes Inhaltsverzeichnis. Es mögen sich nicht allein im Laufe der Arbeit Ergänzungen aufdrängen, sondern einzelne Arbeiten werden sicherlich auch mehrere der in der Arbeitsübersicht angegebenen Gebiete berühren, deren scharfe Trennung nicht etwa vollzogen werden soll. Immerhin werden die einzelnen Beiträge nach der Uebersicht Stichworte für eine künftige zweckmäßige Einordnung in das Gesamtwerk tragen.

Eine solche umfassende Arbeit über unsere Pflanzenfamilie kann kein einzelner vollenden. Das Jahrbuch soll die Sammelstätte der Arbeiten unserer Fachleute des In- und Auslandes werden. Die Deutsche Kakteen-Gesellschaft stellt hiermit die Form zur Verfügung, zu deren Ausfüllung sie jeden Könner einlädt!

Die Deutsche Kakteen-Gesellschaft sieht eine Ehre darin, alle Kakteenautoren in diesem Werk zu einer die Welt umspannenden Gemeinschaftsarbeit zu vereinigen, mögen die Autoren eine Ehre darin sehen, in ihm ihre Arbeiten über die Cactaceae erscheinen zu lassen. Die vorhandenen Kräfte sind nicht so zahlreich, daß nicht alle vereint werden müßten.

Auch vorhandene, auf längere Sicht angelegte Werke müssen daher eingegliedert werden. Diese Erwägung war der Grund dafür, daß ich bewußt die Größe des Jahrbuchs den von dem deutschen Kakteenforscher Curt Backeberg herausgegebenen „Blättern für Kakteenforschung“ angepaßt habe; beide Werke können für sich bestehen, aber es soll doch jedem, der es will, die Möglichkeit gegeben werden, die Blätter für Kakteenforschung als ergänzenden wertvollen Bildanhang für unser Werk „Cactaceae“ zu benutzen und sie ihm anzugliedern.

Die Aufgabe des Werkes ist eine dreifache:

1. Allgemein soll es der Erforschung der Cactaceae dienen.
2. Es soll die Verbindung zwischen den Kakteenforschern und vor allem den Liebhabern der ganzen Welt, für die es ebenso Rüstzeug sein soll wie für den Botaniker, fördern und so zu einer internationalen Verständigung über Fragen der Systematik und Nomenklatur beitragen.
3. Es soll somit als Niederschlag der Meinung der wirklichen Kenner unserer Familie die authentischen Unterlagen für die offizielle internationale Nomenklaturregelung geben.

Ein Gemeinschaftswerk im wahren Sinne wird das Jahrbuch dann sein, wenn es von jedem Liebhaber, jedem Kakteenfreund unterstützt wird. Was wir wagen, wagen wir für die große Liebhabergemeinde. Helft alle, Autor wie Leser, die Jahrbücher der Deutschen Kakteen - Gesellschaft, vereinigt zum Sammelwerk „Cactaceae“, zur geistigen Zentralstelle der deutschen Kakteenforschung zu machen.

Berlin, Dezember 1936.

Dölz,

Präsident der Deutschen Kakteen-Gesellschaft.

Das Jahrbuch diene der Kakteenforschung!

Es ist mir eine Freude, daß meine langen Bemühungen um die Neugestaltung der DKG und ihrer Literatur als Pflegestätte der deutschen Sukkulantenkunde durch die hauptsächlichliche Mitarbeit von Hanns Oehme und Curt Backeberg vor allem zu dem vorliegenden Werk geführt haben. Ich erfülle eine Dankespflicht, wenn ich Curt Backeberg, dem Vorkämpfer für den Umbruch, als Begründer der literarisch-wissenschaftlichen Struktur unserer Arbeit zur Einführung für die Deutsche Kakteengesellschaft das Wort nehmen lasse.
D ö l z .

Die deutsche Kakteenkunde hatte vor dem Kriege mit dem Werke Prof. K. Schumanns „Gesamtbeschreibung der Kakteen“ ihren Höhepunkt erreicht. Ohne auf bekannte, frühere Autoren einzugehen (deren Arbeiten zu würdigen, ebenfalls eine Aufgabe unseres neuen, großen Sammelwerkes ist), kann man sagen: Schumanns Werk enthielt als letzte, höchste Stufe eine Bilanz dessen, was die Vorkriegszeit von den Kakteen wußte; in ihm war all die Kenntnis des reichen und neuen Pflanzenmaterials mit vereinigt, das als Folgeerscheinung von Schumanns tatkräftiger Arbeit für den Aufschwung der Kakteenforschung von allen Standorten an ihn gelangt war. Ja, man kann sagen, unter diesem Manne bildete sich der Begriff der Erforschung der Kakteen und anderen Sukkulanten als eine eigene, absonderliche Wissenschaft heraus. Schumanns Gedanken über die Abgrenzung der Gattungen bezw. den Wert kleinerer Gattungen, möglichst als Bild ihres geographischen Vorkommens, und seine Arbeit „Die Verbreitung der Cactaceae im Verhältnis zu ihrer systematischen Gliederung“ zeigen, daß er seiner Zeit weit voraus war, daß er zwar aus erklärlichen Gründen aus aller dieser Kenntnis nicht eine völlig andere Grundlage seiner Gesamtbeschreibung machen konnte, daß er aber in allem den Grundstock für die lebendige Weiterentwicklung der Kakteenforschung legte. Das heißt: Schumanns Arbeit hat die spätere Entwicklung vielseitig befruchtet; auf ihr baut sich die weitere wissenschaftliche Arbeit auf.

Von Schumann aus führte der Weg zwangsläufig zu dem nächsten großen Sukkulantenforscher: Alwin Berger. Ihm wird in diesen Seiten ein besonderer Abschnitt in der Abteilung *Phylogenese* eingeräumt. 1905 zerschlug Berger in „A systematic Revision of the genus *Cereus* Mill.“ die Sammelgattung in Untergattungen. Der erste Axthieb an die Wurzeln des alten Systems war gefallen.

Noch hatte die Kakteenforschung scheinbar auch bei Berger nicht die Ueberzeugung ausgelöst, daß es sich bei ihr um eine eigene, zukunftsreiche Wissenschaft handelt, denn er begründet die Tatsache, daß er die neuen Untergattungen nicht zu Gattungen erhob, mit der Rücksicht auf die Liebhaberei.

Diesen Rücksichten wollten und konnten sich Riccobono (Palermo), und Britton & Rose 1909 nicht unterwerfen; die Untergattungen wurden Gattungen und neue kamen hinzu. Gleichzeitig setzte die gewaltige Sammelarbeit der Amerikaner für die große Publikation der Carnegie Institution ein, die mit vier Bänden von 1919—1923 herausgegeben wurde. Logisch wurde hier in der ganzen Familie das fortgesetzt, was wir bei *Cereus* als den Anfang der Neuentwicklung sehen. Nachdem V. Riccobono 1909 mit der weiteren Zertrümmerung von *Cereus* als Folgeerscheinung von Bergers Vorarbeit angefangen hatte, zerfiel unter Britton & Rose die ganze Familie in kleinere Gattungen.

Vielleicht erklärlich durch die lange Pause der Kriegszeit, hat in der Folge die deutsche Kakteenkunde nicht sofort in vollem Maße diese innere Gesetzmäßigkeit der Entwicklung erkannt. Man sah die angeblichen Interessen der Liebhaberei für wichtiger an und kehrte zeitweilig zu den alten Sammelgattungen zurück. Es ist eine tragische Tatsache, daß dies gerade in der Zeit geschah, wo ein ungeheuer

reiches Pflanzenmaterial durch die Berufssammler hereinkam; so wurde eine Zeit günstigster Möglichkeiten für die Fortentwicklung nur in beschränktem Maße ausgenutzt, und sicher ist viel nicht wieder zu beschaffendes Pflanzenmaterial vergangen, ohne gebührend festgehalten worden zu sein. Die Bedeutung der Liebhaberei hat nach dem Kriege sicher einen großen Aufschwung der Kakteenkenntnis gebracht; ihre wahre Bedeutung wurde aber lange nicht erkannt. Im Liebhaber haben wir den großen Kreis der Fachleute, der das umfangreiche Material an Pflanzen sorgfältig zu kultivieren, zu studieren und zu erhalten vermag, das der Fachbearbeiter auf Grund der besonderen Umstände nicht in dem erforderlichen Umfange selbst betreuen kann. Aus der Liebhaberei selbst heraus kam dann auch die Auflehnung gegen die Erstarrung der Kakteenkunde, eine Auflehnung, die um so stärker wurde, je mehr die reine Modeerscheinung des Kakteenkaufens verschwand. Die alten treibenden Kräfte der Kakteenforschung, die (mit der einen Ausnahme der reich ausgestatteten Expedition eines Carnegie-Institutes) seit Anbeginn immer in der fachlich geschulten Liebhaberei lagen, nahmen den weiteren Fortschritt aus einer Art Selbsterhaltungstrieb auf. Damit zeigte sich auch, daß es ein Irrtum Bergers war, mit Rücksicht auf die Liebhaberei halbe Sache zu machen, wie 1905 in der Aufteilung von *Cereus* und 1929 in dem Werk „*Kakteen*“, das wohl eine gute Ueberleitung auf die heutigen Grundlagen der Systematik war, aber wohl bei etwas weniger Zögern den Umbruch früher vollzogen hätte.

Der Zweck des Jahrbuches ist der, die einzelnen Unterfamilien, Tribus, Sippen und Gattungen der *Cactaceae* eingehender zu betrachten, und zwar hauptsächlich die Themen zu behandeln, die neue Beobachtungen enthalten oder frühere Kenntnisse und Auffassungen korrigieren bzw. ergänzen.

Es sollen hier auch die Grundlage und Zusammenfassung z. B. einzelner Serien der Sippen *Austro- und Boreo-Echinocactae*, *Mamillarieae* usw. besprochen werden, die die Möglichkeit zur Aufstellung neuer Schlüssel geben, weil diese uns in befriedigender Form für manche Teile des Systems noch fehlen.

Vor allem sind hierunter aber diejenigen Sippen und Gattungen zu untersuchen, die noch recht wenig bekannt sind, die in letzter Zeit einen wesentlichen Zuwachs erfahren haben oder deren Aufstellung sogar ganz neu ist. Da hierbei von der entwicklungsgeschichtlichen Grundlage ausgegangen und vor allem auch ein Kartenwerk der Vorkommen gegeben werden soll, so werden diese Abhandlungen auch die Bedeutung des Systems nach Rose-Berger weiter aufzeigen. Dabei werden die Kartenwerke Gelegenheit geben nachzuprüfen, wieweit die Vorkommen geographisch die Abgrenzung der einzelnen Tribus, Sippen und Gattungen rechtfertigen können.

Die umfangreichste bisherige Arbeit über die *Cactaceae* besitzen wir in dem vierbändigen, reich illustrierten Werk von Britton & Rose; es wird auf absehbare Zeit hinaus nicht wieder möglich sein, ein auch nur annähernd gleiches Material an Pflanzen, Einzelstudien und Abbildungen zusammenzutragen. Es besteht auch durchaus keine Notwendigkeit dafür. Einmal ist ein derart umfangreiches Werk nicht geeignet für die große Masse der an Kakteen Interessierten, dafür ist es zu teuer; die Institute und bedeutenderen Spezialisten besitzen es dagegen meistens bereits als Nachschlagewerk, und eine der wertvollsten Informationsquellen über seltene oder botanisch interessante Arten wird es stets bleiben. Daneben besitzen wir den Schumann, für ältere Kenntnisse den Rümpler usw., kurz an umfangreicher Literatur über die Artenkenntnis fehlt es nicht. Viel wertvoller ist dagegen ein handliches Werk, das in erster Linie allgemeinen Untersuchungen über die *Cactaceae* dient. Britton & Rose konnten über Entwicklungslinien nichts sagen und Beispiele in Form von Pflanzenbesprechungen noch nicht geben. Bergers Studie war nur eine erste Zusammenfassung seiner Gedanken ohne Eingehen auf Arten oder längere Betrachtungen der Gattungen; Bergers Handbuch „*Kakteen*“ war

gewissermaßen der Abschluß der Vorkriegszeit, denn in ihm fehlen fast alle wichtigen neueren Arten. Für die moderne Kakteenkunde besitzen wir überhaupt kein Handbuch, geschweige denn ein solches, das einer einheitlichen Festlegung wissenschaftlich interessanter Probleme, neuerer Erkenntnisse und Artenkenntnisse dient und den Anforderungen der fortgeschrittenen Liebhaberei entspricht.

Mit anderen Worten: Die ganze Kakteenkunde ist unter der Entwicklung der letzten Jahre in ein vollständig neues Stadium eingetreten, das eine gänzlich andere Literatur als bisher verlangt, wenn man sich nicht in Wiederholungen oder nur als Nachtrag zu bezeichnenden Arbeiten ergehen wollte. Auch die bisher in den Zeitschriften gepflogene Form erwies sich als nicht auf die Dauer empfehlenswert, da die teilweise recht wichtigen Arbeiten zusammenhanglos und zerstreut in den einzelnen Monatsheften veröffentlicht wurden. Ein gemeinsamer Ueberblick, eine sinnvolle Einordnung und ein einheitlicher Aufbau waren auf diese Weise nicht möglich. Wissenschaftlich bedeutsamer Stoff, Behandlungen von Artenzusammenfassungen und wichtige Abbildungen dürfen nicht mehr auseinandergerissen werden, will man überhaupt zu einem zeitgemäßen und neuen, großen Gesamtwerk kommen. Die einmalige Ausgabe eines solchen Werkes ist aber unmöglich, weil zu teuer.

So ist das Jahrbuch in seiner neuen Fassung auch äußerlich der Ausdruck der neuen Zeit, in die die Kakteenkunde eingetreten ist. In ihm wird in Verbindung mit den B. f. K. das gegenwärtige Wissen und die laufende Arbeit am Stoff zusammengefaßt, und in seinem steigenden Umfange wird es so die hohen Anforderungen erfüllen können, die fortgeschrittene Liebhaberei und Forschung an die deutsche Kakteenliteratur stellen müssen.

Damit ist auch Gelegenheit gegeben, zielbewußt und in neuartiger Form die Bearbeitung der Cactaceae weiter aufzunehmen und zwar als neue Richtung nach den Arbeiten eines Schumann, Rose, Berger, die in gleicher Form fortzusetzen ebenso unzulänglich wäre wie unzulängliche und stückwerkartige Teilwerke gleicher Art herauszugeben.

Welches Interesse können wir nun an einer eingehenderen Betrachtung der *Cactaceae* haben bzw. welchen Wert haben solche Abhandlungen in Verbindung mit der entwicklungsgeschichtlichen Grundlage eines Systems?

Es berühren sich hier zwei Interessenkreise:

Einmal kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die eingehendere Kenntnis der Cactaceae, wie Bergers hoffnungsvolle Ansicht war, für den Liebhaber einen größeren Reiz bei der Beschäftigung mit diesen Pflanzen bedeutet. Die gleichförmige Behandlung der Materie, das Stehenbleiben auf dem Erreichten, die Angst vor Aenderungen, andauernde variierte Wiederholung des mehr oder weniger Bekannten und der irrige Glaube, dem Liebhaber kein gesteigertes geistiges Interesse zumuten zu können, müssen langsam zu einer Ermüdung, zu einem Stillstand und dann zu einem Rückgang der Liebhaberei führen. Viele werden bestätigen, daß ich hier nur zu sehr recht habe. Muß der Zusammenhang der Liebhaber nicht viel wertvoller sein, wenn eine fortschreitende Gemeinschaftsarbeit den Sinn ihrer Gemeinde erst dartut? Wer einmal in die erstaunlichen Erscheinungen der Kakteenwelt richtig hineingesehen hat, der wird den Weg gefunden haben, der ihn enger mit dieser Pflanzenwelt verbindet. Er wird der Gemeinschaft als wertvolle Kraft erhalten bleiben. Für ihn ist die neue Jahrbucharbeit zum großen Teil gedacht: Das System und fachliche Betrachtungen als Tor zu einer schöneren Welt seiner Liebhaberei!

Dem Forscher aber soll Gelegenheit gegeben sein, sein Wirken in zusammenhängender Form als Beitrag zu einem Gesamtwerk von bleibendem Wert verzeichnet zu sehen. Die gemeinschaftliche Arbeit an der Materie mit anderen Fachbearbeitern wird ihm neue Gedanken durch den Aufbau und Vergleich, wird ihm weitere An-

regungen durch die Beiträge der übrigen Mitarbeiter geben. Denn das eine ist sicher: Diese einheitliche Fassung sich gegenseitig ergänzender Teile ist nicht nur für den Liebhaber von Wert, weil er im logischen Aufbau zu überblicken vermag, was man von ihm als Gebiet seines steigenden Interesses verlangt, sondern vor allem ist es auch für den Fachmann sehr wichtig, den Stand und die Erfordernisse der heutigen Kakteenkunde einmal sich so aufeinander aufbauen zu sehen, daß er daraus viele ergänzende Gedanken zu seinem eigenen Schaffen gewinnt. Seine Schaffensfreude soll dadurch gesteigert werden, daß er sieht: Deine Arbeit wird nicht als bald vergessenes Stückwerk irgendwo in der Vergangenheit verschwinden, sondern ein Baustein werden, der dauernd lebendig und immer beachtet mit zu dem Fundament gehört, das das stolze Gebäude der deutschen Kakteenforschung trägt!

So fühlte sich die Deutsche Kakteen-Gesellschaft als traditioneller Hort der deutschen Kakteenforschung zu dieser Neugestaltung ihres Jahrbuches verpflichtet. Sie will damit alle wertvollen Kräfte um sich scharen, den aufbrechenden Fortschritt durch tiefgründige und umfassende Veröffentlichungen weiter pflegen, die Aufgabe ihrer Zeit erfüllen und das Wissen um Arten, Entwicklung, Systematik und ernste Hintergründe der Liebhaberei kraftvoll fördern.

Das Jahrbuch in seiner neuen Fassung soll der starke Quell für den weiteren Fortschritt von Liebhaberei und Forschung sein und zeigen, welche Schätze für beide noch ungehoben sind. Es ist der Aufruf einer glaubensstarken Gemeinde von Wissenschaftlern und Fachkennern an alle wahren Naturfreunde der Gemeinde der Sukkulenten Pflegenden, mitzubauen an der Weiterentwicklung der deutschen Kakteenforschung, die uns die großen Toten der Sukkulentenkunde wie Schumann und Berger übergaben, für diejenigen, die nach uns kommen!

C. Backeberg.

Die Stellung der Kakteen im Pflanzenreich.

Phylogeneſe

*Stellung im
Pflanzenreich*

Von Prof. Dr. J. A. Huber.

Nachdem die ersten Versuche der Klassifikation der Pflanzenwelt zu einer übersichtlichen Ordnung des gesamten Pflanzenreiches geführt haben, die im Sexualsystem Linnés ihren bedeutsamsten Ausdruck fand, machte sich schon frühzeitig das Bestreben bemerkbar, die verschiedenen Pflanzenfamilien in einen verwandtschaftlichen Zusammenhang zueinander zu bringen. Die ersten dieser Versuche stammen wohl von Andr. Caesalpin (1519—1602). Aber auch Linné, dessen künstliche Einteilung weltweite Bedeutung erlangte, strebte nach einem „natürlichen“ System, wie man die Einteilung unter Berücksichtigung der Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzenfamilien bezeichnet, und er unterschied bereits 65 natürliche Ordnungen, die sich vielfach noch mit den heute angenommenen Gruppen vollständig decken.

Da aber die Kenntnis der Kakteenformen zur damaligen Zeit im Vergleich zur Gegenwart noch recht kümmerlich war, so ist es verständlich, daß anfänglich die Einordnung der Kakteen in die bestehenden natürlichen Systeme noch große Schwierigkeiten bot. Dies drückt sich schon darin aus, daß man drei verschiedene Ansichten bezüglich der Einreihung feststellen kann, die sich grundlegend voneinander unterscheiden.

Als erster Versuch darf die Gliederung von A. L. de Jussieu aus dem Jahre 1789 genannt werden, der in seiner Gruppe „Cacti“ die Cactaceae mit den Grossulariaceae (wozu die Johannis- und Stachelbeeren gehören) vereinigt. Diese systematische Verbindung behält Jussieu auch noch 1825 bei in seiner Reihe Opuntiaceae mit den beiden Gattungen Ribes (Johannis- und Stachelbeeren) und Cactus (worunter alle bisher bekannten Arten zusammengefaßt waren), und auch Reichenbach schloß sich 1828 und in seinem „Handbuch des natürlichen Pflanzensystems“ dieser Auffassung an, indem er die Cactaceae als Unterabteilung der Ribesiaceae einreihete bzw. seine Familie Sediflorae in die Reihen Grossulariaceae, Escalonieae (die beide jetzt zu den Steinbrechgewächsen gezählt werden) und Cactigeninae (den eigentlichen Kakteen) gliederte. Für diese, heute wohl kaum mehr vertretene Ansicht der Stellung der Kakteen im Pflanzenreich dürften in der Hauptsache die Blütenverhältnisse von Opuntia, die damals noch am besten bekannt waren, ausschlaggebend gewesen sein, vor allem der unterständige Fruchtknoten.

Von ganz anderen Gesichtspunkten ging Lindley 1833 aus, der die Anordnung der Samenanlagen im Fruchtknoten, die Plazentation, zum Prinzip seiner Einteilung erhob. Nach ihm gehören die Cactaceae zu den Cucurbitales (den Kürbisartigen Gewächsen). Dieser Verwandtschaftsbeziehung schließen sich auch alle die heutigen Ansichten an, die eine Ableitung der Cucurbitales von den Parietales (freikronblättrige Pflanzenformen mit wandständiger Anordnung der Samenanlagen im Fruchtknoten) annehmen.

Eine dritte Möglichkeit, die Kakteen in einem natürlichen System unterzubringen, das der vermuteten Verwandtschaft gerecht wird, hat Brongniart 1843 vorgeschlagen, der die Kakteen mit den Mesembrianthen zu einer Klasse Dialypetalae perigynae zusammenfaßt. Damit wird zum ersten Male eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen beiden bekanntesten Sukkulenten-Familien ausgesprochen, die weiterhin von bedeutenden Systematikern übernommen wurde, so von Bentham und Hooker fil., die aus den Cactaceae und Ficoideae (wohin die Mesembrianthen und Tetragnonia, der Neuseeländer Spinat, gehören) eine Reihe Ficoidales schufen, sowie von K. Schumann, R. v. Wettstein und A. Berger.

Dez. 1936

Es fehlt auch nicht an Versuchen, die Kakteen von fossil (versteinerten) gut bekannten Pflanzenformen abzuleiten. Als Beispiel seien die Ausführungen von G. Steinmann (1908) angeführt, der die äußere Ähnlichkeit der Sigillarien (Siegelbäume aus der Steinkohlenzeit) im Aufbau des Stammes, in der spiraligen Anordnung der einfachen Blätter, im Vorkommen von kissenartigen Erhebungen, die den Stachelpolstern der Kakteen gleichgestellt werden, mit den Kakteen als Verwandtschaft deutet (Abb. 1). Neben der morphologischen Ableitung der Kakteen-

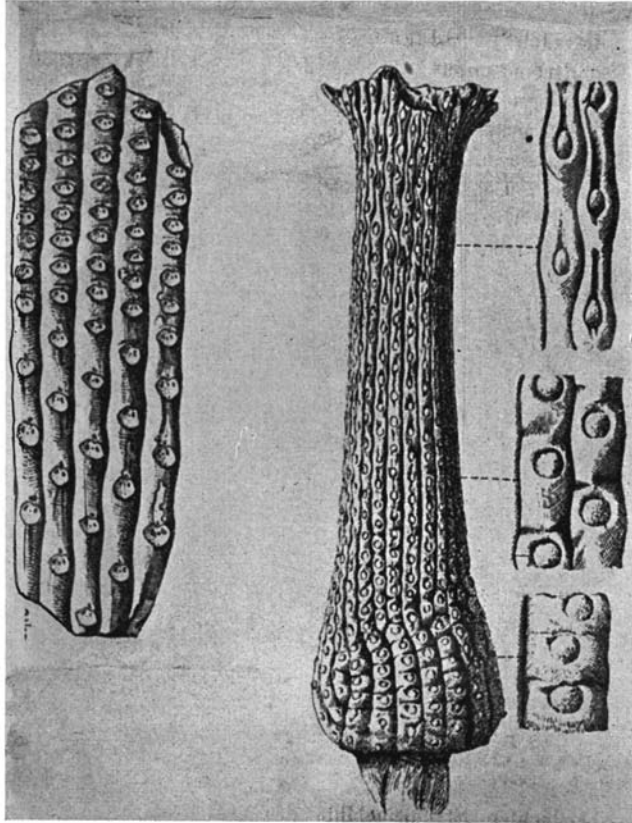


Abb. 1. Links: *Sigillaria*, oben mit *Tesselata*-, unten mit *Rhytidolepis*-Struktur.
Rechts: *Cereus sigillarioides* Solms, oben mit *Rhytidolepis*-, unten mit *Tesselata*-Struktur.
(Abb. 66 und 67 aus STEINMANN 1908).

formen von den drei Sigillarien-Reihen *Rhytidolepis*-*Tesselata*, *Favularia* und *Eusigillaria*, die hauptsächlich die Vegetationsorgane berücksichtigt, also Stammaufbau und Blätter, sollen sich auch die Kakteenblüten nach Steinmann zwanglos aus der einfachen Sporangienähre der Siegelbäume herleiten lassen. Er glaubt, daß die Blüte der Kakteen nichts anderes sei „als eine gestauchte Sigillarienähre, ein Achsenbecher, mit phanerogamer und angiospermer Fortpflanzung, an der auch die ursprüngliche, einfach lanzettförmige Gestalt der Blätter und der rhombischen Sporophylle der Sigillarien noch recht deutlich gewahrt geblieben ist“ (Abb. 2). Die Ableitung der Kakteen von den Siegelbäumen der Steinkohlenzeit ist aber schon von Solms-Laubach 1887 als endgültig überwunden erklärt worden.

Wohin gehören nun eigentlich dann die Kakteen im natürlichen System des Pflanzenreiches?

Die von Brongniart erstmals ausgesprochene Angliederung der Cactaceae an die Mesembrianthemata und somit die Einreihung in die große Gruppe der Centrospermae (freikronblättrige Pflanzen mit zentralwinkelständigen Samenanlagen) berücksichtigt einerseits den Aufbau der einfachen Blütenhülle, die Ähnlichkeit der Samenanlagen und den unterständigen Fruchtknoten, und geht andererseits aus von der Annahme, daß die Anordnung der Samenanlagen bei den Kakteen sich in gleicher Weise wie bei den Mesembrianthemata von einer ursprünglich zentralständigen ableitet. Schumann hebt dann als weiteres gemeinsames Merkmal für die Centrospermen-Familien der Portulacaceae, der Mesembrianthematae und

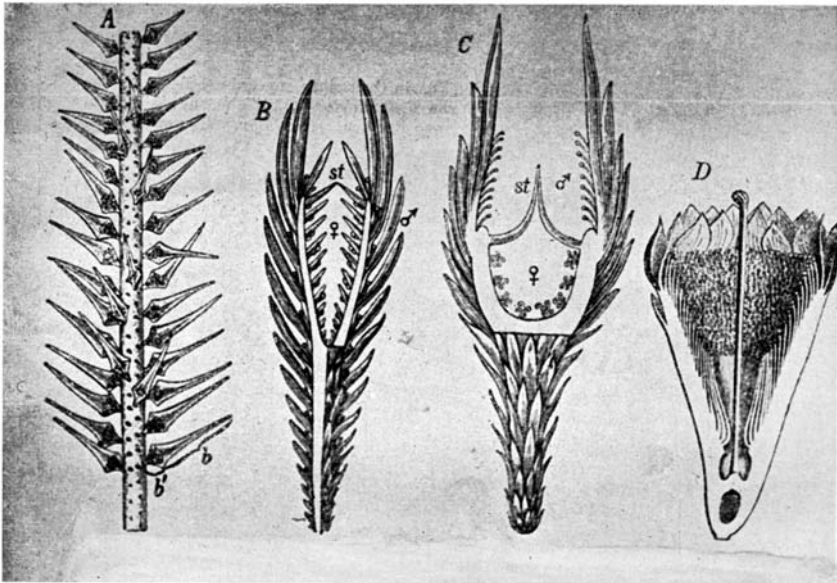


Abb. 2. Ableitung der Kakteenblüte von der Sigillarien-Sporangienähre. A Sporangienähre von Sigillaria; b unterer sporentragender, b' oberer steriler Teil des Sporophylls. B und C erdachte Übergangsformen; st Griffelbildung durch Verwachsung von Sporophyllen. D Pilocereus-Blüte. (Abb. 72 aus STEINMANN 1908).

der Cactaceae die Areolenbildung hervor, die bei allen drei Familien in ähnlicher Weise ausgeprägt ist: bei Portulaca als Wollhaare in den Blattachseln, bei Mesembrianthemum (Untergattung Trichodiadema) areolenähnliche Bildungen an der Blattspitze, die den Warzen der Mammillarien gleichen. Doch haben sich diese Vergleiche Schumanns als irrtümlich herausgestellt. Auch die zentrale Anordnung der Samenanlagen läßt sich bei den Kakteen nirgends und zu keinem Zeitpunkt der Samen- und Blütenentwicklung nachweisen. Nach Eichler 1878 beruhen die Beziehungen der Kakteen zu den Mesembrianthemata nur in gewissen Ähnlichkeiten der Blüte, eine Auffassung, die auch Ziegenspeck 1926 vertritt. Letzterer stellt beide Familien als Endglieder und einander ähnlich gewordene Typen hin von zwei gerade entgegengesetzten Sukkulenzformen, wobei das eine Mal der Stamm, das andere Mal die Blätter zu wasserspeichernden Organen geworden sind.

Gegen die Einreihung der Cactaceae in die Centrospermen sprechen alle diejenigen Merkmale, die für eine Annäherung oder Angliederung an die Parietales vorgebracht werden. Vor allem sind es die primäre Polyandrie, die Vielteiligkeit des Staubblattkreises, und die von Anfang an wandständige, parietale Anordnung der Samenanlagen im unterständigen Fruchtknoten.

Während alle bisherigen Anschlußbestrebungen auf morphologischen Eigenschaften beruhen, fehlt es auch nicht, physiologische Merkmale zur Verwandtschaftsfeststellung zu verwenden, wozu in erster Linie die Untersuchung der Eiweiß-Ähnlichkeit nach der serologischen Methode geführt hat. Nach diesen Untersuchungen wurde von Prof. Mez und seiner Schule der Königsberger serologische Stammbaum des Pflanzenreiches geschaffen, in dem die Kakteen den Parietales zugeteilt wurden. Reuter geht 1926 auf die Stellung der Cactaceae auf Grund der serodiagnostischen Feststellungen näher ein und betrachtet die Kakteen als weiter abgeleitete Typen der Parietales mit besonderen Beziehungen zu Dillenia, einem Strauch der altweltlichen Tropen. Hierzu werden vor allem die Stellung des Fruchtknotens, die Übereinstimmung der Hüllen der Samenanlagen (die bei den höheren Parietales auf ein einziges Integument beschränkt sind, bei den Kakteen und Dillenia aber in der Zweizahl vorkommen) und die eigenartige Außen-

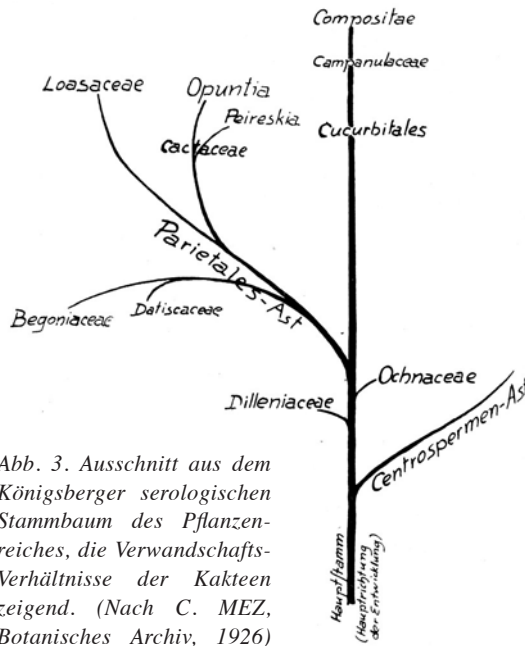


Abb. 3. Ausschnitt aus dem Königsberger serologischen Stammbaum des Pflanzenreiches, die Verwandtschaftsverhältnisse der Kakteen zeigend. (Nach C. MEZ, Botanisches Archiv, 1926)

hülle der Samen bei Dillenia, deren Arillus bei Opuntia in ähnlicher Weise vorkommen soll, herangezogen. Dillenia selbst steht am Anfang der Parietales-Reihe. Im Bau der Samen aber weichen beide verglichene Formen wesentlich ab, da Dillenia ein reichliches Endosperm (Nährgewebe) entwickelt, während bei den Cactaceae ein solches stets fehlt. Die Kakteenblüte wird von vielkreisigen, polycyklischen, aber noch mit oberständigen Fruchtknoten gekennzeichneten Parietales abzuleiten versucht. Dafür würde auch sprechen, was A. Berger 1926 in seinen „Entwicklungslinien“ ausführt, daß bei den einfacheren Peireskien tatsächlich noch ein oberständiger Fruchtknoten anzutreffen ist. Auf Grund dieser geschilderten Verhältnisse leitet Reuter die Cactaceae und deren Grundtyp, die Gattung Peireskia, von den Parietales-Familien der Dilleniaceae und deren nächststehenden Formen, den Ochnaceae ab, die noch die ursprünglicheren Parietales-Merkmale

besitzen, während die höherstehenden Loasaceae, die ebenfalls außereuropäische Formen umfassen, ihrerseits wieder von den Cactaceae abstammen sollen. Diese Verwandtschaftsverhältnisse möge nebenstehender Ausschnitt aus dem Königsberger Stammbaum veranschaulichen (Abb. 3).

Aus diesen widerspruchsvollen Auffassungen geht also mit Deutlichkeit nur das hervor, daß die Gründe für die Angliederung der Cactaceae an die Centrospermen oder an die Parietales nirgends voll überzeugen und einwandfrei wären. Diesen hierdurch entstehenden Schwierigkeiten glauben nun andere Botaniker dadurch ausweichen zu können, daß sie die Cactaceae zu Vertretern einer eigenen, selbständigen Reihe erheben, die zu den anderen Reihen nur lose Beziehungen aufweist. Die Reihe der *Opuntiales* kann dann sowohl mit den Centrospermen, mit den Familien der Portulacaceae und Aizoaceae (wohin die Mesembrianthem gehören), gemeinsame Merkmale aufweisen, als auch andererseits Anklänge an die Parietales zeigen. A. Engler, der die Sonderstellung der Opuntiales ausdrücklich betont, nimmt immerhin an, daß die Centrospermenfamilien Portulacaceae und Aizoaceae mit den Cactaceae wenigstens einander nahestehende polyandrische Verfahren gemeinsam besaßen, die erst durch die Trennung der Südkontinente, Südamerikas von Afrika, sich in verschiedener Weise entwickelten.

Auch Hutchinson (1926) schließt sich dem Beispiel Englers an und stellt die Cactaceae in eine eigene Reihe. Er glaubt aber immerhin deutliche Beziehungen zu den Passifloren (den Passionsblumengewächsen, die in die Reihe der Parietales gehören) und zu den Cucurbitales annehmen zu müssen, wenngleich er auch die Gründe für eine Annäherung an die Ficoideae (einer Unterfamilie der Aizoaceae, zu der die Mesembrianthem gehören) anerkennt.

Nach diesen Ausführungen dürfte klar zu ersehen sein, daß eine sichere Einordnung der Cactaceae in schon bestehende größere Reihen innerhalb des natürlichen Systems nicht durchgeführt werden kann. Es empfiehlt sich daher, dem Beispiel Eichlers, Englers und Hutchinsons zu folgen und für die Cactaceae eine selbständige Reihe *Opuntiales* anzunehmen, die sowohl zu den Centrospermen wie zu den Parietales Beziehungen aufweist, doch reichen diese nicht hin, die Cactaceae in eine der beiden größeren Reihen ohne Zwang unterzubringen.

Schrifttum:

Zusammenfassungen über die hauptsächlichsten Arbeiten, in denen die Stellung der Kakteen im Pflanzenreich behandelt werden, finden sich bei:

Engler, A., 1925, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 21, Historische Entwicklung der Ansichten über die systematische Stellung der Reihe Opuntiales.

Huber, J. A., 1929, Blüten- und Samenentwicklung der Kakteen und ihre Bedeutung für deren systematische Stellung, Monatsschrift der Deutschen Kakteen-Gesellschaft, Bd. 1, S. 175—190.

In diesen beiden Arbeiten sind alle weiteren Angaben des Schrifttums enthalten.



ALWIN BERGER
geb. 28. 8. 1891, gest. 21. 4. 1931
der Wegbereiter unserer heutigen
Kakteenforschung

Die Entwicklungszusammenhänge bei den Cactaceae.

Phylogeneſe

Entwicklungszus.

Vorwort

(Beiträge zur Kenntnis der Familie auf der Grundlage von A. Bergers
„Entwicklungslinien“.)

C. Backeberg:

Vorwort.

Alwin Berger leitet die Studie über die Entwicklungslinien mit dem herrlichen Goetheschen Zitat ein:

Alle Gestalten sind ähnlich, und keine gleicht der andern;
Und so deutet das Chor auf ein geheimes Gesetz.

Den geheimen Gesetzen dieses Chors haben viele Menschen zu allen Zeiten nach dem Bekanntwerden der Kakteenfamilie nachzuspüren gesucht, diesem Rätsel der einen ganz besonderen Gedanken der Schöpfung darstellenden Pflanzen, wie sich Berger in seinem Vorwort ausdrückt.

Im gleichen Satz spricht Berger die Hoffnung aus, daß das Studium seiner Entwicklungslinien durch von seiner Arbeit Angeregte einen neuen Ansporn für das Interesse an diesen Pflanzen schaffen möge.

Dieser Satz sei Anlaß, in einer Vorbemerkung zehn Jahre nach dem Erscheinen des Bergerschen Werkes eine Bilanz zu ziehen, wie weit sich Bergers Hoffnung bisher verwirklicht hat. Wenn Berger anregen und anspornen wollte, so wandte er sich mit dieser Aufforderung zur Weiterarbeit an Liebhaber und an Wissenschaftler gleichmäßig. Berger vereinigte in sich harmonisch die Eigenschaften beider und war, glaube ich, von der richtigen und wichtigen Erkenntnis durchdrungen, daß die Kakteenkunde eine Synthese zwischen Liebhaberei und Wissenschaft ist. Seine Arbeit hat uns die Verpflichtung hinterlassen, für beide an der Ausgestaltung der erzielten Erkenntnisse weiterzuarbeiten, die eine mit der anderen zu befruchten und die eine mit der anderen weiter aufzubauen.

Das bedeutet: Wir dürfen nicht den geringsten Unterschied zwischen Liebhaberei und Wissenschaft machen! Einmal ist eine klare Abgrenzung überhaupt nicht möglich, und dann, was wollte die eine ohne die andere beginnen?! Hat nicht die eine von der anderen immer wieder wertvollste Unterstützung und Bereicherung bekommen? Wäre die Arbeit der einen ohne die der anderen nicht unmöglich gewesen? Wäre es nicht also ein verderbliches Unterfangen, aus Unkenntnis dieser Sachlage die eine von der anderen zu trennen?

Würde man nicht mit Recht die Vermutung aussprechen können, daß der Wissenschaftler, der ohne die Liebhaberei arbeiten wollte, irren oder Unvollkommenes schaffen müßte, oder daß der Autor, der etwa wünschen sollte, daß die Liebhaberei nur eine geistig bescheidene Beschäftigung bleibt, darin allein nur das Forum bewahrt sieht, über das der Umfang seiner eigenen Kenntnisse nicht hinausreicht?!

Das würde ebenso zum Stagnieren führen wie eine Loslösung der Liebhaberschaft von der Wissenschaft. Die Liebhaber sind die zuverlässigsten, nämlich Mode- und Konjunkturzeiten überdauernde Stützen ihrer Gemeinschaft, die über ein Nachdenken über die Vielgestaltigkeit ihrer Pflanzen zu begeisterter Forschungsarbeit vorgedrungen sind. Sie verkörpern die Synthese zwischen Liebhaberei und Wissenschaft ebenso wie der Berufsbotaniker, der über seinem Studium zum Liebhaber wurde.

Sollte uns das schnelle Erlöschen der Kakteenmode ohne eine entsprechende starke Vermehrung der Mitgliederzahl der Kakteenvereine nicht warnend an-

Dez. 1936

deuten, daß man bisher noch nicht die Harmonie erzielen konnte, die Alwin Berger vorschwebte?

Nur der harte, wirklichkeitsnahe Blick auf die Tatsachen und die Einzelheiten der Entwicklung vermag Fehler zu sehen, abzustellen und wertvollen Neuaufbau aus dieser klaren Erkenntnis einzuleiten. Hierher gehört der Entschluß der Deutschen Kakteengesellschaft zu einer Neufassung des Jahrbuchinhaltes. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, daß wir in den vergangenen Jahren an Begeisterung und Materialreichtum die größten Möglichkeiten für eine außerordentlich umfangreiche Steigerung des Interesses für die Kakteenkunde hatten. Es wäre eine Straußenpolitik, nicht darauf hinzuweisen, daß die Entwicklung nicht den Aussichten entsprochen hat! Erst jüngst ist eine Stabilisierung und leichte Aufwärtsbewegung festzustellen gewesen. Die große Kakteenmode ist ohne den zu erwartenden breiten Erfolg für Gesellschaften und Kakteenkunde geblieben, wobei man allerdings nicht verschweigen kann, daß man sehr wertvolle Mitglieder gewann und bei vielen ein bedeutendes Interesse für die Materie geweckt wurde, daß also tatsächlich der laufende Abgang durch guten Zuwachs ausgeglichen wurde.

Dabei dürfen wir es aber nicht belassen; dieser Zuwachs ist ein automatischer gewesen: bei einer so interessanten Pflanzenfamilie ist er nichts als eine Bestätigung der Tatsache, daß zu ihr immer wieder wahre Naturfreunde hinfinden, die einen besonderen Reiz in der Beschäftigung mit diesen Pflanzen sehen.

Das wichtigste erscheint mir gegenwärtig, die Bedeutung der Kakteenkunde zu umreißen und sie der Allgemeinheit verständlich zu machen. Hier sollten wir die Wissenschaft in starkem Maße hinter uns haben, denn bei dem gesetzmäßigen Zusammengedören von Liebhaberei und Forschung droht letzterer eine erhebliche Gefahr durch einen etwaigen Ausfall der ersteren. Und da taucht die Frage auf: Wie denkt die Wissenschaft, die Botanik, über die Kakteenkunde?

Hier müssen wir einmal laut und vernehmlich die Botanik fragen: Warum eigentlich sind es nur ein paar ganz wenige Außenseiter, die sich hierfür interessieren, warum ist das Interesse für die Sukkulanten bei der Botanik so gering? Gerade die wertvollen botanischen Fachkräfte unter uns werden aus der Ehrlichkeit ihres Bemühens heraus nur zu sehr in unsere Klage einstimmen müssen.

Gerade weil wir wissen, wie weit unsere Botanik fortgeschritten ist, und wie ernst und tiefgründig ihr Forschen und ihr Schaffen auf viel unscheinbarer scheinenden Gebieten ist, erscheint es uns geradezu unbegreiflich, wie mikroskopisch gering eigentlich das Interesse für die Sukkulanten bei der Berufsbotanik ist. Es gibt dafür nur eine Erklärung: Die Tatsache, daß es sich bei den Kakteen um Liebhaberpflanzen, um den „Sport“ angeblich etwas eigentümlicher Menschen handelt, hat scheinbar den ernstesten Wissenschaftler verschreckt. Und das geschieht in einer Zeit, wo wirklich viele doch noch nach brachliegenden, großen Gebieten botanischer Forschung suchen! Hier liegt ein solches brach, und zwar in erstaunlichem Umfange. Man komme mir nicht mit der Ausrede, daß die Sukkulantenkunde zu abwegig liegt und zuviel Sonderkenntnisse dazu gehören. Der Berufsbotaniker hat all das Rüstzeug im reichsten Maße, was wir uns mühsam erwerben müssen; geht es bei uns, ginge es bei ihm unendlich viel leichter. Der Berufsbotaniker möge notfalls sich zu jenem Gemeinschaftsgeist und charakterlicher, menschlicher Größe aufschwingen, um als Lernender auch einmal zu einer Liebhaberei hinzufinden; sollen die wenigen Berufsbotaniker, die es taten, hier allein als wahre und echte Sucher angesehen werden?

Mahnen und bitten möchten wir auch alle Universitäten und Botanische Gärten, die meistens den Kakteen und Sukkulanten geringes Interesse zuwenden, die Sammlungen kaum erweitern, ihren Bestand aber häufig dahinschmelzen lassen! Wäre hier Aufklärung nicht einmal dringend nötig, im Interesse der Botanik selbst?! Wir leben in Deutschland in einer Zeit, in der man genau wie in vielen anderen Ländern nur die notwendigsten Käufe aus dem Ausland machen kann, und wo daher der Zustrom botanischen Materials so gering ist, daß man dringend alle vorhandenen Pflanzenschatze erhalten und auswerten sollte.

So sollte man eigentlich annehmen, daß bei der Fülle des Interessanten, das gerade die Kakteenfamilie umfaßt, das Interesse der Botanik an ihr besonders groß

wäre. Seltsamerweise ist gerade das Gegenteil der Fall. Und nicht nur bei uns, auch in anderen Ländern ist es so.

Phylogense

Es wäre aber gar nicht einmal nötig, daß sich die Berufsbotanik selbst in starkem Umfange mit diesen Pflanzenfamilien befaßt. Es genügte eine weitere Anzahl von Wissenschaftlern; diese würde sich schon finden, und die Liebhaberei als Grundlage des Ganzen würde ungemeinen Auftrieb erfahren, wenn man den Sukkulenten jene Bedeutung einräumt, die ihnen wirklich zukommt, wenn man sie im botanischen Studium mehr berücksichtigte, wenn man sie zu den verschiedenen Forschungsgebieten heranzöge, für die sie wertvolles Material sein können, wenn man ihre Sammlungen besser vervollständigte und mehr Möglichkeiten schaffen würde, daß sich Fachbotaniker diese Pflanzen zum Studium wählen. Nur dadurch würde es gelingen, das Interesse zu steigern und daraus wieder jene wissenschaftlich wertvollen Erkenntnisse zu gewinnen, die die Natur für den suchenden Menschen in ihnen vereinigt hat.

Entwicklungszus.

Vorwort

Warum geschieht aber nichts? Weil bisher nichts unternommen wurde, um der Sukkulentenforschung jenen Widerhall zu sichern, den sie verdient; und das liegt teilweise wieder darin begründet, daß die Literatur der Kakteenkunde trotz der mit ihr parallel gegangenen, wertvollen Entwicklung der Kenntnis aller Sukkulenten nicht die Möglichkeit gefunden hat, hier bahnbrechend zu wirken. Es geht eben nicht anders: man muß ans Tor klopfen, damit es geöffnet wird! Die Leitung der D. K. G. hat es nicht mit ihren Aufgaben vereinbaren zu können geglaubt, weiterhin nichts in dieser Richtung zu tun. Das Jahrbuch will auch hier versuchen, Fehler zu sehen, Aenderung zu versuchen und hier besonders die Möglichkeiten zu schaffen, die geeignet sind, vielleicht diese umfassendere Beachtung herbeizuführen. Wir empfinden dies als unsere Pflicht, vor allem aber soll diese unser Bemühen umfassen, sorgfältig Material über alle Aufgaben und Möglichkeiten der Kakteenkunde zusammenzufassen, damit wir darauf mahnend auch das Interesse der botanischen Wissenschaft als solches lenken können. Dann haben wir unsere Pflicht erfüllt; geschieht weiterhin nichts, so trifft letztere die Schuld. Wir aber haben nach bestem Können das überkommene Erbe verwaltet und alles das zu verarbeiten gesucht, was gegenwärtig an Material und Kenntnis bei uns noch erschließbar ist.

Mit anderen Worten, um der Sukkulentenkunde einen größeren Widerhall zu verschaffen, muß die D. K. G. erstmal den geistigen Wiederaufbau leiten. Vielleicht wird dann auch die Zeit vorbei sein, wo namhafte Sukkulentenautoren zwar ein umfangreiches Material manuskriptfertig haben, es aber nicht publizieren können, weil nirgendwo die Möglichkeit besteht, diese für unsere deutsche Botanik neuartige und wertvolle Literatur, über die es noch nicht massenhafte Erscheinungen gibt, drucken zu lassen. Dieser mir bekannte Autor vermag ebensowenig bisher sein wertvolles afrikanisches Material zu einer großen Arbeit zu gestalten, wie andere Spezialforscher auf afrikanischem Boden jahrelang wertvollste Arbeit leisteten, ohne daß diese in einem zusammenfassenden großen Werk mit anderen Arbeiten Allgemeingut der Botanik geworden wäre.

Auf uns gestellt, müssen wir die Aufgaben aus uns selbst bewältigen. Dazu gehört zuerst, die Gemeinschaft der Kakteenfreunde im Sinne des Bergerschen Vorwortes zu einer fachlich ständig fortschreitenden Gemeinde von Liebhabern und Forschern zu machen. Mit anderen Worten, das Wirken des Fachmannes und Wissenschaftlers muß dem Liebhaber näher gebracht werden, aus ihm muß ein ständig steigender Kreis von Fachkennern entstehen.

Können wir hierzu beitragen, so schreiten wir auf dem Weg weiter, den Alwin Berger uns gewiesen hat in seinem Werk „Die Entwicklungslinien der Kakteen“.

Die Grundlage für das heutige System und der Ausgangspunkt unserer gegenwärtigen Untersuchungen war die Bergersche Studie „Die Entwicklungslinien der Kakteen“ mit ihren Schemata. In den Arbeiten der Amerikaner Britton und Rose, die Bergers Zerschlagung der Gattung *Cereus* folgten und nun logisch diese Aufteilung für die ganze Familie durchführten, hatten wir hierbei noch keine von entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen getragene Gesamteinteilung bemerkt. Schlüsselmaßig waren die Glieder der Familie zusammengefaßt. Es ist daher auch

nicht ganz richtig, von einem „amerikanischen System“ zu reden, sondern dieser Ausdruck soll vielmehr nur dartun, daß es sich hier um eine Summe von Gattungen handelt, die die Amerikaner als kleine Einheiten aufstellten, die dann aber erst Alwin Berger in ein einigermaßen befriedigendes Systemgebäude zusammenfügte.

Die grundsätzliche Erwägung für die Abgrenzung der kleineren Gattungen war die Rücksichtnahme, die man mehr den Charakteren der Fortpflanzungsorgane zuteil werden ließ, als den vegetativen Organen, da diese zu leicht irreführen.

Ich habe dies dahingehend fortgesetzt, als ich im Sinne Schumanns die Gattungen auch noch möglichst geographisch umgrenzt sehen wollte. An Hand der amerikanischen Gattungszahl baute Berger nun aus seinen Beobachtungen und Erwägungen vorhandener Spuren der möglichen Entwicklungswege eine Art Stammbaum in Form von Schemata auf, unter eingehender Betrachtung der Merkmale der einzelnen Unterfamilien, Tribus usw. sowie ihres offenbaren entwicklungs-geschichtlichen Zusammenhanges, den er dann am Schluß seiner Arbeit zu einer systematischen Uebersicht zusammenfaßt.

So entstand das System Rose-Berger, das im großen Ganzen die lebendige Grundlage für die allein mögliche Fortentwicklung der Kakteenkunde geworden ist.

Die Form des Jahrbuches gibt nun Gelegenheit, die einleitenden Bestandteile der Bergerschen Arbeit auseinanderzunehmen und in ihren Teilthemen eingehender zu bearbeiten. Wir können uns hier darauf beschränken, den Inhalt der Bergerschen Studie in einer geringen Aenderung und zusammenfassenden Neuformung dem gegenwärtigen Stande der Dinge anzupassen, dem sich ergebende, weitere Erkenntnisse dann zwanglos als zusätzliche Arbeiten folgen können.

Es gilt vor allem, plastisch den Gedanken und die Bedingtheit des Systems verwandtschaftlicher Beziehungen herauszuschälen und darzustellen.

C. Backeberg:

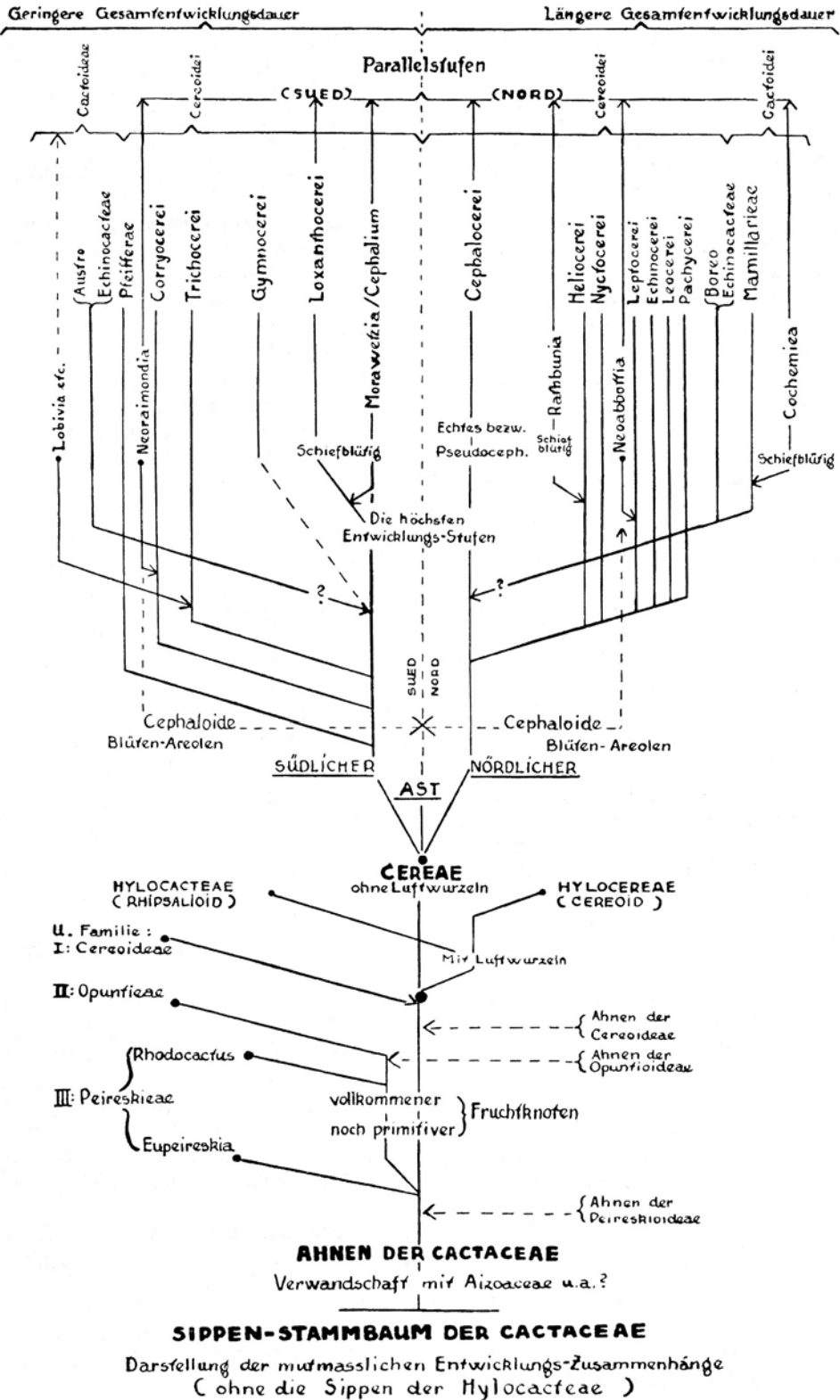
Zur Kenntnis der Sippen der Cactaceae.

Im Nachstehenden soll versucht werden, den Zusammenhängen der Entwicklung der *Cactaceae* zur gegenwärtigen Stufe der Gesamtentwicklung nachzugehen. Zu diesem Zweck ist eine schematische Darstellung des Sippenstammbaumes beigefügt, die nur der Uebersicht über die einzelnen Grade der Entwicklung dienen soll; dabei soll besonders der Umfang der U.-F. *III-Cereoideae* aufgezeigt werden. Die Sippen der *Hylocactae* wurden der besseren Uebersicht halber fortgelassen, weil ihre Zusammenhänge sehr einfach liegen.

Diese Darstellungen sind meine Auffassung von der Form, wie sie für die Betrachtung der Vorgänge nach meiner Ansicht das Bild der mutmaßlichen Zusammenhänge am besten wiedergibt. Es bleibt jedem unbenommen, sich eine eigene Darstellung zu machen, so lange sie den gegenwärtigen Stufen entspricht.

Die Stellung der *Cactaceae* im Pflanzenreich wird an anderer Stelle besprochen; der Punkt der Eingliederung ist immerhin nicht ganz einwandfrei festzulegen.

Die Entwicklung ist zu denken von blattragenden Pflanzen mit primitiven Fruchtknoten über solche mit vollendetem Fruchtknoten (mit der Seitenlinie der *Opuntioideae*, Zweig mit reduzierten Blättern und mit Glochiden); also von den *Peireskioideae* zu den blatt- und glochidenlosen *Cereoideae* mit dünnchaligen



Samen. Die Stufen der *Peireskioideae* und *Opuntioideae* sind uns noch gegenwärtig durch Gattungen erhalten geblieben, die als „ziemlich entwicklungs-unbeweglich“ zu bezeichnen sein dürften. In der weiteren Entwicklung erkennen wir dann unter den drei *Tribus Hylocactae*, *Hylocereae* und *Cereae* die sicher älteren Formen in den *Hylocactae* und *Hylocereae*, beides Gruppen von luftwurzeltragenden Pflanzen, wie sie so auch plastisch als Vertreter einer tropischen Entwicklungsherkunft beieinander stehen.

Alle Linien zeigen in der Darstellung Ahnenäste zum gegenwärtigen Punkt der Entwicklungsstufe. Ueber die Ahnenäste selbst wissen wir nichts; wir können nach dem gegenwärtigen Stand und den jetzigen Zusammenhängen nur Rückschlüsse ziehen, wie sie uns den Vorgang der Entwicklung ausreichend begründen.

Wohl mit der Anpassung an die freiere Landschaft, in die die *Cereoideae* in einer nördlichen und südlichen Entwicklungsausstrahlung vom Tropengürtel her vordrangen, verloren sich die Luftwurzeln und die Körper wurden freistehend, dabei wohl durch den Einfluß von Ahnenanlagen her in ceroide und cactoide Formen übergehend. Gleichzeitig wurden die Körper kräftiger, um zusammen mit der zweckmäßigen Ausbildung von Rippen den Verhältnissen besser zu entsprechen, so gut geschützt gegen Austrocknen und stabiler im Winddruck.

So haben wir uns das Bild des Entstehens der gegenwärtigen Körperformen zu machen, die sich schließlich immer mehr den Bedingungen der Standorte anpaßten und zuletzt z. T. fast ganz im Boden verschwanden oder gigantische Exemplare wurden.

Innerhalb dieses nördlichen und südlichen Astes müssen wir nun eine verschiedene Gesamtentwicklungsdauer der Zahl aller gegenwärtigen Sippen annehmen. Das hängt zweifellos mit klimatischen und geologischen Veränderungen in der Vergangenheit zusammen, wie sie uns durch Prof. Wegeners Arbeiten ziemlich klar geworden sind, und die der nördlichen Gruppe eine längere Entwicklungsdauer mit größerem Areal, zu größerer Formenzahl ermöglicht haben dürften.

Grundsätzlich ist am aufschlußreichsten die mutmaßliche Entwicklung nach den Charakteren der Vermehrungsorgane zu betrachten. Hier ist die ältere Form sicher die, die am meisten der Sproßnatur der Blüte nahekommmt, also Röhren und Fruchtknoten mit Stacheln, Haaren und Borsten. Kahle, größere Blüten wie sie bei den *Gymnocerei* gefunden werden, sind wohl eine bereits höhere Entwicklungsstufe, ebenso schiefe Blüten und Cephaliumbildungen. Immerhin treffen wir Rückschlüsse beieinander, und oft sind auch kleinere Blüten eine vorgeschrittenere Stufe, wie das eben im Pflanzenreich allgemein so ist. Die Natur geht nicht schematisch vor.

Das Bild des Sippenschemas zeigt eine vielfältigere Entwicklung der Nordgruppe; das entspricht den Voraussetzungen, die über die Veränderung der Lage des Tropengürtels durch Polschwankungen anzunehmen sind. Im Süden gab es wohl ziemlich alte Formen, aber nur auf begrenztem Areal. Erst spät setzte hier die breitere Entwicklung ein, die offenbar gegenwärtig noch in voller Bewegung ist, wie uns viele Kugelarten und die Sippe der *Loxanthocerei* zeigen, bei denen uns vorzüglich auch ein ganzes Entwicklungsbild von den älteren *Trichocerei* her zu den zygomorph blühenden Arten mit kahler Röhre (*Matucana*) und solchen mit Cephalium (*Morawetzia*) gegeben wird.

Die Ursprünge der cactoiden, also der \pm kugeligen Formen sind nicht klar. Daher sind sie zweckmäßig getrennt als Sippen eines nördlichen und eines südlichen Kreises in das System einzusetzen. Dabei sind die cactoiden *Trichocerei* (*Echinopsis*, *Lobivia* etc.) zweifellos nicht mit den übrigen Kugelkörpern der südlichen Gruppe näher verwandt, sondern als Beispiel, wie aus anderen Ahnen her Kugelkörper entstanden sein mögen, so als körperlich niedrigere Entwicklungsstufen von den Ahnen der *Trichocerei* her, anzusehen.

Allgemeine Morphologie der Kakteen.

(Neubearbeitung des allgemeinen Teiles von Schumanns
Gesamtbeschreibung.)

Allgem.
Morphologie

Die Blüte

Prof. Dr. Franz Buxbaum:

Die Blüte.

Unsere Kenntnisse morphologischer Einzelheiten haben sich seit Schumanns Monographie so wesentlich erweitert, daß es angezeigt erscheint, die Morphologie einer vollständigen Umbearbeitung zu unterziehen.

Der Fruchtknoten aller Kakteen ist unterständig, das heißt, vom ausgehöhlten Blütenboden eingeschlossen und mit diesem verwachsen. Die einzige Ausnahme bildet *Peireskia* S.-Gen. *Eupeireskia* (*P. aculeata* und *P. sacharosa*). Wie bereits Schumann (Nachtrag p. 5) von *P. aculeata* berichtet, ist hier die Blütenachse (der Blütenstiel) unter der Blüte fruchtknotenartig stark verdickt, zeigt jedoch im Schnitt keine Spur einer Samenhöhle. Diese liegt vielmehr in der erweiterten Basis des Griffels, also in ausgesprochen oberständiger Stellung (Abb. 1) und bildet dort eine winzige Höhlung, in der sich 7—8 (nach Vaupel 4—5) Samenanlagen an kurzen Nabelsträngen befinden. Geräumiger fand Berger (Enwicklungslinien p. 5) diesen oberständigen Fruchtknoten bei *P. sacharosa*. Dennoch ist der verdickte Blütenboden an der Fruchtbildung beteiligt. Das S.-Gen. *Eupeireskia* erweist sich durch diese primitiven Blütenverhältnisse somit als die primitivste Kakteengruppe überhaupt. Bereits beim S. - Gen. *Rhodocactus* ist die Samenhöhle vollständig in den Blütenboden vertieft und wird von diesem umfaßt (Abb. 2); sie bildet aber auch nur ein flaches Hohlgebilde mit am Grunde angehefteten Samenanlagen. Eine flache Samenhöhle und am Grunde sitzende Samenanlagen besitzt auch *Maihuenia*. Der nun unterständig gewordene Fruchtknoten zeigt aber bei *Peireskia* und ebenso noch bei *Opuntia* noch ausgesprochenen sproßcharakter. Bei *Peireskia bahiensis* u.a. trägt er noch große Laubblätter (Abb. 3), bei *P. bleo* (Abb. 4) und anderen, sowie bei manchen *Opuntien* (*O. Salmiana* u. a.) vermag er reichlich, mehrere Jahre lang zu proliferieren, d. h. aus den Areolen des Fruchtknotens entspringen neue Blütenstiele oder selbst Laubsprosse. Bei vielen *Cylindropuntien* u. a. können sich abgefallene Früchte, gleichviel ob sie steril sind oder reife Samen enthalten, bewurzeln und wie Stecklinge auswachsen. Darin enthaltene reife Samen gelangen dann aber nicht zur Keimung (Abb. 5). Bei den Peireskien ist, wie J. A. Huber (Monatsschr. d. D.K.G. 1929 p. 180) an *P. amapola* zeigt, die Umwallung des Fruchtknotens durch den Blütenboden mehr nach außen, also in die Breite entwickelt, bei *Opuntia* und allen anderen Kakteen mehr in die Höhe. Auch noch bei *Hylocereus costaricensis*, bei der als *Ph. Ackermannii* bekannten *Phyllocactus*-Hybride (Berger, Entwicklungslinien p. 22) und ferner nach Backeberg auch bei *Rebutia minuscula* u. a. zeigt sich die sproßnatur des unterständigen Fruchtknotens daran, daß Blütenanlagen unter gewissen Verhältnissen zu gewöhnlichen Sprossen auswachsen. Sehr viele Arten tragen am Fruchtknoten ± zahlreiche Schuppenblätter, die manchmal, z. B. bei *Stetsonia*, *Escontria* u. a. dicht imbrikiert stehen, bei letzterer papierartig trockenhäutig sind. Die Achseln der Fruchtknotenschuppen sind kahl oder mit Areolen versehen, die häufig Haare (*Trichocerei* u. a.), Filzkugeln (manche *Lemaireocereus*-Arten), Borsten (*Pachycereus* u.a.) und Stacheln (*Nyctocereus*, *Echinocereus* u. a.), bei den Opuntien auch Glochiden tragen. Bei *Corryocactus* und manchen *Lemaireocereen* treten erst an der Frucht aus den Areolen Stacheln hervor. Nach Vaupel (Cactaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.) soll es auch vorkommen, daß Stacheln und Wolle durch interkalare Dehnung im Blattkissen gehoben, nach der



Abb. 1

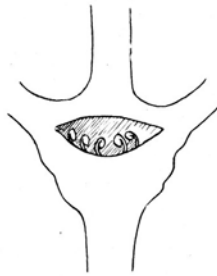


Abb. 2.



Abb. 3.



Abb. 4.



Abb. 5.



Abb. 6.

Abb. 1. Längsschnitt durch die Blütenbasis von *Peireskia sacharosa* (nach Berger).
 Abb. 2. Längsschnitt durch die Blütenbasis von *Peireskia guamacho* (nach Berger).
 Abb. 3. *Peireskia bahiensis* Frucht (nach Britton-Rose). Abb. 4. *Peireskia sacharosa*, proliferierende Früchte (nach Britton-Rose). Abb. 5. *Opuntia vulgaris*, als Steckling bewurzelte austreibende Frucht (nach Vaupel). Abb. 6. *Mammillaria cirrhifera*, Frucht mit Schuppen (Original).

Spitze zu aus den die Blüten bekleidenden Schuppen hervortreten. Manchmal (z. B. *Leptocereus*) stehen die Schuppen mit ihren Areolen auf deutlich vorspringenden, herablaufenden Podarien. Bei höherer Entwicklung geht den Areolen des Fruchtknotens erst die Bestachelung und schließlich auch die Behaarung verloren. Wie Backeberg (Kakteenkunde 1935 p. 135 ff.) zeigt, können jedoch innerhalb einer Gattung Areolen mit Stacheln und solche nur mit Haaren (*Eriocereus*), mit Borsten und kahle (*Rebutia*) auftreten. An kultivierten *Lobivia mistiensis*, also innerhalb einer Art mit normal nur behaarter Frucht, traten auch borsten-stachelige Früchte auf¹⁾. Schließlich können auch die Schuppen verlorengehen; der Fruchtknoten ist dann nackt. Dieser Fall tritt namentlich bei jenen Gattungen ein, bei denen der Fruchtknoten nicht frei, sondern in den Körper versenkt steht, das ist bei *Mammillaria* und *Rhipsalis* S. Gen. *Calamorrhypsalis*, *Epallagonium*, *Trigonorhipsalis* und *Lepismium*, und bei solchen, bei denen der Fruchtknoten wenigstens im Filz eines Cephaliums oder Pseudocephaliums verborgen steht (*Cephalocereus*, *Melocactus*)²⁾. Es können aber auch in Gattungen mit normal nacktem Fruchtknoten Formen mit Schuppen auftreten. So bringt in meiner Kultur eine *Mammillaria cirrhifera* regelmäßig Früchte, an denen mehrere

¹⁾ Die neue *Lob. Tegeleriana* (C.-Peru) entwickelt bei zunehmender Fruchtreife sogar neben der Behaarung noch regelmäßig Stacheln.

²⁾ Oder wie bei *Neowerdermannia* besonders vertieft stehend.

Schuppenreste deutlich zu erkennen sind; besonders zwei dicht unter der Blütenröhre stehende Schuppen sind bereits vor dem Hervortreten der Frucht deutlich als grüne Blätter zu erkennen (Abb. 6). Nach Tiegeler (Jahrbuch der Deutsch. Kakt. Ges. 1935/36) kommen bei *Mammillaria sinistramata* an der Blütenröhre sogar kleine borstige Areolen vor, die in eigenartiger Weise auf die Spitzen der Schuppenblätter verschoben sind. Eine ähnliche Erscheinung beobachtete auch Schumann (Gesamtbeschr.) an *Pelecyphora aselliformis*. Andererseits tragen verschiedene hochabgeleitete Gattungen mit freistehendem Fruchtknoten wenige oder gar keine Schuppen (*Arrojadoa*, *Zygocactus* u.a.).

Die Samenanlagen sind gewöhnlich zahlreich, oft mehrere Hundert vorhanden; bei *Brasilopuntia* kommen aber nur ein bis wenige Samen zur Entwicklung. Die geringste Zahl fand Vaupel (l. c.) bei *Peireskia aculeata*, wo in der niedrigen Samenhöhle nur 4 bis 5 (nach Schumann bis 8) Samenanlagen an kurzen Nabelsträngen am Grunde der Samenhöhle (nicht parietal!) inseriert stehen und mit der flachen Seite dem Boden angepreßt sind. An kurzen Samensträngen basal inseriert sind sie außer bei S. Gen.-*Eupeireskia* auch bei *Maihuenia*. Sonst stehen sie an parietalen Samenleisten, die aber nach J. A. Huber (l. c.) marginal angelegt werden. Kurze einfache Nabelstränge haben auch die *Opuntieae*, *Rhipsalideae* und meist *Melocactus*, die *Boreo-Echinocactae* und die *Mammillarieae*; bei den drei letzteren Gruppen nimmt A. Berger (l. c. p. 24) jedoch an, daß es sich um eine Reduktionserscheinung handelt. Sonst sind die Nabelstränge meist \pm lang, büschelig angeordnet und vielfach in verschiedener Weise untereinander verwachsen (Abb. 7). Die Seiten des Nabelstranges sind nicht selten mit nach oben gewendeten Papillen besetzt, die als Leithaare für den Pollenschlauch anzusehen sein dürften (z. B. *Cleistocactus Baumanni*) (Abb. 7/6). Er vermag also unmittelbar vom Nabelstrang in die diesen berührende Mikropyle einzudringen. Bei *Rhipsalis grandiflora* stoßen die Mikropylen zu demselben Zweck an die Samenleistenplatten (nach Vaupel l. c.), bei *Schlumbergera Gaertneri* an die Ovarwand. In manchen Fällen (z. B. *Zygocactus*) treten am Grunde des Nabelstranges eigene Leithaare auf. Die Samenanlagen sind gewendet und gewöhnlich gegen den Nabelstrang eingebogen, der in der Nähe der Mikropyle dann verbreitert die letztere wie eine



Abb. 7. Nabelstränge von 1. *Pfeiffera ianthothele*, 2. *Wittia panamensis*, 3. *Eulychnia castanea*, 4. *Arequipa leucotricha*, 5. *Leptocereus quadricostatus*, 6. *Cleistocactus Baumanni*, 7. *Erythrorhipsalis pilocarpa* (nach Berger).



Abb. 8.

Abb. 8. *Zygocactus truncatus*, Samenanlage nach Schumann.



Abb. 9.

Abb. 9. *Opuntia vulgaris*, Samenanlage im Längsschnitt (nach Schumann).

Falte umfaßt. Sie haben stets zwei Integumente (nur bei *Opuntia monacantha* und *O. brasiliensis* stellte Schumann nur eines fest), von denen das Innere oft schnabelartig durch das Äußere hervorwächst und den Nabelstrang berührt (Abb. 8). Vom üblichen Bau aller Samenanlagen weichen jene von *Opuntia* und *Nopalea* wesentlich ab. Von außen betrachtet scheinen diese zwar keinen auffallenden Unterschied gegenüber jenen anderer Kakteen zu bieten. Erst der Längsschnitt zeigt, daß die Samenanlage samt ihren zwei Integumenten noch von einer eigenartigen Kapsel eingeschlossen wird, also gewissermaßen noch eine dritte Hülle aufweist (Abb. 9). Diese entsteht dadurch, daß die Falte des Nabelstranges, in die sonst höchstens die Mikropyle eingeschlossen ist, eine übermächtige Entwicklung erfährt und die ganze Samenanlage einhüllt. Aus dieser Tatsache erklärt sich einesteiis die völlig andere Beschaffenheit der Samen der *Opuntieae*, andererseits aber auch das sonst unerklärliche Auftreten opuntioider und peireskioider Samen in derselben Frucht von *Opuntia ovata* (vgl. Schumann, die Verbreitung d. Cact. p. 23 und p. 113), indem die als neu hinzugekommenes Merkmal auftretende Verbreiterung der Nabelstrangfalte bei einzelnen Samenanlagen atavistisch unterblieb.

Der Griffel ist häufig ziemlich dick und läuft in so viele Narbenäste aus, als Samenleisten im Fruchtknoten sind (2 bis zahlreiche). Die Narbenäste sind gerundet dreikantig, stark papillös, entweder strahlig ausgebreitet oder — seltener — (bei Vogelblumen) kopfig zusammengeneigt. Der Griffel ist häufig hohl, doch stellte Schumann (wenigstens bei *Echinopsis* und „*Cereus*“ sp.) fest, daß die Pollenschläuche ihren Weg nicht durch den Griffelkanal, sondern im leitenden Gewebe der Wand nehmen. Bei *Rebutia S.-Gen. Aylostera* ist der Griffel im untersten Teil mit der Röhre verwachsen.

Bei *Opuntia glaucescens S.D.* stellte Schumann in einigen Fällen ein vollständiges Fehlen der Samenhöhle fest. Der Griffel endete in diesen Fällen ohne Narben in einer einfachen Spitze, die Blüte war rein eingeschlechtlich männlich. Eine solche Annäherung an die eingeschlechtlichkeit und Diözie kommt sonst nur mehr bei *Mammillaria dioica* vor. Auch *Gymnocalycium Netrelanum* zeigt insofern eine Annäherung an die Diözie, als es Individuen gibt, die reichlich Pollen entwickeln, aber eine kleine etwas verkümmerte Narbe besitzen, und andere, deren Narbe groß und gut entwickelt ist, die aber überhaupt keinen Pollen ausbilden.

Bei den *Peireskieae*, *Opuntieae* (mit Ausnahme von *Tacinga*) und den *Rhipsalideae* (mit Ausnahme von *Erythrorhipsalis* und *Pseudorhipsalis*) und einigen anderen sitzen dem oberen Fruchtknotenrand die Tepalen, die durch Ubergangsblätter mit den Fruchtknotenschuppen verbunden sind, unmittelbar auf, ohne daß es zu einer Röhrenbildung kommt. Die Blüten sind dann meist \pm radförmig geöffnet (bei *Nopalea* aber zusammengeneigt). Bei *Opuntieae* machen abgefallene Blüten wohl manchmal den Eindruck, als ob sie eine Röhre hätten; diese scheinbare Röhre kommt aber dadurch zustande, daß unter dem schüsselförmigen Blütenboden eine Trennungszone ausgebildet wird, die Blumenkrone und Staubblätter samt einem trichterförmigen Verbindungsstück ablöst.

Bei allen anderen Blüten kommt es zu \pm deutlich ausgeprägten Röhrenbildungen, die bisher stets als Perigonröhren angesprochen wurden. Diese Deutung ist in so verallgemeinerter Form unbedingt falsch und irreführend. Unter Perigonröhre haben wir ausschließlich solche röhriige Bildungen zu bezeichnen, die durch „Verwachsung“ von *Perigonblättern*, d. h. Verschmelzung ihrer Anlagen zu einem gemeinsamen Gebilde entstanden sind. Zumindest in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind die Röhren der Kakteenblüte jedoch dadurch entstanden, daß die den Fruchtknoten umwallende Blütenachse (der Blütenboden) sich noch weiter verlängert und die an ihrem Ende sitzenden Tepalen dadurch über den Fruchtknoten \pm weit emporgehoben hat. Die Röhre ist in diesem Falle also ausge-

sprochen axialer Natur und wäre demnach nicht als „Perigonröhre“, sondern als Achsenröhre zu bezeichnen. Dies geht schon einestheils aus dem Vorhandensein von Areolen auf der Röhre und andererseits aus den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen J. A. Huber's (l. c.) hervor. Die Achsenröhre kann sehr verschiedene Ausbildung erfahren. Bei *Opuntia (Consolea) spinosissima* (Abb. 10a) ist der Beginn einer solchen Röhrenbildung deutlich zu erkennen. Der den Fruchtknoten umwallende Blütenboden ist an den Rändern stärker entwickelt, so daß eine tiefe, napfartige Einsenkung in der Mitte entstanden ist, an deren Innenseite die Staubblätter und an deren oberem Rand die Tepalen inseriert sind. Es wäre dies also die ursprünglichste Form einer Achsenröhre, wobei jedoch ihre Achsennatur schon durch ihr äußeres Aussehen unverkennbar bleibt. Der höchst abgeleitete Vertreter der *Opuntieae*, *Tacinga*, zeigt hingegen bereits eine voll ausgebildete Achsenröhre (Abb. 10b), die ihre axiale Natur durch die glochiden-tragenden Areolen deutlich verrät. *Phyllocactus „Ackermannii“* hybr., der eine stark entwickelte Röhre mit Blättchen besitzt, in deren Achseln bestachelte Areolen stehen (Abb. 10c), zeigt

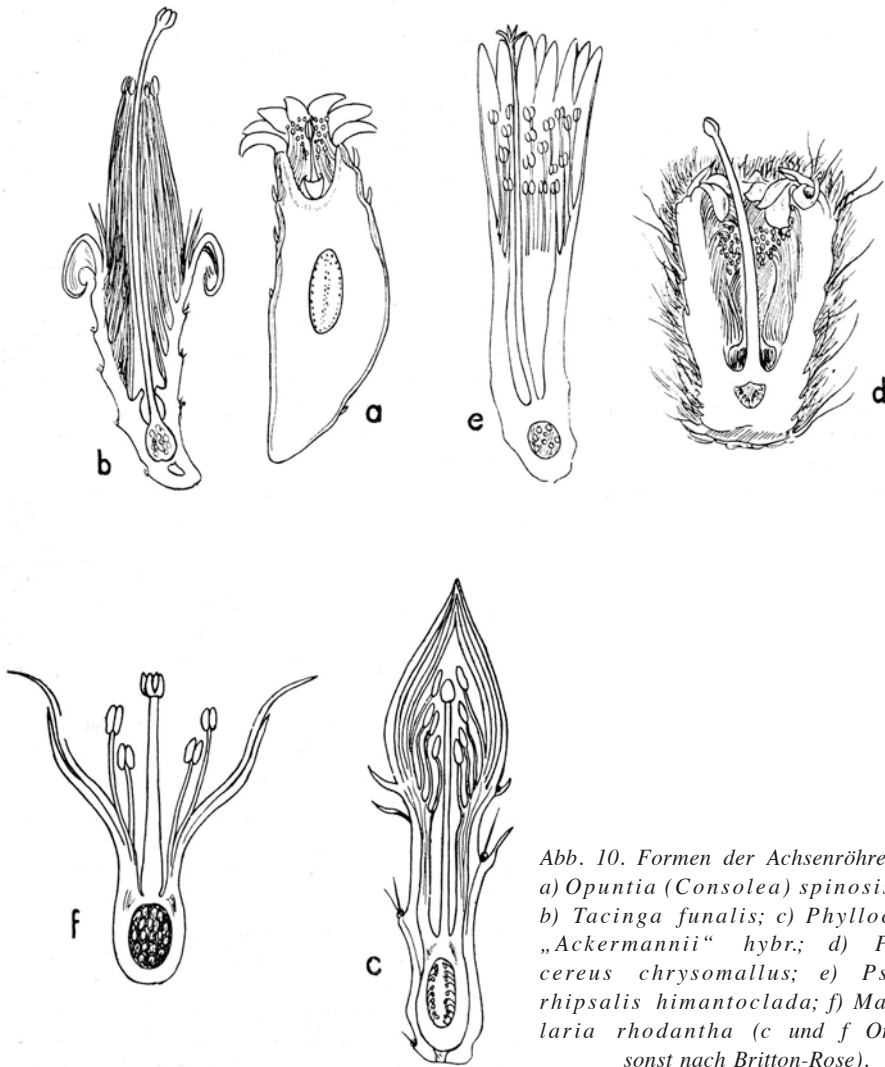


Abb. 10. Formen der Achsenröhre:
a) *Opuntia (Consolea) spinosissima*;
b) *Tacinga funalis*; c) *Phyllocactus*
„Ackermannii“ hybr.; d) *Pachy-*
cerus chrysomallus; e) *Pseudo-*
rhipsalis himantoclada; f) *Mammil-*
laria rhodantha (c und f Original,
sonst nach Britton-Rose).

die Entwicklung enger langer Achsenröhren. Die dicke Röhre von *Pachycereus* (Abb. 10d) zeigt, abgesehen von der reichlichen Wollbildung, schon durch ihre im Verhältnis zu den Tepalen außerordentliche Dicke ihre Achsennatur. Der axile Charakter kann bei Höherentwicklung mehr und mehr verlorengehen. Während manche Formen auch auf der Röhre wohlentwickelte Podarien zeigen wie der Fruchtknoten (z. B. *Phyllocactus Ackermannii hybr.*), ihre Areolen noch bestachelt sind (*Echinocereus* u. a.), können in der gleichen Entwicklungstendenz, wie sie beim Fruchtknoten gezeigt wurde, zunächst die Podarien, dann die Stacheln, die Borsten, die Wolle und schließlich die ganzen Areolen aus den Achseln der Schuppenblätter verschwinden, und zwar meist früher auf der Röhre als am Fruchtknoten. Das Verschwinden scheint mir in manchen Fällen (*Dendrocereus*, *Monvillea*, *Rathbunia* u. a.) darin begründet, daß die Schuppen auf längere Strecken mit der Röhre verwachsen sind. Schließlich kann es auch zum Verschwinden der Schuppen kommen. In diesem Falle ist die Unterscheidung, ob es sich um eine Achsenröhre oder eine echte Perigonröhre handelt, äußerst erschwert und harrt, infolge der Nichtbeachtung dieser Verschiedenheiten durch die bisherigen Autoren, noch gänzlich der Klärung. Unter den *Rhipsalideen* hat *Erythrorhipsalis* eine wohl distinkte, jedoch noch sehr kurze Röhre, *Pseudorhipsalis* hingegen, besonders *Ps. himantoclada* eine sehr ausgeprägte, deren entwicklungsgeschichtliche Deutung bereits schwieriger ist (Abb. 10e); die Tatsache, daß die Staubblätter erst im Schlund der Röhre inseriert sind, läßt jedoch ebenfalls die Deutung als nackt gewordene Achsenröhre zu. Besonders die Röhre von *Mammillaria* ist noch fraglich. Ihre Dicke und das Vorhandensein von Schuppen bei *Thelocactus* sprechen dafür, daß es auch hier eine Achsenröhre sein muß; die Insertion der Staubblätter ließe beide Deutungen zu (Abb. 10f). Wie J. A. Huber mir brieflich mitteilt, ist jedoch zweifellos die Achse auch hier an der Röhrenbildung beteiligt, wie er durch Untersuchung der Blütenentwicklung feststellen konnte. Es wäre hier jedoch auch sehr denkbar, daß die Röhre im unteren, engen Teil axial, im oberen Teil durch Verwachsung der Tepalen entstanden sei. Die Aufklärung dieser Frage ist eine entwicklungsgeschichtlich sehr wichtige Aufgabe. Unter diesen Gesichtspunkten fragt es sich, ob bei den Kakteen überhaupt Perianthröhren vorkommen. Wenn auch bis heute keine genauen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen vorliegen, glaube ich doch, daß dies höchstens bei den höchstentwickelten *Epiphyllloideae* Bkb. und *Epiphyllleae* Berger teilweise der Fall sein könnte. Aber auch hier erscheint es sehr fraglich, ob nicht wenigstens ein Teil der Röhre axialen Ursprungs ist. Eine Perianthröhre, die nur aus verwachsenen Perigonblättern gebildet ist, scheint also unter den Kakteen überhaupt zu fehlen. Bei *Zygocactus* (Abb. 11), der mit seinen ausgeprägt zygomorphen Blüten und den eigenartigen Flachsprossen zweifellos die höchste Stufe dieser Entwicklungslinie darstellt, ist ein Teil der Perigonblätter direkt am oberen Fruchtknotenrand inseriert und nur mit der Basis der langen, weiten Röhre angeheftet; mehrere Tepalen lösen sich etwa in der Röhrenmitte ab, die übrigen bilden den Saum. Alle Tepalen sowie die Röhre sind ausgesprochen blumenblattartig; Schuppenbildungen fehlen gänzlich. Die Staubblätter sind in zwei Gruppen angeordnet, von denen die inneren (ca. 20 Stb.) am Blütengrund selbst rings um den Griffel inseriert sind und eine kurze Röhre mit einer Nektarhaltevorrichtung bilden, die äußeren sich in zwei Reihen von der Röhre ablösen, von denen die untere aber anscheinend doch am Grunde entspringend mit der Röhre nur verwachsen ist. Diese Verhältnisse lassen den Schluß zu, daß der obere Teil der Röhre hier eine sekundäre Bildung sein dürfte, die durch Verwachsung der Tepalen entstanden ist. Auch *Rhipsalidopsis*, *Schlumbergera* und *Epiphyllanthus* zeigen die gleiche oder doch ähnliche Anordnung der Staubblätter (*Epiphyllopsis* hat nur eine Staubblattgruppe) und geben dadurch eine klare Entwicklungslinie von der kurzen Röhre bei *Rhipsalidopsis* über die noch regelmäßige Blüte von *Schlumbergera* zu *Epiphyllanthus* und *Zygocactus*.

Es wäre möglich, daß auch andere hochabgeleitete Typen Perigonröhren haben.

Zygocactus und seine Verwandten zeigen eine sehr auffallende Vorrichtung zum Halten des Nektars. Die im Blütengrund entspringenden Staubblätter bilden, wie schon oben erwähnt, eine kurze Röhre. Wo sich diese in die Filamente auflöst, besitzt sie einen nach innen gewendeten und zurückgekrümmten Saum mit gezähneltem Rand, der sich nahe an den Griffel wendet und eine gut geschlossene Honigkammer bildet (Abb. 11b), was für die eine große Menge sehr dünnflüssigen Honigs ausscheidenden hängenden Vogelblüten sehr wichtig ist. Nektarbehälter finden sich auch bei anderen Gruppen. Bei *Tacinga* (Abb. 10b) bildet die Röhre im untersten Teil eine Ringfalte aus, die eine Honigkammer abschließt. Auch bei anderen Gattungen bezw. Arten werden durch Verengen der Röhre ähnliche Nektarkammern abgegliedert. Besonders auffallend und einzig dastehend ist das Nektarium von *Opuntia* S.-Gen. *Consolea* (Abb. 10a). Hier umfaßt den untersten Teil des Griffels ein eigenartiger becherförmiger Kragen, der, wie J. A. Huber (l. c.) feststellt, bei der Umwachsung des Fruchtknotens durch den Blütenboden sich am Griffel aufschließt.

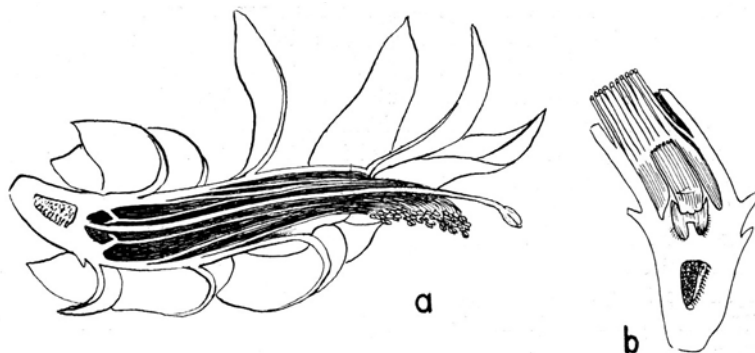


Abb. 11. *Zygocactus truncatus*: a) Blütenlängsschnitt, b) Blütengrund im Längsschnitt (nach Vaupel).

Schon dieses Auftreten eigener Nektarien in verschiedenen Entwicklungslinien der Familie zeigt, wie, unabhängig davon, auf welcher Entwicklungsstufe die Achsenröhre steht, die Blüte als solche die höchsten Anpassungsstufen erreichen kann. So kommt es, daß, wie unten gezeigt wird, in den verschiedensten Gruppen der Familie hochabgeleitete Blütenformen auftreten.

Die Staubblätter sind, wo eine Achsenröhre ausgebildet ist, an deren Innenwand eingesetzt, und zwar in spiraler Anordnung über eine größere Strecke verteilt, in einer bis mehreren Reihen oder endlich nur im Schlund derselben. Manchmal (*Echinopsis*, manche *Cereus* u. a.) ist die Mehrzahl im unteren Teil der Röhre eingefügt und ein Kranz weit von diesen entfernt im Schlund. Der unterste Teil der Röhre ist häufig frei von Staubblättern. Ueber die Stellung der Staubblätter bei *Zygocactus* wurde oben berichtet. Die Zahl der Staubblätter ist fast immer größer als 10, meist sind sie sehr zahlreich. Sie haben dünne, meist lange Fäden, auf denen die kugelförmigen bis ellipsoidischen Antheren entweder an der Basis oder am Rücken angeheftet sind. In einigen Fällen sind die Filamente direkt um den Griffel gedreht. Bei *Opuntia* (vielleicht auch bei anderen) sind sie reizbar, bei Berührung wenden sich die ursprünglich aufrecht um den Griffel stehenden Staubfäden nach außen. Die Staubbeutel sind zweifächerig und werden nur von einem winzigen Spitzchen des Mittelbandes überragt. Sie springen mit Längsspalten auf, die entweder nach innen oder nach der Seite gewandt sind. Stehen

die Staubblätter in zwei Gruppen, so haben meist die unteren etwas längere Antheren als die oberen. Die Pollenkörner sind kugelig, meist gelb, von drei kleinen Poren durchbrochen und gewöhnlich glatt, selten sehr fein gekörnelt. Sie sind sehr klein; nur bei *Melocactus* fand sie Schumann etwas größer.

In ganz wenigen Fällen, bei *Tacinga*, *Brasilopuntia*, *Zehntnerella* und *Echinopsis* S.-Gen. *Acanthocalycium* Beckbg. ist ein Teil der Staubblätter in Staminodialhaare umgewandelt. Bei *Tacinga* und *Brasilopuntia* stehen diese im Schlund zwischen den Staubblättern und dem Perigon, bei *Zehntnerella* steht ein Ring langer weißer Staminodialhaare am Grunde der Blüte.

Die Schuppen der Röhre nehmen nach oben hin allmählich an Größe zu und gehen so allmählich in die äußeren Blätter der Blütenhülle über. Diese sind infolgedessen häufig wesentlich derber und von anderer Farbe als die inneren, nicht selten grünlich. Sie werden darum sehr oft fälschlich als „Sepalen“ (Kelchblätter) bezeichnet; da diese Blätter jedoch in spiraliger Folge allmählich in die inneren Abschnitte übergehen, ist eine scharfe Sonderung von Kelch und Corolle nicht möglich und die ganze Blütenhülle ist als Perigon zu bezeichnen. Bei *Echinopsis* S. - Gen. *Acanthocalycium* sind die Schuppenblätter an Röhre und Fruchtknoten zu langen stehend-spitzen, hartkantigen lanzettlichen Schuppen umgebildet und auch die äußeren Tepalen mit solchen trockenen Spitzen versehen. Die Zahl der Tepalen ist meist sehr groß. Nur bei den *Rhipsalideae*, *Disocactus* und *Wittia* geht sie auf 8 bis 10 herunter. Meist stehen sie in Spiralfolgen, nur bei hochentwickelten Blüten nur in 2 Reihen. Häufig sind die inneren Tepalen sehr groß und machen die Blüte daher sehr auffällig. Ihre Farbe ist weiß (meist Nachtblüher) oder in verschiedenen Tönen von Gelb und Rot. Dabei ist zu beachten, daß gelb und rot auch bei verschiedenen Formen einer Art vorkommen kann. Blaue Farbtöne fehlen. Bei dem scharlachroten *Heliocereus speciosus* u. a. tritt jedoch ein bläulicher Schillerglanz auf der Innenseite des Perigons auf. Ueberhaupt zeigen die inneren Tepalen vieler Arten einen feinen Seidenglanz, der durch die papillöse Beschaffenheit der Epidermis hervorgerufen wird. Am Rande sind sie häufig gezähnt oder gefranst. Besonders hervorgehoben müssen die grünen Tepalen einzelner vogelblütiger Typen werden, die in Kontrast mit scharlachroter Röhre eine bei Vogelblumen häufige Kombination darstellen (*Cleistocactus smaragdiflorus*).

Die Primitivblüte der Kakteen ist regelmäßig und \pm radförmig geöffnet (z. B. *Peireskia*, *Opuntia*, *Rhipsalis*). Aus diesen Primitivformen haben sich in der Entwicklung der Familie in Anpassung an verschiedene Bestäuber durch ähnliche Ausbildung der Röhre und des Perigons unabhängig voneinander in verschiedenen Entwicklungslinien einander oft sehr ähnliche hochabgeleitete Blütentypen ausgebildet. Die höchste mögliche Entwicklungsstufe ist hierbei die Anpassung an bestäubende Wirbeltiere, und zwar bei den Tagblühern an Vögel (Kolibri), bei den Nachtblühern an honigsaugende Fledermäuse (*Cephalocereus* nach Porsch). Solche höchste Anpassungsstufen bedeuten namentlich die zygomorphen Blüten. Die meisten (und nicht, wie Vaupel noch meinte, alle) aufrecht stehenden Blüten sind regelmäßig. Bei einigen aufrechten (*Arequipa*, *Matucana*, *Morawetzia*) und vielen \pm horizontal gestellten Blüten kommt es zu \pm ausgeprägter Zygomorphie. Bei den großblütigen *Cereen*, *Echinopsis* u. a. ist eine zygomorphe Ausbildung nur angedeutet, indem die Staubblätter und Griffel eine einseitige Lage annehmen. Ich möchte diese einseitige Lagerung gar nicht als echte Zygomorphie auffassen, weil diese Einseitigkeit dadurch zustande kommt, daß die dünnen und langen Staubfäden einfach der Schwerkraft folgend auf die Unterseite der Röhre zu liegen kommen. *Echinopsis*blüten, die auf der Schattenseite zur Anlage gelangten und sich erst vor der Anthese durch Krümmung der Röhre nach der Lichtseite wenden, lagern die Staubblätter trotz ihrer inversen Stellung doch immer der Schwerkraft folgend. Auch die einsymmetrische Krümmung der Röhre bei

Echinopsis und ähnlichen ist rein mechanisch bezw. der Belichtung folgend bedingt.

Allgem.
Morphologie

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der eigentlichen Zygomorphie, die durch einsymmetrische Ausbildung (wenn auch wahrscheinlich noch regelmäßige Anlage) des Perigons als Anpassungserscheinung zustande kommt. Diese echte Zygomorphie ist eine Anpassung an den Kolibri und tritt daher nur an den tagblühenden Zweigen des Stammbaumes auf, an denen sie die höchste Entwicklungsstufe darstellt. Nur *Tacinga* (Abb. 12a) ist ein in der Stellung der Staubblätter und Griffel zygomorpher Nachtblüher, oder wird doch stets als nächtlich ange-

Die Blüte

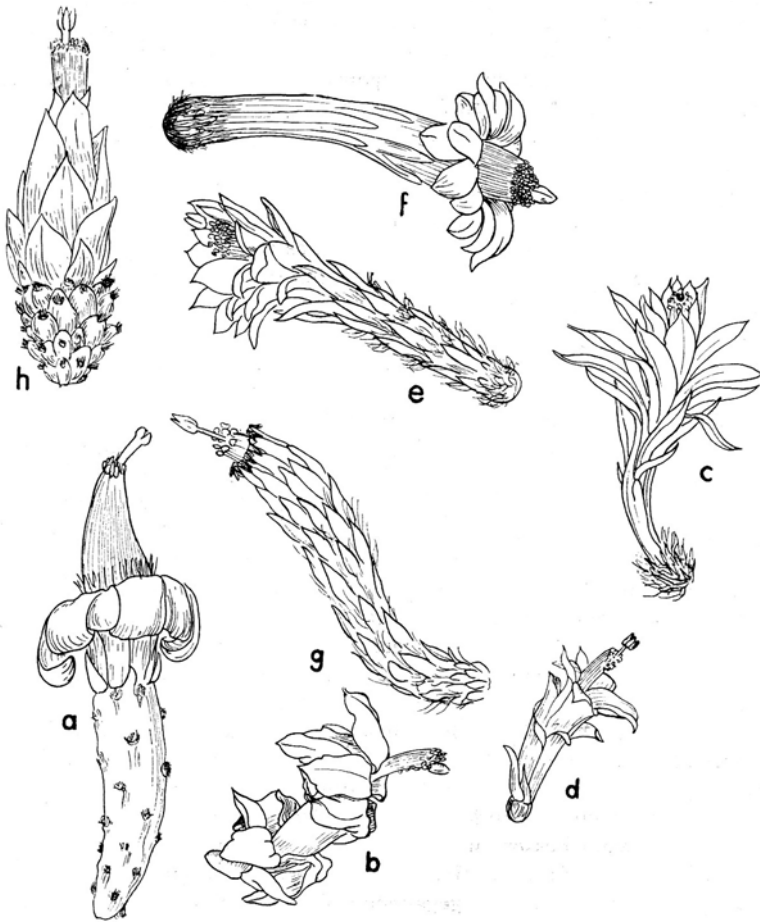


Abb. 12. Hochabgeleitete Blütenformen: a) *Tacinga funalis*; b) *Zygocactus truncatus*; c) *Aporocactus leptophis*; d) *Cochemia Poselgeri*; e) *Borzicactus acanthurus*; f) *Rathbunia alamosensis*; g) *Cleistocactus Baumannii*; h) *Nopalea cochenellifera* (nach Britton-Rose).

geben. In ihrer Organisation mit weit vorstehenden, zu einem Bündel zusammengeschlossenen Staubfäden und Griffel mit geschlossener Narbe, mit zurückgerolltem Perigon ohne Anflugplatz für Insekten, stimmt diese höchste Entwicklungsstufe der *Opuntieae* jedoch viel mehr mit den Vogelblumen als mit den in manchem den Vogelblumen analogen Nachtschwärmerblumen überein, so daß ein Studium der Ökologie dieser Blüte in der Heimat sehr wünschenswert wäre.

Alle anderen zygomorphen Blüten bilden die Endglieder tagblühender Zweige und sind in Anpassung an den hochentwickelten Farbensinn der Kolibris sehr lebhaft, meist rot, oft in Kombination mit Grellgrün (*Cleistocactus smaragdiflorus*, Narben von *Zygocactus*, *Rathbunia* u. a.) als Kontrastfarbe, gefärbt aber geruchlos. Zygomorphe Endglieder finden wir bei den *Hylocactae* in *Epiphyllanthus* und *Zygocactus* (Abb. 12b) einerseits, in *Disocactus* andererseits, bei den *Hylocereae* in *Aporocactus* (Abb. 12c). Unter den *Cereae*, *Sect. australis* stellen die *Loxanthocerei* eine ganz zygomorphe Sippe aus der tagblühenden Linie der *Trichocerei* (Bergers) dar (Abb. 12d, e), die *Sect. septentrionalis* entwickelt in *Rathbunia* (Abb. 12f) eine zygomorphe Gattung der *Heliocerei* und endlich erreicht bei den *Mamillariae* die Blüte in *Cochemia* diese höchste Vollendung. Es ist sehr auffallend, daß, weil auf gleiche ökologische Bedingungen zurückzuführen, bemerkenswerte Ähnlichkeiten zwischen den zygomorphen Blüten bestehen. Die Blüten von *Epiphyllanthus* bzw. *Zygocactus*, *Aporocactus* und *Cochemia* sehen einander überraschend ähnlich und die Blüte von *Borzicactus* findet ihre Parallele in *Rathbunia*.

Ueber die Entwicklungslinie, die von *Rhipsalidopsis* zu *Zygocactus* führt, wurde bereits berichtet. *Rathbunia* schließt sich an die engröhrige, jedoch noch regelmäßige und am Fruchtknoten noch reich bestachelte Blüte von *Machaerocereus gummosus* an, die sich wieder leicht von *Heliocereus* ableiten läßt. Durch den großen Formenreichtum besonders interessant sind jedoch die *Loxanthocerei*. Auch innerhalb dieser Gruppe beginnt die Zygomorphie mit sehr einfachen, an *Rathbunia* erinnernden Verhältnissen bei *Borzicactus*. In dieser Gattung sind die Perigonblätter noch ziemlich gleich lang, die auf der Unterseite der Blüte stehenden sind jedoch herabgebogen. Die Staubblätter stehen bereits in einem dichten Bündel vor und werden noch vom Griffel mit geschlossenen Narbenstrahlen überragt, was für diese Form der Vogelblume charakteristisch ist. Unter den *Brevicereoideae* stellt Arequipa die gleiche Entwicklungsstufe dar. Von dieser einfachen Form der Zygomorphie geht die Entwicklung zwei verschiedene Wege weiter: den einen Weg repräsentiert *Oreocereus* (z. T.) für die cereoiden, Morawetzia für die brevicereoiden Gattungen. Hier sind die Unterlippe bildenden herabgebogenen Tepalen stärker entwickelt und werden zum Haupt-Schauapparat, während die aufrecht, d. h. in der Richtung der Röhre bleibenden oberen Tepalen \pm verkleinert werden, so daß das Staubblattbündel oft noch stärker vorragt. Bei der zweiten Linie übernimmt die Röhre die Funktion als Schauapparat durch ihre lebhaftere Färbung, dagegen wird das Perigon stark rückgebildet; die ganze Blüte stellt nun eine Röhre mit sehr enger Oeffnung dar, die vom Staubblattbündel weit überragt wird. Dies ist eine in vielen Familien verbreitete Form der Kolibriblüte, da nur der schwebende Vogel den Nektar zu erreichen imstande ist. Unter den *Loxanthocerei* stellt *Cleistocactus* und *Denmoza* (die wohl besser zu den *Brevicereoidei* zu stellen wäre) diese faktisch höchste Entwicklungsstufe dar. Bei *Cleistocactus Baumannii* etc. wird die durch Reduktion des Perigons verlorengegangene Zygomorphie durch eine kräftige S-Krümmung der Röhre wieder hergestellt. Auch *Denmoza* hat schwach S-förmige Röhre. *C. smaragdiflorus* hingegen hat die gerade Röhre von *Borzicactus* beibehalten, so daß die Blüte nun eigentlich regelmäßig ist. Diese Regelmäßigkeit ist hier jedoch erst sekundär hinzugekommen. Vorhandensein und Grad der Krümmung ist hier wohl zweifellos eine Anpassung an die Schnabelform des Hauptbestäubers.

Eine ähnliche Entwicklung dürfte die Gattungen *Disocactus* und *Wittia* verbinden. *Disocactus biformis* hat noch wenig zygomorphe, etwas an *Chiapasia* erinnernde Blüten, während *D. Eichlamii* bereits hochangepaßte Kolibriblumen zeigt. Die nahe Verwandtschaft mit *Phyllocactus* geht aus der fruchtbaren Kreuzbarkeit der beiden Gattungen hervor. *Wittia* wieder hat kleine, engröhrige, regelmäßige Blüten, zwar ohne vorstehende Staubblätter, jedoch ebenfalls ohne jede

Die Verwertung geographischer Indizien für die Pflanzensystematik.

Phyto-
geographie

Einführung

Von Prof. Dr. Franz Buxbaum.

Wenn sich aus einer Urart durch Uebertritt auf Gebiete mit anderen äußeren Bedingungen mehrere neue Arten entwickelt haben, so werden diese untereinander und mit der Urart um so weniger Merkmale gemeinsam haben, 1. je größer der seit der Abtrennung verstrichene Zeitraum ist, 2. je größer die Verschiedenheit der die Artbildung hervorrufenden Bedingungen ist und 3. je weiter sich die neuen Arten vom ursprünglichen Areal entfernt haben. Wenn andererseits aus zwei einander nahestehenden Urarten durch Uebertritt auf ein (drittes) Gebiet neue Arten entstehen, so können diese infolge der beide gleich beeinflussenden äußeren Faktoren hohe Grade von Aehnlichkeit erreichen, ohne untereinander näher verwandt zu sein.

Auf diese beiden Erkenntnisse begründete R. Wettstein seine „geographisch-morphologische Methode“, die zur Aufklärung schwieriger Artgruppen außerordentlich wertvolle Dienste zu leisten imstande ist. Wettstein geht dabei von dem Grundsatz aus, daß verschiedene Gebiete einheitlicher äußerer Lebensbedingungen einander notwendig ausschließen, d. h. ohne Ueberschneidung, mit Uebergangsräumen nebeneinander liegen müssen. Demnach müssen die Areale von Arten, die aus einer Urart durch Einwanderung in Gebiete mit anderen Lebensbedingungen entstanden sind, einander ebenfalls ausschließen, in dem Uebergangsraum aber vielfach durch nicht hybride Uebergangsformen verbunden sein. Solche Artgruppen bezeichnen wir als „vikarierende*“) Arten“. Wo seit der Artbildung keine Störung der Verhältnisse eingetreten ist (in Europa z. B. bei nach der Eiszeit entstandenen Arten) werden diese einander ausschließenden Areale erhalten bleiben und die Aufklärung solcher Artgruppen leicht ermöglichen. Nur wenn große Störungen, wie etwa die Eiszeit, die so entstandenen Arten von ihren ursprünglichen Arealen vertrieben haben, werden nach Rückwanderung andere Verteilungen im Gebiete und Vermischungen der Arten auftreten können. Bei den von Wettstein nach dieser Methode durchgearbeiteten Artgruppen (*Euphrasia* and *Gentiana* Sect. *Endotricha*) ist es heute möglich, bloß auf Grund des Standortes zu sagen, welche Art vorliegt. Diese Verhältnisse erinnern sehr an gewisse Artgruppen unter den Kakteen, die morphologisch einander sehr ähnlich, am leichtesten nach ihrer Herkunft bestimmbar sind. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, daß es möglich sein wird, auch in so verworrene Artkomplexe, wie etwa um *Mammillaria centricirrha* u. a., nach dieser Methode mehr Klarheit zu bringen, wenn einmal die Gebiete der einzelnen Unterarten genau bekannt sind.

Bezieht sich diese Methode nun ausschließlich auf die niedrigste Kategorie, die Art, so kann doch die geographische Betrachtung auch in größeren Einheiten über Herkunft, Zusammengehörigkeit und Gliederung wichtige Schlüsse ermöglichen.

Ich konnte z. B. schon seinerzeit (Lebensgeschichte d. Blütenpfl. Mitteleur. Bd. 1/3) darauf hinweisen, daß man unter den *Pogoniris* (bärtigen Schwertlilien) Europas deutlich zwei verschiedene Gruppen unterscheiden kann. Durch kartographischen Vergleich lassen sich deutlich jene Arten, die östlicher (pannonischer) Herkunft sind, von jenen mediterraner Herkunft trennen. Besonders bemerkenswert ist dies bei den habituell sehr ähnlichen *I. pumila* (pannonisch) und *I. chamaeiris* (mediterran). In diesem Falle führt die geographische Betrachtung zu der Erkenntnis, daß zwei rein morphologisch anscheinend sehr eng verwandte Formen tatsächlich zwei verschiedenen Entwicklungsreihen angehören.

Werden sämtliche Formen einer Sippe kartiert, so ergibt sich in der Regel ein zentrales Gebiet, welches die weitaus meisten Vertreter der Sippe umfaßt. Einzelne Arten überschreiten dieses Gebiet häufig sehr bedeutend. Zu erklären ist ein solches Verhalten damit, daß sich in der Heimat der Urform in der eben geschilderten Weise \pm zahlreiche Arten entwickeln konnten, von denen aber nur einzelne besonders anpassungsfähige das Areal überschreiten und weitere Gebiete besiedeln konnten. Auch daraus ergibt sich eine Verwendungsmöglichkeit geographischer Indizien, indem die

*) d. h. etwa „benachbarte“.

Verteilung der Arten einer Sippe die Urheimat, d. i. jene Gegend erkennen läßt, in der der Ursprung der ganzen Sippe liegt. Auf diese Weise ist es aber oft möglich, auch festzustellen, von welcher Entwicklungslinie die betreffende Sippe abgeleitet werden kann.

Schöne Beispiele dieser Art bieten uns die Liliaceen, die, ebenso kompliziert in ihrer Entwicklungsgeschichte wie die Kakteen, teilweise von mir klargestellt werden konnten, wobei gerade geographische Indizien oft eine wichtige Rolle spielten („Entwicklungslinien der Lilioideae“, Bot. Archiv Bd. 38). Die Gattung *Androcymbium* weist in S.-Afrika eine große Artenzahl auf, die S.-Afrika deutlich als Ursprungsland erkennen läßt. Nur eine Art, *A. punctatum*, reicht bis ins Mediterrangebiet und gerade diese weist so große Ähnlichkeit mit *Colchicum* (Herbstzeitlose) auf, daß sie zweifellos als dessen Stammform anzusehen ist. Nun überschneiden sich die beiden Areale jedoch längs des ganzen Mittelmeerbeckens, so daß die Urheimat von *Colchicum* sowohl im östlichen wie im westlichen Teil des Mittelmeergebietes zu suchen sein könnte. Die Häufung der Arten im östlichen Teil klärt jedoch sofort diese Frage auf. Die primitiveren *Colchicum*-arten sind „synanth“, d. h. sie bringen Blätter und Blüten zugleich. Das Vordringen in die kühl gemäßigten Gebiete mit Winterkälte führt zur Entwicklung der „heteranthen“ Formen, d. h. jener, die die Blüte im Herbst, die Blätter im Frühling hervorbringen, was sich wieder durch Vergleich der Areale leicht beweisen läßt. Eine ganze, morphologisch betrachtet, sehr unklare Entwicklungsreihe wird so völlig geklärt. Es zeigt sich, daß eben der Uebergang in andere Klimate einen besonders starken Impuls zur Formenumbildung erteilt.

Daß dabei sehr weitgehende Veränderungen eintreten können, konnte ich, ebenfalls bei den Liliaceen, nachweisen. Die Gattung *Iphigenia* mit ebenfalls meist afrikanischen Arten umfaßt auch eine über Australien bis Indien verbreitete, sehr variable Art, *I. indica*. Diese weist gewisse Ähnlichkeiten mit der Gattung *Gagea* (Gelbstern) auf, obwohl im Bau der Grundachse sehr weitgehende, wenn auch durch Umkehrung des Vegetationsrhythmus erklärare Verschiedenheiten bestehen, die eine Einteilung der beiden Gattungen in zwei verschiedene Unterfamilien nötig machen. Die Verbreitung von *Gagea* weist ziemlich deutlich auf ihren Ursprung im zentralen Asien hin und tatsächlich überschneiden sich die beiden Areale in den Gebirgen Nordindiens (Grenze der tropischen Zone!), wo gerade zur primitivsten Gruppe gehörige Gageen vorkommen. Hier mußte also die Verbindung gesucht werden! Es ist wohl ein glücklicher Zufall gewesen, daß ich tatsächlich unter dem relativ wenigen Material, das mir zur Verfügung stand, eine aus diesem Gebiete stammende *Iphigenia* fand, die habituell geradezu verblüffend *Gagea*-ähnlich war und den Uebergang klar bewies! Hier hat sich die aus genauer Kenntnis der Grundlagen gestellte Prognose, wo Uebergangsformen auftreten müssen, glänzend bewährt.

Ich habe hier mit Absicht keine Beispiele aus der Familie der Kakteen herangezogen, sondern solche aus einer ähnlich komplizierten, mir aber durch jahrelanges Studium restlos aufgeklärten Liliaceen-Gruppe. Ich wollte damit einem allfälligen Vorwurf der „Tendenz“ die Grundlage nehmen und andererseits zeigen, daß geographische Indizien sehr oft dort zum Ziele führen, wo die Morphologie glatt versagt, und daß tatsächlich gewisse Vorkommensprognosen bei genauer Kenntnis eines Formenkreises auf Grund der geographischen Methode möglich sind¹⁾. Natürlich wird sich die geographische Methode um so sicherer anwenden lassen, je genauer die geologische und klimatologische Vergangenheit des betreffenden Gebietes bekannt ist. Geologe und Phytogeograph müssen eng zusammenarbeiten, wobei der Phytogeograph nicht selten dem Geologen Beweismaterial liefern kann.

Niemals ist jedoch die morphologische Vorarbeit zu entbehren. Es sind in jedem Falle zunächst durch sorgfältigste morphologische Untersuchungen die möglichen Entwicklungsreihen festzustellen. Durch Kartierung der Standorte und Vergleich der so gewonnenen Verbreitungskarten unter Berücksichtigung der vermutlichen geologischen und klimatischen Vergangenheit des Gebietes erhält man dann die Urheimat der Sippen, die Ausbreitungswege und die stammesgeschichtlichen Beziehungen zu anderen Sippen.

¹⁾ Man beachte, daß C. Backeberg im Jahrbuch der DKG. 1935/36 S. 74 schreibt: „Dieser Fund (*Morawetzia Doelziana*) und die gleichzeitige Entdeckung des *Cleistocactus Morawetzianus* Bbg. in Zentralperu sind ein über meine Erwartungen hinausgehender Erfolg meines Versuchs, auf Grund vorheriger Erwägungen bestimmte Pflanzen in gewissen Gebieten festzustellen“. (Dölz).

Ueber die Berechtigung enger Gattungsbegriffe bei den Kakteen.

Nomenklatur
und Beschr.

Allgemeines

Von Prof. Dr. Franz Buxbaum.

Es ist eine eigenartige Erscheinung, daß die Aufteilung der alten Gattung *Mesembryanthemum* durch N. E. Brown in viele Kleingattungen widerspruchslos hingenommen wurde, obgleich auch sie für den Laien-Liebhaber erhebliche Schwierigkeiten mit sich brachte und vermutlich auch über sie das letzte Wort noch nicht gesprochen ist, und andererseits ein wahrer Entrüstungssturm ausgelöst wurde, als Britton und Rose aus den 21 Schumann'schen Gattungen ihre 125 Gattungen der Kakteen aufstellten. Nun haben aber die in den letzten anderthalb Dezennien stets fortschreitenden Sammelreisen in die Kakteengebiete, namentlich in jene Südamerikas, uns noch eine ungeahnte Zahl neuer Arten gebracht, unsere Kenntnisse erweitert und vertieft, und endlich die (mit der Entdeckung der *Morawetzia*) 142 Britton-Rose-Berger-Backeberg'schen Gattungen beschert, die ich auf Grund meiner, in diesem Hefte des Jahrbuches niedergelegten Untersuchungen über die „*Strombocacti*“ noch um eine vermehren mußte. Diese Gattungen werden heute allgemein anerkannt und doch ist der Sturm gegen den engen Gattungsbegriff noch nicht ganz abgeflaut. Es ist daher von Interesse zu untersuchen, inwiefern ein enger Gattungsbegriff bei den Kakteen berechtigt erscheint.

Wir können aber über eine höhere systematische Kategorie überhaupt nicht sprechen, ohne auf die grundlegende Kategorie, die Art, wenigstens kurz einzugehen. Wettstein definiert die Art als „die Gesamtheit der Individuen, welche in allen, dem Beobachter wesentlich erscheinenden Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen“. Schon diese Definition zeigt, wie sehr der Artbegriff vom Autor abhängig ist. Nur eine Zeit, in der man die Arten als „von Urbeginn geschaffen“ und unveränderlich betrachtete, konnte die Forderung einer durchgreifenden Einheitlichkeit des Artbegriffes aufstellen. Die Erkenntnis der Entwicklung machte diese Forderung von vornherein illusorisch. Wenn es auch Formenkreise gibt, deren Arten deutlich und gut voneinander unterschieden werden können, sogenannte „gute Arten“ der alten Botaniker, so stoßen wir namentlich in jungen Gattungen auf ganze Formenschwärme mit einer außerordentlichen Variationsbreite, in denen wohl die typischen Formen deutlich voneinander unterschieden sind, die Untersuchung einer größeren Individuenzahl aber alle Uebergänge zwischen den einzelnen „Arten“ des Formenkreises zeigen. Diels spricht von einem „Netzwerk von Formen, das sich nach allen drei Richtungen des Raumes ausdehnt“. In einigen Fällen ist das Maschenwerk hinreichend weit, um einzelne Bezirke deutlich abgrenzen zu können, in anderen so dicht, daß eine solche natürliche Abgrenzung nicht mehr möglich ist. Um aber die Uebersicht nicht ganz zu verlieren, ist es notwendig, hier künstliche Bezirke zu schaffen. Es entsteht so ein rein subjektiver, weil eben künstlicher Artbegriff. Solche Arten können nun je nach dem Autor, aber auch nach der Mannigfaltigkeit des ganzen Formenschwarmes sehr verschieden begrenzt werden. In formenreichen Gruppen wird man manchmal der Uebersichtlichkeit halber Merkmale zu Artcharakteren heranziehen, die in formenarmen Gruppen kaum zur Aufstellung einer Varietät führen würden. Dieses „Artproblem“ hat seit Jahrhunderten die Besten der botanischen Wissenschaft beschäftigt, und doch ist es bis heute und wohl auch für alle Zukunft unlösbar.

Ist nun schon in der systematischen Grundkategorie, der Art, eine Absolutheit nicht zu erreichen, die Subjektivität nicht auszuschalten, so muß dies naturgemäß für die höhere Kategorie, die Gattung, noch in erhöhtem Maße gelten.

„Als Gattung sind zunächst alle Komplexe von Arten zusammenzufassen, die durch ein tiefgreifendes Merkmal oder eine Mehrzahl von solchen konstant von den angrenzenden geschieden sind. Gewöhnlich wird dabei gefordert, die Unterschiede der Gattung dürften nicht durch Zwischenformen überbrückt sein Aber es wäre ganz gefehlt, sich dieser Forderung blindlings zu unterwerfen“ (Diels). Sie zu erfüllen ist stets ein ideales Ziel der Systematik gewesen, aber sehr häufig undurchführbar. In vielen Fällen würde die Zusammenlegung aller, durch Uebergänge miteinander verbundenen Artgruppen in eine Gattung dazu führen, daß ein für alle geltender Gattungs-

Charakter überhaupt nicht mehr gegeben werden kann. Ueberdies würden solche Gattungen zu umfangreich, was aus rein praktischen Gründen vermieden werden soll. Die alte Gattung *Cereus* ist ein Musterbeispiel einer solchen Gattung, die unter Zusammenschweißung von Arten, die untereinander nicht einmal näher verwandt sind, eine solche Formenfülle umfaßte, daß man sich unter einem „*Cereus*“ schlechtweg überhaupt nichts vorstellen konnte. Man vergleiche demgegenüber *Aporocactus*, *Chamaecereus*, *Selenicereus*, *Myrtillocactus* etc., Begriffe, die eine ganz klar umrissene Formen- gruppe vergegenwärtigen, die ganz bestimmten Gegenden angehören und ganz bestimmte Kulturanforderungen stellen. Und in bezug auf die Kakteen ist gerade dieser letztere Punkt überaus wichtig. Man denke an einen Liebhaber mit beschränkten Raumverhältnissen, der, angelockt durch Angaben über die Blütengröße, Samen von „*Cereus*“ (= *Selenicereus*) *hamatus* erwirbt, eine Art, die an Sparrigkeit und Wüchsigkeit noch den *Selenicereus grandiflorus* übertrifft. Der Liebhaber hat also von den kleinen Gattungen keinen Nachteil, sondern nur Vorteile, da ja ohnehin nur ein kleiner Teil der 143 Gattungen wirklich in Kultur ist.

Aber praktische Gründe sind hier nicht so maßgebend. Viel wichtiger ist die wissenschaftliche Forderung, daß in einer Gattung nur Arten zusammengefaßt werden dürfen, die tatsächlich untereinander entwicklungsgeschichtlich zusammenhängen, kurz gesagt, nur wirklich verwandte Arten. Diese Forderung haben, wie Schumann selbst betonte, die alten Sammelgattungen durchaus nicht erfüllt. Aus dieser Forderung heraus erscheint es jedoch besser, im Zweifelsfalle eine Trennung als eine Vereinigung vorzunehmen. Im Zuge einer eben im Druck befindlichen Arbeit über die Phylogenie der Liliaceen konnte ich mehrfach feststellen, daß als „Untergattung“ einer Gattung zugeteilte Formen weniger Verwandtschaft mit der betreffenden Gattung hatten als andere, selbständig geführte Gattungen! Natürlich mußte ich die Trennung vollziehen mit dem Erfolg, daß die bis dahin höchst unklaren Gattungscharaktere plötzlich durchaus einheitlich und klar wurden, die phyletischen Verhältnisse plastisch hervortraten! Freilich wird es dabei vorkommen können, daß die Merkmale, die zur Trennung der Gattungen dienen, sehr minutiös werden, und diese können noch durch Uebergänge verbunden sein. Aus diesem Grunde hat z. B. ein Anhänger übergangsloser Gattungen alle 2000 Arten der Familie der Cruciferen (Kreuzblüter) in einer einzigen Gattung „Crucifera“ zusammengezogen, eine in jeder Hinsicht unmögliche Lösung, die aber sehr an die alten „*Echinocactus*“ und „*Cereus*“ erinnert! Aehnlich geringfügige Gattungs- unterschiede finden wir aber auch bei den Umbelliferen, Compositen und anderen Familien. Eine zweifellos noch so junge Familie wie die Kakteen es sind, ist noch in so lebhafter Entwicklung begriffen, daß übergangslose Gattungen gar nicht erwartet werden können, während bei alten Familien die aus einer gemeinsamen Stammform entstandenen Gattungen sich meist bereits weiter voneinander entfernt haben, wobei die Zwischenformen oft ausgestorben sein können. Nur in solchen Fällen können wir auf streng geschiedene Gattungen rechnen. Würden auch bei Kakteen die Zwischenformen verschwinden, so würden die einzelnen Gattungen in ihrer heutigen Fassung sogar sehr gut getrennt sein, denn die zur Trennung herangezogenen Merkmale sind oft gar nicht so geringfügig, als es bei mangelhafter Kenntnis erscheint. Es ist gewiß richtig, daß verschiedene der heutigen Kakteengattungen untereinander sehr eng verwandt und durch zahlreiche Uebergangsformen untereinander verbunden sind. Vergleichen wir aber die Endglieder zweier oder mehrerer solcher verbundener Entwicklungsreihen, so sehen wir doch deutlich die oft tiefgreifenden Unterschiede, die durch auseinanderstrebende Entwicklungstendenzen aus einer Mittelform entstanden sind. Darauf kommt es aber m. E. an, daß wir auseinanderstrebende Entwicklungslinien auch wirklich trennen! Wenn dann vielleicht einmal noch genauere Bearbeitungen zu dem Schlüsse kommen sollten, daß diese oder jene Gattungen doch zusammen- zuziehen seien, so werden sie doch zur klareren Gruppierung sicher zumindest als Untergattungen erhalten bleiben.

Die Sippe der *Loxanthocerei* Bckg.

Beiträge . . .

Loxanthocerei

Einl. Uebers.

C. Backeberg:

Einleitende Uebersicht.

(Vorbemerkung: Die Aufstellung der Sippe *Loxanthocerei* Bckg., eine natürliche Zusammenfassung der „schieflütigen“ Gattungen, ist ein Stück Geschichte der neuen Kakteenforschung; die Gattungsnamen der Sippe sind zum großen Teil alte Schöpfungen; harmonisch zusammengestellt gemäß den verwandtschaftlichen Zusammenhängen wurden sie aber erst in der jüngsten Forschungsepoche. Die Geschichte der Gattungen sei hier kurz skizziert:

Schon 1861 begründete L e m a i r e die Gattung *Cleistocactus* (der Verschlussblütigen) mit den beiden Arten *Cleist. Baumannii* (und *colubrinus*) und *Cleist. rhodacanthus*, die Gattung, von der S c h u m a n n S. 59 seiner Gesamtbeschreibung sagt, daß sie ebenso wie *Eulychnia* und *Myrtillocactus* ein Recht auf Erhaltung wohl dann erheben könne, wenn man einmal ein gutes System der Gruppe (*Cereus*) mit mehreren Gattungen auf die Beschaffenheit der (seinerzeit) noch nicht genügend bekannten Blüten der *Cereus*arten gründen könne.

A. B e r g e r zerlegte im Mai 1905 (A Systematic Revision Of The Genus *Cereus* Mill.) die Gattung *Cereus* in eine Reihe von Untergattungen, unter denen sich *Oreocereus* befindet¹⁾.

1909 wurde von R i c c o b o n o *Oreocereus* zur Gattung erhoben. Zu gleicher Zeit²⁾ trennte er von *Cleistocactus* die Gattung *Borzicactus* ab (Blütenröhre weniger gebogen; anderer Blütenbau).

Ihre Standortstudien veranlaßten 1922 B r i t t o n & R o s e zur weiteren Verfeinerung der Trennlinien mit Aufstellung der Gattungen *Denmoza* (begründet auf dem Lemaire'schen *Cleist. rhodacanthus*), *Arequipa* und *Matucana*.

1934 sonderte B a c k e b e r g von *Borzicactus* zwei Arten ab, *Borz. plagiostoma* und *Borz. aurivillus* unter gleichzeitiger Feststellung der Synonymik dieser Arten mit *Cactus Humboldtii* H.B.K. bzw. *Cactus icosagonus* H.B.K. Der hier für diese beiden Arten gebrauchte Gattungsname *Binghamia* stammt von Britton & Rose. Die Gattung *Binghamia* Br. & R. wird von Backeberg, das muß hervorgehoben werden, mit verändertem Charakter gebraucht. Die Amerikaner nahmen als Leitart eine an sich neue Art, die sie aber nicht erkannten³⁾, hielten sie für identisch mit dem von Vaupel beschriebenen *Cereus melanostele* und stellten sie schließlich dem unvollkommen bekannten *Cereus multangularis* Haw. gleich; bei der schriftlichen Bearbeitung scheinen sie schließlich den sehr ähnlichen „*Borz. aurivillus*“, den sie, nach ihrer kurzen Beschreibung zu schließen, am Standort nicht identifiziert oder nicht gefunden haben, mit herangezogen zu haben, denn ihre Leitart „*Binghamia melanostele*“ wird dahin charakterisiert⁴⁾, daß sie an der blühbaren Seite einen Borstenschopf entwickelt. Das ist das Merkmal, das nun B e r g e r 1926 in seinen Entwicklungslinien bei *Binghamia* Br. & R. als das entwicklungs geschichtlich bedeutsame und ausschlaggebende in den Vordergrund stellt. Da dieses Merkmal nach den Beobachtungen Backeberts den oben erwähnten, bisher zu *Borzicactus* gestellten Arten zukommt, aber bei den Roseschen Pflanzen nicht auftritt, hat Backeberg in seinem gerade auf der Entwicklungsgeschichte aufbauenden System nicht diese Bergersche Charakterisierung der Gattung *Binghamia* fallen lassen, sondern diesen Namen für die beiden Arten mit seitlichem Borstenschopf, also *Binghamia Humboldtii* und *Binghamia icosagona*, erhalten, während er die Roseschen Pflanzen, um jeder Verwirrung in der Betrachtung der Entwicklungslinien vorzubeugen, mit anderer Arten zu seiner Gattung *Haageocereus* vereinigte. Die zur Sippe *Loxanthocerei* gestellte von *Borzicactus* abgetrennte Gattung ist also nach B a c k e b e r g genau zu bezeichnen als *Binghamia* Br. & R. *mutatis charact. Bckg.*

¹⁾ Im Schlüssel als aktinomorph blühend bezeichnet, also von *Cleistocactus* noch getrennt gestellt (anders dann 1926 in Bergers Entwicklungslinien).

²⁾ V. Riccobono: Studiî sulle Cattede del R. Orto Botanico di Palermo, in Bolletino del R. Orto Botanico a Giardino Coloniale di Palermo VIII (1909) pag 215—266 (258 ff).

³⁾ So S. 75 in „Neue Kakteen“ von Backeberg und Werdermann (1931).

⁴⁾ Britton und Rose, „The Cactaceae“ Vol. II pag. 168.

1936 gründete Backeberg auf eine neu gefundene Art mit Cephalium die Gattung *Morawetzia*. Dölz)

Daß schon frühere Autoren einen Zusammenhang dieser Gattungen gesehen hatten, erkennen wir aus der kleinen Schrift von R. Roland-Gosselin, die er 1904 über Nachlaßnotizen von Dr. Weber herausgab; Weber hatte die folgenden Arten zu *Cleistocactus* gestellt: *C. laniceps*, *parviflorus*, *hyalacanthus*, *Kerberi* (eine *Rathbunia* aus Mexiko), *Humboldtii*, *icosagonus*, *sepium*, *serpens*, *aureus*, *colubrinus*, *rhodacanthus*, *Celsianus*, *Monvilleanus* (nicht mehr festzustellen, nach Weingart *C. aurivillus* (*icosagonus*) nahestehend), *parvisetus* und *chotaensis*.

Bei *Cereus chotaensis* Vpl. haben wir es möglicherweise mit *C. chlorocarpus* D. C. zu tun; Weber sagt, er sehe einer so benannten Art ähnlich, die Humboldt sammelte. De Candolle hat *C. chlorocarpus*, Vaupel *C. chotaensis* beschrieben, der orangefarbig blühen und 2 m hoch sein soll. Da er zu den Humboldtplanzen gehören soll, kann nach den erwiesenen übrigen Synonymen und der Höhe der Pflanzen, die ich ja persönlich kenne, meine Vermutung zutreffen.

Webers Aufstellung, die uns Roland-Gosselin vermittelte, umfaßt also die heutigen Gattungen *Cleistocactus*, *Binghamia*, *Erdisia*, *Denmoza*, *Oreocereus*, *Rathbunia*, mithin alles Pflanzen, bei denen er sich der besonderen Blütenform bewußt war. Der geniale Kakteenkenner hat also hier die Blüten als Grundlage der richtigen Zuteilung genommen, wenn er auch bei *Erdisia* irrte, die zur Sippe *Correocerei* zu stellen ist. Daß *Rathbunia* hierher nicht gehört, konnte er nicht wissen; daß eine Aufteilung in mehrere Gattungen geschehen sollte, ergab sich erst aus späteren Erwägungen, Beobachtungen und weiterem Pflanzenmaterial. Daß aber der alte Kakteenfachmann Lemaire *Cleistocactus* schon 1861 aufstellte, zeugt ebenso sehr für dessen Scharfblick, wie die Wiedereinbeziehung in späterer Zeit den Irrweg erkennen läßt, den die Kakteenbotanik zeitweilig gegangen ist. Webers Zusammenfassung beweist, daß er sogar die nördliche Parallelentwicklung mit zygomorphen Blüten, *Rathbunia*, richtig in die einzige, für ihn gegebene Gattung aufnahm¹⁾. Heute sind wir an Hand der neueren Kenntnisse in der Lage, Karten herauszubringen, die genau das Vorkommen der einzelnen Gattungen aufzeichnen und uns so ein plastisches Bild von der Ausdehnung der Sippe und ihrer Gattungen geben.

Diese Cereensippe wird uns die Bedeutung eines Systems auf entwicklungs-geschichtlicher Grundlage zeigen, das aus der „Rücksicht auf die Charaktere der Fortpflanzungsorgane“ aufgebaut wurde; an anderer Stelle des Jahrbuchs wird dargelegt werden, welche wichtigen Merkmale wir in dieser Beziehung in den Blüten, ihrer Entstehung, ihrem Sitz und ihren Kennzeichen besitzen, ebenso in der Frucht, die oft noch veränderte oder zusätzliche Merkmale zeigt.

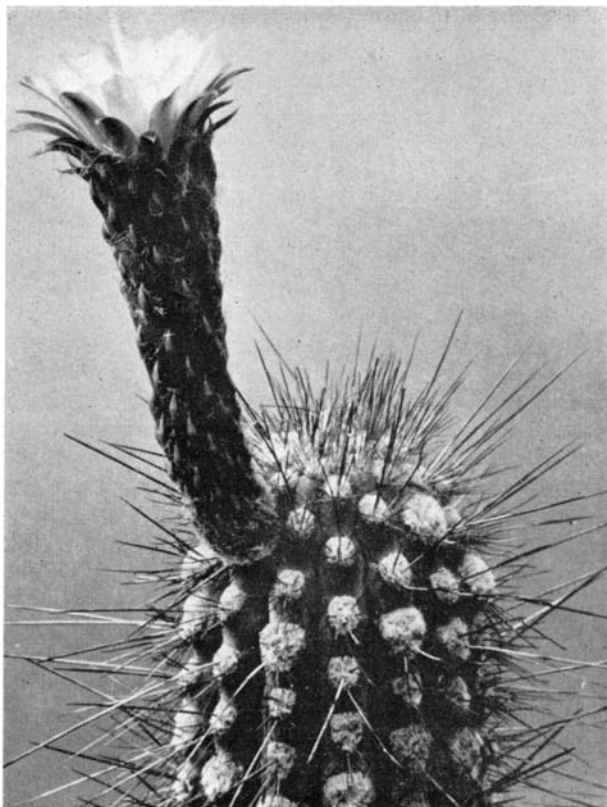
Der Betrachtung der Sippe *Loxanthocerei* will ich Bergers Worte voranschicken, die er in seinen Entwicklungslinien S. 87 unten schrieb:

„Eine auffallende Tatsache ist, daß die Entwicklung in Stufen erfolgte und daß Parallelstufen wiederholt in den verschiedenen Stämmen, Aesten oder Zweigen der Familie auftreten, und daß nicht selten in Verbindung mit neuen fortschrittlichen Charakteren ältere, atavistische wiederholt werden.“

Die *Loxanthocerei* vereinigen diese Tatsachen und zeigen in sich gewissermaßen die stufenweise Entwicklung der Cactaceae. Immer wieder beobachtend erkannte ich auf meinen Standortsreisen immer mehr die Zusammengehörigkeit der zu dieser Sippe gestellten Gattungen, die an sich die Merkmale verschiedener Entwicklungsstufen aufweisen. Wir beobachten bei den *Loxanthocerei* etwas ältere

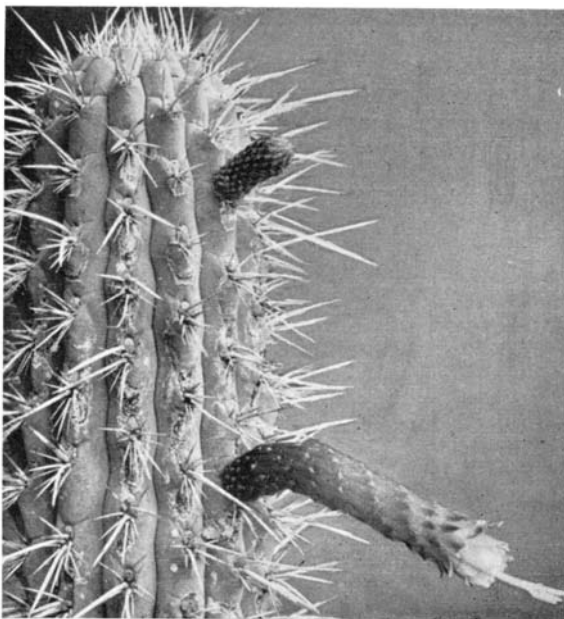
¹⁾ Die Sippe *Loxanthocerei* umfaßt also nicht etwa alle schießblütigen Cactaceae, sondern ist eine entwicklungs-geschichtlich und geographisch zusammenhängende Gruppe, mit der Gattungen mit ebenfalls ± zygomorphen Blüten wie *Aporocactus*, *Rathbunia*, *Cochemiea* u. a. keine Verbindung haben.

× 1.0



*Trichocereus
fascicularis*

× 1.0



*Cleistocactus
Morawetzianus*

Phot. Backeberg

Charaktere, nämlich noch behaarte Röhren und Fruchtknoten, und sehr fortgeschrittene Charaktere, nämlich Schiefblütigkeit in allen Stadien, Verkahlung der Röhre (*Matucana*) und Bildung eines echten Cephaliums (*Morawetzia*).

Um die Stellung der Sippe *Loxanthocerei* in der Gesamtentwicklung und ihre Verbindung zu den *Trichocerei* aufzuzeigen, sei schon hier auf zwei in dieser Beziehung aufschlußreiche Pflanzen eingegangen. In *Cleistocactus Morawetzianus* und *Trichocereus fascicularis* können wir die Berührungspunkte zwischen *Cleistocactus* und *Trichocereus* erkennen, zu welchen letzteren Berger einst *Cleistocactus* stellte.

Cleistocactus Morawetzianus hat als einziger der Gattung eine fast winklig gebogene, rein weiße Blüte mit grünlichem Einschlag, *Trichocereus fascicularis* dagegen eine leicht gebogene, große Blüte mit fast etwas schief amnutendem Saum, ziemlich geschlossen, der Stempel hervorragend; weswegen Rose sagte: „The flowers of this species differ from those of typical *Trichocereus* in that they are very slender, bent near the base, and have short (!) perianth-segments“ (Die Blüten dieser Art weichen von denen typischer *Trichocereen* darin ab, daß sie sehr schlank sind, an der Basis gebogen (!), und mit kurzen Hüllblättern). Daß der Stempel meistens \pm herausragt, hat Rose übersehen; die Abbildung in THE CACTACEAE zeigt typisch den Uebergang zu einer *Cleistocactus*blüte, und die Frucht kann man gut als eine sehr große *Cleistocactus*frucht bezeichnen. Sie ist rund, reif rötlich-gelb, klein beschuppt und schwach behaart! Die Blütenfarbe von *Trich. fascicularis* wird von Rose angegeben: „outer perianth-segments . . . pinkish; inner perianth-segments . . . greenish to brownish (not white)“ (äußere Hüllblätter rosafarbig, innere bräunlich, nicht weiß). Ganz stimmt das nicht, denn bei mir in der Kultur beobachtete Blüten könnte man teilweise besser als weißlich bezeichnen.

Wir haben hier also ein vorzüglich klares Bild entwicklungsgeschichtlicher Beziehung von *Trichocereus* und *Cleistocactus*. Warum also eine Trennung in verschiedene Sippen? Der weißblühende *Cleistocactus Morawetzianus* n. sp. zeigt in Blütenfarbe und Röhre den Uebergang zu einer unbedingt eigenen Sippe, den *Loxanthocerei*. Hier sieht man in der Röhre die Umbildung zur zygomorphen Struktur und die Reduzierung der Hüllblattgröße. Die bei *Cleistocactus* einzig dastehende Blütenfarbe läßt wohl auf Abstammungsäste schließen, die aus den *Trichocereus*ahnen hervorgingen. Die grundsätzlich andere Form der Blüte aber erfordert ein Zusammenfassen in eine eigene Sippe all derjenigen Gattungen, die eine gewisse Uebereinstimmung dieser Merkmale zeigen.

Cleistocactus ist sozusagen die nächste Entwicklungsstufe nach *Trichocereus*, hervorgegangen aus einem entwicklungsbeweglicheren Ahnenast. Daß es solche gab, dürfte klar sein: Wir haben heute ganz alte Formen in *Peireskia* und außerordentlich hochentwickelte Formen wie *Cephalocereus* beieinander in der Familie.

Von röhrenförmigem, fast regelmäßigem Bau (wie bei *Cleistoc. Herzogianus* und ähnlichen) mit ziemlich geraden Röhren, über winklig gebogene Röhren eines ziemlich regelmäßigen Baus, aber gleichzeitig mit Merkmalen typischer *Cleistocactus*blüten, bis zur ausgesprochen zygomorphen Blüte, von behaarter bis zu völlig kahler Blüte, von ceroidem bis fast cactoidem Wuchs sehen wir uns in den *Loxanthocerei* eine große, entwicklungsbewegliche, aufschlußreiche Sippe entgegen-treten, die nicht nur in sich eine ausgezeichnete Geschlossenheit und ein klar umrissenes geographisches Vorkommen zeigt, sondern die uns auch sogar in sich Beispiele für die in der Entwicklung fortschreitende Zygomorphie der Blüte, der Biegung der Röhre und die nahe Beziehung cactoider zu ceroiden Formen zeigt.

Dazu kommt noch die Einheitlichkeit der Blütenfarbe mit der Ausnahme von *Cl. Morawetzianus*, des offenbaren Anschlusses an *Trichocereus*; obwohl die Blütenfarben kein Merkmal für systematische Abgrenzungen sind, so weichen sie doch bei *Cleistocactus* ganz erheblich von denen der Sippe *Trichocerei* ab, bei der nur die cactoiden Lobivien diese Blütenfarben aufzeigen.

Der Formenkreis der „Strombocacti“

Beiträge . . .

Strombocacti

Von Prof. Dr. Franz Buxbaum.

Als Britton und Rose 1922 für die De Candolle'sche *Mammillaria disciformis* (1828), d. h. den Pfeiffer'schen *Echinocactus turbiniiformis* (1838) die neue Gattung *Strombocactus* aufstellten, war noch kein weiterer Vertreter dieser Gruppe bekannt. A. Berger bezeichnet 1926 die Fric'sche *Obregonia Denegrii* als zweite Art dieser Gattung, führt sie 1929 aber doch als eigene Gattung an. Sonderbarerweise zählt er 1926 die Gattung *Strombocactus* in der „Linie mit gelben Blumen“ der *Lepidanthi* auf, obwohl sowohl *Str. disciformis* als *Obregonia Denegrii* weiße Blüten haben. Inzwischen wurde 1928 von Bödeker der *Echinocactus Schmiedickeanus* beschrieben und als verwandt mit *Str. disciformis* erkannt. So gelangte diese Art zu *Strombocactus* und seine später bekannt gewordenen Verwandten, *Echinocactus macrohele* Werd. (1931), *Thelocactus lophophoroides* Werd. (1934) und *Strombocactus pseudomacrohele* Beckg. (1935) mußten dadurch zwangsläufig ebenfalls in diese Gattung eingereiht werden. Erst Backeberg erkannte (1936), daß zwischen dem ursprünglichen *Strombocactus disciformis* und dem Verwandtschaftskreis des *Str. Schmiedickeanus* doch sehr tiefgreifende Verschiedenheiten bestehen, die zumindest eine Teilung der Gattung in die zwei S.-Gen. *Turbinicactus* (*Str. disciformis*) und *Turbinicornus* (die übrigen Spec.) notwendig machten. Er erkannte auch, daß *Obregonia* in bezug auf die Blütenmerkmale etwa zwischen den beiden S.-Gen. von *Strombocactus* zu stehen kommt. Namentlich die letztere Tatsache veranlaßte mich, den ganzen Formenkreis der „*Strombocacti*“ einer kritischen Ueberprüfung zu unterziehen und ihre verwandtschaftliche Gruppierung festzustellen.

Es war dabei notwendig, von dem einzigen echten *Strombocactus*, d. h. von der Britton-Rose'schen Gattungsdiagnose auszugehen. Sie lautet:

„*A low, depressed, nearly spineless cactus, with imbricated chartaceous scale-like tubercles; flowers small, central, subcampanulate, nearly white; scales on the flower tube with thin papery margins, scales on the ovary only near the top, small; fruit nearly naked; seeds small.*“

Der augenfälligste Unterschied gegenüber den Arten der U.-G. *Turbinicornus* hegt jedenfalls in den Samen. (Bedauerlicherweise liegt in der Artbeschreibung bei Britton-Rose ein sehr irreführender Druckfehler vor, indem es heißt: „Seeds 3 mm in diameter“ statt „0,3 mm“.) Der Samen von *Str. disciformis* ist fast staubfein, hellrotbraun, annähernd kugelig und nur auf der Seite des Nabels verlängert. Die Samenschale ist mit einzeln stehenden, halbkugeligen hochglänzenden Warzen besetzt, die dem ganzen Samen das Aussehen eines altsteirischen sog. Buckelofens geben. Der Nabel ist sehr klein, neben ihm sitzt aber ein mächtig entwickelter, hell gefärbter Arillus. (Abb. 1.)

Die *Turbinicorni* hingegen haben einen ca. 1,5 mm langen, ca. 1 mm breiten, also verlängerten ± matt bräunlich schwarzen Samen (Abb. 2). Seine Samenschale ist ebenfalls warzig, die Warzen stehen aber so dicht, daß sie einander abplatten und nur eine punktig rauhe Oberfläche ergeben. Sie sind auch nicht hochglänzend, sondern ± matt. Der Hauptunterschied liegt jedoch in dem großen etwas vertieften Nabel und dem völligen Fehlen eines Arillus.

Die Samen von *Aztekium Ritteri* stehen jenen von *Strombocactus disciformis* sehr nahe, weisen jedoch andererseits auch deutlich zu *Turbinicornus* hin. Sie sind etwa doppelt so groß wie bei *Str. disciformis*, dunkel gefärbt. Die bei *Strombocactus* einzeln stehenden kleinen Buckel der Testa sind hier sehr groß und dadurch nahe aneinander gerückt. Die Samenoberfläche ist dadurch grob

Dez. 1936

höckerig. Am Nabel steht auch hier ein heller Arillus, der jedoch bei weitem nicht die relative Größe des Arillus von *Strombocactus* erreicht. (Abb. 3.)

Die Samen von *Obregonia Denegrii* beweisen ebenfalls ihre nahe Zugehörigkeit zu *Turbincarpus*. Sie sind groß, schwarz, ohne Arillus und auf der Oberfläche feinhöckerig; die Höcker sind jedoch etwas größer als bei *Turbincarpus* und mehr länglich, reichen dabei aber in voller Ausbildung bis zum Nabel.

Wenn wir in Betracht ziehen, daß die bloße Ausbildung der Warzen als ausreichender Grund zur Abtrennung der Gattung *Obregonia* betrachtet werden konnte, so ist doch unzweifelhaft, daß so tiefgreifende Unterschiede des Samens,

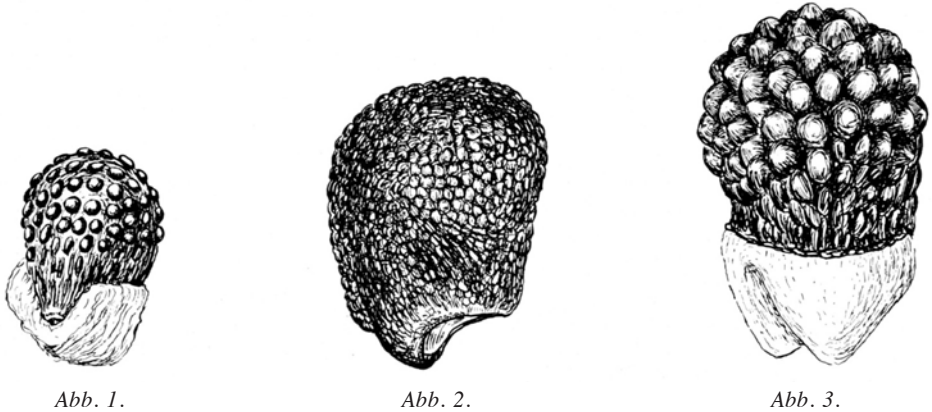


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 3.

Abb. 1—3 Samenkorn von *Strombocactus disciformis* (1), *Turbincarpus macrohele* (2), *Aztekium Ritteri* (3).



Abb. 4.



Abb. 5.



Abb. 6.

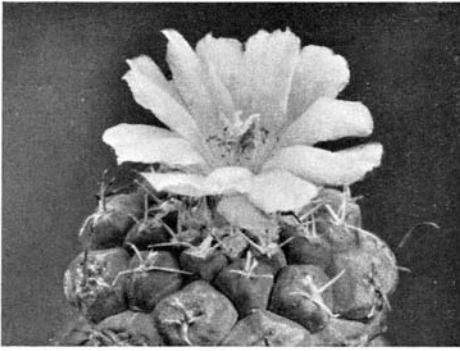
Abb. 4. Junger Seitensproß von *Aztekium Ritteri*. Abb. 5. *Turbincarpus macrohele*, erstes Stachelbüschel des Sämlings. Abb. 6. *Strombocactus disciformis*, Sämling in Aufsicht.

die zweifellos eine besondere Entwicklungslinie charakterisieren, unbedingt die Abtrennung der späteren „*Strombocactus*“ erforderlich machte. Das heißt, der Backeberg'sche Namen *Turbinacarpus* ist in Zukunft als Gattungsnamen zu führen.

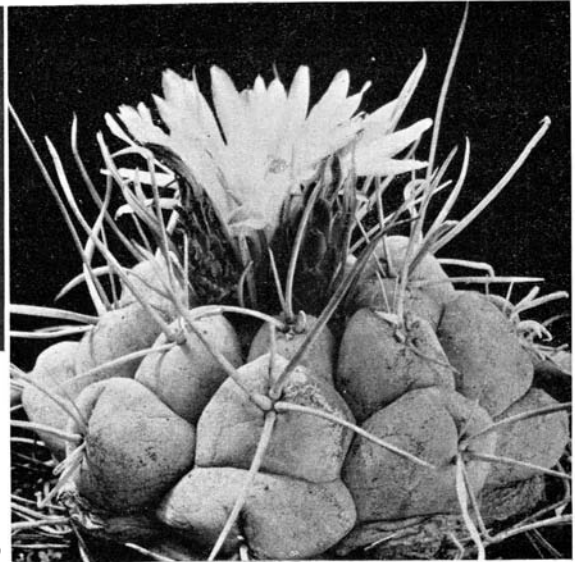
Innerhalb der *Gymnanthi*, zu denen Berger selbst später (1929) auch die *Strombocacti* zählt, weicht *Aztekium Ritteri* Böd. (1929) durch seine gefurchten Rippen und „Nebenrippen“ scheinbar von allen hierher gehörigen Formen ab. Die dichte Furchung „wie gefaltet“ (A. Berger) zeigt aber bereits, daß es sich hier um keine gewöhnliche Rippenbildung handelt. Ihre Entstehung erkennt man ohne weiteres durch Untersuchung ganz junger Seitensprosse (Abb. 4). Diese Triebe, die, wie die ganze Pflanze, ein ungeheuer langsames Wachstum haben, zeigen keine Spur von Rippenbildung, sondern bestehen aus etwas schief konischen Warzen mit relativ großen Areolenbüscheln, aus deren Mitte ein kurzes Stachelspitzchen vortritt. Der Seitensproß muß sich durch die Panzerung des alten Körpers förmlich durchzwängen, wodurch schon frühzeitig an den Warzen Pressungen auftreten, die förmliche Längsfalten an einzelnen Warzen hervorrufen. Schon relativ junge Warzen zeigen an der Spitze neben der Areole beginnende Verhornung (auf der Abb. durch einen Pfeil angedeutet). Etwas ältere Seitensprosse haben bereits gegeneinander abgeplattete Warzen, die aber noch deutlich einzeln stehen (ca. dreijährig); sie erinnern dadurch deutlich an *Strombocactus disciformis*. Die Verhärtung der Stirnflächen ergibt für die nachwachsenden jungen Warzen schließlich einen so starken Widerstand, daß sie sich unter dem Einfluß der Pressung nur mehr nach den Seiten ausdehnen können; da sie nun in Reihen liegen, ergeben sich scheinbare Rippen, die infolge ihrer Entstehung aus flach gepreßten Warzen die charakteristische Lamellierung aufweisen. Es kommen aber bei der Seitenausdehnung wieder neue Widerstände von der benachbarten Rippe her, die zur Aufwulstung der sogenannten Nebenrippen führt. Diese sind also lediglich die Seitenpartien der Hauptrippen und können daher auch keine Areolen tragen. Trotz der scheinbar so verschiedenen Körpergestalt können also sehr enge Beziehungen zwischen *Strombocactus disciformis* und *Aztekium* festgestellt werden und letztere Gattung muß daher unbedingt in diese Betrachtung miteinbezogen werden.

Es ergeben sich also innerhalb dieser Gruppe in bezug auf Körper- bzw. Warzenform und Stachelausbildung recht klare Entwicklungslinien. Dabei scheint mir *Turbinacarpus lophophoroides*, der nach den vorliegenden Abbildungen zu urteilen, eine recht breite Variation zeigt, ein Zwischenglied zu sein. Er steht auch in bezug auf die Bestachelung am nächsten zu *Thelocactus*, was Werdermann wohl veranlaßt hat, ihn dort einzuteilen. Bei ihm sind die Warzen stark polygonal abgeplattet, verflachen sich erst durch Volumszunahme des Körpers, wodurch das oft lophophoraähnliche Aussehen zustande kommt. Kantig kegelig sind die Warzen auch bei *Turbinacarpus Schmiedickeanus*, breit schuppig bei *Turbinacarpus macrohele*, flacher bei *Turbinacarpus pseudomacrohele*. Aus der schuppig-kegeligen Form entwickelten sich die breiten schuppigen Flachwarzen bei *Obregonia*. Andererseits führen die verflachten Warzen zu den niedrigen Panzerwarzen bei *Strombocactus disciformis*, und andererseits von diesen durch Vermehrung und gleichzeitig geringeren Volumszuwachs zu den eigenartigen Rippen — ich möchte sie als „Pseudorippen“ bezeichnen, da sie entwicklungsgeschichtlich mit anderen Rippenbildungen nichts zu tun haben — bei *Aztekium*.

Auch in bezug auf die Form der stets weißen bis rötlich überlaufenen Blüten ergeben sich ähnliche Linien, die bestätigen, was die Körperform andeutet. *Turbinacarpus* hat trichterige Blüten mit sehr schlanker, etwas zylindrischer Röhre und sehr schmalen Kronblättern. Ähnlich ist die Blüte von *Obregonia*, doch ist hier die Röhre anders. Kurz über dem Grund verengt sie sich plötzlich und wird gegen die Krone zu allmählich wieder weiter, so daß sie eigentlich trompeten-



Turbinicarpus lophophoroides. $\times 1.0$



Thelocactus fossulatus.

Phot. Backeberg $\times 1.0$

förmig aussieht. Die wenigen äußeren Korollenzipfel sind sehr derb. Sowohl *Strombocactus disciformis* als *Aztekium* haben glockig-trichterige Blüten und zeigen auch darin wieder ihre nahe Verwandtschaft. In allen Fällen ist die Röhre glatt ohne Schuppenbildungen. Die Frucht selbst ist bei *Turbinicarpus* beerenartig mit vereinzelt winzigen Schüppchen oben und abfälliger Blumenkrone, sie platzt aber trotz ihrer Beerenform auf. Ähnlich ist sie bei *Obregonia*, nur bleibt bei ihr der trockene Blütenrest an der Frucht erhalten, was ich als primitives Merkmal deuten möchte, und woraus sich dann eine frühe Abzweigung von *Turbinicarpus* erweisen würde. Im Gegensatz hierzu steht die trockene seitlich aufspringende Frucht vom *Strombocactus disciformis*, die aber ihre Beziehung zu *Turbinicarpus* darin erkennen läßt, daß sie ebenfalls oben einige, aber sehr wenige, Schüppchen trägt; diese haben aber nach Britton-Rose einen trockenhäutigen Rand und sind stachelspitz. Bei *Aztekium* ist die Größe der Frucht weiter reduziert; sie hat nach Bödeker die Form einer Weinflasche, bleibt aber in der Scheitelwolle verborgen, aus der nach dem Aufspringen die Samen durch die Scheitelwolle vorgepreßt werden.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die ganze Gruppe der „*Strombocacti*“ in enger Beziehung zu *Thelocactus* steht, gewissermaßen ein Endglied in dieser Entwicklungslinie darstellt. Abgesehen von den habituellen Beziehungen, die oben erwähnt wurden, zeigt sich dies in der warzigen Struktur der Samenschale bei *Turbinicarpus*, die ganz ähnlich auch bei verschiedenen *Thelocactus* auftritt, und in den Jugendstacheln der Sämlinge. Diese ähneln bei *Turbinicarpus macrohele* (Abb. 5) vollkommen jenen von *Thelocactus* durch die kurzen Stachelhaare. Bei *Strombocactus disciformis* hingegen sind die Haare der Stacheln weniger zahlreich, aber länger und abstehend (Abb. 6), so daß sie mehr an *Neolloydia* erinnern. Jedenfalls sind aber auch die Keimlinge von *Strombocactus s. str.* und *Turbinicarpus* so weit verschieden, daß auch sie die völlige Trennung der beiden Gattungen, d. h. die Aufstellung von *Turbinicarpus* als Gattung rechtfertigen.

Es folgt nun die notwendige Erläuterung des Einbaus und der Stellung dieses Formenkreises in der engeren Verwandtschaftsgruppe der Reihe *Gymnanthi* bei den *Boreo-Echinocactae* (s. Schema auf der nächsten Seite).

Cactaceae

Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft ^{E.}_{V.}

1937

ERSTER TEIL

Herausgegeben von der Deutschen Kakteen-Gesellschaft E.V.

Verlag Ernst Janetzke . Berlin S 42 . Wassertorstraße 14

Zur Anordnung des Sammelwerks „Cactaceae“:

Die einzelnen Lieferungen sind miteinander in Verbindung stehende Teile eines Gesamtwerkes; damit der Leser die einzelnen Blätter selbst ordnen kann, (z. B. in einem Klemmrückeneinband) und damit das Werk nicht veraltet, sondern durch Erweiterungen immer jüngste Forschungen berücksichtigen kann, ist die modernste Form eines Sammelwerks gewählt worden: es werden in den Lieferungen keine Seiten gezählt, sondern jedes Blatt einer Lieferung wird mit Zeitangabe (z. B. Mai 1937) und laufender Blattzahl versehen. Soweit bereits feststeht, daß in der endgültigen Anordnung Blätter verschiedener Lieferungen unmittelbar aufeinander folgen, vor allem bei fortgesetzten Aufsätzen, wird das dadurch zum Ausdruck gebracht, daß das fortsetzende Blatt unten rechts nicht nur sein eigenes Kennzeichen, sondern auch das des inhaltlich vorhergehenden Blattes trägt,

also Z. B. *Dec. 1936, 9*

Mai 1937

1

Die auf den Inhalt bezüglichen Stichworte oben rechts dienen ebenfalls für die Erleichterung der Ordnung des Werkes. Später wird ein offizielles Anordnungsverzeichnis herausgegeben werden. Es sei noch darauf hingewiesen, daß mit Rücksicht auf das seiner Vorteile wegen gewählte Zweiseitensystem längere Beiträge mitunter innerhalb einer Lieferung mitten im Satz abgebrochen werden müssen.

Copyright bei Deutsche Kakteen-Gesellschaft

Manuskripte für „Cactaceae (Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft)“ sind an den Präsidenten der Gesellschaft (Berlin-Spandau, Recklinghauser Weg 36) zu senden. Die Verfasser erhalten einen Kostenbeitrag von 3 RM für die Druckseite; außerdem erhält auf Wunsch jeder Autor bis zu 40 Sonderabdrucke seiner Arbeit. Weitere Sonderabdrucke werden berechnet.

Das Werk beginnt mit dem Jahrbuch 1937 und erscheint in zwanglosen Lieferungen von zunächst mindestens 90 bis 100 Seiten jährlich. Der Preis beträgt für Mitglieder der Deutschen Kakteen-Gesellschaft für Mitglieder ausländischer Kakteen- und Sukkulenten-Gesellschaften und für die Bezieher der von Curt Backeberg herausgegebenen Blätter für Kakteenforschung jährlich 3 RM, im übrigen jährlich 5 RM.

Zur Einführung brachte die Deutsche Kakteen-Gesellschaft eine einleitende Sonderlieferung heraus, die über den eigentlichen Umfang des Jahrbuchs hinausgeht.

Der Preis für diese Sonderlieferung beträgt 1 RM (und 15 Pfg. Porto).

Bestellungen gehen an den Schriftführer der Gesellschaft, Herrn Dr. Friedrich Dobe, Berlin NO 43, Am Friedrichshain 3, Zahlungen an den Kassensführer Bruno Guidemann, Berlin-Weißensee, Prenzlauer Promenade 185 (Postscheckkonto Berlin 324 48).

Auflage 1400

Jedenfalls dürften aber die übrigen Kugelformen der nördlichen und südlichen Gruppe Ahnenästen nahestehen, die zu den heutigen höchstentwickelten Formen der Cereoideen führten, da das die logische Voraussetzung für den gegenwärtigen Formenreichtum auch der Kugelkakteen ist.

Interessant sind die Parallelstufen.

So wie die südlichen *Lobivia*, *Echinopsis*, *Mediolobivia* (?) und *Acanthocalycium* wohl zweifellos eine cactoide Stufe innerhalb der *Trichocerei* sind (im Gegensatz zu den *Austro-Echinocacteeae* eines nicht ganz klaren Ursprungs), finden wir eine solche Parallelstufe bei den nördlichen *Cephalocerei* in *Melocactus* und *Discocactus*.

Die Gattungen *Neoraimondia* (südlich) und *Neoabbottia* (nördlich) sind eine weitere Parallelstufe mit „cephalioiden Blüten-Areolen“, wie ich sagen möchte, Bildungen vielleicht atavistischer Natur und möglicherweise aus alten Veranlagungen der Familie zu rispigen Blütenständen entsprungen.

Weitere Parallelstufen sind die Erscheinungen ± zygomorpher Blüten, wie wir sie in der nördlichen Gruppe bei *Rathbunia* und *Cochemiea*, sowie in der südlichen Gruppe bei den *Loxanthocerei* finden.

Die Parallelstufen sind kaum als aus bestimmten Ahnenanlagen herkommend zu betrachten. Man muß schon annehmen, daß die höchsten Entwicklungsstufen zwangsläufig zu solchen Erscheinungen führen, ohne innere Beziehung zwischen ganz verschiedenen Sippen. Das könnten die *Loxanthocerei* belegen, bei denen einfach alle „höchsten“ Stufen vertreten sind: Kahle Blüte, zygomorphe Blüte und Cephalium (*Matucana*, *Borzicactus*, *Morawetzia*).

Ich habe versucht, im Schema diesen Gesamtüberblick über die Sippen, ihre mutmaßlichen Entwicklungslinien, den Umfang der Nord- und Südgruppen, sowie die höchsten Stufen und die Parallelstufen bildlich übersichtlich darzustellen. Dieses Schema zeigt auch die „älteren“ Stufen dem Bildgedanken und natürlichen Entwicklungsverlauf entsprechend am älteren Teil des Stammbaums.

Der Sippenstammbaum der *Cactaceae* zeigt den Entwicklungsaufbau der Familie; er ist gewissermaßen das „Schema-Vorwort“ zu den folgenden Zeilen, und für ihn gilt Bergers Wort: „Natürlich kann die Darstellung nur in geraden Linien erfolgen, während sie in Wirklichkeit wie die Äste eines Baumes gezeichnet werden sollte. In diesen Schemata geben die die Ahnen bedeutenden Linien selbstredend nur das verhältnismäßige Zeitalter an, irgendwelche geologischen Perioden sind damit nicht gemeint; für solche Angaben fehlen uns alle Anhaltspunkte.“

Das Sippenschema kann uns daher nur zu einer leichteren Orientierung bei den nachfolgenden Betrachtungen dienen¹⁾.

Wenn versucht werden soll, Bergers „Entwicklungslinien“ auf unsere heutige Kenntnis abzustimmen, so geschieht das im Sinne des Schlußsatzes seiner Arbeit: „Leider verbot der Raum und der Zweck dieser Studie, weitere Einzelheiten aufzunehmen, so gern ich das des Verständnisses halber getan hätte.“

Wir wollen also den Wert dieser bahnbrechenden Untersuchungen durch Hinzufügung von Betrachtungen auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnis weiter ausbauen; es erscheint uns dies als unsere Pflicht, um alles das bis heute Bekannte festzuhalten, das zu einer Weiterentwicklung unseres Wissens um die *Cactaceae* dienen kann. Voraussetzung für einen Sinn solcher Arbeit ist nun aber folgendes: Schumanns Studie geriet in Vergessenheit und Bergers „Entwicklungslinien“ wäre es wahrschein-

¹⁾ Zur Beachtung: Im Sippenschema Dez. 1936, Blatt 9, ist die Linie für die Sippe *Eriocerei* nachzutragen, und zwar zwischen *Trichocerei* und *Gymnocerei*, mit einer gestrichelten Linie parallel zu der gestrichelten Linie der *Gymnocerei* unter der Sippenlinie der *Austro-Echinocacteeae* an den Hauptstamm gehend. Alle diese Linien sind als um den Stamm gehende Äste zu denken. Berücksichtigt man das, so wird erklärlicher, daß z. B. *Trichocerei* und *Loxanthocerei* im Ursprung einander näher stehen, als es die lineare Zeichnung erkennen läßt, die ja nicht anders dargestellt werden kann.

lich genau so ergangen, wenn sie jetzt von uns nicht wieder in den Vordergrund gestellt würden. Berger baute auf jahrelangen Untersuchungen der Pflanzen auf, während ich eben so lange durch fast alle Standorte Amerikas gegangen bin, um so korrekt wie möglich überseeische Untersuchungen mit Bergers hier gemachten Erfahrungen abzustimmen. Ich bin dabei oft in Gebiete gegangen, über die gar keine genaue Kenntnis vorlag. Mit der Herausgabe systematischer Arbeiten habe ich auch so lange gewartet, bis ich drüben und in meiner sorgfältig beobachteten Sammlung gemachte Erkenntnisse gewissenhaft verwerten konnte.

Ich halte es daher für völlig unzweckmäßig, wenn immer wieder recht faden-scheinige „skeptische“ Einwände gemacht werden, ohne daß man ein entsprechendes Maß gleichen Willens zur Ordnung des gegenwärtig Erkennbaren sieht, ja wenn Zweifel gesät werden, die sich bei denen, die in unserer Arbeit einen Anreiz zur Fortbildung ihrer Kenntnis sehen sollen, dahingehend äußern könnten, daß man einer solchen ersten Arbeit auf Grund unberechtigt geäußerter Skepsis zweifelnd gegenüberstellt! — Ich kann solche unproduktive Einstellung um so weniger gutheißen, wenn sie gleichzeitig erkennen läßt, daß man sich bisher nicht die Mühe machte, alle unsere sorgfältig zusammengetragene Arbeit logisch zu betrachten. Man sollte sich entweder an den Sicherheitskoeffizienten der offenbar eingehendsten Kenntnis halten und produktiv mitarbeiten, oder Skepsis nur dann äußern, wenn sie klar umrissene Beweise oder berichtigende Beiträge enthält. Wir wollen in dieser Folge Arbeit leisten, und zwar sachlich-konkrete, wir sind für jeden korrigierenden Hinweis dankbar, müssen aber jeden Versuch ablehnen, der ohne den Beweis einer eigenen produktiven Arbeit unzulängliche, versteckte Kritik üben will. Unsere Arbeiten werden mit allem erforderlichen Bedacht gemacht und entsprechen den Zweckmäßigkeiten botanischer Untersuchungsmethoden. Dagegen ist zu beobachten, wie zuweilen Arbeiten veröffentlicht werden, die zwar kritisieren, aber die einfachste, grundsätzliche Kenntnis der Voraussetzungen für unsere Arbeitsmethoden vermissen lassen. Schon Schumann hat in seinen Werken über eine so unsachgemäße Kritik gewettert. Wir können die verantwortungsvolle und schwierige Arbeit der Klärung gegenwärtiger Entwicklungszusammenhänge und aller Probleme um die *Cactaceae* nur dann für Liebhaberei und Wissenschaft erfolgreich fortsetzen, wenn sich die Erkenntnis Bahn bricht, daß wir gewissenhaft ein Höchstmaß möglicher Erfahrung verarbeiten.

Voraussetzung für den Sinn unserer Arbeit ist auch, daß die in ihr geäußerten Erkenntnisse zur Anwendung kommen: andernfalls ist jede forschende Arbeit zwecklos. Das gilt um so mehr auch für die Liebhaberei und die Erwerbszüchter, als bei ihnen das lebende Material in stärkstem Umfange als Grundlage für die Kakteenkunde gepflegt wird. Unsere Untersuchungen über die Entwicklungszusammenhänge, über die Abgrenzung von Gattungen und die Formung eines zweckmäßigen, allgemeingültigen Systems laufen darauf hinaus, daß wir die Kennzeichen von Blüte und Frucht als ausschlaggebend betrachten. Das hat sich überdies bereits durchaus eingeführt. Es zeigt sich, daß Rücksichtnahme auf die Liebhaberei einmal ganz unnötig ist (weil sich die Liebhaberei bereits an unsere Auffassung gewöhnt hat), und zum anderen kann man in der Botanik niemals durch „Anpassung an die Bedürfnisse der Liebhaberei“ logische und korrekte Arbeit leisten.

Daß neben den Kennzeichen von Blüte und Frucht auch andere Faktoren in der Systematik eine Rolle spielen können und müssen, ist selbstverständlich, und es sei hier auf die Ausführungen über die Methoden der Phytographie und Systematik verwiesen.

Voraussetzung für fruchtbare Arbeit, für das Aufzeigen der Entwicklungszusammenhänge und ihr Verbundensein mit der Systematik ist vor allem, daß man sich von vorne herein über das Gesamtgebäude und die Wertung der Baustoffe klar ist. Es ist unzulänglich, wenn man aus dem Zusammenhang genommene kleine Teile mehr oder weniger wahllos als Untersuchungsobjekte herausgreift, ohne das, was links und rechts ist, genau zu kennen, es muß das sogar dann zu einem niemand

etwas nützenden Fehlschlag führen, wenn man diese Teile gar aus einem vorhandenen, nicht selbst geschaffenen und auch nicht in seinen Einzelheiten studierten Gebäude herauslöst. Das bleibt Stück- und Blendwerk. Auch bei unserer Arbeit muß das Totalitätsprinzip gelten: Alle für die Erkenntnis unserer Pflanzenfamilie erheblichen Faktoren müssen in Beziehung zueinander gebracht werden, und bei einer Einzelstudie darf man nie die Übersicht über das Ganze aus dem Auge lassen! Ich habe mich hierüber eingehender geäußert, weil ich als eine selbstverständliche Voraussetzung für die Zweckmäßigkeit unserer Arbeit das Erfordernis betrachte, daß, man die sorgfältigen Feststellungen seiner zeitgenössischen Autoren anwendet und sich nicht einfach darüber hinwegsetzt!

Phylogese
Entwicklungszus.
Zur Kenntnis
der Sippen

Als grundsätzlich neue Betrachtungsmethode läßt das Sippenschema die Darstellung einer getrennten Entwicklung südlich und nördlich des Tropengürtels erkennen, den die bisherigen Autoren als Ausgangspunkt der ganzen Entwicklung annehmen. „Die ältesten Kakteen waren tropische Pflanzen, das sind die meisten älteren Typen auch heute noch“, sagt Berger. Daß südlich des Tropengürtels vorkommende Gattungen einer höheren Entwicklungsstufe nördlich des Tropengürtels (und umgekehrt) zu einer umfangreichen Entwicklung der gegenwärtigen Gattungen führten, dürfte ganz unwahrscheinlich sein. Wohl aber haben bestimmte klimatische Veränderungsverhältnisse, und zwar in Zusammenhang mit der Höhe über Meer, wie sie selbst in tropischen Bezirken günstige Lebensverhältnisse für hochsukkulente Formen schaffen kann, sicher zu einigen Überschneidungen geführt, wie sie zum Beispiel die Gattungen *Eriocereus* und *Harrisia* darstellen, deren Zuteilung bzw. Trennung eigentlich die einzig zweifelhafte ist.

Bei einer so plastischen Familie wie den *Cactaceae* erscheint der Gedankengang einer getrennten Hauptentwicklung südlich und nördlich des Tropengürtels als eine Selbstverständlichkeit. Warum ist es aber notwendig, überhaupt eine solche getrennte Entwicklung anzunehmen?

Wenn ein System sich auf der Erwägung einer natürlichen Entwicklung aufbaut, so muß dabei auf uns verlorengegangene Ahnen geschlossen werden, auf das Astwerk des Stammbaumes, das zu den heutigen Zweigenden geführt hat. Bei den *Cactaceae* ergab sich hier sofort die Frage: Wie hängen südamerikanische und nordamerikanische Kugelkakteen zusammen? Gehört eine *Rathbunia* zu den zygomorph blühenden andinen Cereen, wohin sie z. B. Weber stellte? Wie kommt es, daß nordamerikanische Zylindropuntien Scheidenstacheln haben, südamerikanische dagegen nicht? Warum gibt es die meisten älteren Typen der Familie in Südamerika? Und was derlei Fragen mehr sind.

Eine befriedigende Unterbringung der *Echinocacteae* und *Mamillarieae* war, angesichts der südamerikanischen Kugelformen, überhaupt nur durch die Annahme einer getrennten Entwicklung möglich. Durch deren systematische Voraussetzung ergab sich dann die übrige Aufteilung und damit zugleich eine Reihe weiterer wichtiger Erwägungen. — Wir besitzen keine Fossilien der *Cactaceae*. Ihre heutigen Formen sind jedoch der plastische Ausdruck einer von klimatischen und sicher auch geologischen Veränderungen beeinflussten Entwicklung. Es wird stets das Bestreben der Wissenschaft sein, dem verlorengegangenen Astwerk des Stammbaumes nachzuspüren, wie die Bedeutung der Paläontologie für die Kenntnis der Entwicklungszusammenhänge unter den heutigen Formen zeigte. Das ist bei den *Cactaceae* infolge des Fehlens von Fossilien ganz besonders schwierig; Klarheit können wir uns hier nur in einigermaßen befriedigender Form verschaffen, wenn wir vorerst einmal unter gründlicher Betrachtung der Fortpflanzungsorgane die Familie systematisch klar ordnen. Haben wir somit nach bestimmten Erwägungen die mutmaßlich getrennte Entwicklung auch geographisch abgestimmt, so haben wir die Voraussetzung für den Vergleich mit Vorgängen klimatischer und geologischer Veränderungen geschaffen der dann letzten Endes allein das Höchstmaß befriedigender Klärung zu erbringen

vermag, weil diese Vorgänge ja zweifellos zu der Entstehung der einzelnen Formen ausschlaggebend beigetragen haben.

„Die vielen neuen Einflüsse, denen die Pflanzen in den neubesiedelten Gebieten ausgesetzt waren, gaben dem Keimplasma Anreiz zu erneuter Energie, die als Variation oder Mutation in Erscheinung traten und die Hauptursache der überaus reichen Formenmannigfaltigkeit der Familie waren. Diese Variation oder Mutation ist noch in stetem Fortschreiten in manchen Gattungen“, sagt Berger und schildert damit anschaulich die fortschreitende Entwicklung. Die geographische Darstellung der höchsten Energiezentren zur Erkenntnis der Stellen, wo die Familie gegenwärtig noch in lebhaftester Entwicklung ist, Rückschlüsse auf das Alter dieser jeweiligen Zentren und damit eine Handhabe für das Vorgehen bei der Betrachtung und Abgrenzung stark „streuender“ Arten usw. sind aber nur nach einer vorherigen klaren morphologischen und geographischen Ordnung der Familie möglich.

Ich habe daher diesen Erwägungen ausschlaggebende Bedeutung gegeben. Ein solches Vorgehen hat zudem den Vorteil, daß man sich nicht zu sehr in Mutmaßungen verliert, sondern auf dem Boden gegenwärtiger Tatsachen zweckmäßige Arbeit der Klärung liefert, die in ihrer fortschreitenden Vervollständigung vielleicht theoretischen Erwägungen Unterlagen zur Ermittlung tatsächlich stattgefundener Vorgänge liefert. Ich spreche hier daher auch absichtlich weniger von „Entwicklungslinien“, sondern von „Entwicklungszusammenhängen“, indem ich damit bewußt mehr auf die Darstellung des gegenwärtig Erkennbaren hinweisen möchte.

Andernfalls ist das Aufspüren einstiger Vorgänge eine noch zu theoretische Angelegenheit.

Berger spricht beispielsweise davon, daß „Mexiko nicht das ursprüngliche Heimatland, die Wiege der Kakteenfamilie sein kann“, „die weitaus größere Mehrzahl der älteren Kakteentypen findet sich in Südamerika“, „so ist wohl mit Gewißheit anzunehmen, daß die Kakteen von Südamerika nach Norden gewandert sind“.

Eine solche Formulierung setzt die Frage voraus: Wie alt sind die Kakteen? Das können wir nicht beantworten. Richtiger wäre auch gesagt: Die nördlichen und mexikanischen Arten sind vom Tropengürtel aus nördlich gewandert, was selbstverständlich ist. Wann aber die größere Entwicklungsbreite begann, welches die einstigen Ahnen waren, wo damals der Tropengürtel lag, warum uns einige „alte Typen“ nun gerade zahlenmäßig etwas mehr in Südamerika erhalten blieben, ja warum sich überhaupt noch „alte Typen“ inmitten einer überaus entwicklungsfreudigen Familie (besonders angesichts ihres „jungen Alters“) finden, warum wir nicht mit Klarheit die tatsächlichen Ahnen der Kugelkakteensippen erkennen, wo diese etwa im Norden vorkamen . . . das alles sind Fragen, die sich kaum einwandfrei beantworten lassen. Zumindest lassen sie sich erst dann beantworten, wenn wir nach eingehender Bearbeitung der gegenwärtigen Erscheinungen, ihrer Einordnung nach den Gesichtspunkten der offenbaren Entwicklungszusammenhänge, die Voraussetzung zu einem einigermaßen möglichen Vergleich mit den Tatsachen klimatischer und geologischer Veränderungen geschaffen haben.

Die erste Entwicklung kann sehr wohl auch mehr im Norden stattgefunden haben, während das stärkste Entwicklungstempo gegenwärtig in Südamerika hervortritt sowie im mexikanischen Zentrum. Die Tatsache einer lebhaften Entwicklung in Südamerika erlaubt aber auch den Schluß, daß das südliche Gebiet in der Entwicklung zu einer Zeit gehemmt war, als der Tropengürtel südlicher als heute lag, während damals das nördliche Gebiet eine große Ausdehnungsmöglichkeit besaß. Übergangserscheinungen können ältere „nördliche“ Typen zum Verschwinden gebracht haben, während sie im Süden auf günstigen und wohl höher gelegenen Inseln erhalten wurden bzw. zu einer langsamen Weiterentwicklung Gelegenheit hatten. Das Nordwärtswandern des Tropengürtels hätte dann im Süden ein neues Entwicklungszentrum freigegeben; im Norden mußten Verschiebungen eintreten durch das Besiedeln Nord-

Allgemeine Morphologie der Kakteen.

(Neubearbeitung des allgemeinen Teiles von Schumanns
Gesamtbeschreibung.)

Allgem.
Morphologie

Die Wurzel

Prof. Dr. Franz Buxbaum:

Die Wurzel.

Der Keimling der Kakteen bildet in der Regel eine \pm kräftige Pfahlwurzel aus, von der bereits nahe der Basis \pm zahlreiche Nebenwurzeln ausgehen. Von diesen beiden Wurzeltypen sowie von den bei vielen Gattungen spontan auftretenden stammbürtigen Beiwurzeln lassen sich alle durch Wuchs- und Standortsverhältnisse bedingten Abweichungen vom normalen Bau ableiten.

Die gewöhnliche Wurzel zeigt nach Reiche (Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F. Bd. 21, 1922, S. 34) keine besonderen Abweichungen vom normalen Bau der Dikotylen-Wurzel, Haehnel (Anat. Biol. Beitr. über die Kakteen, Mexico 1912) fand hingegen an Seitenwurzeln von *Stenocactus multicosatus* gewisse Abweichungen, indem im Zentralstrang Xylemteile und Phloem nicht wie üblich miteinander abwechseln, sondern letztere sich außen an die durch Parenchymstreifen getrennten Xylemgruppen anschließen und damit an die Verhältnisse im Stamm erinnern. Reiche (l. c.) fand den Zentralstrang meist 4—6strahlig. Bereits frühzeitig setzt eine starke Peridermbildung ein, so daß selbst junge Wurzeln bereits von einem Korkmantel umgeben sind. Die Mammillarien der Sect. *Galactochylus* besitzen auch im Rindenparenchym der Wurzeln Milchsafschläuche.

Durch das Dickenwachstum entsteht nach Reiche (l. c.) ein dem des Stammes ähnlicher, aber dichter maschiger Holzkörper, der nach innen zu immer dichter wird, da die Zahl der Markstrahlen nach innen mehr und mehr abnimmt, ein zentrales Mark aber überhaupt fehlt. — Schumann (Nachtrag p. 2) zitiert die Beobachtung Carleton Prestons, daß bei den großen Arten zwei verschiedene Wurzelgruppen ausgebildet werden: starke, senkrecht in die Erde steigende, der Verankerung dienende und in der Nähe der Erdoberfläche sich horizontal weit ausbreitende, reich verzweigte Langwurzeln. Haehnel (l. c.) fand auch bei Opuntien oft meterlange, saitenartige Wurzeln, deren Aufgabe anscheinend die Verankerung im Boden war.

Unter den kleinen Können kommen ausgesprochene Flachwurzler und ausgesprochene Tief-(Rüben-)wurzler vor. Daß dafür ökologische Gründe maßgebend sind, zeigt eine von Schumann (Nachtrag p. 2) zitierte Beobachtung Hirschts, der fand, daß bereits Keimlinge von *Notocactus Schumannianus*, der als Wiesbewohner am heimatlichen Standort tiefgründigen Boden verfügbar hat, eine senkrecht absteigende Hauptwurzel ausbilden, jene von *Notoc. nigripinus* jedoch, der sich in der dünnen, die harten Wände der Termitenhügel bedeckenden Erdkrume ansiedelt, eine große Zahl dicht unter der Erdoberfläche verlaufender Wurzeln entwickeln. Ein besonders schönes Beispiel eines Flachwurzlers bildet *Melocactus intortus*, von dem G. F. Anton (in Cact. a. Succ. Journ. III 1912, p. 99) berichtet, daß er ein sehr ausgebreitetes System von 5 cm unter der Oberfläche verlaufenden Wurzeln hat, die oft eine Länge von über 7 m erreichen. Diese höchst extensive Ausbildung des Wurzelsystems — entwurzelte Pflanzen hatten nach 18 Monaten einen neuen Satz Wurzeln ausgebildet, die bereits wieder ca. $\frac{3}{4}$ m Länge erreichten — macht die Schwierigkeit dieser Gattung in Topfkultur begreiflich und erinnert sehr an *Haworthia*, die ebenfalls nur dann gut gedeiht, wenn sie ihre Wurzeln weit ausbreiten kann. Der ökologische Zweck eines solchen Systems liegt in der sofortigen Ausnutzung des bei Regengüssen nur flach eindringenden Wassers. Am Meeresstrand lebende *Melocactus* sind ebenfalls auf diese Regenausnutzung angewiesen, da der Salzgehalt des Grundwassers es für die Pflanze unverwendbar macht.

Die Hauptwurzel wird häufig zum Speicherorgan umgewandelt und dadurch zur \pm fleischigen Rübe. Dies ist namentlich bei Pflanzen extrem trockener Standorte oder bei solchen, die wenig speicherfähige Sprosse entwickeln, der Fall. Bekannt sind als Rübenwurzler mit relativ wenig fleischiger Rübe verschiedene Coryphanthen u.a.; fleischig ist sie bei *Dolichothele longimamma*, *Mamm. napina*, *Mamm. cephalophora* u. a. Bei *Lophophora Williamsii* ist die Rübe bereits viel größer als der wenig über die Oberfläche erhabene, in der Trockenzeit in die Erde verschwindende Körper. *Mamm. Dawsonii* zeigt diese Erscheinung noch ausgeprägter (Abb. 1). Über die Erdoberfläche tritt nur eine gänzlich flache Scheibe, die die Warzen trägt, während unterirdisch eine mächtige verzweigte Rübe ausgebildet wird. In derselben Weise ist die zwergige, oft im Sand vergrabene *Opuntia subterranea* (Abb. 2) mit einer mächtigen Rübe ausgestattet.

Abb. 1. *Mammillaria Dawsonii*.
Die gestrichelte Linie zeigt die Lage der Erdoberfläche an. (Nach Houghton.)

Abb. 2. *Opuntia subterranea*.
(Nach Britton-Rose.)

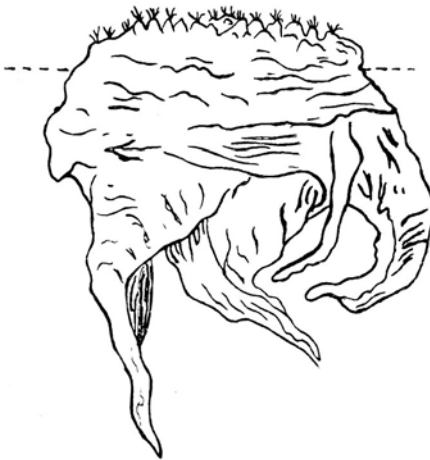


Abb. 1.

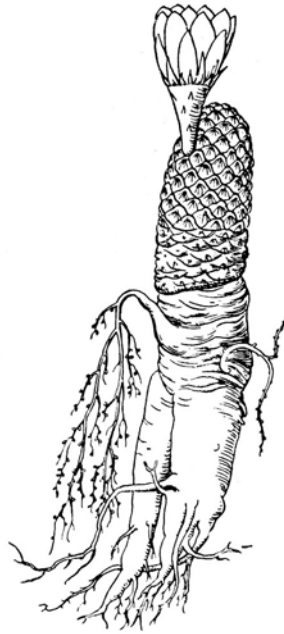


Abb. 2.

Besonders eigenartig ist die Rübe von *Thelocactus mandragora* (Abb. 3), *Th. subterraneus* und *Spegazzinia*¹⁾, die mit dem oberirdischen kugelförmigen Sproß nur durch ein dünnes, leicht abbrechendes Verbindungsstück zusammenhängt und nach Abbrechen desselben neue Köpfe ausbilden kann. Ähnlich ist sie bei *Neoporteria napina*. Diese Form leitet zu den großen Rüben dünntriebiger Arten, wie *Peniocereus Greggii* und *Pterocactus tuberosus* (Abb. 4) über. *Peniocereus Greggii* zeigt schon an Sämlingen eine mächtige Rübe (Abb. 5). Meist wird sie 15—20 cm lang, bei einem Durchmesser von 5—8 cm, doch kann sie einen Durchmesser von 60 cm erreichen. Ähnlich massig ist sie bei *Pterocactus tuberosus*. Bei *Opuntia Chaffeyi* (Abb. 6) hingegen ist eine lange, verdickte und verzweigte Knolle ausgebildet, aus der alljährlich ein neuer

¹⁾ = *Weingartia Werderm.* nomen novum.

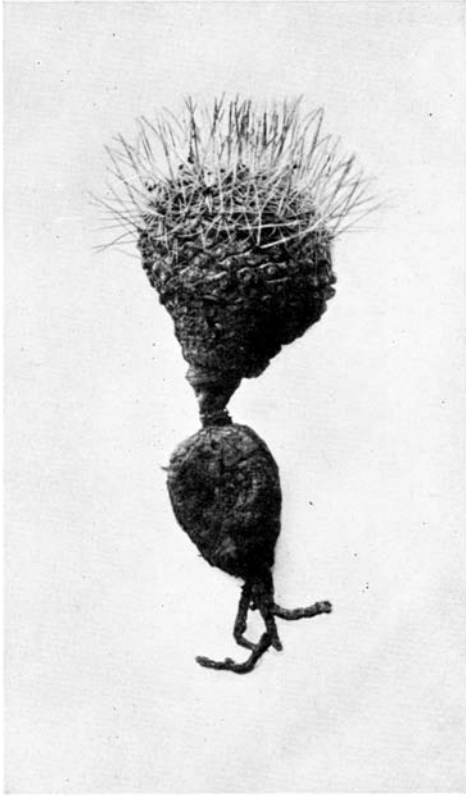


Abb. 3. *Thelocactus mandragora*. (Aus den Kulturen von Kakteen-Haage, Erfurt)

Eine besondere Form von Beiwurzeln stellen die Luftwurzeln vieler epiphytischer, kletternder und kriechender Arten dar. Sie entspringen an verschiedenen Stellen an den Flanken der Sprosse (niemals aber aus den Areolen), meist in den Buchten zwischen den Rippen, bei gegliederten Formen (*Zygocactus*) an der Basis der Glieder. Im Jugendzustand sind sie, wie die Luftwurzeln anderer Epiphyten, fähig, Wasser aus der Luft aufzunehmen. Erreichen sie den Boden, so entwickeln sie sich wie andere Wurzeln weiter (H a e h n e l, l. c.), sonst werden sie zu reinen Haftwurzeln, die zur Wasseraufnahme überhaupt untauglich sind. Nach H a e h n e l (l. c.) besitzen diese einen mehrstrahligen Zentralzylinder mit einem mehrschichtigen Pericambium. Bereits in jugendlichem Zustand beginnt der Markteil zu verholzen. Später greift die Verholzung auf die Phloemgruppen über, so daß diese außer Funktion gesetzt werden. Auch die Xyleme erfahren keine Weiterentwicklung und werden schließlich durch Dehnung zerrissen. Die fertig ausgebildete Haftwurzel hat also keinerlei Leitungselemente mehr und dient nur noch als zugfestes Organ (Abb. 9). Bei manchen Arten treten auch bandförmige Haftwurzeln auf.

Bei *Peireskia aculeata* fand L e i n f e l l n e r (Beitr. z. Kenntnis der Cact. Areolen, Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 86, 1937, S. 2). daß sich dicht an den Areolen Luftwurzeln bilden, die aber, sobald sie die Epidermis durchbrochen haben, das Wachstum einstellen und später absterben. Ob diese am Heimatstandort weiter entwickelt werden, ist nicht bekannt.

Stammbürtige Adventivwurzeln treten jedoch — wenigstens in Kultur — auch fallweise an säulenförmigen Arten auf, die normal keine Luftwurzeln bilden (z. B.

oberirdischer Sproß entwickelt wird, der zwar in Kultur über ein Jahr erhalten bleibt, unter natürlichen Verhältnissen aber in der Trockenzeit bis auf den Grund abstirbt, ein in der Familie einzig-dastehender Fall!

Allgem.
Morphologie
Die Wurzel

Ähnlich langgestreckte Wurzelknollen, die wie bei *Thel. mandragora* durch einen dünnen Wurzelhals mit dem Sproß verbunden sind, hat *Ancistrocactus megarhizus* (Abb. 7) und *Opuntia Drummondii*. Die dünntriebige *Wilcoxia Poselgeri* hingegen bildet zahlreiche, am Ende knollig verdickte Seitenwurzeln als Speicherorgane aus (Abb. 8).

Alle diese Speicherwurzeln sind von Korkscheiden eingehüllt und enthalten ein schleim reiches und dadurch wasserhaltendes Gewebe.

In einigen Fällen, z. B. bei *Myrtillocactus geometrizans*, *Notocactus Ottonis*, *Notoc. scopula* und *Gymnocalycium proliferum* konnte die Entstehung von Wurzelsprossen festgestellt werden. Nach S c h e l l e (Kakteen p. 5) können sogar Luftwurzeln Sprosse hervorbringen. Über diese Erscheinungen liegen noch fast gar keine Untersuchungen vor.

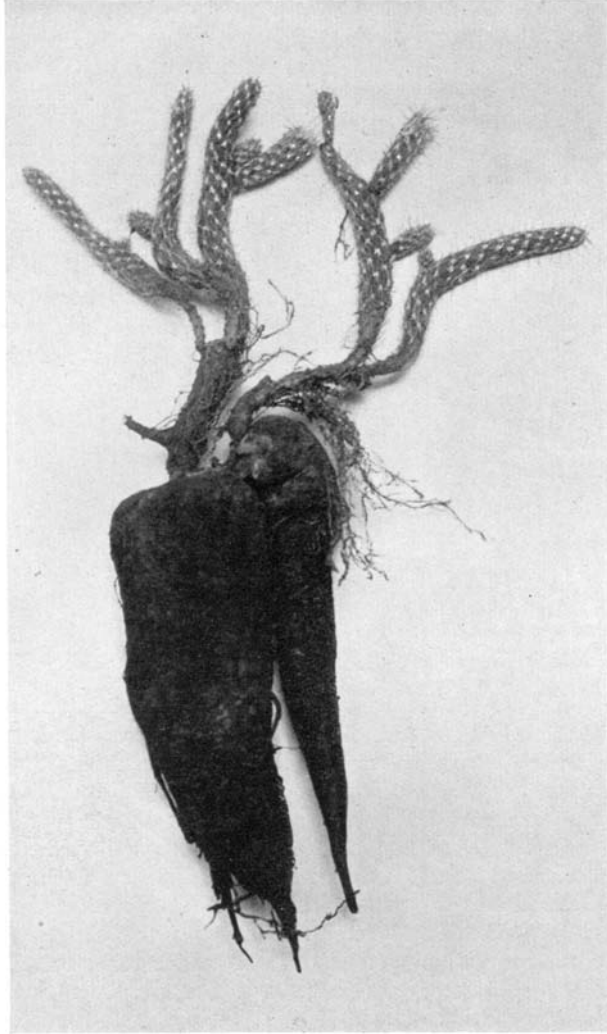


Abb. 4. Pterocactus tuberosus.
(Original L. G. Dodds, Mendoza.)

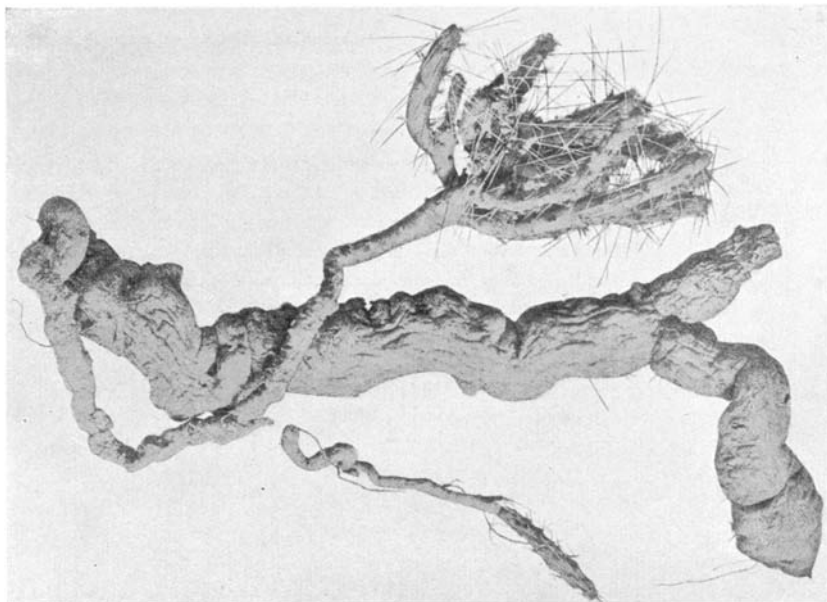


Abb. 6. *Opuntia Chaffeyi*. (Nach Britton-Rose.)

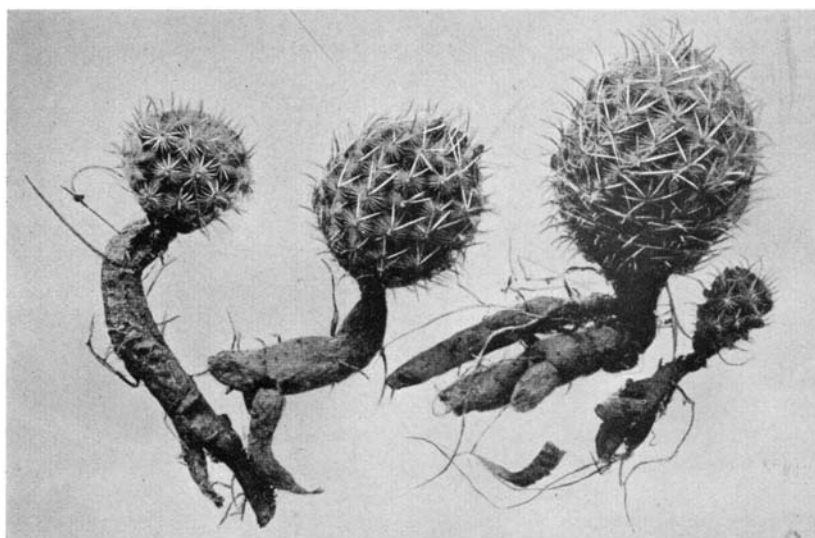


Abb. 7. *Ancistrocactus megarhizus*. (Nach Britton-Rose.)



Abb. 5.

Abb. 5. *Peniocereus Greggii*, Sämling. (Nach Schumann.)

Abb. 8. *Wilcoxia Poselgeri*. Büschel von Wurzelknollen. (Nach Britton-Rose.)

Abb. 9. *Selenicereus hamatus*, Teil eines Querschnittes durch eine platte Haftwurzel im verholzten Stadium. E Endodermis. X Hohlräume an Stelle der zerrissenen Xylemteile, manchmal mit Resten von Gefäßen. Z verholzter Zentralstrang, entsprechend dem Mark und den Phloemteilen. (Nach Reiche und Haehnel.)



Abb. 8.

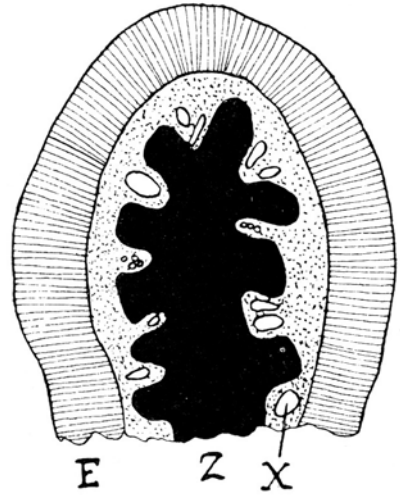


Abb. 9.

Trichocereus macrogonus, *Trichoc. Spachianus* u.a.). Es hat den Anschein, daß sie eine Folge mangelhafter Ernährung oder großer Trockenheit im Blumentopf sind. Bei den meisten Kakteen kommen jedoch an abgeschnittenen Teilen, in einigen Fällen (*Opuntia*) sogar aus abgefallenen Früchten, leicht Adventivwurzeln zur Ausbildung. Diese entstehen wie die Luftwurzeln stets aus dem zentralen Holzteil des Sprosses und müssen sich bei „Kindeln“ wie diese durch das Rindenparenchym durchbrechen, sonst nur durch den Wundkallus der Schnittfläche. Diese Adventivwurzeln entstehen bei *Opuntia* stets in den Areolen, was sehr an die von Leinfellner festgestellten Verhältnisse an *Peireskia aculeata* erinnert und sich daher als primitives Merkmal erweist. Auf dieser Erscheinung beruht die leichte Vermehrung aus Stecklingen. Auch wurzellos gewordene alte Stücke bewurzeln sich meist leicht durch Adventivwurzeln, wenn sie noch nicht verkorkt sind. Sonst nur, wenn man die den unteren Stammteil einhüllenden Korksichten vorsichtig abgehoben hat.

Anflugmöglichkeit für Insekten und grellrot gefärbt, eine Blütenform, die auch in anderen Familien als Kolibriblume bekannt ist. Diese beiden Gattungen stellen also nicht, wie Berger auf Grund der kleinen Blüten meinte, die ältesten, sondern im Gegenteil die höchstentwickeltesten Blütentypen dieser Reihe dar. Die Kleinheit der Blüten ist hier keine primitive, sondern eine sekundäre Erscheinung. Demselben Typus wie *Wittia* scheint, nach der Farbe und Festigkeit der Blüten zu schließen, auch *Arrojadoa* anzugehören.

Allgem.
Morphologie
Die Blüte

Diese interessanten Entwicklungsreihen zeigen, wie außerordentlich befruchtend die Blütenökologie auf phylogenetische Fragen wirken kann.

Der Typus der röhrenförmigen Kolibriblume mit enger Oeffnung und vorstehendem Staubblattbündel ist auch unter den *Opuntieae* in *Nopalea* vertreten (Abb. 12g).

Kürzlich bekam ich von Dr. A. Rimbach aus Riobamba die briefliche Nachricht, daß er an *Borzicactus Morleyanus* kleine Hymenopteren (Hautflügler) als Besucher beobachtete. Nach seiner Zeichnung hat diese Art weder vorstehende Staubblätter noch vorstehende Griffel. Die Farbe der Blüte ist hellrot oder blaß karmin. Diese Eigenschaften weisen darauf hin, daß wir es hier tatsächlich mit einem Blütentypus zu tun haben, der noch nicht an Besuch durch Kolibri, sondern durch kleine Immen angepaßt ist, die durch die Röhre bis zum Nektar vorzudringen imstande sind. Die leicht zygomorphe, halb offene Blüte bietet diesen eine gute Anflugmöglichkeit, jedenfalls verdient diese Übergangsform zu den Vogelblumen besondere Beachtung.



Abb. 13. *Borzicactus Morleyanus*,
Blütenlängsschnitt; natürl. Größe. (Original
A. Rimbach.)

Auch in anderen Entwicklungslinien finden wir von großblütigen Formen abstammende Pflanzen mit kleinen Blüten, wie z. B. *Mammillaria*, *Melocactus* u. a., die jedoch auf Insektenbestäubung angepaßt sind, was aus der Zartheit und Farbe der Blüten und anderen Blüteneigenschaften erkennbar ist.

Eine zweite Art höchster Entwicklung erreichen die Nachtblüher in den festen, kurz- aber weitglockigen nächtlichen Blüten von *Cephalocereus* u. a., die nach Porsch auf Bestäubung durch honigsaugende Fledermause angepaßt sind.

Prof. Dr. J. A. Huber :

Blüten-Entwicklung bei den Kakteen.

Die Entwicklung der Blüten bei den Kakteen, vor allem die Ausbildung und Anlage der ersten Blütenorgane war immer nur selten Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. Die Blüten stellen bei allen Pflanzen Kurzspore dar, die bei meistens stark gestauchter Achse im Wirbel oder in schraubiger Anordnung die Blütenhülle, den Staubblattkreis, und als Abschluß des ganzen Kurzspores die Fruchtblätter tragen. Dieser Bauplan der Blüten ist auch bei den Kakteen verwirklicht. Die Kakteenblüten zeigen in ihrem Aufbau sehr viel Gemeinsames, wie die spirale Stellung der Blütenhüllblätter, eine meist große Zahl von Staubblättern (Polyandrie), und einen in der Regel in den Blütenbecher eingesenkten Fruchtknoten.

Die Morphologie der Blüte wurde bereits im vorhergehenden Abschnitt von F. Buxbaum besprochen.

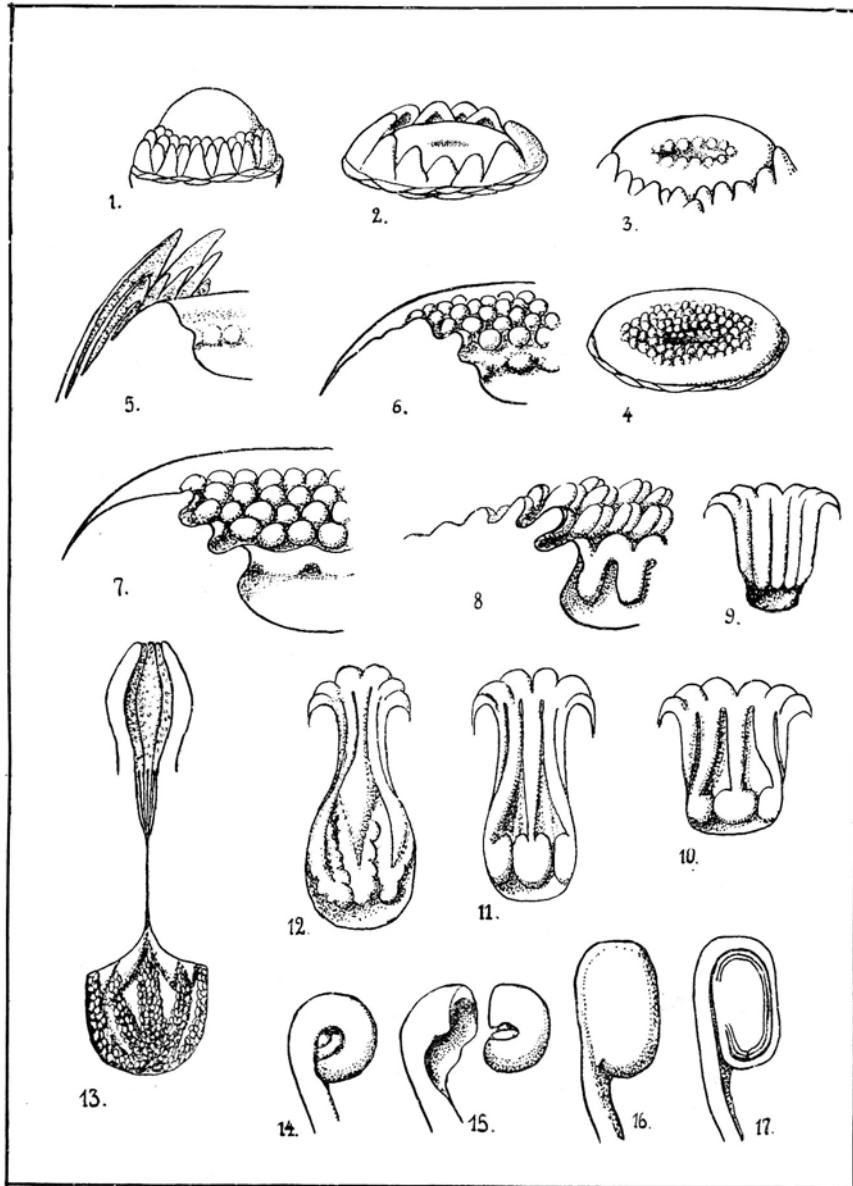
Erstmals wurde die Blütenentwicklung der Kakteen 1851 von Payer beschrieben. Da diese ausgezeichneten Arbeiten als Grundlage für alle Forschungsarbeit über Blütenentwicklung anzusprechen sind, wurden die wichtigsten Figuren Payers, die sich aber nur auf *Opuntia vulgaris* beziehen, auf Tafel 1 wiedergegeben. Die Schilderung der Blütenentwicklung möge daher auch mit *Opuntia* begonnen werden, weil diese Gattung am besten untersucht wurde. Vergleichsweise werden dann auch andere Vertreter der *Cactaceae*-Familie geschildert, die allerdings meist nur in Stichproben zur Abrundung des Gesamtbildes über den Ablauf der Blütenentwicklung bei den Kakteen herangezogen wurden.

Blütenentwicklung bei *Opuntia*.

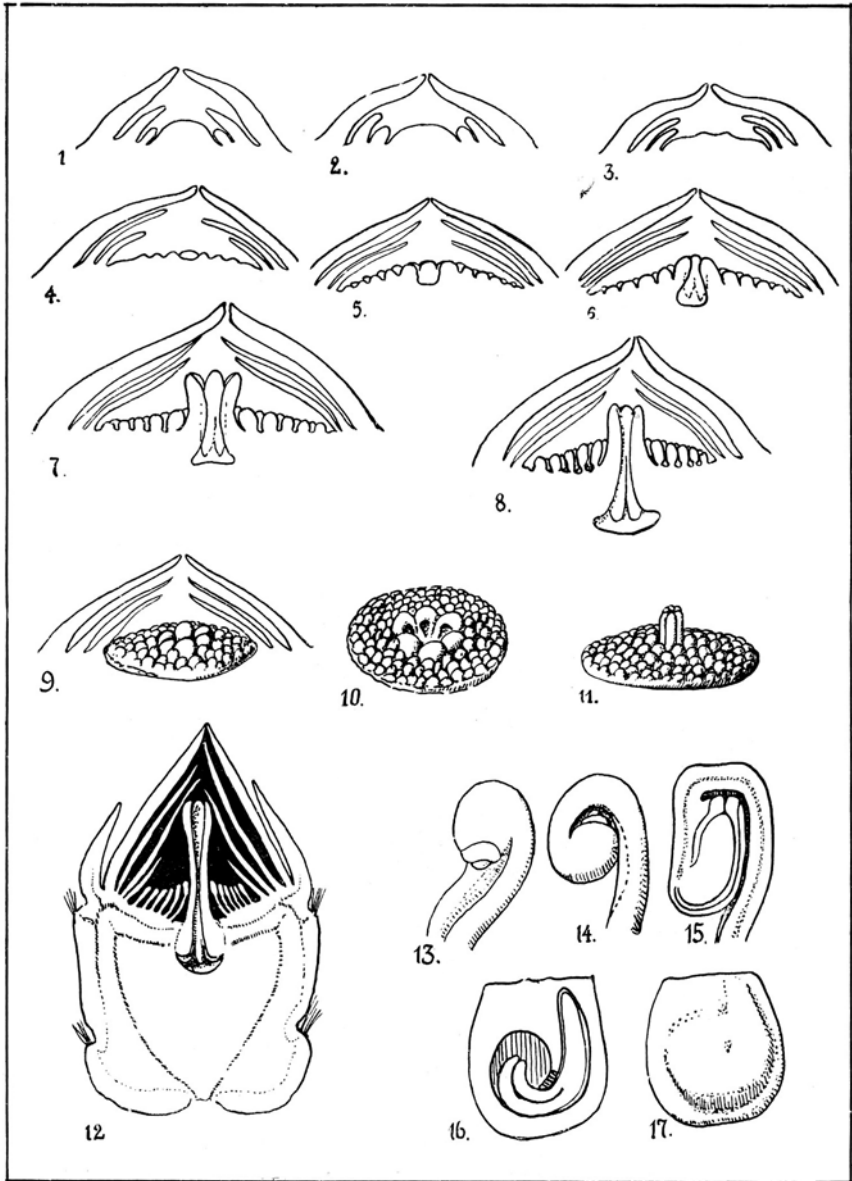
Die Opuntienblüte besitzt einen Fruchtknoten, an dem die Sproßmerkmale noch deutlich vorhanden sind. Auf ihm stehen die Blumenblätter in einem Kranze und breiten sich zur Blütezeit radförmig aus. Dann ist auch der dicke Staubblattkegel mit dem die Staubblätter überragenden Griffel freigelegt. Diese Staubblätter zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie sich bei stärkerer Berührung nach außen biegen, also durch Berührung reizbar sind, und so eine Stellung einnehmen, wie sie bei unberührter Blüte sonst erst als Abblüherscheinung auftritt. Eine scharfe Unterscheidung von Kelch- und Kronblättern ist wie bei den meisten Kakteen nicht durchzuführen. Es finden sich alle Übergänge von den noch laubblattartigen Schuppen am Fruchtknoten bis zu den farbigen inneren Blütenblättern, die alle in einer Spirale stehen. Die Blüten selbst sind wie bei der überwiegenden Mehrzahl der Kakteen einzeln und ungestielt.

Die Blütenhüllblätter entwickeln sich von unten und außen nach oben und innen. Vom Vegetationspunkt der Blütenknospe, der sich in den ersten Anfängen in keiner Weise von einem gewöhnlichen Sproßvegetationspunkt unterscheidet und die Form eines halbkugeligen Höckers besitzt, lösen sich die Blütenhüllblätter in spiraliger Reihenfolge eines nach dem anderen ab (Taf. I, Fig. 1—2; Taf. II, Fig. 1—2). Zuerst stehen diese Anlagen noch so dicht um den Vegetationskegel, daß sie sich gegenseitig abflachen, entfernen sich aber bei der Weiterentwicklung immer mehr voneinander. Die zuletzt angelegten Hüllblätter erreichen die tüppigste Ausbildung; sie werden zu den farbigen Blumenblättern, die später den Schauapparat der Blüte liefern. Nach der Absonderung der innersten und jüngsten Blütenhüllblätter flacht sich der Vegetationspunkt immer mehr ab. Zunächst ist der Vegetationskegel noch umgeben von mehreren Kreisen von Höckern, die nach außen hin sich immer mehr strecken und noch weiter außen schon in die schuppenförmigen Blattgebilde übergehen, die gemeinsam mit den in ihren Achseln bereits gebildeten Haaren die Knospenhülle bilden.

Wenn dann das Zentrum des fast ganz abgeflachten Vegetationspunktes sich zu zerteilen beginnt, sind auch die innersten Hüllblätter bereits soweit herangewachsen, daß sie auch als Knospenschutz dienen können. Die Blumenblätter unterscheiden sich nur durch ihre zarte Struktur und durch ihre mehr nach innen liegende Stellung von den Kelchblättern. Der abgeflachte Vegetationspunkt bildet in seiner Mitte eine seichte Mulde aus, nachdem die innersten Hüllblätter eine gewisse Größe erreicht haben. Die Mitte des Blütenbodens bleibt nunmehr in der weiteren Entwicklung gegenüber den Randpartien im Wachstum zurück und es entsteht so ein Krater, dessen Rand bald eine Anzahl, meistens 6—8 Höcker emporwölbt, die Anlagen der Fruchtblätter. Diese Anlagen verlängern sich immer mehr, schließen sich über der Mulde im Fruchtboden zusammen, verwachsen mit ihren Rändern und bilden so im unteren Teil die Fruchtknotenhöhle, im oberen verschmelzen sie zum Griffel, der an seinem äußeren Ende die Narbenäste als nicht verwachsene Teile der Fruchtblätter noch erkennen läßt. Aus den Verwachsungsstellen der unteren Ränder geht schließlich die Plazenta hervor, hufeisenförmig verdickte Leisten, deren freie

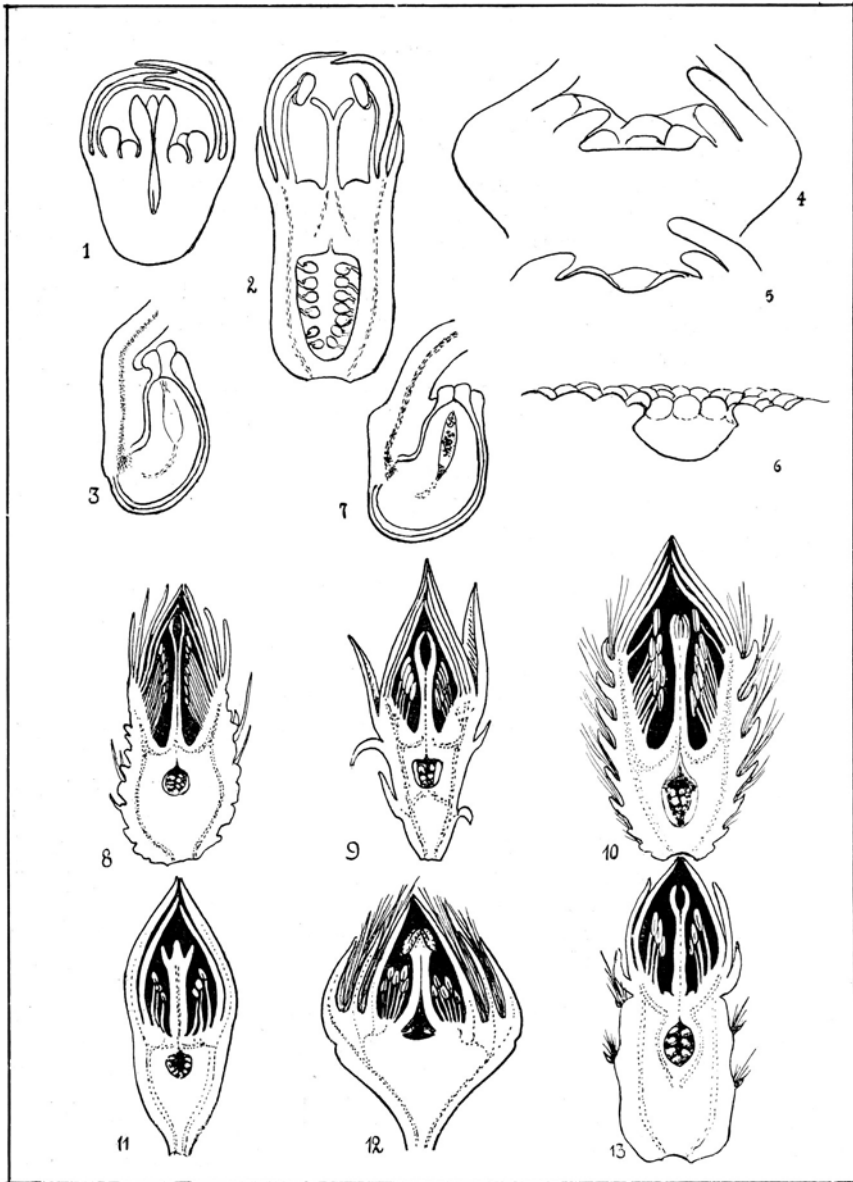


Tafel I. Blüten- und Samenentwicklung von *Opuntia vulgaris* nach PAYER (1851).
 Entstehung der Blütenhüllblätter Fig. 1–2, Auftreten der Fruchtblathöcker Fig. 3, Anlage
 der Staubblätter Fig. 4–8, Entwicklung des Griffels und der Fruchtknotenhöhle Fig. 9–13,
 und der Samenanlage Fig. 14 –17.



Tafel II. Blütenentwicklung von *Opuntia spinosissima*.

Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Blüte Fig. 1–11, Blütenknospe im Längs-
schnitt Fig. 12, Entwicklung der Samenanlage und des Samens Fig. 13–17.



Tafel III. Blütenentwicklung und Blütenbau verschiedener Kakteen.

Rhipsalis Regnellii: Fig. 1–2 Blütenknospen im Längsschnitt. Fig. 3 Samenanlage.
Chamaecereus Silvestrii: Fig. 4–6 Blütenentwicklung. *Cereus azureus*
 (*C. Seidelii*): Fig. 7 reife Samenanlage. Längsschnitte durch Blütenknospen von:
Selenicereus nycticalus Fig. 8, *Phyllocactus hybr.* Fig. 9, *Echinopsis hybr.*
 Fig. 10, *Mamillaria gracilis* Fig. 11, *Peireskia sacharosa* Fig. 12,
Opuntia spinosissima Fig. 13.

Schenkel nach oben gerichtet sind. An diesen Plazenten wachsen die Samenanlagen hervor, in fortschreitender Reihenfolge von unten nach oben. In der fertigen Blüte sind die Plazenten mit ihren aufsteigenden Ästen so sehr einander genähert, daß die freien Streifen der Fruchtknotenwandung als Grenzen erscheinen. Tatsächlich entsprechen aber diesen Zwischenräumen zwischen den Plazenten genau je ein Narbenast.

Kurze Zeit nach dem Sichtbarwerden der ersten Fruchtblattanlagen treten nach außen hin um den Rand der Mulde herum kleine Höcker auf, die Anlagen der Staubblätter, die in ihrer Entwicklung von innen nach außen fortschreiten, so daß die am weitesten entwickelten Staubblätter den Fruchtblattanlagen am nächsten stehen, also in gerade umgekehrter Reihenfolge sich entwickeln wie die Blütenhüllblätter.

Das spätere Wachstum der Blütenknospe bis zur Entfaltung der Blüte stellt nur noch eine Vergrößerung der einzelnen Blütenorgane dar, ohne wesentliche Neubildung von Blütenteilen.

Besonderheiten in der Blütenentwicklung bei einigen anderen Gliedern der Kakteen-Familie.

Die Blütenentwicklung bei *Opuntia* kann als Grundtyp für alle anderen Kakteen angesehen werden. Hinsichtlich des verschiedenen Blütenbaues der einzelnen Gruppen ergeben sich immerhin einige Abweichungen, weniger in der Art der Anlage als in der Weise der Weiterentwicklung von Blütenorganen. So besitzen die Arten von *Eu-Peireskia*, zu der *P. aculeata* und *P. sacharosa* gehören, als einzige Ausnahmen in der ganzen Kakteen-Familie einen oberständigen Fruchtknoten. Ein Längsschnitt durch eine Blütenknospe von *Peireskia amapola*, die nach Vaupel mit *P. sacharosa* identisch sein soll, zeigt deutlich, daß die Blütenverhältnisse gut mit denen von *Opuntia* übereinstimmen, nur daß bei *Peireskia* die ganze Blüte mehr in die Breite sich entwickelt hat, statt in die Tiefe, wie bei *Opuntia*, und dadurch bleibt auch der Fruchtknoten viel oberflächlicher, weil er von den Nachbarorganen in der Blüte nicht überwallt wird.

Die kleinsten und einfachsten, wenn auch nicht die ursprünglichsten Blüten besitzen einige *Rhipsalideen*, die ebenfalls zum Vergleich herangezogen wurden. Bei ihnen ist die Zahl der Blütenhüll- und der Staubblätter häufig nur klein (oft nur 6—12 Staubblätter!) gegenüber den anderen Gruppen. Die Anordnung der verschiedenen Blütenorgane paßt aber auch hier gut in den Gesamtplan der Kakteenblüte hinein, und auch der Ablauf der Blütenentwicklung ist der gleiche wie er bei *Opuntia* geschildert wurde. Der meist kahle und nackte Fruchtknoten wird bei der Fruchtreife zur fleischigen Beere.

Als ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt aus der Reihe der *Cereideen* erwies sich *Chamaecereus Silvestrii*, bei dem die verschiedensten Zustände der Blütenentwicklung oft an einem einzigen Sproß anzutreffen sind. Nur sind die Knospen schon sehr frühzeitig differenziert, so daß die eben als solche erkennbaren am geeignetsten waren. Die Abb. 4—6 auf Tafel III stellen einige dieser frühesten Entwicklungsstufen dar. Die Anlage der Blütenorgane stimmt fast vollständig überein mit den Verhältnissen bei *Opuntia*. Da aber bei vielen *Cereideen* die Blütenhülle zu einer mehr oder weniger langen Kronröhre ausgebildet ist, zeigt der Blütenboden an den Stellen, an denen die Staubblätter und die inneren Blütenhüllblätter aufsitzen, schon frühzeitig eine deutliche Streckung. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, daß dann in der fertigen Blüte die Staubblätter der Blütenröhre innen aufsitzen. Ähnlich verhalten sich auch *Phyllocactus* und *Echinopsis* in der Blütenbildung, nur daß bei *Echinopsis* die Staubblätter durch verstärkte Streckung der Blütenröhre in zwei Kreise geteilt werden, von denen der äußere ziemlich hoch in der Röhre ansitzt, obwohl alle Staubblätter einheitlichen Ursprungs sind.

Auch die untersuchten *Echinocacteen* und *Mamillarien* brachten keine wesentlichen Verschiedenheiten im Ablauf der Blütenentwicklung.

Die Entwicklung der Samen bei den Kakteen.

Morphologie

Samenentwickl.

Von Prof. Dr. J. A. Huber.

Die Samen der Kakteen entstehen wie die aller Samenpflanzen aus Samenanlagen, die den Plazenten der Fruchtblätter entspringen. Diese Plazenten gehen hervor aus den Verwachsungsstellen der Fruchtblattränder, wie dies schon bei der Blütenentwicklung ausführlicher beschrieben wurde. Die Samenanlagen entstehen in großer Zahl als kleine Höckerchen auf den Plazenten, zuerst im untersten Abschnitt, dann auch weiter nach oben hin, bis die ganze Plazenta damit dicht besetzt ist.

Die Samenanlagen selbst sitzen auf einem für die einzelnen Gattungen verschieden verzweigten oder nur einfachen Nabelstrang, dem Funiculus, und zwar so, daß die Samenanlage in den Funiculus eingerollt erscheint. Diese Einrollung ist am stärksten bei *Opuntia* ausgeprägt, die hier zur Bildung einer Schutzhülle für den Samen wird, zu einem sogenannten dritten Integument, oder Arillus, den Ziegen-speck (1926) als verwandtschaftlichen Anklang an *Dillenia* auffaßt. Die Samenanlage weist im übrigen zwei Integumente, Hüllen, auf, die den Eiapparat und den Nuzellus einschließen.

Diese beiden Integumente der Samenanlagen sind zweischichtig, so daß der Nuzellus von vier Zellagen eingehüllt wird. Die äußerste Zellschicht setzt sich aus regelmäßigen Zellen wie ein Pflaster zusammen, unter dem die innere Schicht des äußeren Integuments mit kleineren und niedrigeren Zellen liegt. Ähnlich wie diese ist auch die äußere Schicht des inneren Integuments, die dritte Zellage, gebaut, nur sind hier die Zellen etwas größer. Die innerste Zellschicht bestellt schließlich aus Zellen mit stärker verdickten Wänden.

Die Eingangspforte für den befruchtenden Pollenschlauch, die Mikropyle, wird allein von dem inneren Integument gebildet, während das äußere nicht ganz bis zur Spitze der Samenknospe reicht¹⁾. Das Innere der Samenanlage, der Nuzellus, ist leicht gebogen, die Samenanlage kampylotrop (siehe Tafel II, Fig. 13—15²⁾).

Der wichtigste Teil der Samenanlage ist der Eiapparat, auch Embryosack genannt, in dem sich die Befruchtungsvorgänge abspielen. Dieser Embryosack geht aus einer unter der äußersten Zellschicht liegenden Zelle hervor und besteht in der befruchtungsfähigen Blüte aus den zwei Gehilfinnen (Synergiden), die das der Mikropyle, dem Eingang in die Samenanlage zugekehrte Ende des Embryosackes einnehmen, und dicht darunter der Eizelle, ferner aus den in der Mitte liegenden nicht verschmolzenen beiden Polkernen und am anderen, dem Ansatz des Funiculus zugewendeten Ende aus den drei Gegenfüßlern oder Antipoden. Eine für die Kakteen wie für die meisten anderen Sukkulente bemerkenswerte Eigenschaft des Embryosackes ist das Vorkommen von Stärkekörnern.

Die wesentlichsten Geschehnisse bei der Befruchtung beruhen einerseits in der Verschmelzung eines der beiden Pollenschlauchkerne mit dem Eikern zum Embryokern in der Zelle, aus der sich der künftige Keimling entwickelt, und andererseits in der Ausbildung eines Endospermkerns, der aus der Verschmelzung der beiden Polkerne des Embryosackes und einem zweiten Pollenschlauchkern, also aus drei Einzelkernen, hervorgeht.

Über die Zeitdauer, die zwischen der Bestäubung der Blüte und dem Eindringen des Pollenschlauches in die Samenanlage, und damit der eigentlichen Befruchtung, liegt, hat schon Guignard bei *Eriocereus tortuosus* berichtet, daß der Pollenschlauch knapp 3 Wochen braucht, um den 6 cm langen Griffel zu durchwachsen

¹⁾ Zur Berichtigung der Abb. 9 auf Blatt II der „Cactaceae“, die von Schumann aus Payer, Organogenie, übernommen wurde, aber die Mikropyle falsch darstellt. Die gleiche irrtümliche Figur findet sich auf Tafel I. Fig. 17 (bei 11 über, Blütenentwicklung).

²⁾ Vgl. Huber, Blütenentwicklung.

und bis zur Samenanlage in der Fruchthöhle vorzudringen. Weitere exakte Untersuchungen liegen ferner von d'Hubert vor, die ergaben, daß bei *Hylocereus triangularis* mit einer Griffellänge von 18—24 cm der Pollenschlauch 3 Wochen, bei *Phyllocactus* mit 9—12 cm Griffellänge 12—15 Tage brauchte, um von der Narbe bis zur Samenanlage zu wachsen, dem als durchschnittliches Tageswachstum rund $\frac{3}{4}$ cm entsprechen. Bei den kleineren Blüten erfolgt daher die Befruchtung schon einige wenige Stunden oder Bruchteile von ihnen nach der Bestäubung. Andererseits müssen aber die Samenanlagen bei den langgriffeligen Blüten länger befruchtungsfähig sein oder erst entsprechende Zeit nach dem Öffnen der Blüte in diesen Zustand eintreten, da ja die Befruchtung erst stattfindet, wenn die Blüte schon längst verwelkt ist.

Die Ernährung des heranwachsenden Keimlings in der Samenanlage, der aus der befruchteten Eizelle sich entwickelt, wird zu allererst noch von den Gegenfüßlern aus den Reservestoffen des Nuzellargewebes bestritten, später übernimmt das Endosperm die Aufgabe als Nährgewebe, das aus den befruchteten Polkernen entsteht. Im reifen Samen ist bei den weichsamigen Kakteen (*Malacospermae* Vaupel's) sowohl das Nuzellargewebe wie auch das Endosperm völlig aufgebraucht; in der Samenschale ist dann nur noch der Keimling enthalten, der aber für die ersten Wachstumsvorgänge genügend Baustoffe aufgespeichert hat. Nur bei den hartsamigen Kakteen (*Sclerospermae* Vaupel's), vor allem bei *Opuntia*, läßt sich noch ein Rest des Nuzellus als Perisperm nachweisen; das Endosperm ist aber auch hier verbraucht.

Im heranreifenden Samen bildet sich die Hülle der Samenanlage allmählich zur Samenschale um, wobei die zweite und dritte Zelllage ganz verschwinden, während die äußerste Zellschicht immer deutlicher ihre kutikularen Verdickungen ausbildet, die zur arteigenen Oberflächenbeschaffenheit der reifen Samen führt. Auch die innerste Schicht beteiligt sich durch weitere Verdickung ihrer Zellwände am Aufbau der Samenschale die somit schließlich nur noch aus zwei Zellschichten besteht, der äußeren Schicht des äußeren und der inneren Schicht des inneren Integuments.

Der Keimling selbst nimmt im Samen eine gekrümmte Lage ein und ist mit seinem Wurzelende zum Samenmund (Mikropyle) hin gerichtet.

Die Zahl der Samenanlagen in den Fruchtknoten ist sehr verschieden und hängt in der Hauptsache von der Größe des Fruchtknotens und damit auch von der Größe der Blüte ab. Im einzelnen schwankt die Zahl dieser Samenanlagen sehr beträchtlich. Bei den großblütigen und großfrüchtigen Arten, wie bei *Selenicereus grandiflorus*; kann ihre Menge bis 3000 betragen. Bei *Selenicereus nycticalus* und *Hylocereus triangularis* 1800 bis 2500, und auch bei *Heliocereus speciosus* und *Phyllocactus* erreicht sie noch 1000. Die kleinblütigen Arten dagegen enthalten verhältnismäßig wenige Samenanlagen in ihren Fruchthöhlen: *Epiphyllum*, *Mamillaria* und *Rhipsalis* oft nur 30 bis 60. Selbst innerhalb einer Gattung, wie *Opuntia*, kommen größere Unterschiede vor, *Op. ficus indica* einige Hundert, *Op. monacantha* nur 50.

Die Früchte der Cactaceae sind im allgemeinen Beeren mit fleischigem Fruchtfleisch, das vielfach süß schmeckt und daher bei großfrüchtigen Arten auch gegessen wird. Dieses Fruchtfleisch geht nach d'Hubert bei den Mamillarien, bei *Epiphyllum* und einigen *Rhipsalis*-Arten aus Abkömmlingen bei der Bildung der Samenanlagen aus den Plazenten hervor, die zum fleischigen Meso- und Endokarp werden, in das die reifen Samen dann eingebettet sind. Bei anderen Kakteen, wie bei *Phyllocactus*, den Cereen und Echinocacteen nehmen auch die vielfach verzweigten Funiculi großen Anteil an der Bildung des Fruchtfleisches wobei sich die untersten Teile der Funiculi und die Plazenten selbst polsterförmig vergrößern.

Die bisher geschilderten Entwicklungsvorgänge treffen wohl für alle Glieder der Cactaceae zu. Im einzelnen weisen natürlich auch im Samenbau die verschiedenen Gruppen Sonderheiten auf, auf die aber wie bei der Besprechung der Blütenentwicklung nur andeutungsweise hingewiesen werden kann.

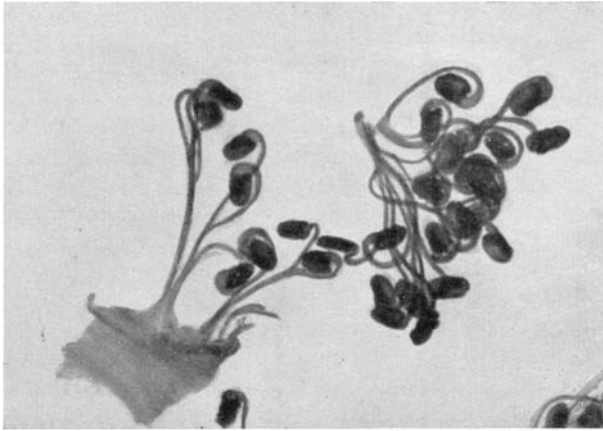


Abb. 1. Samenanlage von *Opuntia spinosissima* mit büschelig verzweigten Samensträngen (Funiculi). Vergrößerung 11fach.

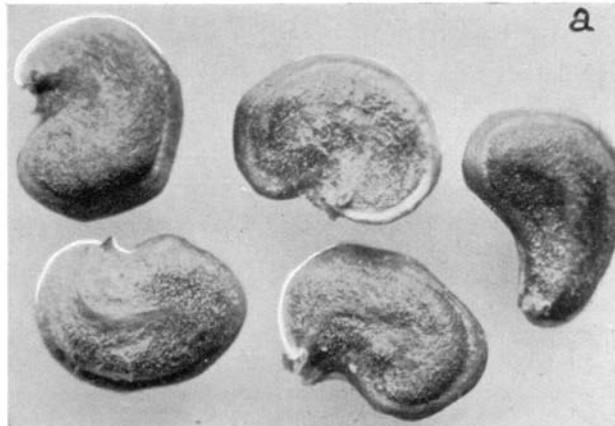
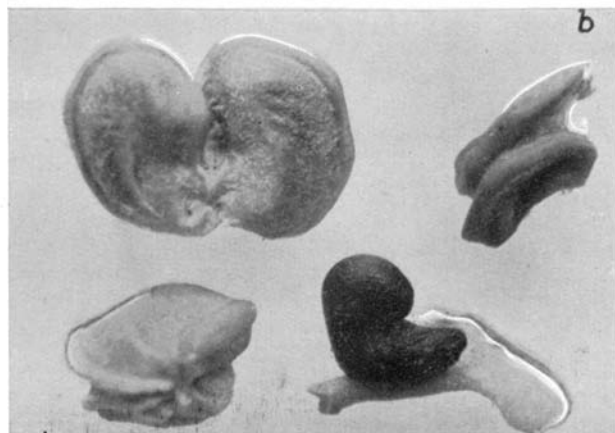


Abb. 2. Reife Samen von *Opuntia ficus indica*, 6, 7fach vergrößert.

a) normal gebauter Samen mit dem hornharten Mantel des Samenstranges.

b) durch die Verwachsung des Samenstranges in der verhärteten Region kommt es zu Zwillingsamen. Gelegentlich unterbleibt auch die Umwachsung des Samens, wie bei dem Samen rechts unten, wobei der verhärtete Samenstrang als lappiges Gebilde am schwarzen Samen hängt.



Als bekanntester Vertreter der hartschaligen Kakteen, den *Sclerospermae*, sei zunächst wieder *Opuntia* angeführt. Die Samenanlagen bei *Opuntia* sind sehr häufig zu Büscheln vereinigt (Abb. 1), die Fruchthöhlen können aber alle Übergänge bis zu einfachen Funiculi enthalten. Einige Arten besitzen nur einfache Funiculi, wie *Op. glaucophylla*, *monacantha* und *Op. Salmiana*.

Der Funiculus ist bei der Samenbildung der Opuntien von großer Bedeutung, weil er an der Umhüllung der Samen zusätzlich teilnimmt und wohl die Hartschaligkeit mit in erster Linie bedingt. Im Verlauf der Samenentwicklung rollt sich die Samenanlage immer mehr in den rinnig ausgehöhlten Nabelstrang ein, und zwar bei den verschiedenen *Opuntia*-Arten in verschiedenem Maße: einen einmaligen Umgang weisen die Samen von *Op. glaucophylla*, *Salmiana* und *tomentosa* auf, *Op. missouriensis* sogar einen anderthalbfachen. Bei der Samenreife erhärtet dann dieser Mantel (Abb. 2).

Über einen vom allgemeinen Bild abweichenden Bau der Samenanlagen mit nur einem Integument berichtet K. Schumann bei *Op. monacantha* und *brasilienensis* (vgl. „Cactaceae“, Blatt 11, Rückseite, oberste Zeile), was sich allerdings bei der Nachprüfung für die erstgenannte Art als unrichtig herausgestellt hat, wie Abb. 3 zeigt, die keine Unterschiede gegenüber anderen *Opuntia*-Arten rechtfertigt. Ob *Op. brasilienensis* eine Ausnahmestellung in der ganzen Familie einnimmt, scheint ebenfalls fragwürdig, doch standen mir keine Blüten dieser Art zur Verfügung.

Die verhältnismäßig großen Samen der Opuntien besitzen auch als einzige der *Cactaceae* noch Nährgewebe, nämlich das schon erwähnte Perisperm, als Rest des Nuzellus der Samenanlage, das zwischen dem Wurzelende und den Keimblättern des gekrümmten Keimlings eingekeilt liegt.

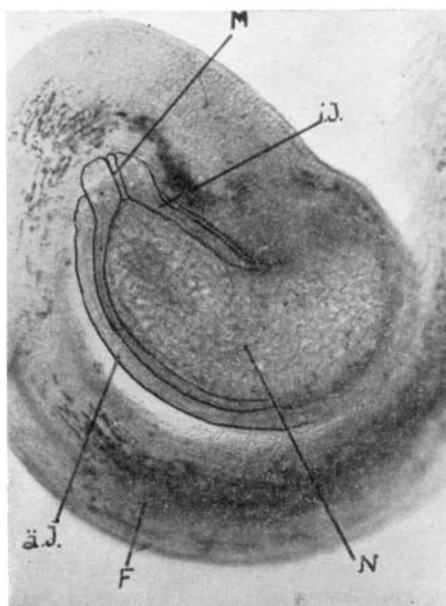
Bei den weichsamigen Kakteen, den *Malacospermae*, wird die Samenschale nur von den Integumenten der Samenanlage gebildet und bleibt deshalb von wesentlich zarterem Bau als bei den *Sclerospermae*. Die einzelnen Samenanlagen sitzen an Funiculi, die entweder zu zusammengesetzten (z. B. *Selenicer. nycticalus*) oder einfachen Trauben (*Heliocer. speciosissimus*, *Hylocer. triangularis*, *Phyllocactus, Epsis. Rohlandii*) verwachsen sind (von Vaupel zum Stamm *Symphytoneurae* zusammengefaßt), oder einzelständig bleiben (z. B. bei *Aporocactus flagelliformis* (Abb. 4) und *Epiphyllopsis Gaertneri*: Vaupels Stamm *Chorineurae*).

Bei der Entwicklung des Keimlings wird das gesamte Nährgewebe, das aus dem Nuzellus stammende Perisperm und das durch die Befruchtung sich bildende Endosperm restlos aufgebraucht, ganz im Gegensatz zu den Samen vieler Centrospermen, z. B. der Mesembrianthemien und Caryophyllaceae (Nelkengewächse), bei denen immerhin um die Keimlingswurzel eine Endospermhaube bei der Samenkeimung noch vorhanden ist. Das Fehlen von Nährstoffen außerhalb des Keimlings führt zu einer Speicherung von Reservestoffen im Keimling selbst, der dadurch schon ein stärker sukkulentes Aussehen erhält, das aber noch verstärkt wird durch größere Rückbildung der Keimblätter, die bei den Opuntien noch einigermaßen als normal angesprochen werden können. Im einzelnen ist aber die Form und Größe der Samen sehr verschieden und läßt sich als wichtiges systematisches Merkmal zur Unterscheidung der Arten mit Erfolg heranziehen. Dazu kommen weiterhin noch Unterschiede in der Ausbildung der äußersten Schicht der Samenschale, die glatt, warzig, körnig, genetzt oder manchmal auch grubig vertieft ist. Einen kleinen Einblick in die Mannigfaltigkeit der Können und Oberflächenbeschaffenheit der Samen möge Abb. 5 geben, in der Samen der verschiedensten Vertreter aus der Gruppe der weichsamigen Kakteen (*Malacospermae*) bei gleicher Vergrößerung dargestellt sind.



Abb. 3.
Samenanlage von *Opuntia monacantha*.

a) Uebersichtsbild einer durchsichtig gemachten Samenanlage mit dem einfachen, unverzweigten Samenstrang, der einen vollen Umgang um die Samenanlage als Samenmantel bildet.



b) Längsschnitt durch die Samenanlage, auf dem deutlich die Samenknospe (Nuzellus N), die Hüllen [äußeres (äJ) und inneres (iJ) Integument] mit dem Samenmund (Mikropyle M) und der Samenmantel des Samenstranges (Funiculus F) zu erkennen sind.

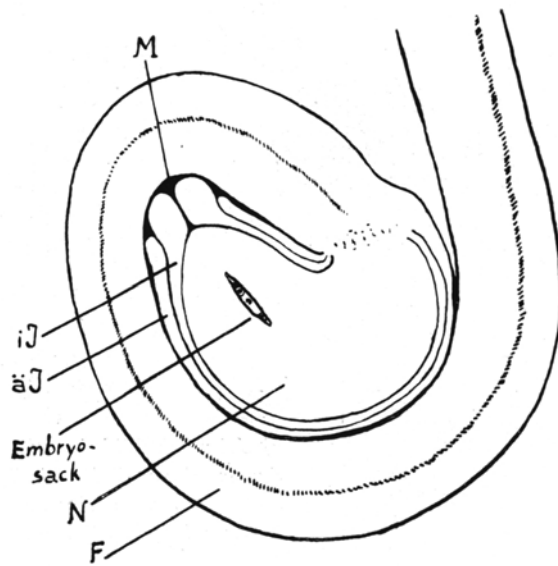


Abb. 3c) Schema zum Bild 3b; Bezeichnungen wie dort.

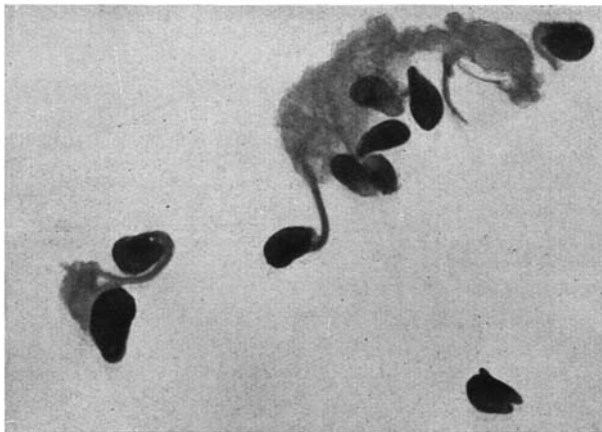


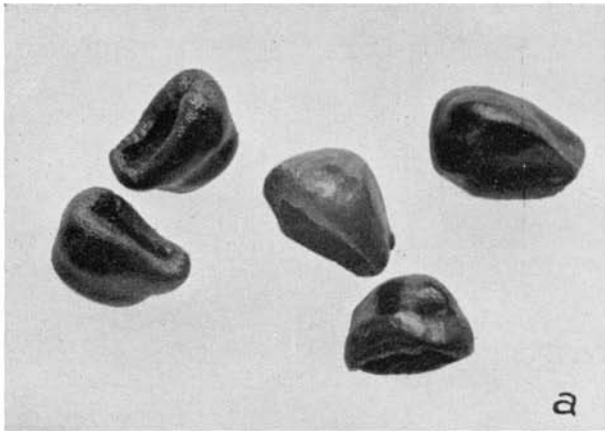
Abb. 4. Samenanlagen von *Aporocactus flagelliformis* mit einfachen, unverzweigten Samensträngen. Vergrößerung 11fach.

Abb. 5. Samen verschiedener weichsamiger Kakteen, alle 7, 6fach vergrößert.

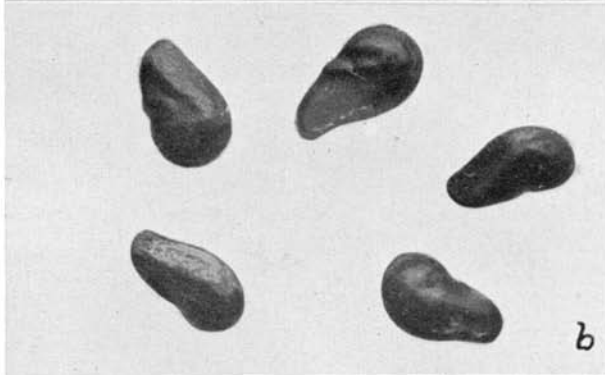
Morphologie

Samen-
entwickl.

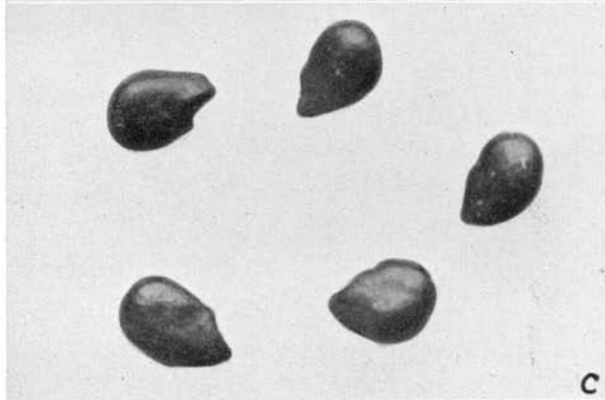
a) *Astrophytum myriostigma*; Same tief genabelt, fein warzig.



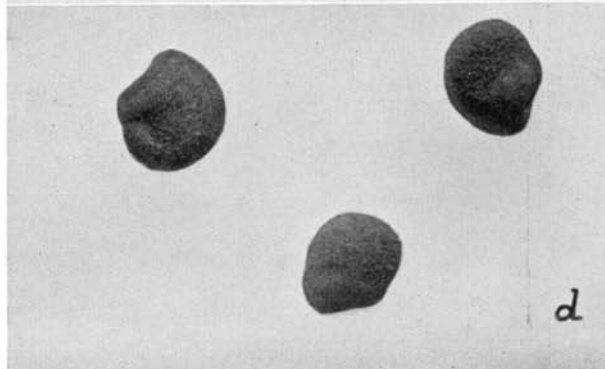
b) *Hylocereus undatus*; Same keulenförmig, fein punktiert.

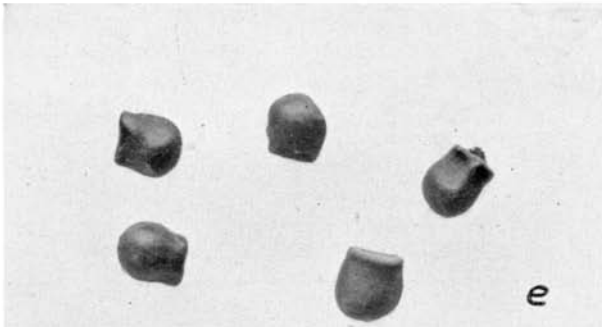


c) *Ferocactus ingens*; Same länglich, glatt.

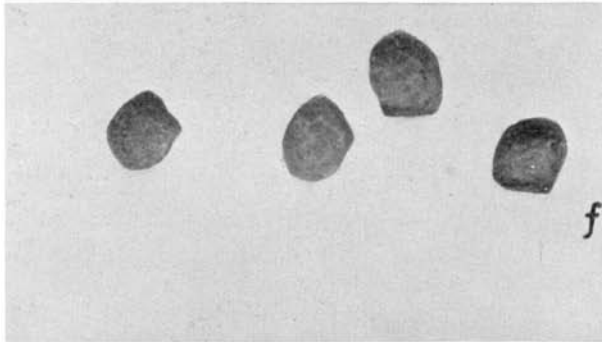


d) *Leuchtenbergia principis*; Same rundlich nutzen-

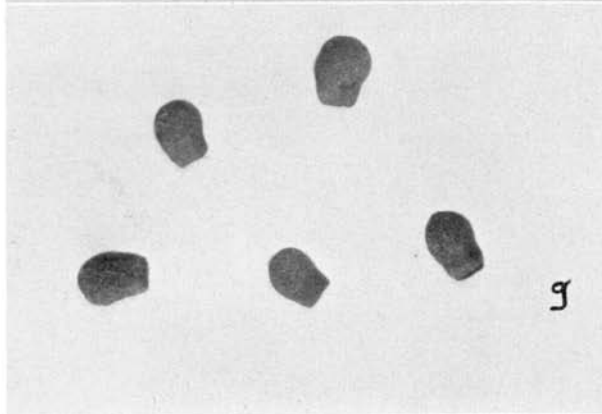




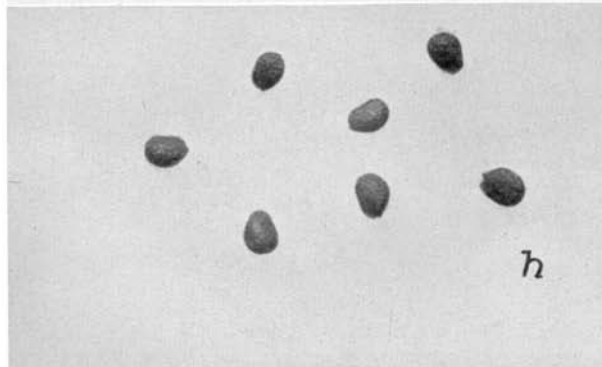
e) *Stenocactus Ochotere-
naus*; Same rundlich mutzen-
förmig, kantig, fein grubig
punktiert.



f) *Echinocereus pulchel-
lus*; Same rundlich mutzen-
förmig, netzig grubig.



g) *Echinopsis Rohlandii*;
Same länglich mützenförmig,
warzig.



h) *Mamillaria bocasana*;
Same eiförmig, netzig-grubig.

Standortkenntnis und Systematik.

Von C. Backeberg.

Phyto-
geographie

Einführung II

Für die Bedeutung der „geographischen Methode“ bei der Betrachtung entwicklungsgeschichtlicher Beziehungen einzelner Gattungen und Sippen, legen die folgenden Karten bereitetes Zeugnis ab; man erkennt aus ihnen, wie wichtig es ist, die Ergebnisse der morphologischen Forschung mit den geographischen Ermittlungen abzustimmen, und wie man bei den Kakteen so in systematischer Hinsicht zweifellos zu der am meisten befriedigenden bzw. richtigsten Lösung gelangt.

Bedeutsam ist auch die Tatsache, daß mit den beigegebenen Karten im Rahmen des Jahrbuches bei den Cactaceae die ersten Untersuchungen dieser Art vorgenommen wurden, und zwar in Abstimmung auf die Schlüssel der Sippen und die schematischen Darstellungen der Gattungen. Die damit erfaßten Pflanzen stammen oft aus den am schwierigsten zugänglichen Kakteengebieten und umfassen die bisher mit am unzulänglichsten bekannten Gattungen. Es hätte nahe gelegen, vor allem länger und eingehend bekannte Standorte in dieser Weise zu erfassen. Aber einmal ist es interessant, die Methode da einzusetzen, wo sie sich bewähren kann, das heißt, wo sie über unsere wohlfundierte Kenntnis hinaus beweisen kann daß nicht wir ihre Struktur formen, sondern daß sie uns wichtige Aufschlüsse zu geben in der Lage ist, wenn wir nach letzter Klarheit streben. Dann aber verlangen die neu gewonnenen Kenntnisse aus entlegenen Gebieten, daß sie sorgfältig festgehalten und bearbeitet werden.

Bei meinen Wanderungen durch die Kordillere fielen mir so gewisse übereinstimmende Charaktere mehrerer Gattungen auf, die bisher in der Systematik weit auseinandergestellt wurden. Hier am Standort kam es mir klar zum Bewußtsein, wie gekünstelt und unnatürlich teilweise die bisherige Eingliederung war, so die Zerreißung eines natürlichen Formenkreises wie der jetzigen *Loxanthocerei*. Gerade am Standort arbeitete ich an der Beseitigung wenig befriedigender Eingliederungen und stellte z. B. Gattungen zu einer Sippe *Loxanthocerei* zusammen, nachdem ich mich sorgfältig überzeugt hatte, daß dies auf Grund des beobachteten Materials nicht nur gerechtfertigt war, sondern die einzige Möglichkeit bot, auch hier klärend zu trennen, wie es logisch erforderlich war, nachdem ich diese Trennung bei den nördlichen und südlichen Echinokakteen ebenfalls vollzog. Ich war mir seit langem klar, daß so plastische Pflanzen wie die Cactaceae, in ihrem Bau und in ihrem Vorkommen in irgendeiner Beziehung von klimatischen Geschehnissen abhängig und beeinflußt worden sein mußten: über diese Tatsache durfte es keinen Zweifel geben. Dann mußten die einzelnen Areale in mancherlei Beziehung aufschlußreich sein. Tastend entstand der logische Rückschluß auf „Wanderungen“, die Möglichkeit zu „Rekonstruktionen einstiger Standortverhältnisse“, bedingt durch die, wie überall so auch hier, stattgefundene Klimaänderung, die den sich an sie adaptierenden Sukkulanten jeweils ein Optimum für Entwicklung, Ausdehnung oder Weiterbestehen geboten haben mußte, wodurch die heutigen Areale und die einzelnen Entwicklungsstufen entstanden.

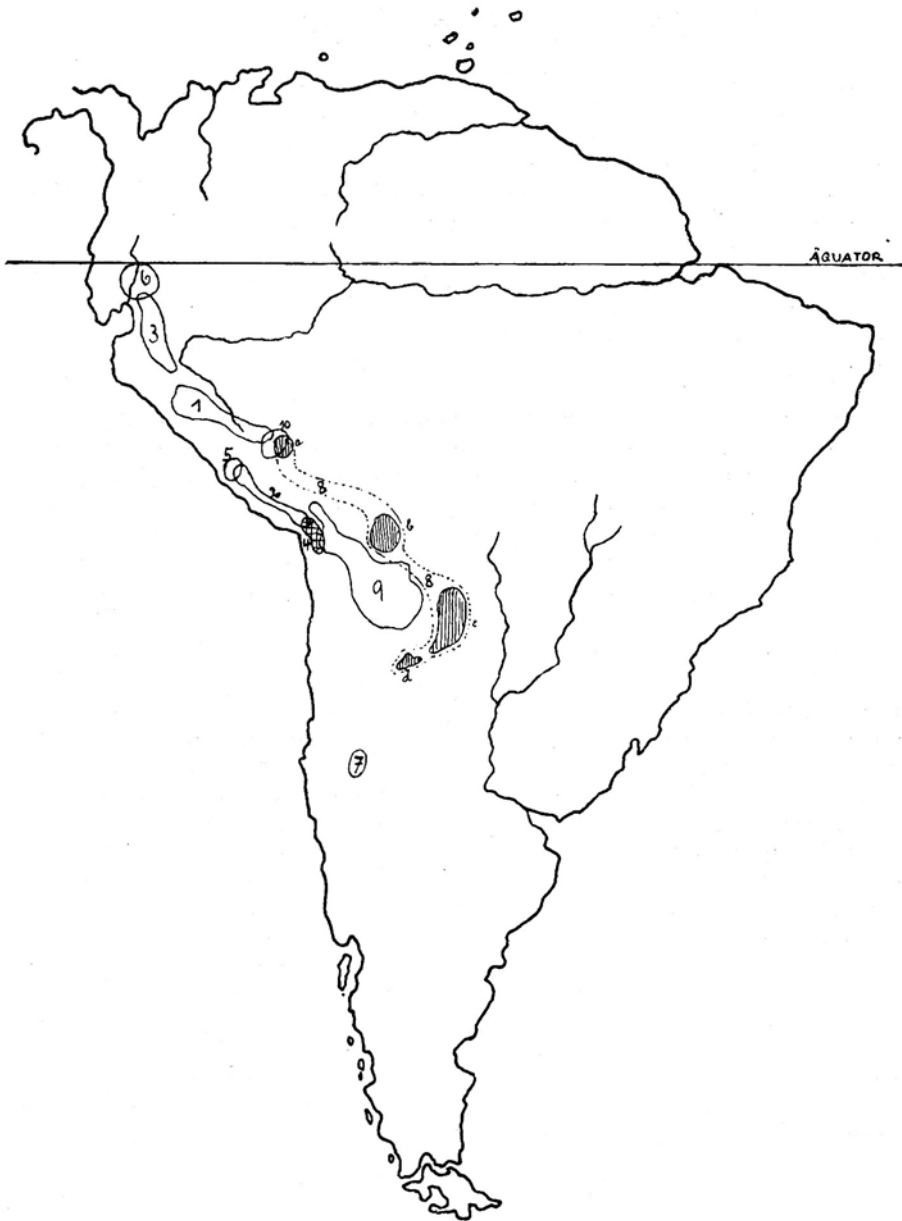
In jener Zeit, als ich noch lediglich als Berufssammler durch die Standorte kam, war mir noch alle Fachliteratur fremd, die auf solche Fragen Bezug nahm. Die Natur lehrte mich als erste die großen Gesetze ihres Wirkens und ihre empirische Formung, die um so schwerer war, als sie einigermaßen für die Dauer gültig sein mußte, und da vor mir niemand den Versuch gemacht hatte, diese Gesetzmäßigkeiten auf die Cactaceae anzuwenden, wie man es sonst längst gewohnt war, was ich aber erst viel später erfuhr. Schumanns „Die Verbreitung der Cactaceae im Verhältnis zu ihrer systematischen Gliederung“ ging von ganz anderen systematischen Grundlagen aus und war daher mehr eine registrierende Geographie. Berger hat dagegen fast allein morphologisch gesehen: die Begründung einer modernen

Lehre des Sehens bei den Cactaceae hat beiden sicher gefühlsmäßig vorgeschwebt, sie konnte jedoch nicht die Form zu lebendiger Weiterarbeit erhalten, weil Schumann eben von einem ganz anderen System ausging und Berger nicht die letzten Konsequenzen des von ihm veranlaßten Umbruchs zu ziehen wagte.

Daher war es nicht zu verantworten, Dinge, die man als zu tun notwendig erkannt hatte, nicht in Angriff zu nehmen. So kam ich empirisch dazu, den Systemumbau geographisch bedingt vorzunehmen. Es hat in der Folge nicht an allen möglichen Angriffen gefehlt, ja es gibt heute noch Gelehrte, die glauben, an der geographischen Methode vorbeigehen zu müssen, warum, kann ich nicht einsehen; schon aus rein praktischen Gründen halte ich sie für empfehlenswert: Bekomme ich z. B. einen *Cereus* von drüben, der hier lange Zeit nicht blühen wird, und ich kenne seinen ungefähren Standort, so kann ich nach den übrigen Indizien der systematischen Übersicht auch ohne Blüte meistens sagen, um welche Gattung es sich handelt und welches die Kennzeichen der Blüte sein werden. Wer an der geographischen Methode vorbeigeht, wird also lange Zeit warten müssen, bis er die Pflanze einigermaßen korrekt beschreiben oder bestimmen kann. Haben wir in der Kultur eine blühende Pflanze und wissen wir, zu welcher Gattung sie gehört, so können wir ferner heute mit Sicherheit sagen, wo sie ungefähr wächst. Man sehe sich alte Monographien und Handbücher an, wo *Echinopsis*arten als von Mexiko gekommen angegeben werden, auch bei Britton & Rose fehlt es nicht an zumindest unsicheren Bemerkungen dieser Art. Heute lächeln wir über eine „*Echinopsis* aus Mexiko“. Warum? Weil die fortschreitende Kenntnis uns schon geographisch denken gelehrt hat; warum diese Denkweise dann nicht konsequent bis in alle Einzelheiten fortsetzen?

Wer durch die Standorte gegangen ist, weiß, wie sehr die Kakteen eine gute geographische Trennung der Gattungsstandorte erlauben. Es war für mich eine befriedigende Feststellung, in Diels „Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen“ die Bestätigung der Richtigkeit meiner empirisch empfundenen Ansicht zu finden. Diels sagt: „Geographische Indizien: Mit den phyletischen Verhältnissen lassen sich die räumlichen Beziehungen, die geographische Verbreitung der Sippen vergleichen, und dieser Vergleich wird oftmals zur Vertiefung der phyletischen Systematik dienlich sein (R. v. Wettstein: Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik Jena 1898, G. Fischer). Ein solcher geographischer Vergleich ist zunächst überall dort am Platze, wo es sich um Sippen handelt, die an bestimmte Faktoren der Außenwelt angepaßt sind. Denn diese äußeren Faktoren sind beinahe alle räumlich differenziert. Die davon abhängigen Sippen müssen also eine entsprechende Verteilung im Räume wahrnehmen lassen.“ Das könnte fast für die Kakteen allein geschrieben sein. Diels sagt weiter: „Um solche Fragen zu beantworten, ist es nötig, zu ermitteln, wo die Sippen vorkommen.“ Dem galt meine Arbeit der letzten Jahre und dem gilt die Herausgabe der beigegebenen Karten. Buxbaums Ausführungen erübrigen weitere Zitate über die Bedeutung der geographischen Methode auch bei schwierigeren Fragen.

Soviel zur Vorgeschichte der Standortforschung, der Kartenwerke und der geographischen Grundlagen des Systemumbaus.



*Die Vorkommen der
Loxanthocerei*

- 1: *Clistanthocereus*
- 2: *Loxanthocereus*
- 3: *Seticereus*
- 4: *Arequipa*
- 5: *Matucana*
- 6: *Borzicactus*
- 7: *Denmoza*

- 8a-d: *Cleistocactus* (m.
Verbindungsline der
Cleistocactus-Vor-
kommen)
- 9: *Oreocereus*
- 10: *Morawetzia*

Die Vorkommen der Sippe *Loxanthocerei* Bckbg.

Die Sippe *Loxanthocerei* umfaßt Pflanzen mit hochentwickelten Blüten, in denen nun Porsch und Buxbaum ornithophile Blüten in einer geschlossenen Sippe erkannten. Das an anderer Stelle gegebene Schema der Sippe zeigt die Entwicklung der vogelblütigen *Loxanthocerei* in der Struktur, wie sie von den Vogelblumenforschern gedeutet wird. Hieraus abzuleitende Schlüsse werden sicher noch zu machen sein. Ist es nun an sich schon sehr interessant, daß die *Cactaceae* eine so große Sippe vielgestaltiger Vogelblumen aufweisen, eine vordem ganz unbekannte Tatsache, so wird weiter bedeutsam sein, festzustellen, an welche Bestäuber die einzelnen Stufen der Blütenentwicklung angepaßt sind. Dazu ist vor allen Dingen die genaue geographische Abgrenzung der heute bekannten Areale ebenfalls notwendig. Hier zeigt sich, wie das gemeinsame Hand-in-Hand-Arbeiten zu schönen Ergebnissen führt und Zusammenhänge erkennen läßt, wie sie noch vor kurzem nicht vermutet wurden.

Wir sehen auf der Karte in sich sehr gut geschlossene Areale, wenn es auch sicher an den Grenzen noch etwas breitere Überschneidungen gibt, als die Karte auf Grund unserer heutigen Kenntnisse erkennen läßt. Es ergibt sich ferner ein interandines und ein Küstenvorkommen vor dem Zentrum des ersteren, das zugleich das Zentrum der größten Gattungszahl ist. Den Kern bilden 6 Gattungen, die wohl das Vorhandensein eines einst größeren Kakteen-Vegetationsgebietes aufzeigen. *Oreocereus* verbindet (ebenso wie in seinem Gefolge unter den Kugelkakteen die *Neowerdermannia*) den östlichen mit dem westlichen Nord-Südstreifen von Süden nach Norden über das bolivianische Hochland hinweg. Ich überlasse hier Geologen und Klimaforschern die letzten Rückschlüsse. Ich erkenne dagegen, daß die westandinen Kakteengattungen, die bei eingehender Untersuchung in den Blütenmerkmalen gute Trennungsmerkmale aufweisen, in sich gut geschlossene Areale bilden. Infolge starker klimatischer Veränderungen gelangten sie wohl in ihrem durch allerlei Umstände bedingten Areal zur gegenwärtigen Entwicklungsstufe, die uns m. E. nicht Veranlassung sein kann, sie als Untergattungen von ganz woanders wachsenden Gattungen anzusehen. Eigenartig ist, daß 6 und 7 (*Borzicactus* im Sinne *Riccobonos* und *Denmoza*) Wolle im Röhrengrund tragen und im Norden und Süden die letzten Ausläufer sind. Betrachtet man die Frage der Vogelblumen, so dürften die Forscher nach eingehendem Studium der Bestäuber auch hier gleichartige Eindrücke gewinnen, was die Berechtigung zur Trennung der Gattungen anbelangt. Mir scheint das östliche *Loxanthocereus*-Gebiet dem der Tropengürtelwanderung entsprechenden Verlauf der Entwicklung eines Kerngebietes der südamerikanischen Entwicklungsgruppe der *Cactaceae* zu etwas günstigerer Zeit als heute, was klimatische Voraussetzungen anbelangt, zu entsprechen. Der Verlauf der Gattungszahl nach Norden würde diese Annahme eher stützen als ihr entgegenstehen. Zweifellos sind durch äußere Einflüsse große Unterbrechungen der alten Ausdehnungsareale erfolgt: dafür spricht das isolierte Vorkommen der *Denmoza* und die Westküstenvorkommen. Sie alle ziehen sich aber über andere Gattungsvorkommen hinweg, so daß wir annehmen müssen: Einst hat die Sippe *Loxanthocerei* sicher ein dichter und wohl auch weiter besiedeltes Gebiet (mit vielleicht sogar größerer Gattungszahl) eingenommen. Die heute bestehenden Lücken in der großen Nordsüdausdehnung der *Loxanthocerei* sowie von *Malacocarpus* und *Frailea*, die sogar bis Kolumbien gehen, setzen solche einstmals vorhanden gewesenen verbindenden Areale voraus. Damit tauchen die Fragen nach den überhaupt in jenen Gebieten stattgefundenen klimatischen und geologischen Veränderungen auf, von denen die heutigen Kakteenstandorte noch ungenügend gedeutete Zeugen sind, die aber zur Deutung herangezogen werden sollten, wie es die *Loxanthocerei*-Karte nahelegt. Diese zeigt aber auch, wie die Abkehr von den Sammelgattungen das eingehende Studium aller Fragen um diese interessante Pflanzenfamilie, im Gegensatz zur früheren Auffassung, befruchtet.

C. Backeberg.

Die Bestäubungseinrichtungen der *Loxanthocerei*.

Ökologie

Loxanthocerei

Von Prof. Dr. Otto Porsch (Wien).

Der von Backeberg begründete Formenkreis der *Loxanthocerei* umfaßt nach den Worten seines Begründers „alle südamerikanischen Cerei mit mehr oder weniger schiefen Blüten“ (1935, S. 83) und zwar die Gattungen: *Oreocereus*, *Cleistocactus*, *Borzicactus*, *Denmoza*, *Binghamia*, *Morawetzia*, *Arequipa*, *Matucana* (vgl. Backeberg-Knuth 1935, S. 186—193, 1937).

Bei dieser Begrenzung des Formenkreises sind sämtliche bisher beschriebenen Arten desselben ausgesprochene Vogel- bzw. Kolibri-Blumen, und unter ihnen finden sich gerade jene Typen der Kakteenblüte, die wir als höchstangepaßte Kolibri-Blumen innerhalb der Familie bezeichnen müssen. Aus diesem Grunde empfiehlt sich auch eine ausführliche Sonderbesprechung der Bestäubungseinrichtungen dieser blütenökologisch interessantesten Vertreter tagblühender Kakteen. Ihre blütenökologisch wesentlichsten Merkmale sind:

1. Sie sind durchweg Tagblüher.

Als Typus sei im besonderen *Cleistocactus Baumannii*¹⁾, die am häufigsten und reichlich zur Blüte gelangende Art unserer Gewächshäuser besprochen. Die Blüte dieser Art zeigt ausgesprochene Staubblattvorreife (Protandrie). In einem bestimmten Einzelfalle öffnete sich die Blüte gegen 7 Uhr früh und begann um 1 Uhr nachmittags des dritten Blühtages sich zu schließen (Ende August bis Anfang September). Dabei öffneten sich gegen 11 Uhr vormittags zuerst die Staubbeutel der längeren Staubblätter und waren nachmittags fast sämtlich geöffnet, während die Narbenäste noch vollkommen zusammengedrängt waren. Bestäubung war in diesem Zustand vollkommen ausgeschlossen. Zu Beginn der Blütenöffnung standen die hinteren, längeren Staubblätter fast in gleicher Höhe mit den Narbenästen, die sie aber bald durch Längenwachstum des Griffels überholten. Am zweiten Blühtag gegen 7 Uhr früh waren bereits die obersten Staubbeutel im ersten Welkzustand, die Narben zeigten dagegen deutliche Auflockerung und boten schon ihre stark glänzenden Papillen dar. Am Nachmittag des dritten Blühtages waren auch die letzten Staubbeutel verwelkt, die Narben dagegen noch entwickelt. Während der ganzen Blühdauer bot die Blüte reichlich Blütenstaub dar.

Wie aus Abbildung 1, 2 und 7 ersichtlich, drängen sich die Staubbeutel unterhalb der Narbe derart zusammen, daß die von ihnen dargebotene Pollenmasse eine einheitliche Pollenfläche bildet. Der die Blüte ausbeutende Kolibri führt, vor derselben frei schwebend, den Schnabel in den hier durch starke Abschrägung des Achsenrohres am Blütenschlund erweiterten Blüteneingang. Dabei stößt seine Stirn beim Eindringen in die Blüte zunächst an die Narbe, an die er in einer jüngeren Blüte erhaltenen Blütenstaub abgibt. Nach Berührung der Narbe muß er unvermeidlich einen Großteil seiner Stirnfedern mit dem ihm in so großer Fläche dargebotenen Pollen bedufern, den er beim Besuch einer im zweiten, weiblichen Zustand befindlichen Blüte auf die Narbe überträgt. Die weite Verbreitung der Staubblattvorreife (Protandrie) innerhalb des Gesamtbereiches der Kakteen läßt diese auch für die meisten anderen *Loxanthocerei* als sehr wahrscheinlich erscheinen, für *Denmoza* ergibt sie sich übrigens ganz unzweideutig aus Abbildung 3, die Gürke's Blühenden Kakteen I, Tafel 16 entnommen ist. Ebenso ist auch bei den meisten übrigen

¹⁾ Ich beziehe mich im folgenden wie in meiner zweiten, auf die Bestäubungseinrichtungen der Familie bezüglichen Arbeit bei der Anführung von Kakteen-gattungen und -arten auf Backeberg-Knuth's Kaktus ABC 1935 und verzichte daher auf Nennung der Autoren. Spätere Änderungen (wie *Seticereus* statt *Binghamia*) sind hier nicht berücksichtigt.

Arten des Subtribus eine länger als einen Tag umfassende Dauer der Einzelblüte bis Beendigung des zweiten, weiblichen Zustandes zu erwarten.

2. Wie bei zahlreichen anderen Familien mit ausgesprochenen Vogelblumen finden wir auch hier *F a r b e n* verschiedener Anpassungshöhe von Purpur über leuchtend Karmin, Feuerrot, Orange bis Grün, auch in der Vereinigung der „Papageifarben“, ja sogar ausnahmsweise Weiß (*Cleistocactus Morawetzianus*). Die Rotstufen, einschließlich der leuchtenden unter ihnen, sind vorherrschend. Bezüglich der Anpassungshöhe der einzelnen Farbenstufen verweise ich auf das von mir diesbezüglich in meiner Darstellung der Bestäubungseinrichtungen der Familie Gesagte. An Rotstufen finden sich nach *B a c k e b e r g* und *B a c k e b e r g - K n u t h* (Seitenzahlen eingeklammert): Rot bei Arten von *Cleistocactus* (190, 193), Rötlich bei *Oreocereus* (186), Tiefrot bei *Matucana* (199), Weinrot bei *Cleistocactus* (189), Purpur bei *Borzicactus* (194), *Denmoza* (195), Karminrot bei *Cleistocactus* (188, 189) und

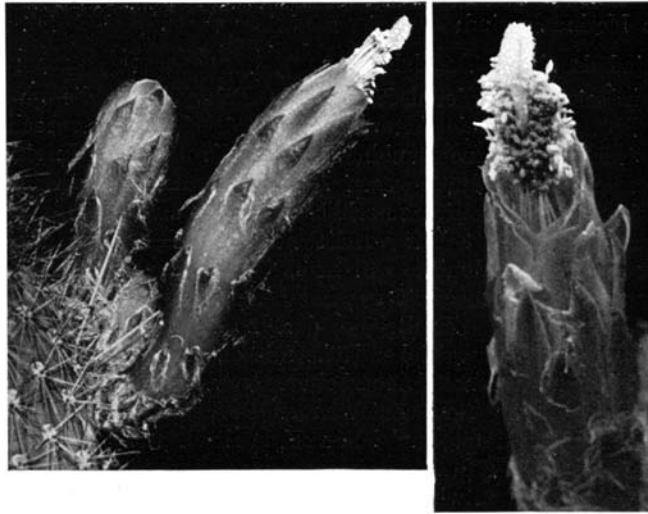


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 1–2: *Cleistocactus Baumannii*, 1 Blüte in Seitenansicht, 2 von vorne gesehen. Nat. Gr. Lichtbilder v. E. Knauer (Wien).

Morawetzia (*B a c k e b e r g*, Kakteen-Jahrbuch 1, 73), Scharlachrot bei *Cleistocactus* (189), *Borzicactus* (192, 193), *Binghamia* (197). Leuchtend Rot bei *Arequipa* (197), *Cleistocactus* (190). Feuerrot bei *Borzicactus* (193), Lichtrot bei *Cleistocactus* (189), Rosa bei *Oreocereus* (186, 187), Ziegelrot bei *Cleistocactus* (190) und Lachsrot bei *Cleistocactus* (192). Blütenbiologisch und auch stammesgeschichtlich bedeutungsvoll erscheint der Tatbestand, daß die auf der Farbenstufleiter oberstehenden Farben wie die Farbenvereinigung der „Papageifarben“ und Grün sich gerade im Bereiche jener Gattung finden, die wir auch nach ihrem Bau als höchstwertige Vogelblumengattung der Familie bezeichnen müssen, bei *Cleistocactus*, so Karminrot mit Orange bei *Cl. anguinus* (188), Feuerrot bzw. Scharlachrot mit Gelb bzw. Orange bei *Cl. Baumannii*, Leuchtendrot mit Grün bei *Cl. smaragdiflorus* und *Cl. tominensis* (190). Auch Ziegelrot und Lachsrot werden bloß für diese Gattung angegeben, die nicht nur den arten-, sondern auch farbenreichsten Typus des ganzen Formenkreises darstellt. Der jüngst von *B a c k e b e r g* beschriebene *Cl. Morawetzianus* (vgl. Abb. bei *B a c k e b e r g* 1937, 18) vereinigt Weiß mit Grün. *B a c k e b e r g* glaubt auch in

dieser Farbengebung eine Bestätigung der durch *Trichocereus fascicularis* in der Blütengestalt nahegelegten Beziehungen zu den Trichocereen sehen zu müssen.

So einleuchtend die gestaltlichen Beziehungen beider sind, so ist unter der wohl begründeten Voraussetzung der Tagblütigkeit des *Cl. Morawetzianus* folgendes zu bedenken. Weiß findet sich zwar auch bei Vogelblumen von verhältnismäßig einfachem Bau wie *Eucalyptus*-, *Melaleuca*-Arten, aber nicht minder bei hoch- und höchstangepaßten Formen wie *Aloe*, *Erica*, *Kniphofia*, *Pitcairnia*, *Billbergia*, *Strelitzia* u. a. In allen diesen Fällen sind nächstverwandte Arten und Gattungen durch leuchtende Vogelblumenfarben einschließlich der Papageifarben ausgezeichnet. Hier ist das Weiß ebenso sicher eine Späterwerbung wie das Grün, und zwar sowohl als Haupt- wie als Teilfarbe der Farbenvereinigung der Papageifarben bei zahlreichen anderen hochwertigen Vogelblumen, wie Arten von *Erica*, *Styphelia*, *Nicotiana*, *Solanandra*, *Siphocampylus*, *Bontia*, *Aloe*, *Phaedranassa*, *Alstroemeria*, *Cyrtanthus*, *Anigo-santhus* u. a. Auch die Vereinigung Grün mit Weiß ist bei hochangepaßten alt- und

Abb.3: *Denmoza rhodacantha*
Längsschnitt durch die Blüte im
männlichen Zustand mit noch ge-
schlossener Narbe. Nat. Größe.
(Nach Gürke).

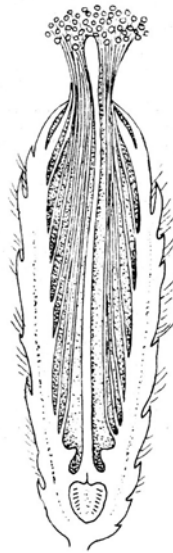


Abb. 3.

Abb.6: *Denmoza rhodacantha*
Gesamtansicht der Blüte in nat.
Lage und Größe. (Nach Gürke).



Abb. 6.

neu weltlichen Vogelblumen weit verbreitet, wie *Veltheimia*, *Pseudogaltonia*, zahlreichen Bromeliaceen, Orchideen u.a. Für den die Spielweite der Vogelblumen überblickenden Blütenbiologen bedeutet *Cl. Morawetzianus* nicht nur keine Überraschung, sondern innerhalb dieser so hochangepaßten Kolibriblumengattung eine nach dem gleichsinnigen Verhalten anderer Gattungen zu erwartende Bereicherung ihrer Farbenspielweite.

3. Die Arten sind wohl in der Regel duftlos.

Auf Blütenduft bezügliche Angaben sind mir für den Formenkreis aus dem Schrifttum nicht bekannt. *Cleistocactus Baumannii* fand ich stets duftlos. Ein im Einzelfall etwa vorhandener schwacher Blütenduft wäre übrigens für die ausschließlich auf Kolibribestäubung angewiesenen Arten in der Höchstzone ihrer Verbreitung für Sicherung der Fremdbestäubung bedeutungslos, da ihm beim Mangel eines entwickelten Geruchsinnes der Kolibris kein Auslesewert zukäme. In der Höchstzone der Verbreitung kommen ja Tagschwärmer als Fremdbestäuber kaum in Betracht.

Aber auch an jenen Standorten, wo sich neben Kolibris auch Tagschwärmer an der Blütenausbeutung etwa beteiligen könnten, setzt die Flugzeit der Schwärmer später am Tage als jene der Kolibris ein, und gelangen die Schwärmer den an Flugkunst unerreichten Kolibris gegenüber auch bei gleicher Flugzeit ins Hintertreffen.

4. Sämtliche Arten zeigen tiefe Bergung des Nektars in einer oberhalb des Fruchtknotens gelegenen Nektarkammer (Abb. 3 und 4) und am Grunde der bei den einzelnen Arten verschiedenen langen, geraden oder gebogenen Blütenachsenröhre. Die Länge der Blüten bewegt sich nach den Angaben von Britton und Rose, Wright, Backeberg-Knuth, soweit ich solche überhaupt vorfand, zwischen 25 und 10 cm, wobei das Minimum von 2,5 cm sich bloß auf *Cleistocactus areolatus* gründet (Backeberg-Knuth S. 189). Im besonderen erreichen die einzelnen Gattungen folgende Längenausmaße: *Oreocereus*¹⁾ 4—9 cm, *Cleistocactus* 2.5—9 cm, *Borzicactus* 4—7 cm, *Denmoza* 7—7,5 cm, *Binghamia* 6—7 cm, *Arequipa* 5—7,5 cm, *Matucana* 6—8 cm, *Morawetzia* 10 cm. Bei dem gegenwärtigen Stand unserer Artenkenntnis bewegt sich die Durchschnittslänge zwischen 6 und 7 cm.

Durch die tiefe Nektarbergung wird der Abstand zwischen Pollen- bzw. Narben- und Nektar-Zone bedeutend vergrößert. Die Sicherheit der Fremdbestäubung durch den Kolibri ist bei normalem, vom Blütenbau vorgezeichneten Nektarbezug nur bei entsprechender Schnabel- bzw. Zungen-Länge vollauf gewährleistet.

Diesem besonderen blütenökologischen Tatbestand kommt aber auch allgemein biologische Bedeutung zu. Der Formenkreis der *Loxanthocerei* enthält nämlich durchweg andine und meist in bedeutende Höhe emporsteigende Arten. Merkwürdigerweise findet sich im Gesamtbereich desselben Gebietes dieselbe Vergrößerung des Abstandes zwischen Pollen- bzw. Narben- und Nektarzone bei zahlreichen anderen Vogelblumen verschiedenster Verwandtschaft in auffallender Regelmäßigkeit wieder. Schon seit einer Reihe von Jahren wandte ich dieser Erscheinung meine besondere Aufmerksamkeit zu. Und je tiefer ich in sie eindrang, um so größer wurde mir die Zahl der gleichsinnigen Fälle aus den verschiedensten Familien und, was die Sache noch interessanter macht, auch aus verschiedenen Vogelblumentypen, wie bei „Röhrenblumen“, „Glockenblumen“, „Fahnenblumen“ „Körbchenblumen“. Die mir bisher bekanntgewordenen Fälle erstrecken sich auf Vertreter von ungefähr 70 Gattungen aus mindestens 26 Familien andiner Vogelblumen aus dem Kreis der Dikotyledonen und Monokotyledonen (Blutenpflanzen mit zwei bzw. einem Keimblatt). Daraus ergab sich mir die naheliegende Schlußfolgerung, daß auch im Bereiche der in diesem Gebiete bodenständigen Kolibri-Arten Neigung zu Schnabel- bzw. Zungenverlängerung nachweisbar sein müsse. Denn nur bei Anwesenheit entsprechend langschnäbeliger Bestäuber ist die Erhaltung von Blumenluxusschöpfungen, die in der bedeutenden Verlängerung der Blütenlängsachse ihren Ausdruck finden, auf die Dauer denkbar. Um möglichst objektiv zu gehen, betrat ich den Weg der rein statistischen Tatbestandsaufnahme. Ich trug mir aus der Hartert'schen Kolibrimonographie die Verbreitung sämtlicher Kolibriarten von mindestens 30 mm Schnabellänge in Tabellen ein. Das Ergebnis war überraschend. Fast sämtliche Arten mit einer Schnabellänge von 30 mm und darüber sind im andinen Gebiet verbreitet. Es handelt sich um Vertreter von ungefähr 18 Gattungen.

Selbstverständlich kommen im andinen Gebiet auch zahlreiche kurzschnäbelige Arten vor. Aber die Bevorzugung des Gebietes durch die langschnäbeligen Arten ist derart auffallend, daß die außerhalb desselben vorkommenden langschnäbeligen Arten Ausnahmen darstellen. Die reiche Entwicklung langschnäbeliger andiner Kolibriarten findet eine gleichsinnige Begleiterscheinung in der Verlängerung der Längsachse zahlreicher andiner Vogelblumen verschiedenster Verwandtschaft. Der alte Kolibrimonograph Gould

¹⁾ Nach Kupper in Monatsschr. Deutsch. Kakt.-Ges. I 1929 S. 98.

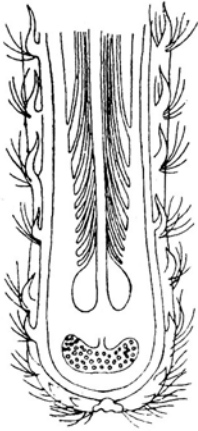


Abb. 4.

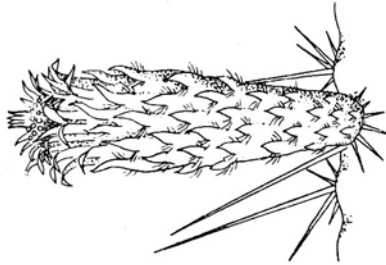


Abb. 5.



Abb. 7.

Abb. 4— 5: *Cleistocactus smaragdiflorus*. 4 Längsschnitt durch die untere Hälfte der Blütenröhre, die oberhalb des Fruchtknotens befindliche Nektarhöhle zeigend. Vergr. 2:1. (Nach Gürke). 5 Gesamtansicht der Blüte in natürlicher Stellung an der Pflanze und Größe. (Nach Gürke).

Abb. 7: *Cleistocactus Baumannii*. Blüte in Seitenansicht. Natürliche Größe. (Nach Botanical Magazine.)



Abb. 8.

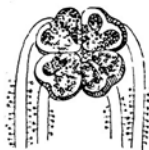


Abb. 9.

Abb. 8— 9: *Corytholoma magnificentum* (Otto u. Dietrich) Fritsch aus der Familie der Gesneraceae. 8 Blüte in Seitenansicht in natürlicher Größe. 9 Staubbeutelgruppe von innen gesehen. Vergr. 8 nach Botan. Register, 9 nach Hanstein (Blütenstaub eingezeichnet).

Die Abbildungen 7—9 zeigen die gleichsinnige Anpassung an Ausbeutung durch Kolibris beim Typus zweier verwandtschaftlich weitabstehender „Rachenblumen“.

war vielleicht schon auf dem Wege zu dieser Erkenntnis, obwohl ihm das Vorkommen ausgesprochener Vogelblumen noch unbekannt war. Im allgemeinen Teil (der „Introduction“) seiner Monographie fand ich auf Seite XX die bezeichnende Feststellung, daß es in keinem Teile Amerikas so viele „tubular-flowered“-Pflanzen gibt wie im andinen Gebiet, und die Mehrzahl der hier vorkommenden Kolibris hätten einen geraden und verlängerten Schnabel, wofür er eine Reihe von Kolibri-Gattungen anführt. Wenn es ihm auch, wie es scheint, vor allem um die Beziehung der geradröhrigen Blütengestalt zum geraden Kolibrischnabel im Gegensatz zum gekrümmten Schnabel handelt, weist er doch schon auf die *Verlängerung* der Schnäbel hin. Im unmittelbaren Anschluß daran bringt er die Krümmung anderer Kolibrischnäbel mit dem Aufsuchen von Insekten von Blättern und zwischen Borkenschuppen in Zusammenhang. Obwohl zwar übrigens nirgends in seiner Monographie auf die *Bestäubung* durch die Kolibris deutlich hingewiesen wird, scheint mir doch in seiner Beziehungnahme der Röhrengestalt andiner Blüten zum Kolibrischnabel schon die Annahme der Möglichkeit einer Beeinflussung der Blumenwelt durch die Kolibris angedeutet zu sein.

Diese interessante Lebensbeziehung zwischen Verbreitung langschnäbeliger Kolibris und Vogelblumen mit verlängerter Blütenlängsachse findet ihr Gegenstück in dem gehäuften Vorkommen krummblütiger endemischer Lobelien und anderer hawaiischer Vogelblumen und gleichsinnig krummschnäbeliger Arten der auf diese Inselgruppe beschränkten blumenbesuchenden Kleidervögel, worauf ich an anderer Stelle näher einging (1930). In beiden Fällen handelt es sich vielleicht um Luxuserschöpfungen einer tropischen Tier- und Pflanzenwelt, die, durch Auslese gesteigert, einander gegenseitig bedingen.

Diese rein ursächlich verständliche Lebensbeziehung zwischen Kolibri und Vogelblume im andinen Gebiet hat aber auch noch ihre geschichtlich interessante Seite. Sowohl die Vergrößerung des Abstandes zwischen Pollen- bzw. Narben- und Nektar-Zone wie Verlängerung des Kolibrischnabels können nur verhältnismäßig jüngere Erwerbungen sein. Handelt es sich doch in beiden Fällen um mehr oder weniger extreme Steigerungen eines Normalzustandes nach bestimmter Entwicklungsrichtung hin. Wie C. Backeberg auf Grund geographischer Erwägungen zum Ergebnis gelangt, daß die schiefblütigen Loxanthocerei eine jüngere Bildung darstellen, so führt uns auch die vergleichend blütenökologische Forschung zu demselben Schluß (vgl. Backeberg 1936, 111 ff.).

5. Ein weiterer im Dienste der Vogelbestäubung stehender Charakterzug ist die *Freimachung des Blüteneinganges*. Der Vogel soll beim Ausbeuten der Blüte auf Grund des Blütenbaues zwangsläufig die pollenbedeckte Seite der Staubbeutel und die Narbe mit denselben Körperteilen berühren. Die Blütenhüllblätter, deren Hauptaufgabe im Normalfalle in der Fernanlockung liegt, sollen ihm beim Nektarbezug nicht behindern. Dies wird am einfachsten dadurch erreicht, daß die in der Nähe des Blüteneinganges befindlichen Blütenhüllblätter sich vom Blüteneingang mehr oder weniger weg- bzw. zurückkrümmen. Übernimmt die Blütenachse einen Teil der Schaulinrichtung, so können die Blütenhüllblätter je nach dem Grade der Beteiligung der Achse an der Farbgebung in entsprechendem Maße verkleinert werden, aber trotzdem auch in dieser verkleinerten Ausgabe eine wichtige Aufgabe übernehmen, indem sie durch Kontrastfärbung gegenüber der Achsenfarbe und den übrigen Hüllblättern den Schlundeingang dem Auge des besuchenden Vogels besonders bemerkbar machen (*Cleistocactus smaragdiflorus*, *Cl. Morawetzianus*). Durch Übertragung der Schaulinrichtung auf die Achsenröhre erspart die Blüte größere Schauflächen der Blütenhülle, und die höhere Festigkeit des Achsenrohres erschwert überdies den Nektardiebstahl durch seitlichen Einbruch, den die Kolibris erfahrungsgemäß vielfach dort ausführen, wo ihnen dies leicht möglich ist.

Eine den Körperverhältnissen des ausschlaggebenden Bestäubers entsprechende *Erweiterung des Blüteneinganges* kann auf verschiedene Weise erfolgen, so bei

strahligen und zygomorfen Blüten durch trichterförmige Umbildung der Achsenröhre im Schlundbereich, bei zygomorfen Blüten besonders durch entsprechende Abschrägung derselben oder Vereinigung beider Vorgänge. Die Abschrägung muß als technisch höherwertige Lösung bezeichnet werden, denn sie bewirkt eine streng örtlich auf den Schlundbereich beschränkte Erweiterung bei geringstem Stoffaufwand. Denn der Röhrenquerschnitt bleibt ja sonst unverändert. Die Höchststufe in dieser Entwicklungsrichtung wird dann erreicht sein, wenn die Blüte ausgeprägte Gesamtzygomorfe mit entsprechender Abschrägung des Schlundes, Rückbildung der Blütenhüllblätter und wirksamer Übernahme der Farbengebung durch die Achsenröhre vereinigt. Diese Höchststufe erweist sich auch als besonders leistungsgemäßes Blütenmodell bei Ausbeutung durch einen Kolibri mit entsprechend gekrümmtem Schnabel. Den geradeschnäbeligen Kolibri-Arten entspricht das strahlige, gerade Blütenachsenrohr als das ihnen angemessenste Modell.

Beide blütentechnische Hochleistungen finden sich bei *Cleistocactus*, der artenreichsten Gattung der *Loxanthocerei*, tatsächlich verwirklicht, in der die Tagblumen unter den Kakteen die Höchststufe blütenökologischer Anpassung erreichen. Die gerade Röhrenblüte bei vollkommen strahligem Bau mit querabgeschnittener Röhre oder nur leicht angedeuteter Abschrägung derselben findet sich beispielsweise bei *Cl. Strausii* (Abb. in Backeberg-Knuth 1935, S. 191), *Cl. Roezlii* (Abb. bei Kreuzinger 1935, S. 42), *Cl. smaragdiflorus* (Abb. 4 und 5), *Cl. Morawetzianus* (Abb. Backeberg 1937, 18). Ich führe die letzte Art trotz Krümmung ihres Röhrengrundes hier an, weil ja die volle Ausbeutung dieses Grundes durch die äußerst biegsame Kolibrizunge erfolgt, wobei die Spitze des geraden Schnabels höchstens bloß bis zur Umbiegungsstelle der sonst gerade gestreckten Röhre vorzudringen braucht. Die Blüten von *Cl. Strausii* bezeichnen Backeberg-Knuth (S. 190) als dunkelkarminrot mit violetter Anstrich, ohne weitere Angabe, ob der Blüteneingang durch Farbenänderung bezeichnet ist. *Cl. Roezlii* besitzt nach denselben Autoren ziegelrote Blüten (a.a.O.). Bei *Cl. Morawetzianus* bilden die den Blütenschlund umgebenden weißen Blumenblätter einen Farbengegensatz zum Grün der Röhre.

Obenan auf der Stufenleiter der Farbengebung steht der in die Papageifarben gekleidete *Cl. smaragdiflorus*, dessen feuerrotes und ebensofarbig beschupptes Achsenrohr in grellem Gegensatz zum Grün der den Blüteneingang umsäumenden Blütenhüllblättchen steht. Dieser Farbengegensatz findet sein verblüffend übereinstimmendes Seitenstück in den grünen Blumenblattspitzen so vieler feuerroter Röhrenblumen anderer neu- und altweltlicher Vogelblumen wie der Ericaceengattungen *Thibaudia*, *Macleania*, *Psammisia*, *Erica* (*Th. acuminata*, *Ma. pulchra*, *Ps. longicolla*, *E. Massoni*), der bekanten Liliaceen- bzw. Amaryllidaceengattungen *Aloe*, *Gasteria*, *Lachenalia*, *Bomarea* (*A. ciliaris*, *G. Croucheri*, *L. rubida*, *B. andimarcana*) u. v. a. Der feuerroten Achsenröhre von *Cleistocactus smaragdiflorus* entspricht in diesen Fällen die ebenso gefärbte aus 5 bzw. 6 Blättern bestehende Kronen- bzw. Perigonröhre; ihren grünen Blütenhüllblättchen entsprechen die grünen Zipfel der sonst feuerrot gefärbten Kronen- bzw. Perigonblätter. Die Vereinigung von Grellrot als Haupt- und Grün als Nebenfarbe des Blütenbereiches stellt deshalb eine besonders glückliche Lösung dar, weil Grellrot erfahrungsgemäß, von jedem beliebigfarbigen Untergrund sich schon von weitem deutlich abhebend, die Fernanlockung vermittelt; die auf den Blütenschlund beschränkte Komplementärfarbe des Grün bezeichnet wieder als bester Farbengegensatz zum Rot dem angelockten Vogel besonders wirksam die Eingangspforte zur Nektarquelle. Aus der im Lebenskampf der Art so oft bewährten Treffsicherheit dieser Lösung erklärt sich auch ihre weite Verbreitung in den verschiedensten stammesgeschichtlich weit abstehenden Verwandtschaftskreisen der Vogelblumen beider Erdhälften (vgl. Porsch 1931).

Die zygomorfen Rachenblumen sind nach ihrem Bau geeignet, nicht nur den Kolibrischnabel, sondern auch einen Teil des Kopfes im Blumenrachen aufzunehmen. Dem kommt ja die durch die Abschrägung bedingte Erweiterung des

Blütenschlundes entgegen. Umgekehrt bedeutet es für eine rein strahlige und gerade Röhrenblume wieder einen Fortschritt, wenn der Blüteneingang eine Verengung aufweist, die unberufene Nektarräuber unter den Insekten ausschließt. Eine solche Verengung in Form einer Einschnürung gegen die Blütenöffnung zu zeigt *Cl. Roezlii* (vgl. Backeberg-Knuth 1935, S. 190, Abb. bei Kreuzinger 1935, S. 42). Dieselbe Ausbildung des Blüteneinganges findet sich bei verschiedenen vorgeschrittenen Röhrenblumen unter den Kolibriblumen, so bei der Loganiaceengattung *Spigelia* (*S. splendens*), bei den Ericaceengattungen *Erica* und *Thibaudia* (*E. resinosa*, *Th. cordifolia*), bei den Gesneriaceengattungen *Hypocyrtia*, *Alloplectus* (*H. aggregata*, *A. concolor*), der Bignoniacee *Ecchremocarpus scaber*, der Lobeliacee *Siphocampylus microstoma* u. v. a. Durch solche Verengung der Blütenöffnung wird der Zutritt dem ebenso scharfsichtigen wie zartschnäbeligen Kolibri vorbehalten. Alle genannten Arten vertreten den Typus der „Röhrenblume“ unter den Vogelblumen. Eine Vorstufe der vollendeten Röhrenblüte von *Cl. smaragdiflorus* stellen die Blüten der Gattung *Denmoza* dar (Abb. 3 und 6). Auch hier ist der ganze Blütenkörper zur Röhrenblume geworden, aus der aber die Endteile der Staubblätter in Form eines kurzen, dichten Pinsels und die Narbe herausragen. Die Schauseinrichtung wird hier noch vorwiegend durch die zahlreichen, dicht schraubig gestellten, weniger grell, sondern mehr purpurroten Blütenhüllblätter besorgt.

Ausgesprochene mediane Zygomorfe mit starker Abschrägung des Blüteneinganges zeigt der schon oben erwähnte *Cl. Baumannii* (Abb. 1, 2 und 7). Auch hier wird die Schauseinrichtung zum Großteil von der Blütenachse besorgt, die durch Vereinigung von Gelborange mit Feuerrot oder Scharlachrot die Farbgebung der „Papageifarben“ erreicht. Ihr gegenüber treten die schuppenförmigen Blütenhüllblättchen an Bedeutung zurück. Die Staubblätter und Narbe sind nach oben und rückwärts gerichtet. Der Raum für den eindringenden Kopfteil des Vogels ist ebenso frei wie auch beschränkt vorgezeichnet. Der Vogel muß zwangsläufig Pollen und Narbe mit der Stirne berühren.

Ihrem Bau nach vergegenwärtigt die Blüte von *Cl. Baumannii* den Typus der „Rachenblumen“ unter den Vogelblumen, die als Sonderform der „Lippenblumen“ in zahlreichen, im System hochstehenden Familien mit verwachsenblättriger, streng zygomorfer Blumenkrone vertreten ist, wie bei den Labiäten, Scrophulariaceen, Gesneriaceen, Acanthaceen, Myoporaceen. Mit diesen hat sie die Nektarbergung am Grunde einer zygomorfen Blütenröhre, Abschrägung des Blütenschlundes und Pollenentleerung nach unten auf die Rückenseite des Besuchers bei meist lebhaft roter Farbe gemeinsam.

Im besonderen zeigt sie verblüffende Ähnlichkeit mit gewissen Arten der ebenfalls an Kolibriestäubung angepaßten Gesneriaceengattung *Corytholoma* (Abb. 8 und 9). Hier wie dort dieselbe Zygomorfe, grellrote Farbe, dieselbe die Rachenform des Blüteneinganges bedingende Abschrägung, gleiche Stellung der Staubblätter und Narbe, und dies alles in einem verwandtschaftlich so unendlich fernstehenden Formenkreis. Wie so oft im Reiche des Lebens und der Technik, bedeutet auch hier gerade die Einfachheit der Lösung mit geringem Stoffaufwand den Fortschritt. Die im System hochstehende Gattung *Corytholoma* erreicht mit ihrer aus 5 verwachsenen Blumenblättern gebildeten Kronenröhre und 4 Staubblättern dasselbe, was der primitiven Kakteenblüte mit zahlreichen Blumen- und Staubblättern erst auf dem Umwege über die Bildung eines entsprechend gebauten und gefärbten Achsenrohres unter Rückbildung der Blütenhülle möglich ist.

Schwächere, wenn auch immerhin deutliche Abschrägung des Blütenschlundes zeigt *Cl. tupizensis*, dessen Blüten Backeberg-Knuth (a.a.O. S. 192) daher auch „noget skæv“ (etwas schief) nennen.

Die übrigen Gattungen der *Loxanthocerei* stellen verschiedene Entwicklungsschritte in der Richtung zur Organisationshöhe von *Cleistocactus* dar, wobei verschiedenwertige Einzelstufen in einer Blüte vereinigt sein können. Denn die einzelnen

Blütenorgane gehen unabhängig voneinander ihren Entwicklungsweg. Gerade in der Gleichsinnigkeit und dem engen Zusammenhang, der zwischen den einzelnen Können besteht, liegt die überzeugende Natürlichkeit des durch Backeberg erstmalig zusammengefaßten Formenkreises. Diese leidet keine Einbuße dadurch, daß in einem anderen Zweige des Kakteenstammes wie bei *Rathbunia* unter den *Heliocerei* gleichsinnig gestaltete Typen wiederkehren. Handelt es sich doch in beiden Fällen und Gebieten um denselben Machtfaktor im Bestäubungsleben, dem die Blüte unterworfen ist, um den Kolibri!

So zeigt *Oreocereus Celsianus* noch eine fast strahlige Blumenhülle mit nur schwach angedeuteter Zygomorphie, erreicht dabei aber eine bis 9 cm lange Blütenröhre mit schuppenförmig rückgebildeten Hüllblättern (Abb. 10). Die größeren, ziemlich gleichgestalteten, den Blüteneingang umgebenden Blumenblätter sind noch wesent-



Abb. 10.

Abb. 11.

Abb. 12.

Abb. 10: Blüte von *Oreocereus Celsianus*. Vergr. 0,7: 1. (Nach Britton und Rose).

Abb. 11: Blüte von *Borzicactus acanthurus*. Natürl. Gr. (Nach Britton und Rose).

Abb. 12: Blüte von *Arequipa leucotricha*. Natürl. Gr. (Nach Gürke).

lich an der Schauceinrichtung mitbeteiligt. Bei den übrigen Gattungen ist die Zygomorphie viel stärker ausgeprägt und erstreckt sich bereits vielfach auf die Staubblätter, wie beispielsweise bei *Oreocereus fossulatus* nach dem Lichtbilde bei Backeberg-Knuth (S. 187), bei *Borzicactus acanthurus* (Abb. II), *B. eriotrichus* (Backeberg-Knuth (S. 193), *Arequipa leucotricha* (Abb. 12). Dasselbe gilt im wesentlichen für *Matucana* und *Morawetzia*. Die Hauptschauceinrichtung liefern bei ihnen die Blütenhüllblätter, vor allem die den Blüteneingang umgebenden. Die Achsenfärbung tritt ihnen gegenüber infolge der (lichten Annäherung der Blütenhüllblätter aneinander und z. T. infolge Behaarung mehr in den Hintergrund. Bei allen findet sich aber in je nach Art wechselndem Grade die Abschrägung des Blütenschlundes. Deutliche Abschrägung zeigt schon *Arequipa* (Abb. 12); noch stärker ist diese bei *Borzicactus eriotrichus* an der von Backeberg-Knuth (S. 193) im Lichtbilde wiedergegebenen Blüte sichtbar. Eine sich auf zahlreiche lebende Blüten aller bisher bekannten Arten stützende, vergleichende Untersuchung der Gesamtspielweite des

Blütenbaues des Formenkreises würde eine bunte Entwicklungsreihe in der Richtung zu *Cleistocactus* ergeben. Wie überall in der belebten Natur, sind auch hier meist nicht alle gleichwertigen Stufen verschiedener Entwicklungsrichtungen in ein und demselben Typus vereinigt, sondern auf die einzelnen Arten unregelmäßig verteilt. Von *Oreocereus Celsianus* war in diesem Zusammenhang bereits oben die Rede. So findet sich das Minimum an Röhrenlänge ausgerechnet bei einem Vertreter der höchststehenden Gattung *Cleistocactus*, die auch im bisher bekannten Maximum der Tiefe der Nektarbergung von *Morawetzia* übertroffen wird, die in anderen Blumenmerkmalen hinter *Cleistocactus* zurückbleibt.

Eine Prüfung der am Blütenaufstieg der *Loxanthocerei* beteiligten Vorgänge ergibt, daß es sich um solche handelt, die auch sonst im Leben der Art eine Rolle spielen. So ist die Zurückkrümmung der Blütenhüllblätter am Blüteneingang eine Entfaltungsbewegung, die bei anderen Gattungen wie *Zygocactus* eine bedeutende Steigerung erfährt. Bei der Entstehung der Zygomorfe der Blüte spielte ihre Lage zu Sonne und Erdboden eine Rolle, vgl. Söhrens (1923—4, S. 175). Rückbildung von Blattanlagen im Achsenbereich des Fruchtknotens und darüber hinaus ist auch bei Formen Regel, bei denen der vegetative Sproß noch Blätter trägt. Lebhaftes Gelb-, Orange-, Feuerrot- bis Purpurfärbung kommt zahlreichen Arten als Farbe der reifen Früchte zu, deren Fruchtfleisch zum größten Teil ja Achsengebilde ist.

So lautet auch hier der Weisheit letzter Schluß: Ausnutzung verschiedener im Leben der Art nützlicher Einrichtungen in wechselnder Vereinigung. Doch auch mit dieser „Erkenntnis“ ist nur ein sehr kleiner Teil des Lebenswunders der Kakteenblüte wirklich ursächlich verstanden.

Backeberg

*Schriftenverzeichnis*¹⁾.

— 1934. 10. Blätter für Kakteenforschung. *Binghamia Humboldtii* (H.B.K.) Bckbg.

— 1935, What is a Borzicactus? *Cactus a. Succul. Journ.* VII, S. 83.

Backeberg, C., 1936, Eine neue südamerikanische Cereengattung: *Morawetzia* Bckbg. n. g. (*Morawetzia Doelziana* Bckbg. n. sp.) *Jahrbuch der Deutsch. Kakteengesellschaft* 1: 10, S. 73.

— 1936 Untersuchungen über monotypische Gattungen unter den südamerikanischen Cereae *Daselbst* 1: 14. S. III.

— 1936-7. Blätter für Kakteenforschung. *Loxanthocerei*.

— 1936-8. *Daselbst*, *Morawetzia Doelziana*. Bckbg.

— 1937, Die Sippe der *Loxanthocerei* Bckbg. *Cactaceae. J.D.K.G. Einleit. Sonder-*teil 17—18.

— u. Knuth, F. M., 1935. *Kaktus-ABC*. Kopenhagen.

Britton, N. L. u. Rose, J. N.: *The Cactaceae* Washington. II (1920), III (1922).

Buxbaum, F.: 1937. Allgemeine Morphologie der Kakteen. Die Blüte. *Cactaceae. J.D.K.G. Einleit. Sonderteil* 10—14.

Gould, J.: 1861, A monograph of the Trochilidae or family of humming birds London. I.

Hartert, E., 1900. Trochilidae in „Das Tierreich“ Berlin.

Knuth, F. M., s. Backeberg.

Knuth-Loew, *Handbuch der Blütenbiologie*. II/1 (1898) S. 436, III/1 (1904) S. 517—20, III/2 (1905), S. 262—63, 544 548.

Kreuzinger, K., 1935, Verzeichnis amerikanischer und anderer Sukkulenten usw. *Eger*.

Loew, s. Knuth.

Porsch, O.: 1929. Vogelblumenstudien II. *Jahrbuch, f. wissensch. Botanik. LXX.* S. 193—94.

— 1930. Kritische Quellenstudien über Blumenbesuch durch Vögel. *Y. Biol. Gener.*, VI, S. 133—246.

— 1931. Grellrot als Vogelblumenfarbe. *Daselbst*, VII S. 647—74.

Rose, s. Britton.

Schumann, K., 1894 *Cactaceae* in Engler-Prantl's *Natürl. Pflanzenfam.* III, 6a, S. 169.

Söhrens, J., 1925-4. *Echinocactus leucotrichus* Phil. *Zeitschr. f. Sukkulentenkunde* I. S. 174—5.

Wright, Y s., 1933. *Borzicactus icosagonus*. *Cactus a. Succul. Journ.*, IV, S. 394.

¹⁾ Obiges Schriftenverzeichnis enthält vorwiegend jene Schriften, auf die im Texte Bezug genommen wird. Ein ausführliches, die ganze Familie umfassendes Schriftenverzeichnis bringe ich in meiner die Blütenökologie der Familie behandelnden Arbeit.

Die Beschreibung der Kakteen.

Von Prof. Dr. Franz Buxbaum.

Bei allen Arbeiten, die sich auf systematische Kragen beziehen, stützt sich der Forscher auf drei Hilfsmittel: I. auf das lebende Material, 2. auf konserviertes Material und 3. auf die Literatur. Leider muß gerade auf das lebende Material oft verzichtet werden, weil es bei Exoten oft einfach nicht zu beschaffen ist. In den meisten Fällen wird man aber mit konserviertem Material, gewöhnlich in Herbarform, das Auslangen finden. Denn Herbarpflanzen lassen, aufgekocht und in Wasser flottierend, meist alle morphologischen Untersuchungen zu wie frische Pflanzen, oft sogar noch besser. Aber auch dieses Material ist oft nicht zu beschaffen, oder, z. B. bei sehr großen Pflanzen und, was hier besonders interessiert, bei Sukkulenten gar nicht imstande alles wichtige zu zeigen. Und bei phyletischen Studien ist alles wichtig! Hier bleibt nun als letzter Ausweg nur die Beschreibung. Schon aus dieser Tatsache ist zu ersehen, daß die Beschreibung gar nicht genau genug sein kann. Aber selbst wenn lebendes Material vorliegt, ist die Beschreibung nicht zu entbehren, da man in der Lage sein muß, vermittels derselben die vorliegenden Pflanzen absolut sicher zu bestimmen. Die ganze Nomenklatur steht und fällt also mit der Güte der Beschreibungen. Eine Unzahl von Synonymen (Doppelbenennungen) ließe sich ausröten, würden alle Beschreibungen den Anforderungen, die bei unserer heutigen Artenkenntnis an sie gestellt werden müssen, gerecht werden.

Aus obigem geht hervor, daß die Beschreibung verschiedenen Zwecken dienen muß und darum verschieden gefaßt werden kann. Ich stelle absichtlich die ganz genaue Beschreibung, wie sie für phyletische Arbeiten nötig ist, an die Spitze: denn sie ist die unbedingt notwendige Grundlage, wie sie bei Beschreibungen außerhalb des Rahmens einer Monographie unerläßlich ist. Aus diesen Einzelbeschreibungen können dann für Handbücher, Bestimmungsbücher usw. gekürzte, nur die wichtigen Unterscheidungsmerkmale enthaltende Beschreibungen extrahiert werden, wie dies Bödeker in seinem Mammillarien-Vergleichsschlüssel ausgezeichnet durchführte. Dabei ist jedoch unbedingt zu fordern, daß alle Beschreibungen vergleichbar sind, d. h. alle die gleichen Punkte mit gleicher Genauigkeit enthalten. Gerade gegen diese Forderung wird allzu oft verstoßen, so daß ein Bestimmen glattweg unmöglich wird. Solche unvergleichbare Beschreibungen finden sich leider sehr häufig bei Britton und Rose. Häufig ist ihre Ursache darin gelegen, daß der Verfasser die Pflanze nicht selbst gesehen hat, sondern ihre Beschreibung vom Autor übernehmen mußte, der seinerseits keine monographische Beschreibung, sondern nur eine Diagnose gab. Autoren früherer Zeiten, denen erst eine geringe Artenzahl bekannt war, konnten oft mit sehr kurzen Beschreibungen ihre neuen Arten sicher charakterisieren, doch mit der fortschreitenden Entdeckung neuer Formen wurden ihre Diagnosen unklar. Wir müssen heute darauf hinarbeiten, daß von allen früher beschriebenen Arten auf Grund von Originalpflanzen oder Originalabbildungen genau festgestellt wird, welche Form eines Formenkreises der Autor vor sich hatte, und daß demnach eine allen modernen Anforderungen entsprechende neue Beschreibung verfaßt wird. Nur so können wir einmal die ganze Synonymik in Ordnung bringen.

Wir müssen darum an alle Autoren die Forderung stellen, uns in diesem Sinne zu unterstützen, und sich eine einheitliche Beschreibungsfolge zu eigen zu machen. Ich möchte daher für alle Zukunft ein Beschreibungsschema aufstellen, welches, genau befolgt, eine allen Anforderungen gerechte Beschreibung liefern wird.

Schema für Kakteen-Beschreibungen.

- I. *Wurzeltypen*.
- II. *Körper*: Form, Scheitel, Verzweigung, Größenmaße, Farbe und Beschaffenheit der Epidermis.

Rippen oder Warzen: Anordnung, Form, Größe.

Axillen: Beschaffenheit und Farbe der Behaarung.

Areolen: Lage, Größe, Form, Beschaffenheit und Farbe der Behaarung (jung und alt!).

III. *Bestachelung*: Zahl, Anordnung, Form, Beschaffenheit, Farbe (jung und alt).
Länge der Randstacheln, Zahl, Anordnung, Form, Beschaffenheit, Farbe (jung und alt).

Länge der Mittelstacheln, ebenso.

IV. *Blüte*: Stellung, Größe.

Fruchtknoten: Form, Bedeckung (Schuppen, Stacheln, Haare usw. genau beschrieben), Stellung der Samenanlagen.

Blütenröhre: Form, Bedeckung (wie bei „Fruchtknoten“).

Äußere Blütenblätter: Farbe, Form, Größe.

Innere Blütenblätter: Farbe, Form, Größe.

Staubblätter: Insertion, Länge, Farbe der Fäden, Farbe der Antheren.

Staminodien: Insertion, Zahl, Form, Größe, Farbe.

Griffel: Länge, Farbe.

Narben: Zahl, Form, Farbe.

V. *Frucht*: Stellung, Form, Beschaffenheit, Bedeckung (Stacheln, Haare, Schuppen beschrieben!), Farbe, Aufspringen.

VI. *Samen*: Größe (genau), Form, Farbe, Oberflächenbeschaffenheit der Samenschale, Nabel (Wulst!), Arillus.

VII. *Vorkommen*: Fundort des Typus, allgem. Verbreitung, Beschaffenheit des Standortes.

VIII. wo möglich: *Keimling*: Form, Kotyledonen, Erstbestachelung.

Eine ausgezeichnete, dieser Form weitgehend entsprechende Beschreibung gibt z. B. Bödeker in der Monatsschrift der D.K.G. IV (1932) S. 52 ff. für seine neue *Mammillaria Knebeliana*. Wie zahlreiche andere Forscher, folgt auch er dabei einem Brauch, der gerade für dieses Werk, das auch dem Laien verständlich sein soll, nur empfohlen werden kann, indem er eine möglichst gedrängte, aber doch exakte lateinische Diagnose voranstellt und eine deutsche Beschreibung folgen läßt.

Nun sei auch noch ein Kommentar zum Gebrauch des obigen Schemas gegeben. Vor allem soll der Autor die Pflanze in möglichst verschiedenen Größen selbst gesehen haben. Punkte der Beschreibung, die er von anderen Autoren oder auf Grund brieflicher Mitteilungen übernimmt, sollen unter Anführungszeichen gestellt, der Autor in Klammern genannt werden. Wo ein Punkt nicht bekannt ist, soll er nicht einfach ausgelassen werden, sondern angeführt mit „unbekannt“ oder „?“ als noch zu ermitteln gekennzeichnet werden, damit spätere Untersuchungen die Lücke füllen. Die Beschreibung soll von einem einzigen Exemplar (dem „Typus“) angefertigt, abweichende Größen usw. in Klammern beigesetzt werden. Als Typus verwendet man wo möglich ein Exemplar des natürlichen Standortes oder ein nicht unter Glas gehaltenes. Dies ist besonders in bezug auf die Stachellängen wichtig. Stets ist anzugeben, ob ein Original- oder Kulturexemplar der Beschreibung zugrunde liegt, ebenso allfällige Veränderungen in der Kultur. Wie wichtig dies ist, zeigt wohl am besten *Opuntia tunicata*, die ihre charakteristische Bestachelung unter Glas gänzlich einbüßt. Meine, den ganzen Sommer über ohne Glasbedachung der Sonne voll ausgesetzten Mammillarien zeigen stets längere Stacheln, als in den Bödeker'schen Beschreibungen angegeben ist. Da die Beschreibung sehr ausführlich ist, empfiehlt es sich, jene Punkte, die sie von den nächstverwandten Arten unterscheiden, durch Sperrdruck hervorzuheben.

Da wir gerade bei den Kakteen oft mit einer sehr beträchtlichen Variationsbreite zu tun haben, soll der Beschreibung noch ein besonderer Abschnitt folgen. der diese behandelt. In einigen Fällen wird es sich auch empfehlen, die vom Typus abweichenden Verhältnisse der Typus-Beschreibung in Klammern einzufügen, z. B.: „Stachelnlänge (5—) 7 (—12) mm“ oder: „Blütenfarbe gelb (bis rot)“.

Alles bisher Gesagte gilt für die Artbeschreibung. Die Gattungsbeschreibungen erhält man am genauesten, wenn man sich die Artbeschreibungen aller bekannten Arten der Gattung punktweise tabellarisch untereinander schreibt und nun nur das allen Arten Gemeinsame heraushebt und die in den Rahmen der Gattung fallenden Artvariationen umreißt. Wo dann die eine oder andere Übergangsform vom allgemeinen Charakter mehr oder weniger abweicht, wird darauf ausdrücklich unter Nennung der Art hingewiesen.

Die geforderte Beschreibungsform (sog. Einzelbeschreibung) kann nun in gewissen Fällen auch modifiziert werden. Vor allem wird sie innerhalb eines durchdacht aufgebauten Werkes, wo eine genaue Gattungsbeschreibung vorangeht (Monographie), die in dieser enthaltenen Charaktere nicht wiederholen, sondern nur auf allfällige Abweichungen ausdrücklich hinweisen. Für den Habitus wird auf jeden Fall eine photographische Aufnahme eines typischen Exemplares bei Neubeschreibungen des Typus —, die aber nicht retouchiert sein darf, besonders dem Laien mehr sagen, als eine Beschreibung und ist daher stets zu empfehlen. Es kann namentlich in Werken, die auch für den Liebhaber gedacht sind, die Aufnahme zweifellos einen Teil der Beschreibung, niemals aber die ganze ersetzen. Der Autor muß nur sorgsam kontrollieren, welche Merkmale mit einer, jeden Zweifel ausschaltenden Genauigkeit erkennbar sind. Diese könne dann in der Beschreibung wegfallen, wenn Raum gespart werden muß. Leider ist auch in dieser Hinsicht Britton-Rose Monographie oft äußerst unvollkommen und total irreführend. Gut hat hingegen Backeberg diese Beschreibungsweise in den „Blättern für Kakteenforschung“ durchgeführt, in denen er auch noch durch die sehr wertvolle Einführung eines Farbenschlüssels eine weitere Kürzung erzielt.

Der Weg, den Backeberg hier eingeschlagen hat, ist eigentlich genau der, den bereits Diels („Methoden der Phytographie“ in *Abderhalden. Handb. biol. Arbeitsmethoden* Abt. XL Teil 1, p. 86 ff.) vorzeichnet, noch verbessert durch die geschickte Organisation des Werkes. Diels weist darauf hin, daß eine vollständige Beschreibung im Rahmen einer monographischen Bearbeitung so verteilt werden soll, daß die Merkmale, die der ganzen Familie gemeinsam sind, in der Beschreibung der niedrigeren Kategorien bereits fortfallen usw., so daß also die Beschreibung der Art sich aus der der Familie + der der Unterfamilie + der der Tribus + der der Sippe + der der Gattung + der der Untergattung + der der mir der beschriebenen Art charakteristischen Merkmale zusammensetzt. Diese Aufteilung ist in den BfK. in mustergültiger Weise durchgeführt. Hierdurch wird die Schwerfälligkeit der Monographie der alten Autoren vermieden, die namentlich bei entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten, bei denen die höheren Kategorien das Wesentliche sind, stets sehr lästig war. Backeberg ermöglicht durch die Verwendung von Zeichen und vorzüglichen photographischen Abbildungen noch eine weitere Kürzung der textlichen Beschreibung. Auf diese Weise beschreibt Backeberg bei *Gymnocalycium Spegazzinii* Br. & R. insgesamt 41 Merkmale, Britton u. Rose selbst nur 31 (bei Einbeziehung ihrer Abbildung): dabei habe ich absichtlich einen besonders ungünstigen Fall herangezogen, da Britton u. Rose selbst die Autoren sind und daher eine weit genauere Beschreibung liefern als bei manchen anderen Arten. (Die Mehrsprachigkeit der BfK. hat dabei noch den Vorteil, daß Irrtümer durch falsche Auffassung der Bedeutung eines fremdsprachlichen Ausdrucks seitens nicht deutscher Benutzer ausgeschlossen sind.) Dadurch erweisen sich die BfK. trotz scheinbarer Kürze als eine im modernsten Sinne durchorganisierte Monographie, und es

war ein glücklicher Gedanke der D.K.G., sie als Grundlage der Nomenklatur einzuführen. Die Forderung nach detaillierter Beschreibung der Art gilt demgegenüber für alle jene Fälle, in denen eine Einzelbeschreibung aus dem Rahmen herausgelöst gegeben wird.

Ein Teil der Beschreibung ist, wie schon erwähnt, die Abbildung. Es wird daher gut sein, auch dieser einige Bemerkungen zu widmen. Das Ideal wäre natürlich die Farbaufnahme der blühenden Pflanze. Die Kosten des Farbdruckes machen es aber leider unmöglich, auf dieser Basis eine Monographie aufzubauen. Es sei hier gleich bemerkt, daß der beste drucktechnisch freilich noch ebenso kostspielige Ersatz der Farbplattenaufnahmen eine gut kolorierte Schwarz-weiß-Aufnahme ist; dabei kann man zur Erhöhung der Plastizität den Hintergrund in schwarz-weiß belassen, was namentlich bei Standortsaufnahmen oft sehr vorteilhaft ist.

Vollkommen verfehlt ist es jedoch meistens, einen Cactus zu malen. Es ist wohl möglich, ihn als Motiv der Kunst zu verwerten, niemals aber kann man von der ganzen Pflanze eine befriedigende Darstellung zu wissenschaftlichen Zwecken erreichen, da das Stachelkleid viel zu kompliziert ist, um genau so wiedergegeben zu werden, wie es tatsächlich aussieht. Hingegen übertrifft die graphische Darstellung die Photographie bei weitem, wo es gilt, Einzelheiten, z. B. die Blüte, einzelne Stachelbündel usw., wiederzugeben, weil feinste Einzelheiten durch das Rasterkorn zu sehr verschleiert und unklar gemacht werden, wenn die Aufnahme nicht sehr groß wiedergegeben werden kann. Farbrichtige Kolorierung graphischer Darstellungen kann natürlich von großem Wert sein.

Unter den angeführten Verhältnissen kommt also zur Darstellung des Habitus nur die Schwarz-weiß-Aufnahme praktisch in Frage. Aber auch hier muß noch vieles beachtet werden, um ein wissenschaftlich brauchbares Bild zu erhalten. Das wichtigste ist — heute eigentlich eine Selbstverständlichkeit und doch nicht immer erfüllt — die Verwendung panchromatischer Platten, um eine farntonrichtige Wiedergabe zu erreichen. Weiter muß die Einstellung so scharf als möglich sein; namentlich die Blüte muß jede Einzelheit klar erkennen lassen. Die Aufnahme hat so zu erfolgen, daß wenigstens ein Stachelbündel mittleren Alters jede Einzelheit in Anordnung und Form der Stacheln deutlich erkennen läßt. Diese Forderung ist durchaus nicht immer so leicht zu erfüllen, wie es scheint. Manche Aufnahmen in Britton & Rose lassen nur unklare Vorstellungen zu, freilich auch wegen eines zu großen Rasters. Noch schwieriger, oft unmöglich ist es, die Blüte so in die Aufnahme zu bekommen, daß auch die Röhre deutlich zu erkennen ist, was oft von größter Bedeutung ist. Oft können nur zwei Aufnahmen volle Klarheit über den Blütenbau geben, wobei dünn noch immer oft der Fruchtknoten verdeckt bleibt und beschrieben werden muß. Besonders wichtig ist schließlich noch die Wahl des Hintergrundes, der die Pflanze gut plastisch hervortreten lassen soll. Bei Standortsaufnahmen soll, wenn es sich nicht um ein Vegetationsbild handelt, das die natürliche Umgebung darstellen soll, die Einstellung so erfolgen, daß der Hintergrund unscharf wird. Ist er auch dann noch zu unruhig, muß man einen künstlichen Hintergrund hinter die Pflanzen stellen oder — ein nicht gerade idealer Ausweg — durch leichte Abdeckung am Negativ die Pflanze herausarbeiten, wobei aber meist die Stachelkontur der Pflanze leidet. Daß nur gut und charakteristisch entwickelte Exemplare, möglichst in Blüte, und keine vergeilten Stücke oder Kultursämlinge aufgenommen werden sollen, sollte man nicht erst erwähnen müssen.

Ich hoffe, daß diese Anregungen auf fruchtbaren Boden fallen und alle an der Kakteenforschung Interessierten zu einiger und einheitlicher Arbeit veranlassen werden.

Biographien, Beiträge über bedeutende Sammlungen, Sammler und Sukkulentenforscher.

C. Backeberg:

Einleitung.

Die Geschichte unserer bedeutenden Sammler und Fachbotaniker ist die Geschichte der deutschen Kakteenkunde. An dieser Tatsache darf nicht vorbeigegangen werden.

Wenn wir heute durch unsere Sammlungen in den Botanischen Gärten oder die namhafter Liebhaber gehen und dort reiche Pflanzenschätze sehen, die uns immer wieder durch ihren Formenreichtum entzücken und uns ein unsere Arbeit immer wieder befruchtendes Staunen abnötigen, wie vielseitig die Gestaltungskraft der Natur ist, so denken wir sicher niemals darüber nach, wie alle diese Dinge eigentlich zu uns gekommen sind.

Sind wir uns klar darüber, welches die Voraussetzungen für unsere heutigen großen Sammlungen sind und wieviele Augen bei ihrer Betrachtung wertvolle Beobachtungen machten, die zu einem großen Teil niemals zu allgemeiner Kenntnis kamen?

Sind wir uns dessen bewußt, daß alles das, was wir da vor uns sehen, einmal irgendwo drüben hat gesammelt werden müssen, daß irgendjemand einmal die Veranlassung zu dieser Sammelarbeit geben mußte, daß ihre Gesamtheit eine ungeheure Gemeinschaftsarbeit von Standorts- und Liebhabersammlern war, die zähe, zielbewußte Bemühung längst nicht mehr lebender Menschen, irgendwie immer mehr von diesem Pflanzenmaterial zusammenzutragen? Die „Kakteenmode“ hat uns über alles dies ganz falsche Begriffe gegeben. Kistenweise kamen Importen, Samenmassen wurden zu Mengen von Sämlingspflanzen, die sich wie eine stachlige Pflanzeninvasion ausbreiteten und uns viel mehr beschäftigten, als daß wir darüber hätten nachdenken können, woher dieser ganze Segen kam, der zum Unsegen wurde: Aus der Wertschätzung der Einzelpflanze, die sich dadurch ausdrückte, daß einst manche bereit waren, die größten Beträge für einzelne Stücke zu zahlen, wurde das Gegenteil, die Unmöglichkeit, überhaupt noch einen verlässlichen Wert der Pflanzen zu erkennen. Aus dem Ueberzahlen wurde ein Unterbezahlen, eine Unsicherheit in der Betrachtung des Wertes alles dieses Pflanzenmaterials und damit oft eine Uebersättigung, ein Erlahmen des Sammeltriebes, was kümmerte man sich da noch um die Frage, woher das alles kam, wer es sammelte, wer die Einfuhr veranlaßte, welche Bemühungen oder welche Menschen überhaupt erst die Veranlassung zu dieser Einfuhr waren.

Wenn wir aber die Grundlage zu einer Geschichte der deutschen Sukkulentenkunde legen wollen, um alles zusammenzutragen, was ihr gehört und was ihren Fortschritt bedeutet hat, so müssen wir auch dies nachholen: gewissenhaft aus Literatur und Zeitkenntnis das Leben und Wirken derjenigen festhalten, ohne die wir niemals zu der heutigen Möglichkeit einer Weiterentwicklung gekommen wären. Es genügt nicht, wie es bisher geschah, in einem Buchvorwort oder kurzen Aufsatz ein paar Namen zu streifen, einige nichtssagende Angaben und Jahreszahlen zu bringen und den geschichtlich doch wirklich interessanten Teil unserer Kakteenkunde, die jahrzehntelange Arbeit früherer Sammler und Autoren, also den auf Personen und bedeutenden Sammlungen begründeten Weg der Entwicklung von Kakteenkunde und -liebhaberei, einfach mit ein paar meistens sowieso nicht beachteten Zeilen abzumachen.

Jeder Versuch, einen neuen Entwicklungsabschnitt irgendeiner Sache einzuleiten, bei der die vorhergehende Entwicklung die Neuorientierung veranlaßte, zwingt dazu, sich über die guten und schlechten Seiten der vergangenen Zeit Rechenschaft abzuliegen und vor allem die Fehler, die gemacht wurden, aufzuzeigen. Man wird auch nur dann Erfolg haben, wenn es gelingt, die Ueberzeugung zu schaffen, daß die Fehler, die gemacht wurden, wirklich Fehler waren. Daß die Zeit der größten „Mode-Konjunktur“ in der Liebhaberei verstrich, ohne daß ein wirklich modernes deutsches Kakteenwerk entstand, beweist, daß irgendetwas Grundsätzliches falsch gemacht wurde. Es läßt sich ohne weiteres feststellen, daß das fachliche Niveau nicht zu einer lebendigeren Entwicklung gelangte. Nun dürfte es aber jedem klar sein, daß das gleichförmig immer nur wieder bekannte Dinge Erwähnen, fehlender Druck zu einer sach-

lichen Vertiefung der Liebhaberei, Vermeiden von ernsten Problemen und der Mangel an gründlichem Wissen auf die Dauer zu einem Rückgang bei jeder Liebhaberei führen müssen. Wir können sie nicht dadurch am Leben erhalten, daß wir dabei immer nur schöngestig sein wollen, daß wir Kulturrezepte umfriesieren und wieder von Zeit zu Zeit servieren; das führt zur Ermüdung und zum Erscheinen einer Literatur, die man sogar als der Entwicklung abträglich bezeichnen muß. Für das Feststehende sind Bücher da; die Zeitschrift soll und muß Neues bringen, Antrieb, Auftrieb und Anregung sein, Probleme aufzeigen, und selbst die einfachste Liebhaberei durch neue Gedanken vorwärtsführen. Um die Jahrhundertwende kannte die Kakteenliteratur schon Biographie-Ansätze. Sie sind ein wertvolles Gut, wenn sie neu gestaltet werden, und in vorstehendem Sinne eine Notwendigkeit in diesem Werk: Wir müssen die Kenntnis des Lebens, der Arbeit und der Sammlungen bedeutender Sachkenner für die deutsche Kakteenkunde eingehender aufzeichnen (so wie wir es auch von anderen ausländischen Gesellschaften erwarten), denn diese Aufzeichnungen sind Beispiel und Vorbild, nicht nur allein, wie große und wertvolle Sammlungen entstanden, sondern wie wertvolle Kenntnisse erworben worden sind, wie sie der Gesamtentwicklung dienen, sie lebendig hielten und vor allem, wie von den Zentren dieser bedeutenderen Sammler und Sachbearbeiter jener weitgreifende Einfluß ausstrahlte, der sich als so befruchtend und die Entwicklung fördernd erwies, daß um diese Kerne in den verschiedenen Städten das Fundament der Deutschen Kakteen-Gesellschaft heranwuchs. Und diese Tatsache verpflichtet uns, hier zielbewußt weiterzuarbeiten.

Es kommt uns manchmal so vor, als habe uns die Fülle des bisher erschienenen Pflanzenmaterials allzu bequem gemacht, sonst würde man bereits früher die ernst empfundene Pflicht gespürt haben, angesichts dieser Fülle des Auftriebs für die Kakteenkunde nun auch gewissenhaft die Geschichte dieser Fülle systematisch aufzuzeichnen. Interessiert es uns z. B. durchaus nicht, wer der Perureisende Meyen war, was er fand? Oder welche Arbeit der geborene Deutsche Dr. Weber leistete? Wäre es nicht gut, aus der zusammenfassenden Aufzeichnung der Lebensarbeit eines Fürsten zu Salm-Reifferscheidt-Dyck zu erkennen, wieviel uns in unseren Tagen, an seinem Werk gemessen, noch zu tun übrig geblieben ist?

Sind solche Lebensbilanzen nicht Vorbild und Maßstab für die Bewertung des Geleisteten, sind sie nicht eine graphische Darstellung der Entwicklung und lassen sie nicht klar erkennen, ob jede Zeit ihre Pflicht erfüllt hat oder nicht?! Kann es uns völlig gleich bleiben, zu wissen, wie der alte Haage die Liebhaberei nach dem Kriege wieder angefacht hat, was alles durch ihn hereinkam und wie die Geschichte der Nachkriegsliebhaberei begann? Sollten wir nicht die Pflicht haben z. B. einmal die Arbeit eines einzelnen wie Bödeker und Weingart zusammenzufassen, um zu zeigen, was der Mensch an gewissenhafter Arbeit auf dem Gebiete einer einzigen Gattung zu leisten vermag? Sind nicht Abhandlungen wertvoll und aufschlußreich, die aus vergangenen und noch bestehenden, großen Sammlungen wertvolle Erscheinungen festhalten, uns das Bemühen zeigen, im Dienste unserer Kakteenkunde reiches Material zusammenzutragen? Wer weiß etwas darüber, was Alexander von Humboldt mit den Kakteen verbindet, wieweit einzelne frühere Autoren in die Kenntnis der Materie vorgeschritten waren, was sie bereits erkannten und worin sie noch irrten, um zu zeigen, wie alles eine geschlossene, zwangsläufige und wertvolle Aufwärtsbewegung, die Entwicklung von Liebhaberei und Wissenschaft um die Kakteen, war?

Würde eine solche Aufzeichnungsreihe nicht zeigen, welche wichtige Rolle dem Liebhaber zukommt, wie falsch es ist, ihn als an tieferem Wissen Uninteressierten hinzustellen? Wichtig und groß ist die Aufgabe, die wir für unsere Zeit haben und die sich wie ein roter Faden seit Anfang durch Liebhaberei und Fachkunde zieht: Nach wohlverwogenem Plan ernsthaft und tiefgründig an dem Erworbenen weiterzuarbeiten, um denen, die nach uns kommen, ein wohlveraltetes Erbe zu hinterlassen, damit nicht Entbehrung, Mühe und Sorge, Arbeit und suchendes Forschen derjenigen, die vor uns waren, dadurch um ihren größten Wert kommen, daß wir ihr Erbe nicht pflichtbewußt zu verwalten wußten. Viel zu lange schon hat man diese Pflicht über ewigen Wiederholungen längst bekannter Dinge versäumt, die schon fast alle irgendwie oder irgendwo einmal in der Literatur verzeichnet waren.

Dem biographischen Teil fällt damit nicht nur eine wichtige Aufgabe zu, wir erfüllen mit ihm auch die Verpflichtung zur Aufstellung einer literarischen Gedenktafel.

Die *Trichocerei* sind weniger entwicklungsbeweglich gewesen, sie haben die viel weitere Nord-Südausdehnung; ihr Zentrum liegt aber südlicher, das der *Loxanthocerei* nördlicher. *Trichocereus* geht von Rio Negro im südlichen Argentinien bis nach Ekuador! Die *Trichocerei* reichen mit *Jasminocereus* sogar bis zu den Galapagos-Inseln. Sie sind gewissermaßen die beharrlich gebliebene, breite Entwicklungsbasis, über der sich seit fernen Zeiten durch Einflüsse bestimmter Entwicklungstendenzen die anderen Sippen ausbildeten, um in den *Loxanthocerei* die höchste Stufe des Cephaliums (*Morawetzia*) und in den *Gymnocerei* die völlige Verkahlung der Röhre und des Fruchtknotens zu erreichen (auch bei den *Loxanthocerei* mit *Matucana*).

Diese sippenmäßige Entwicklung zeigt geographisch auch eine prägnantere Umgrenzung als bei den *Trichocerei*, die zu einem sehr großen Teile weiße Nachtblüher mit starkem Widerstand gegen Feuchtigkeit umfassen, und so wohl auf das Herkommen aus den südlicheren Bezirken des wandernden Tropengürtels zeigen, um in dieser Richtung zu den *Gymnocerei* sich fortzuentwickeln, während ein anderer Zweig zu den mehr farbenfroh blühenden Gattungen freierer bzw. gebirgiger Standorte hinweist, unter sich verbunden in cereoiden und cactoiden Formen, durch alle Arten von Zwischenformen, bei denen die grundsätzliche Trennung der cactoiden Formen von *Echinopsis-Lobivia* einerseits und *Austro-Echinocactae* andererseits auch darin offenbar wird, daß erstere in ihren zusammenfließenden und *Trichocereus* nahestehenden Formen auch Nachtblüher enthalten, die den letzteren, den ausgesprochenen Kugelkakteen völlig fehlen, unter denen wir aber z. B. bei *Copiapoa*, *Chilena*, *Notocactus*, *Austrocactus*, *Islaya* und *Mila* in der Altersform die mutmaßlich cereoiden Ahnen erkennen könnten.

Sollen wir nun das, was Berger für die Gattungsbetrachtung als wichtiges Hilfsmittel seiner Studie über die Entwicklungslinien herausstellt, daß „die neuen kleineren Gattungen die ganze reiche Entfaltung der Familie weit mehr, sozusagen stereoskopisch hervortreten lassen“ nicht überhaupt als Gesetz für die systematische Gliederung der ganzen Familie durch genaue Sippenaufteilung anwenden?

Unbedingt! Es ist unser bestes und aufschlußreichstes Hilfsmittel, das zwangsläufig zu vielen neuen Erwägungen, Betrachtungen, Beobachtungen und Anregungen führt. Nicht nur dem Wissenschaftler, auch seinem besten Mitarbeiter, dem Liebhaber, eröffnet sich damit ein einzigartig interessantes Arbeitsgebiet! Er sieht plötzlich unter den bisher zusammenhanglos betrachteten Exemplaren seiner Sammlung ein geheimes Wirken der Natur, das Motto Bergers zu seinen Entwicklungslinien, „das Chor der Gestalten deutet auf ein geheimes Gesetz“, wird offenbar. So werden wunderbare Zusammenhänge klar, die Sammlung als Ganzes gewinnt ein geheimnisvolles und ausdrucksreiches Leben, die Formen der Blüten weisen zu anderen Kreisen, Gestalten der Körper gewinnen Bezug zu scheinbar ganz anderen Formen. Immer tiefer wird der Pflanzenfreund in das seltsame Wirken der Natur eindringen: war ihm die Sammlung bisher nur eine ästhetisch schöne Gruppe von Pflanzenkörpern oder ein loses Konglomerat von durch Sammelfreude zusammengetragenen Einzelstücken, oder sah er vielleicht sogar schon mehr in ihnen, aber nur in nüchternen und leblos sachlicher Form der Einordnung, so bekommt die ganze Pflanzengesellschaft plötzlich eine ausdrucksvolle Bedeutung, wir spüren Lebensgesetze in so mannigfacher Form. Beziehungen und Entwicklungen, von denen wir bisher gar nichts wußten.

Den Forscher aber zwingen logische und notwendige Erwägungen weiter auf dem Weg, den die Natur mit magischem Sinn vorgezeichnet hat: hinter allem liegt etwas, in allem birgt sich ein Geschehnis aus Jahrtausenden, verborgen, nur dem Suchenden offenbar. Und damit enthüllen sich uns die Geheimnisse der Entwicklung. Wir haben gerade auf unserem Gebiet der Sukkulantenkunde eine lange Zeit starrer Gleichförmigkeit hinter uns, aus dem wie Leuchtkugeln einst Schumanns Gedanken hervorbrachen, ohne daß er sie schon zu einem Umbruch gestalten konnte.

Flammende Zeichen der Weiterentwicklung waren Dr. Rose und Alwin Berger; hüten wir das Erbe, damit es als ewiges Feuer weiterbrenne. Dieser große, innere Schwung des ewig den Geheimnissen der Natur Nachspürens zwingt uns, die Materie mit allen gegebenen Werkzeugen weiter zu untersuchen; und wenn wir Fehlurteile fällen, so liegt deren Wert wieder darin, daß sie den Fortschritt in ihrer Widerlegung erzwingen.

Die *Loxanthocerei* zeigen uns, daß wir in ihnen eine entwicklungsbewegliche Gruppe mit bestimmter geographischer Abgrenzung vor uns haben. Wir erkannten ihre Merkmale. Wir sehen, daß das Herausnehmen aus den *Trichocerei* und das Zusammenfassen in einer neuen Sippe das „stereoskopische“ Hervortreten von Entwicklungsvorgängen ermöglichte.

C. Backeberg:

Die Gattungen der Sippe *Loxanthocerei*.

In der einleitenden Übersicht ist gesagt, welche Bedeutung die Aufstellung der Sippe *Loxanthocerei* Bekbg. hat, daß hierhergehörende Pflanzen schon von älteren Autoren als zusammengehörig erkannt wurden, welche Fortschritte wir in der Kenntnis der einzelnen Gattungen gewannen und von welchen Gesichtspunkten wir bei der Bearbeitung ausgehen.

Ziehen wir zu den nachstehenden Untersuchungen Schema, Sippenkarte und Schlüssel mit heran, so erkennen wir, daß die *Loxanthocerei* in der vorliegenden Bearbeitung eine möglichst genaue Abgrenzung erfahren haben. Eine dementsprechende Bearbeitung aller weiteren Sippen wird sicher noch überraschende Ergebnisse zeitigen, wenn die Durchführung auch nicht immer mühelos sein wird.

Wir müssen wohl annehmen, daß die formgebenden Voraussetzungen bei den *Loxanthocerei* Anlagen bestimmter Ahnen sind. Mit Ausnahme von *Denmoza*, die stark isoliert steht und für die wohl eine besondere Abzweigung anzunehmen ist, zeigen die *Loxanthocerei* ziemlich schlanke und meist nicht sehr große Körper. In der steigenden Anpassung an die trockeneren Gebiete oder ähnliche Standortverhältnisse müssen wir wohl auch die fortgeschrittene Verkürzung der Triebe sehen, die zu den „*Brevicereoides*“ führte. Ähnliche Formen zeigen auf ihre Art auch die zwergigen *Cylindropuntien* und *Platyopuntien* (*Airampoas*). Auch die Kugelformen der übrigen *Cactaceae* deuten wohl auf eine entsprechende Entstehung. Die chilenische *Arequipa* bildet in ziemlicher Höhe fast nur noch Kugelkörper. Ausgesprochen zum Säulenbau neigende Ahnenanlagen zeigen dagegen in Wüstengebieten das Entstehen gewaltiger Wasserspeicher, so *Neoraimondia* und *Browningia* bzw. *Carnegiea* u. a.

Genaue Nachprüfung ergab, daß die bisher allgemein zur Gattung *Borzicactus* gestellten Arten wesentliche Unterschiede in der Blüte aufweisen, die eine Trennung erforderlich machen.

1. Die Typart der von Riccobono aufgestellten Gattung *Borzicactus* ist der ekuadorianische *Borzicactus ventimigliae*. Riccobono gibt allgemein an, daß die Blüten „*leggermento zigomorfi*“ sind mit „*stami esserti*“.

Dazu sagt Rose folgendes:

„A careful examination of the description of Humboldts *Cactus sepium* convinces us that it is the same as *Borzicactus ventimigliae*.“

In seinem Schlüssel gibt Rose folgende Übersicht:

Flowers red:

- Base of throat bearing a mass of hairs within*
Ribs few *Borz. sepium*
Ribs many, low *B. Morleyanus*
Base of throat naked within

Loxanthocerei

Gattungen

In die zweite Gruppe mit „*Base of throat naked within*“ stellt Rose — von den von ihm so aufgeführten *Borzicactus icosagonus*, *decumbens*, *Humboldtii*, *plagiostoma* und *aurivillus* abgesehen (die nach heutiger Ansicht nicht zu *Borzicactus* zu stellen sind) — noch *Borzicactus acanthurus* aus Centralperu. Wir kennen heute bereits eine zentralperuanische Gruppe, zu der neuerdings noch *Borz. Sextonianus* aus Südp Peru gekommen ist. Diese Gruppe hat am Grunde der Blütenröhre keine Wolle.

Es ist festzustellen, daß die Cereen aus Ekuador die eigentlichen *Borzicactus* im Sinne von Riccobono sind, ja von ihm direkt so bezeichnet wurden. Die Gattung *Borzicactus* in diesem Sinne steht *Cleistocactus* nahe, man möchte *B. sepium* für einen *Cleistocactus* halten. Das ist aber nicht richtig, da nach Riccobono die Schuppen der Röhre ausdrücklich bei *B. ventimigliae* (*sepium*) freistehend (wenn auch anliegend?) genannt werden, bei *Cleistocactus* dagegen nicht freistehend, da ferner unter den echten *Borzicactus* von Ekuador Arten mit stark variierender Zygomorphie vorkommen.

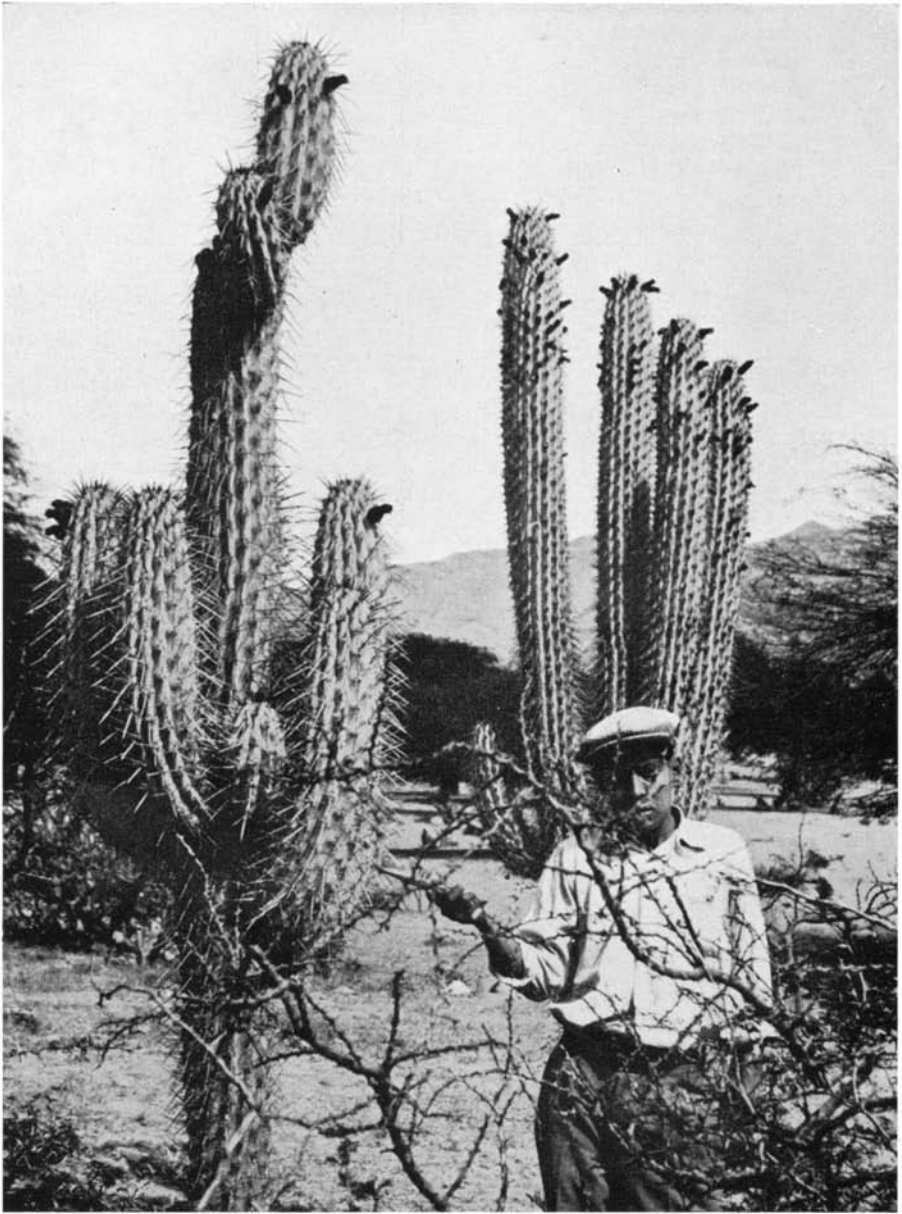
Für die zentral- und südperuanischen bisher zu *Borzicactus* gezählten Arten stelle ich die neue Gattung *Loxanthocereus* Bckbg. n. g. auf als die Gattung, die dem Sinne nach die Sippe den *Trichocerei* mit *Trichocereus* entgegenstellt. Ihre weit geöffnete Blüte weicht von der von *Borzicactus* völlig ab.

2. Aus dem wenig bekannten Areal des nördlichen zentralen Innerperus (Huaras-Gebiet) stammt der *Borzicactus Fieldianus* Br. & R., dessen eng geschlossene nicht zygomorphe Blüte (s. Abbildung Britton & Rose IV, p. 278) mit dem der *Borzicactus Riccobonos* wenig zu tun hat. Es erscheint gerechtfertigt, auf diese Art die neue Gattung *Clistanthocereus* Bckbg. n. g. zu gründen. —

Morphologische Betrachtungen, die Aufstellung der Karte und systematische Erwägungen führten zu der Notwendigkeit, sich darüber klar zu sein, daß entweder fast alle *Loxanthocerei*-Gattungen etwa zu *Cleistocactus* gestellt oder als Untergattungen von *Cleistocactus* angesehen werden könnten. Nun gab es aber schon eine Reihe von Gattungen, wie z. B. *Borzicactus*, *Arequipa*, *Matucana*. Die genauen geographischen Studien ließen die eigenartigen Pflanzen näher betrachten und genaue Blütenvergleiche machen. Es ergaben sich recht erhebliche Verschiedenheiten, größere als etwa die Abtrennung der *Phellosperma* von *Mamillaria*! — Sollten also die bestellenden Gattungen wieder Untergattungen werden? Logischerweise war das unmöglich, man würde damit dem Gesetz der unbedingten Klarheit zuwiderhandeln, das die Grundlage der gegenwärtigen Arbeit am System ist. Wir müssen uns hier entscheiden: Entweder wir machen ganze Sache, und zwar Gattungen, da, wo es verantwortbar ist, oder wir belassen eine Sammelgattung und machen z. B. *Arequipa* wieder zur Untergattung. Damit wäre dem Bequemen geholfen. Machen wir das aber nicht, sondern stellen wir Gattungen auf, so müssen wir das verantworten können. Wir dürften bei strikter Durchführung der Trennung nach Gattungen, wo es irgendwie nötig ist, kaum über 200 Gattungen hinauskommen, also eine Zahl, die verglichen mit anderen Pflanzenfamilien nicht gerade überwältigend groß ist. Wir müssen bedenken, daß diese Aufteilung große Vorteile hat, nämlich die Klärung aller Fragen um die

LOXANTHOCEREUS Bckbg. genus novum: *Plantae humiles, decumbentes, floribus anguste infundibuliformibus, zygomorphis, tubo lanato, petalis extensis. Species typicalis: Loxanthocereus acanthurus* (Vpl.) Bckbg. nov. comb.

CLISTANTHOCEREUS Bckbg. genus novum: *Plantae erectae (partim dein decurvatae), costis tuberculatis, flore actinomorpha sed clistogamo, petalis minutis rotato-extensis. Species typicalis: Clistanthocereus Fieldianus* (Br. & R.) Bckbg. nov. comb.



Clistanthocereus Hertlingianus Bckbg. n. sp.

Photo: Hertling

Erectus, parum ramosus, ad 8 m altus, ramis ad 20 cm crassis, costis ca. 18, alte tuberculatis, aculeis ad 10 pungentibus, divaricatis, ad 4 cm longis, centralibus inferioribus ad 10 cm longis, crassis, retrorsis; flore ad 8 cm longo, 5 cm diametente rubido-aurantiaco; tubo lanato; fructu globoso, pubescente; Peruvia centralis, alt. ca, 2500 m.

Eine interessante Pflanze aus der Nachbarschaft von *Morawetzia*, die oft nur 2—3 Triebe macht und dabei eine imposante Höhe erlangt. Sie wächst ferner mit einer ziemlich groß werdenden *Erdisia* zusammen (*Erdisia maxima* Bckbg. n. sp.). Nach allen Kennzeichen dürfte sie bei *Clistanthocereus* richtig untergebracht sein, wenn man Roses Abbildung des *Clistanthoc.* (*Borz.*) *Fieldianus* betrachtet, der genau solche Früchte macht, und auf denen die Blütenreste genau so haften, bei dem auch die Rippen die gleiche starke Höckerbildung zeigen und dessen Blüte, auch im Entstehen, der vorstehenden Art gleicht.

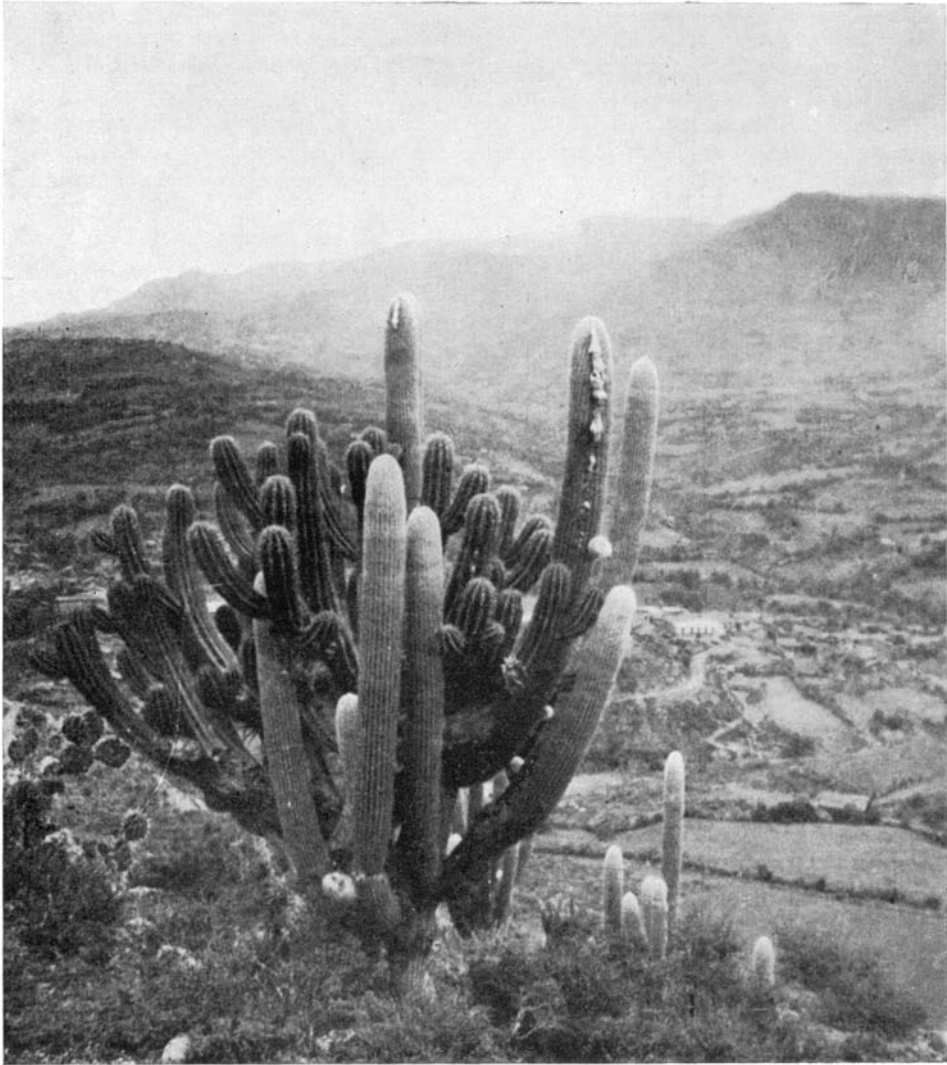


Photo: Backeberg (Klischee: Trowitzsch & Sohn aus Backeberg, Neue Kakteen)

Cereus chlorocarpus Vpl. (*Cereus chotaensis*?)

Aufnahme des interessanten und in seiner Zugehörigkeit noch zweifelhaften *Cereus* aus Nordperu, am alten Fundort der Pflanzen, die H. B. K. von dort beschrieben haben und die heute alle wiedergefunden sind. Ich brachte sie sämtlich 1931 von Huancabamba: *Cereus serpens*, *chlorocarpus* (*chotaensis*?), *icosagonus*, *Humboldtii lanatus*.

Die Kronenbildung des *C. chlorocarpus* erinnert an Erscheinungen mexikanischer *Lemaireocereen*, wie z. B. *Lemaireoc. stellatus*, oder *Myrtilloc. geometrizzans*. Zusammen mit dieser Art wächst hier *Espostoa sericata* (*Cereus* W. & Bckbg. bzw. subsp.).

Familie darstellt. Nach diesen Erwägungen entschloß ich mich dazu, die früheren Gattungen zu belassen und da, wo es nötig war, zwei neue aufzustellen. Die Gattungen der Sippe *Loxanthocereus* seien also wie folgt charakterisiert.

Clistanthocereus scheint mir noch ein ziemlich direkter Verlauf von trichocereoiden Ahnengliedern her zu sein. Die Körper werden zum Teil recht hoch (6 m bei *Clistanthoc. Fieldianus* und außerdem ziemlich dick bei *Clistanthoc. Hertlingianus n. sp.*). Die Blüte ist noch radförmig regelmäßig, aber schon geschlossen und bei *Clistanthoc. Fieldianus* rot. (Die Blüte von *Clistanthoc. Hertlingianus* ist orange*); die Zugehörigkeit wurde auf die übereinstimmenden Kennzeichen der Blüte, der Frucht und der höckrigen Rippen geschlossen, obwohl mir *Clistanthoc. Fieldianus* selbst nicht, sondern nur nach *Roses* Angaben bekannt ist.)

Loxanthocereus erscheint als die erste Stufe der „progressiven Reduktion“ der Blütenhülle, wie sie *Porsch* und *Buxbaum* als Anpassung an Vogelbestäuber annehmen: vielleicht ist die lang- und schlankröhrige, weit geöffnete *Loxanthocerus*-blüte aber auch ein eigener Entwicklungsverlauf. Die Pflanzen besiedeln die Küstentäler von Zentralperu bis Südperu, während *Clistanthocereus* von Ancachs sich ins Hochland hinaufzieht.

Seticereus (= *Binghamia*)¹⁾ weist als typisches Merkmal die Bildung verlängelter Borstenstacheln aus den blühbaren Areolen auf, die zuletzt ein schopffartiges

*) Vielleicht gehört hierher auch *C. chotaensis*! —

¹⁾ Als ich in der Vorbemerkung zum Formenkreis der *Loxanthocerei* kurz auf den Gebrauch des Namens *Binghamia* durch *Backeberg* einging, der sich auf genauestes Studium des Pflanzenmaterials und der Entwicklungszusammenhänge stützte, war ich mir darüber klar, daß dieser Gebrauch nur dann Allgemeingut bleiben könnte, wenn sich niemand berufen fühlen würde, sich diesem gewagten aber vernünftigen Schritt aus formalen Gründen entgegenzustellen. Nachdem *Werdermann* (*Kakteenkunde* 1937, Heft 2—4) jedoch nicht umhin konnte, sich für die offen daliegende, auch aus meiner Vorbemerkung erkennbare Möglichkeit einzusetzen, dem Namen *Binghamia* den *Britton & Rose* vorschwebenden Sinn zu erhalten, und nachdem damit unser Vorschlag, Verwirrung zu vermeiden, vereitelt ist, ist es nun allerdings erforderlich, ganz formal nach den Nomenklaturregeln vorzugehen; dabei ergibt sich folgendes Bild:

Britton & Rose begründeten ihre Gattung *Binghamia*, stellten zu ihr zwei Arten, von der sie eine nämlich ausdrücklich „*Cephalocereus melanosteles Vaupel*“ als Leitart bezeichneten.

Backeberg zog dann die andere Art zu der von ihm aufgestellten Gattung *Haageocereus*: bei *Binghamia* blieb also infolgedessen nur die erwähnte Leitart, nämlich die *Vaupelsche* Pflanze (nicht *Haageocereus pseudomelanosteles*).

Danach erscheint der *Werdermannsche* Versuch, der Gattung *Binghamia* kurzerhand eine andere Leitart zu geben und sie mit der Gattung *Haageocereus Beckbg.* zu identifizieren, nicht gangbar: Art. 51 der internationalen Nomenklaturregeln stellt mit gutem Grund die Regel auf, daß der Gattungsname bei der Gattung verbleibt, zu der die ursprüngliche Leitart gehört: daß diese Regel erst recht einen „nachträglichen“ Wechsel der Leitart und die sich daraus ergebenden Verwirrungen ablehnt, liegt auf der Hand.

Im einzelnen sei auf die Ausführungen *Backeberts* in „*Kakteen und andere Sukkulenten*“ 1937. S. 36 ff. verwiesen, in denen er nunmehr für die *Loxanthocerei*-gattung, die er bisher aus den bekannten Gründen *Binghamia* nannte, den Gattungsnamen *Seticereus* wählt. Die Zweifel, die *Werdermann* in „*Kakteenkunde*“ Heft 3, 1937. über die Berechtigung dieser Abtrennung von *Borzicactus* an sich äußert, brauchen nicht näher beleuchtet zu werden, da es einerseits immer letzten Endes subjektive Gesichtspunkte sind, nach denen solche Trennungen erfolgen, da andererseits nicht erkennbar ist, ob diesen Zweifeln Standortsbeobachtungen zugrunde liegen.

Die weitere Frage, ob der Name *Binghamia* in Zukunft für die *Vaupelsche* Pflanze trotz der bereits erörterten Irrtümer *Britton & Roses* und trotz des von *Werdermann* vorgeschlagenen Gebrauchs erhalten bleiben kann, mag zunächst dahingestellt bleiben. Es ist wiederholt dargelegt, daß es sicher ist, daß *Britton & Rose* die Beschreibung der Leitart und die Merkmale ihrer Gattung *Binghamia* von mehreren gänzlich verschiedenen Bestandteilen (nämlich drei für identisch gehaltenen, sehr unterschiedlichen Arten) abgeleitet haben. Ich würde daher vorschlagen, den Namen *Binghamia* in Anwendung des Art. 64 der Nomenklaturregeln als nomen confusum, zum mindesten aber nach Art. 62 als nomen ambiguum zu verwerfen.

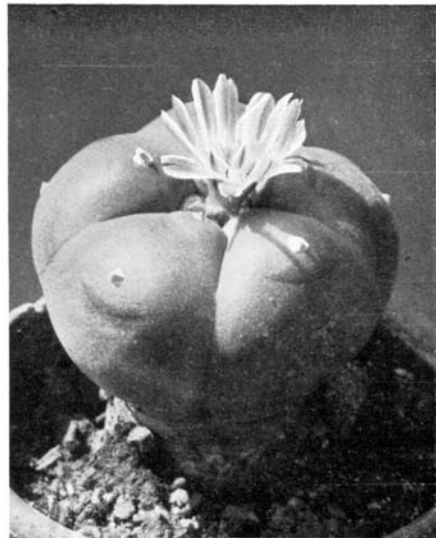
In geographischer Hinsicht ist die ganze Gruppe in einem ziemlich engen Areal im Osten Mexikos verteilt. *Turbinicarpus* kommt mit Ausnahme von *T. Schmiedickeanus* in San Louis Potosi vor, also bereits im Hochlande innerhalb der Sierra Madre. Nur *Schmiedickeanus* hat seine Heimat außerhalb der Sierra in Tamaulipas, in welcher Provinz auch *Obregonia* heimisch ist. Abseits, weiter im Süden, in Hidalgo (Mineral del Monte), also gleichfalls im Hochland westlich der Sierra ist *Strombocactus disciformis* beheimatet und ebenfalls abseits in der Sierra selbst in Nuevo Leon *Aztekium*. Als Ursprungsland dürfen wir also jedenfalls San Louis Potosi betrachten, wo auch der habituell der Gruppe am nächsten stehende *Thelocactus*, *Th. fossulatus* lebt. Erhöhte Warzen haben sich bei den Formen östlich der Sierra Madre (Tamaulipas) ausgebildet: *Turb. Schmiedickeanus* — *Obregonia Denegrii*, während im Süden *Strombocactus s. str.* und in der Sierra selbst in isolierterer Stellung *Aztekium* entstanden ist. Diese beiden Arien sind wohl Ueberreste einer gemeinsamen früher verbreiteteren Urform, da die Beziehungen in allen Teilen der Pflanze offensichtlich sind.

Zwischen manchen Formen von *Turbinicarpus lophophoroides* und solchen *Lophophora*-Formen, deren Rippen durch Verbreiterung an den Areolen fast oder, wenn noch Verschiebungen und Quersfurchungen eintreten, sogar ganz in Warzen zerlegt werden (*L. Lewinii*), bestehen so weitgehende Ähnlichkeiten, daß sich von vornherein der Gedanke aufdrängt, daß *Lophophora* in diesen Entwicklungskreis einzubeziehen sein müßte, um so mehr, als die Heimat dieser Gattung Mineral del Monte (Hidalgo) und Saltillo, allerdings auch (nach Nickels) Texas, mit der von *Strombocactus s. str.* teilweise zusammenfällt. Die Häufigkeit paralleler Entwicklungslinien zwingt jedoch in solchen Urteilen zu äußerster Vorsicht und es ist darum notwendig, alle Einzelheiten vergleichend zu untersuchen, um einen sicheren Schluß auf die stammesgeschichtliche Verbindung ziehen zu dürfen.

Zunächst ist zu beachten, daß die Artengliederung der Gattung *Lophophora* noch gänzlich ungeklärt ist. Schumann bestreitet auf Grund von Mitteilungen Heffters, der an Tausenden von Exemplaren beider Formen keine Unterscheidung



Abb. 7. *Loph. „Ziegleriana“*.



Photos : Backeberg

Abb. 8. *Lophophora Williamsii*.
armrippige Form.

nach äußeren Merkmalen zu treffen imstande war, daß „*Anhalonium Lewinii*“ als Art von *L. Williamsii* abtrennbar sei, berichtet aber gleichzeitig, daß die chemische Prüfung auf Pelletin (*L. Williamsii*) bzw. Anhalonin (*L. Lewinii*) eine sehr leichte Unterscheidung ermöglicht und daß, ebenfalls nach Heffters Mitteilung, auch die größten Sendungen dieser Pflanzen aus verschiedenen Gegenden stets nur entweder die eine oder die andere Form enthalten haben, also eine lokale Trennung der beiden Formen bestehen müsse. Auch Britton u. Rose führen nur *L. Williamsii* an¹⁾. Dagegen findet Michaelis (Beiträge z. vergl. Anatomie d. Gattg. Echinocactus, Mamillaria und Anhalonium, Halle 1896), daß zwar *L. „Jordanianum“* mit *L. Williamsii* identisch sei, *L. Lewinii* hingegen außer auf chemischem Wege auch durch gewisse — freilich recht geringfügige — anatomische Unterschiede (Zahl der Spaltöffnungs-Nebenzellen, kristallführendes Hypoderm) unterscheidbar seien und J. Ochoterena (Las Cactaceas de Mexico) stellt fest, daß es mindestens die beiden Arten *L. Williamsii* mit fortlaufenden Rippen, weißen bis blaßrötlichen Blüten und „lavendelfarbenen“ Früchten und *L. Lewinii* mit warzig zerlegten Rippen, gelben

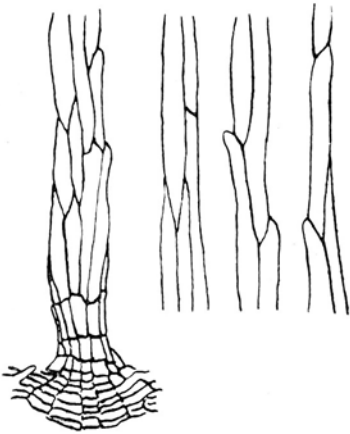


Abb. 9. Mehrzellreihiges Haar aus Areolen von *Lophophora Williamsii* (nach H. Bravo)

Blüten und roten Früchten gäbe. Die von Sch moll als „*L. Ziegleriana*“ importierte Form (Abb. 7) steht in der Körperform auf einer mittleren Linie. Die in Abb. 8 dargestellte Form wieder bildet ein Extrem in anderer Richtung (diese Form gleicht dem „*Anhalonium Jordanianum*“). Diese große und durch Übergänge verbundene Variabilität läßt, ungeachtet, ob man die Formen als Arten anerkennen will oder nicht, jedenfalls den Schluß zu, daß die Gattung noch in lebhafter Entwicklung begriffen ist.

Wenn die jungen Podarien zu den oft breiten flachwulstigen Rippen verschmelzen, bleibt eine, zunächst schräg (abwechselnd rechts- und linksgängig) verlaufende Querfurche am Körper zurück die später, besonders bei den breitrippigen Formen (Abb. 8) nur als kleine Fältchen, bei den schmalrippigen aber als fast über die ganze Rippenbreite verlaufende Furche zurückbleibt. Die typische „*Williamsii*“-Form hat nun ziemlich zahlreiche, an den Areolen kaum verbreiterte Rippen, die häufig leicht spiralig verlaufen; bei der armrippigen Form fehlt jede Verbreiterung in der Areolenumgebung. Bei anderen Formen tritt aber um die Areolen eine starke Verbreiterung auf, mit der, zwischen ihnen, eine tiefbuchtige Verschmälerung abwechselt (Abb. 7). Liegen in diesem Falle die Rippen etwas spiralig und die Querfurche wird — schräg bleibend — stärker ausgeprägt, so zerfallen die Rippen in flache Warzen („*Lewinii*-Form“). Auch dieser Variationsgang ist in *Turbincarpus lophophoroides* in recht ähnlicher Weise zu beobachten. (Eine Abbildung im Kataloge von Haage jr., die mir leider zur Reproduktion nicht zur Verfügung stand, zeigt ganz gleiches Aussehen wie Abb. 7.)

¹⁾ Ebenso Helia Bravo in „Las Cactaceas de Mexico“, 1937.

Dagegen fehlt bei *Lophophora* die bei *Turbinacarpus lophophoroides* sogar noch sehr kräftige Bestachelung an erwachsenen Stücken völlig und macht den bekannten langen, steifen Haarbüscheln Platz. Schumann weist aber bereits darauf hin, daß einjährige Pflanzen noch ca. 1 mm lange sehr zarte gefiederte Stacheln aufweisen. Ein im 5. Jahre stehender Sämling von ca. 1,5 cm Durchmesser in meiner Kultur zeigt ebenfalls noch ca. 5 bis 6 Stacheln, die aber nicht im eigentlichen Sinne „gefiedert“ genannt werden können, sondern richtige kurz-pfriemliche Stachelchen von ca. 1 mm Länge sind, deren Oberfläche jedoch ringsum dicht mit langen Papillenhaaren besetzt ist. Erwachsene Pflanzen haben keine Stacheln mehr. Die Stacheln sind aber, wie schon Helia Bravo (in „A Contribution to the knowledge of the Cacti of Mexico“, II und III; Cactus and Succul. Journ. IV p. 380 und V p. 505) feststellt, mehrzellig (Abb. 9). Wie Leinfellner (Beitr. z. Kenntn. d. Cactaceen-Areolen in Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 86, 1937, p. 1) nachweist, sind die mehrzellreihigen Haare jedoch keine Trichome, sondern den Dornen homolog („Weichdornen“). Daraus erklärt sich die große Steifheit der Büschel. *Lophophora* ist also nicht stachellos im engeren Sinne, sondern ihre Bestachelung ist in Weichdornbüschel umgewandelt. Die Jugendstacheln stehen jedoch denen von *Turbinacarpus macrochele*¹⁾ 2) tatsächlich sehr nahe, was schon ein entwicklungsgeschichtlich bedeutsames Merkmal darstellt.

Dieses wird um so bedeutsamer, als die Samen von *Lophophora* vollkommen jenen von *Turbinacarpus* gleichen.

Ebenso spricht die engröhrige, weittrichterige Blumenkrone für Verwandtschaft mit *Turbinacarpus*, wie auch die rötliche Blütenfarbe, während das Vorkommen gelber Blüten wieder auf die Beziehungen zu *Thelocactus* selbst hinweisen kann. Die häutige Spitze der Röhrenschuppen, die bei *Strombocactus disciformis* wiederkehren, dem *Lophophora* aber sicher ferner steht, obwohl er mit ihm eine Heimat teilt, zeigen zwar eine gleiche Tendenz an, entfernen *Lophophora* aber wieder von *Turbinacarpus*.

Noch mehr ist dies aber beim Fruchtknoten und der Frucht der Fall. Wohl ist die Frucht in beiden Fällen eine Beere, doch ist Fruchtknoten und Frucht bei *Lophophora* gänzlich nackt, was gegenüber *Turbinacarpus* ein fortschrittliches Merkmal bedeutet, da dieser wenigstens noch einige wenige winzige Schüppchen trägt. Andererseits ist der Blütenrest bei *Turbinacarpus* abfällig und bleibt bei *Lophophora* an der Beere sitzen. Hierin ist also wieder *Turbinacarpus* fortgeschrittener, wie ja auch in der stärkeren bis vollständigen Zerlegung der Rippen in Warzen. Die Umwandlung der Bestachelung bei *Lophophora* läßt aber wieder eine Ableitung dieser Gattung von *Turbinacarpus* aus nicht zu.

Wenn demnach eine nahe Verwandtschaft aus den verschiedenen Merkmalen deutlich hervorgeht, kann doch an eine unmittelbare Beziehung von *Turbinacarpus* und *Lophophora* nicht gedacht werden. *Lophophora* zweigt sich vielmehr als selbständiger Zweig aus den noch stärker gerippten Vorfahren der heutigen *Thelocactus* ab, wobei gleiche Entwicklungstendenzen zur Entstehung von Ähnlichkeiten führten. Im Schema läßt sich *Lophophora* der Stellung nach nur zwischen *Thelocactus* und *Turbinacarpus* eingliedern, womit aber nicht gesagt sein soll, daß sie eine Mittelstellung einnehme. Sie steht vielmehr als selbständiger paralleler Ast neben dem, der zu *Turbinacarpus* führt, was sich jedoch flächenhaft nicht darstellen läßt.

Wie also, außerhalb des Hauptareales von *Turbinacarpus*, *Strombocactus* seinen ziemlich isolierten Entwicklungsgang gegangen ist, so hat auch die andere aus gleicher Wurzel abzweigende Linie, die zu *Lophophora* führte, sich abseits des *Turbinacarpus*-areales ausgebildet.

¹⁾ Durch ein Versehen wurde im ersten Teil „*macrohele*“ geschrieben, was hiermit berichtigt wird.

²⁾ Den in den BfK. 1935, 6, veröffentlichten Artnamen *pseudomacrohele* berichtige ich hiermit gemäß Art. 70 der Int. Nomenklaturregeln; es muß in den BfK. wie im Kaktus ABC richtig heißen *Strombocactus pseudomacrohele* Bckbg. (Backeberg).

Da Backeberg für seine, von mir nun als Gattung übernommene Untergattung *Turbinicarpus* seinerzeit keine lateinische Diagnose gab, sei dies bei der Aufstellung der Gattung nachgeholt. Da die Erkenntnis, daß es sich hier um eine von *Strombocactus disciformis* verschiedene Gruppe handelt, bereits von Backeberg stammt, halte ich es für eine Ehrenpflicht, ihn als Mitautor der Gattung zu führen:

Turbinicarpus (Bckbg. pro S.-Gen.) Buxb. et Bckbg. gen. nov.

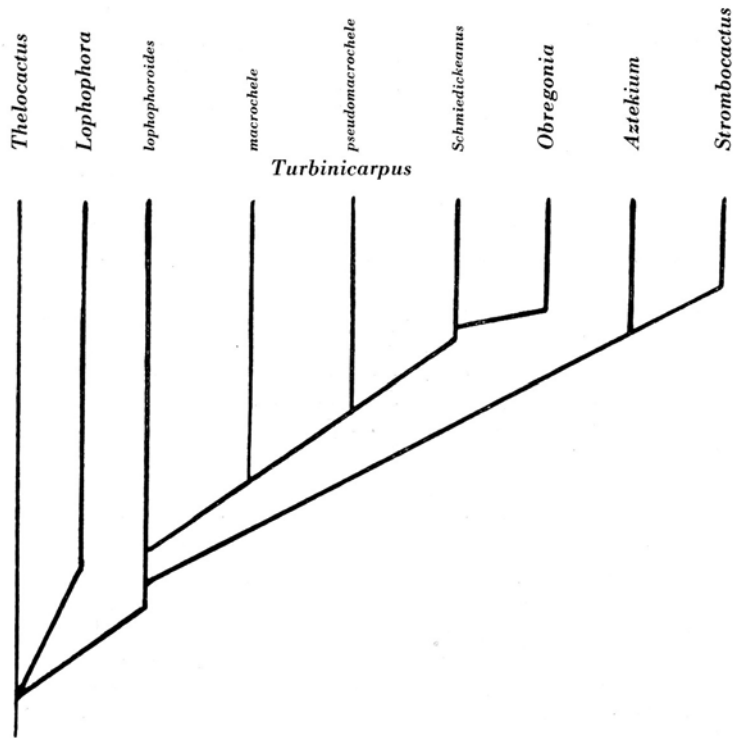
Plantae humiles, ± globosae, mamillosae, rarissime costis in mamillas solutis; aculeis paucis vix pungentibus; floribus albidis vel roseis ex areolis superioribus orientibus; staminibus multis, ovario glabro, nudo vel rarius apicem-versus squamulis paucis minutissimis instructo; fructis baccatis ruptilibus, seminibus ca. 1—1,5 mm magnis nigris marillatis, testa verrucoso-aspera.

Turbinicarpus Schmiedickeanus (Boed.) Buxb. et Bckbg. (= *Echinocactus* Boed., *Strombocactus* Bckbg.)

Turbinicarpus macrochele (Werd.) Buxb. et Bckbg. (= *Echinocactus* Werd., *Strombocactus* Bckbg.)

Turbinicarpus pseudomacrochele (Bckbg.) Buxb. et Bckbg. (= *Strombocactus* Bckbg.)

Turbinicarpus lophophorooides (Werd.) Buxb. et Bckbg. (= *Thelocactus* Werd., *Strombocactus* Bckbg.)



Aus den Ausführungen ergibt sich somit eine entwicklungsgeschichtliche Gliederung der Gruppe, wie sie etwa dem obenstehenden Schema entsprechen dürfte.

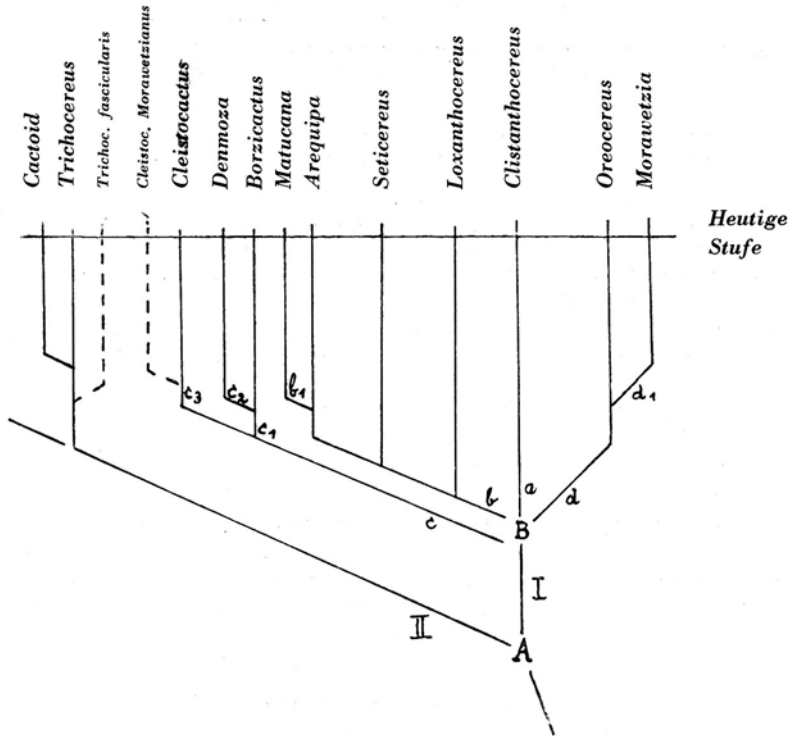
Dementsprechend sollte in den Blättern für Kakteenforschung die bisherige Berger'sche Reihenfolge dahin geändert werden, daß auf *Thelocactus* unmittelbar *Lophophora*, dann die neue Gattung *Turbinicarpus*, darauf *Obregonia*, *Strombocactus* und *Aztekium* anschließen. Doch kann dies vorläufig, solange die übrigen *Gymnanthi* nicht in ihren entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhängen erforscht sind, wohl auch unterbleiben, um nicht später eine neuerliche Umstellung vornehmen zu müssen.

LOXANTHOCEREI Bckbg.
U.-F. III Ceroideae K. Sch. (Cereae Br. & R.)
Tribus III Cereae (Sectio australis)

Schlüssel

Loxanthocerei

Schlüssel der
Sippe



A. Gemeinsame Ahnen von *Trichocerei* und *Loxanthocerei*

I. Tagblühender Ast (*Loxanthocerei*)

B. Gemeinsame Ahnen der *Loxanthocerei*

- a) Regelmäßige, radförmige aber enge Blüte
- b) Zygomorphe aber offene Blüten
 - b₁) Anfangs cactoid, Röhre kahl (höchste Stufe von b)
- c) Nachlassende Zygomorphie und Rückbildung der Hüllblätter
 - c₁) Mit Wolle im Röhrengrunde
 - c₂) Anfangs cactoid, später brevicereoid (höchste Stufe von c₁?)
 - c₃) Hochentwickelte Blüten (höchste Stufe von c?)
- d) Behaarttriebige, zum Cephalium strebend, große Früchte und diese teilweise hohl
 - d₁) Mit echtem Cephalium (höchste Stufe von d)

II. Nachtblühender Ast (*Trichocerei*)

Cactoid e: teilweise zu Tagblüten hinstrebend, dabei immer grellere Blütenfarbe und z. T. farbiger Schlund (Schauapparat für Vögel;“)

Trichoc. fascicularis und *Cleistocactus Morawetzianus* dürften sich nähernde Entwicklungsformen aus den gemeinsamen Ahnenanlagen heraus sein.

Die Sippe steht den *Trichocerei* nahe; sie stammt wohl von denselben Ahnen her, stellt aber den tagblühenden Ast der Entwicklung, während die *Trichocerei* Nachtblüher sind, die in den cactoiden Formen (z. B. *Lobivia*) zu Tagblüten hinstreben. Die Gattungen *Clistanthocereus* und *Loxanthocereus* stellen die Bearbeitung einiger bisher wenig bekannter Pflanzen aus dem peruanischen Bergland dar.

Sippenschlüssel:

Cereoidei:

Brevicereoidei:

- I. Regelmäßige Blüten, Hüllblätter radförmig abstehend, doch enge Blütenöffnung; Frucht kugelig, an den ziemlich wenigen Schuppenachsen behaart, Blütenrest haftend..... **1. Clistanthocereus Bckbg. n. g.**
- II. Blüten ± zygomorph, Früchte kugelig, nicht sehr groß, behaart und beschuppt, nicht teilweise hohl; Triebe nicht behaart bzw. nur selten im Scheitel 1 Haarborsten.
- A. Brevicereoide bis cereoide Körper, aufrecht; einige anfangs cactoid. Röhre ziemlich schlank und oft eng, nicht sehr stark behaart, Blüten ganz geöffnet, ohne Wolle im inneren Röhrengrund; bei *Seticereus* an blühbaren Areolen borstige Stacheln und bei *Loxanthocereus* (bei *Loxanthoc. Sextonianus*) an einer Seite verlängerte Stacheln. Wuchs durchweg früher oder später kriechend:
- a) Cereoid:
- aa) Blühbare Areolen ohne Borsten, Blüte völlig geöffnet **2. Loxanthocereus Bckbg. n. g.**
- bb) Blühbare Areolen mit Borstenstacheln, Röhre kräftig, Hüllblätter kurz-zygomorph, geöffnet **3. Seticereus**
- b) Cactoid: später brevicereoid:
- aa) Schlanke behaarte Röhre..... **4. Arequipa**
- bb) Röhre kahl, Blüte weit geöffnet, stark zygomorph..... **5. Matucana**
- B. Brevicereoide bis cereoide Körper, Blüte mit reduzierten Hüllblättern, wenig geöffnet, aber die Zygomorphie noch zu erkennen (cereoide), bei den Brevicereoiden stark geschlossene Blüte mit herausragenden Staubgefäßen, mit Wolle im Röhrengrund
- a) Kurze, locker geöffnete Hüllblätter, schlanke Triebe, aufrecht..... **6. Borzicactus**
- b) Anfangs cactoid, später dicke Säulen, Blüte im Scheitel..... **7. Denmoza**
- C. Hüllblätter stark reduziert, und damit fast verschwindende Zygomorphie, sehr enge Blütenöffnung, Hüllblätter nicht so locker geöffnet wie bei *Borzicactus*. Ohne Wolle im Röhrengrund
- Frucht fein geschuppt **8. Cleistocactus**
- III. Pflanzen mit ziemlich lang- und schlankröhriigen Blüten, stark zygomorph: fruchte groß, fleischig, mit zunehmender Reife fast kahl, innen teilweise hohl, Samen herausfallend: ohne und mit Cephalium; Triebe behaart:
- a) Ohne Cephalium, aufrechte Säulen **9. Oreocereus**
- b) Mit echtem Cephalium aus Wolle und einigen Borsten, schlanke niedrige Säulen bildend..... **10. Morawetzia**

Die Gruppe III ist ein eigener Entwicklungsast, der mit der Ausbildung eines Cephaliums endet. Gruppe I und II lassen von oben nach unten den von den Vogelblumenforschern gedeuteten Entwicklungsgang der Blüte, von der radförmig-regelmäßigen (doch mit verengter Öffnung) über die bereits schiefblütigen und noch weit geöffneten bis zu den wenig geöffneten Blüten hochentwickelten Anpassungscharakters an die Vogelbestäubung mit enger Öffnung erkennen. Dabei kommt es auch zu (anfangs) cactoiden Seitenlinien, eine Veranlagung, die bei den *Trichocerei* in gleicher Form wiederkehrt, und die wohl aus gemeinsamen Ahnenanlagen zu deuten ist.

Cactaceae

Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft ^{E.}_{V.}

1937

ZWEITER TEIL

Herausgegeben von der Deutschen Kakteen-Gesellschaft E.V.

Verlag Ernst Janetzke . Berlin S 42 . Wassertorstraße 14

Voranzeige!

Im Jahre 1938 wird das Sammelwerk „Cactaceae“ eine umfassende Arbeit von Prof. Dr. Porsch, Wien über „Das Bestäubungsleben der Kakteenblüte“ bringen. Die Familie der „Cactaceae“ wird dann die erste Pflanzenfamilie sein, für die alle mit diesem Thema verbundenen Fragen von einer führenden Autorität im Zusammenhang bearbeitet sind.

Copyright by Deutsche Kakteen-Gesellschaft



Da es sich bei dem Sammelwerk „Cactaceae“ um ein einheitliches, in Lieferungen erscheinendes Werk handelt, ist eine erneute Bestellung zu Beginn eines neuen Jahres nicht erforderlich.

Es wird jedoch dringend gebeten, Mitteilung zu machen, falls der Weiterbezug der Lieferungen nicht gewünscht wird.

Es wird weiter gebeten, den Bezugspreis in der gleichen Höhe wie im Jahre 1937 ohne Mahnung, deren Kosten in Rechnung gestellt werden müßten, zu Beginn des Jahres wie bisher zu überweisen.

Manuskripte für „Cactaceae“ (Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft)“ sind an den Präsidenten der Gesellschaft (Berlin-Spandau, Recklinghauser Weg 36) zu senden. Die Verfasser erhalten einen Kostenbeitrag von 3 RM für die Druckseite; außerdem erhält auf Wunsch jeder Autor bis zu 40 Sonderabdrucke seiner Arbeit. Weitere Sonderabdrucke werden berechnet.

Das Werk beginnt mit dem Jahrbuch 1937 und erscheint in zwanglosen Lieferungen von zunächst mindestens 90 bis 100 Seiten jährlich. Der Preis beträgt für Mitglieder der Deutschen Kakteen-Gesellschaft, für Mitglieder ausländischer Kakteen- und Sukkulenten-Gesellschaften und für die Bezieher der von Curt Backeberg herausgegebenen Blätter für Kakteenforschung jährlich 3 RM, im übrigen jährlich 5 RM.

Zur Einführung brachte die Deutsche Kakteen-Gesellschaft eine einleitende Sonderlieferung heraus, die über den eigentlichen Umfang des Jahrbuchs hinausgeht. Der Preis für diese Sonderlieferung beträgt 1 RM (und 15 Pfg. Porto).

Bestellungen gehen an den Schriftführer der Gesellschaft, Herrn Dr. Friedrich Dobe, Berlin NO 43, Am Friedrichshain 3, Zahlungen an den Kassenführer Bruno Güldemann, Berlin-Weißensee, Prenzlauer Promenade 185 (Postscheckkonto Berlin 324 48).

Auflage 1480

Allgemeine Morphologie der Kakteen.

(Neubearbeitung des allgemeinen Teiles von Schumanns
Gesamtbeschreibung).

Allgem.
Morphologie

Der Sproß

Prof. Dr. Franz Buxbaum:

Der Sproß.

Aus Strauch- und baumförmigen Ahnen von normalem Dikotylenhabitus hervorgegangen, haben die Kakteen, unter rasch fortschreitendem Verlust der Blätter und Übernahme der Assimilation durch den sukkulent werdenden Sproß als Anpassungserscheinungen an trockene Klimate, sich in weitaus der größten Zahl der Arten von diesem Typus weit entfernt und sich bis zur Kugelform umgebildet, um bei Übertritt in wieder feuchtere Klimate den irreversiblen Verlust der Blätter durch verschiedene Veränderungen der Sprosse bis zum Flachsproß wieder auszugleichen. Wir sehen daher unter den heutigen Vertretern der Familie sowohl an das tropische Urwald- (Regenwald-) Klima als an extreme Wüstenklimate angepaßte Formen, woraus allein schon die unerhörte, von keiner Pflanzenfamilie erreichte Mannigfaltigkeit der Sproßformen erklärbar ist. Dazu kommt noch, daß die Tendenz zu solchen Metamorphosen schon unter den Ahnen begründet gewesen sein muß, da in den verschiedensten, sich schon in der ältesten Zeit der Familie abzweigenden Entwicklungslinien, in einer gewissen Entwicklungshöhe gleichartige Formen erscheinen. Da solche Tendenzen sich nicht allein in der Sproßform, sondern auch in anderen Merkmalen — auf die an anderer Stelle eingegangen wird — und in der Blüte als Parallelerscheinungen verschiedener Linien zeigen, andererseits aber auch wieder verschiedene Linien die Rückanpassung an feuchtere Klimate durchmachten und hierbei auch wieder ähnliche Sproßformen entwickelten, mußte naturgemäß die rein „statisch“¹⁾ arbeitende alte Systematik an dieser komplizierten Familie versagen und zu dem großen und — man kann wohl sagen verhängnisvollen — Irrtum der Sammelgattungen gelangen, wobei die alte Linné'sche Sammelgattung „*Cactus*“, die die ganze Familie umfaßte, vielleicht einen kleineren Fehler bedeutet als das Weiterschleppen des Millerschen „*Cereus*“ (1768) und des Link sehen *Echinocactus* (1827) als Sammelreservoir für Säulen- bzw. Kugel-

¹⁾ Als „statische“ Betrachtungsweise bezeichne ich (in „Entwicklungslinien der *Lilioideae*“, Bot. Archiv 38, 1937, p. 214) jene Methode, die lediglich Ähnlichkeiten als solche ins Auge faßt und die zu Zusammenziehungen oft entwicklungsgeschichtlich sehr heterogener Formen führt, im Gegensatz zur „dynamischen“ Methode, die an jedem Punkte die entwicklungsgeschichtlichen Möglichkeiten untersucht und sich darum durch Ähnlichkeiten, die nur auf parallele Entwicklungsstufen verschiedener Linien beruhen, nicht täuschen lassen kann. Ein typisches Beispiel für einen Mißgriff durch die rein statische Betrachtung in jüngster Zeit ist die Einbeziehung von *Arrojadoa* in die Gattung *Cephalocereus* durch Werdermann auf Grund „typischer *Cephalocereus*-Früchte“. Abgesehen davon, daß *Arrojadoa* ein Tagblüher mit Anpassung an Vogelbesuch, *Cephalocereus* (mit Ausnahme des ohnehin auch sehr isoliert stehenden und darum kaum zur Gattung gehörenden *C. polyanthus*) jedoch nächtliche, an Fledermäuse angepaßte Blüten hat, beide also höchste Stufen verschiedener Linien schon in dieser Hinsicht darstellen, ist auch eine Ableitung der beiden Cephalientypen voneinander entwicklungsgeschichtlich unmöglich. Jede der beiden Typen stellt vielmehr eine aus cephalienlosen Vorstufen unabhängig voneinander entstandene Entwicklungslinie dar, die aber in gleicher Organisationshöhe — wie *Melocactus* — ähnliche Früchte hervorbringen mußten. Es liegen also auf Grund der dynamischen (d. h. entwicklungsgeschichtlichen) Betrachtung zwei Linien: 1. *Pilocereus-Cephalocereus* und 2. *Stephanocereus-Arrojadoa* vor, d. h. die heutigen *Cephalocereus* haben sich aus Ahnen, die den heutigen *Cephalocereus* ähnlich waren, entwickelt und ebenso blieb *Stephanocereus* in bezug auf das Cephalium auf der Stufe der Vorfahren von *Arrojadoa* stehen.

formen bis in die neueste Zeit trotz der grundlegenden Arbeiten A. Bergers (1905 und 1926). Hat doch schon Schumann (Nachtrag) erkannt, daß diese Gattungen uneinheitlich sind.

Die primitivste Wuchsform, die in der Gattung *Peireskia* realisiert ist, unterscheidet sich in nichts von anderen dikotylen Bäumen und Sträuchern (Abb. 1).

Die Sprosse sind dünne, reich verzweigte Zweige ohne Sukkulenz, die gewöhnlich bald eine braune Borke ausbilden, in anderen Fällen aber lange grün bleiben. Besonders trifft die Gleichartigkeit mit anderen dikotylen Holzpflanzen bei *Peireskia aculeata* zu, die zwar ein Kletterstrauch ist, aber dafür noch deutlich zweierlei Triebe unterscheiden läßt, wie es bei anderen Holzgewächsen sehr häufig der Fall ist: Langtriebe mit weit auseinander gerückten Blättern, die 3 bis 10 m lang werden können, und im nächsten Jahre aus den Achseln der Blätter an den Langtrieben

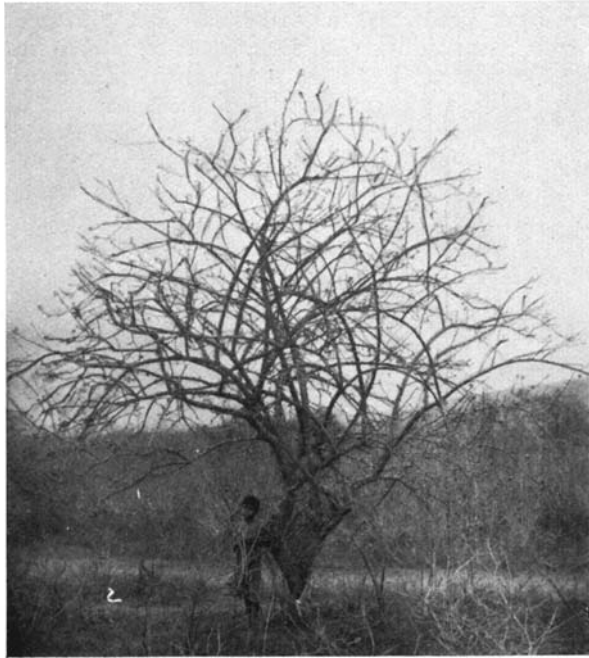


Abb. 1. *Peireskia bahiensis* (nach Ule).

entspringende Kurztriebe, die anfangs ebenfalls spiralig gestellte Blätter in dichter Anordnung, dann aber die Blüten hervorbringen. Die aus dem Blütenbau hergeleitete Erkenntnis, daß *P. aculeata* als der primitivste Vertreter der Familie zu betrachten sei, ist also im Sproßaufbau glänzend bestätigt (Abb. 2).

Aber noch in der Linie der *Peireskieae* tritt — ohne heute lebende Bindeglieder — in *Maihuenia* eine hochsukkulente Gattung auf. *Maih. tehuelches* (Abb. 3) hat kurze, dicke verzweigte Sprosse, die dicht mit eigenartigen Kurztrieben besetzt sind; *Maih. Poeppigii* hingegen zeigt länglich-eiförmige Glieder, die außerordentlich denen der *Opuntia* Subgen. *Tephrocactus* ähneln, aber, wie aus den Blüten- und Samencharakteren hervorgeht, lediglich als eine Parallelerscheinung zu werten sind.

Dikotylenhabitus mit breiten Blättern besitzen unter den durch eine besondere Samenform und das Vorhandensein von Glochiden entwicklungsgeschichtlich gut umschriebenen *Opuntieae* noch *Quiabentia* und besonders *Peireskiopsis*, wobei jedoch an ersterer schon eine gewisse Neigung zur Sukkulenz und zur Gliederung der

Sprosse, ähnlich wie bei den schlankgliedrigen *Cylindropuntien*, feststellbar ist, bei letzterer die Zweige besonders lang und dabei schlank sind. Durchaus dünne, bis bleistiftstarke, halbkletternde Zweige hat die strauchförmige *Tacinga*, die jedoch in der Blüte eine sehr hohe Entwicklungsstufe erreicht und damit die Endstufe einer isolierten Seitenlinie der *Opuntieae* mit reduzierten Blättern darstellt.

Alle anderen *Opuntieae* haben bereits \pm stark sukkulente, meist gegliederte Sprosse, an denen auch die charakteristischen Podarien (Blattkissen) ausgebildet sind, das sind \pm stark vorspringende Wulste oder flache Warzen, auf denen die reduzierten Blätter und die Areolen²⁾ stehen. Eine Ausnahme bildet unter den *Cylindropuntien* *Opt. Salmiana* mit ihren glattrunden Sprossen. Die *Platyopuntien* entbehren häufig ausgeprägter Podarien. Ein Stamm der *Opuntieae*, der sich, wie Berger (Entwicklungslinien) und besonders Backeberg (Kaktus ABC) hervorheben, in eine nördliche und eine südliche Entwicklungslinie gliedert, behält dabei noch die zylindrischen Glieder bei (*Cylindropuntia*). Die primitiveren Arten dieser Untergattung haben dabei noch immer baum- oder strauchförmigen Wuchs wie andere dikotyle Holzgewächse (besonders z. B. *Opt. arbuscula*) mit relativ dünnen Zweigen (z. B. *Opt. leptocaulis*). *Opt. Bigelowii* (vgl. B. f. Kaktf. Nachtrag 12) hat einen einfachen aufrechten Stamm mit kurzen dickgliedrigen Seitenästen, der nach Erreichen einer Höhe von höchstens 1,50 m abstirbt. (E. M. Baxter, in Cact. a. Succ. Journ. 111 1931/32 p. 149). Dafür sind die Glieder dieser Art so abbrüchig, daß sie schon beim leichtesten Anstreifen abgerissen werden, was der Art den

²⁾ Über deren Entwicklungsgeschichte siehe unten unter „Areolen“.

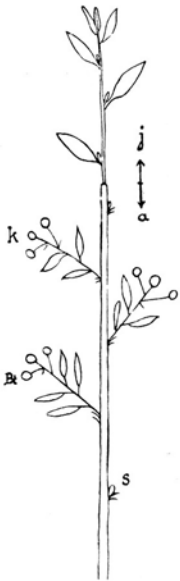


Abb. 2.

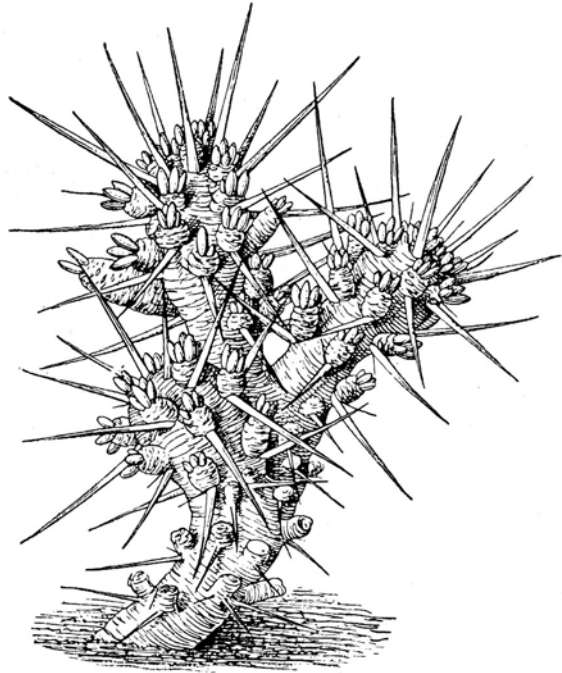


Abb. 3.

Abb. 2. Schema von Kurz- und Langtrieb bei anderen Dikotylen und *Peireskia aculeata*. a alter (vorjähriger), j diesjähriger Langtrieb. An letzterem Blätter und in deren Achseln Triebknospen (Augen), aus denen Kurztriebe im nächsten Jahre entstehen. K Kurztriebe aus vorjährigen Augen mit Blättern und endständigem Blütenstand. Bt Blüten. S nicht ausgetriebenes (schlafendes) Auge. (Original). Abb. 3 *Maihuenia tehuelches* (nach Vaupel).

Namen „jumping cholla“ (springende Opuntie) eintrug. Dadurch ist eine sehr starke vegetative Vermehrung gesichert. Andere *Cylindropuntia* bleiben zwergstrauchartig und bilden dadurch rasen- bis polsterförmige Wuchsformen, wobei es zu einer Verkürzung der Glieder kommen kann, die nun eiförmig bis rundlich werden können. Bei *Cylindropuntia* im engeren Sinne ist diese Gliederform noch standortbedingt, wie Backeberg (B.f.K.) nachweist, und geht bei kultivierten Exemplaren leicht wieder in die zylindrische Form über (vgl. Blätter für Kakteenforschung: 10, Subgen. IV. 1. b. Nr. 1: *Opt. teres*). In der Untergattung *Tephrocactus* ist die rundliche Form der Glieder hingegen bereits vollkommen fixiert und unveränderlich (epharmonisch). Besonders eigenartig ist die im Abschnitt „Wurzel“ behandelte *Opt. Chaffeyi*, der einzige Vertreter der Familie mit — unter natürlichen Bedingungen — jährlich absterbendem oberirdischen Sproß. Ähnlich zarte Sprosse hat die an *Cylindropuntia* anschließende Gattung *Pterocactus* (siehe Abschnitt „Wurzel“).

Die zweite Linie der Opuntien bildet \pm flache Sproßglieder aus, die auf der ganzen Fläche Areolen tragen und daher nichts mit den Flachsprossen der *Cereae* (mit Ausnahme von *Epiphyllanthus*) zu tun haben (*Platyopuntia* und *Nopalea*). Auch in dieser Linie treten hochstrauchige und baumförmige Arten auf (z. B. besonders *Opt. megacantha*, *Opt. tomentosa*, die 4 m hoch bei einem Stammumfang von 1,75 m wird) und andererseits niedrige bis niederliegende Zwergarten.

Wie Goebel (Üb. d. Einwirkung des Lichtes auf Kakteen u. a. Pfl.; Flora 1895 p. 96 ff. und Organographic I, 1898 p. 212) nachwies, gehen auch diese Flachsprosse aus einem radiär gebauten Vegetationspunkt hervor und zeigen ihre radiäre Anlage auch darin, daß sie allseitig Areolen tragen. Junge Pflanzen haben noch eine \pm zylindrische Hauptachse. Unter Lichtabschluß austreibende Sprosse bleiben ebenfalls bei vielen Arten stielrund (*Opt. leucotricha*), bei anderen zwar noch flach, aber viel schmaler als bei Lichttrieben. Bei einseitiger kräftiger Beleuchtung wird der zuwachsende Teil solcher stielrunder Dunkelsprosse rechtwinkelig zum einfallenden Lichtstrahl wieder verbreitert. Der Zweck der Flachsprosse ist demnach eine gute Lichtausnutzung.

Bei baumförmigen Arten, wie *Opt. tomentosa* nehmen die älteren Flachsprosse zunächst einen elliptischen und schließlich einen kreisförmigen Querschnitt an, wobei die ursprüngliche Gliederung sich durch das Dickenwachstum allmählich verliert. Reiche (Zur Kenntnis d. Dickenwachstums d. Opuntien, Naturw. Wochenschrift, N. F. Bd. 21, 1922, p. 33 ff.) machte ausführliche Untersuchungen über diese Erscheinungen. Vor Eintreten des Dickenwachstums besitzen alle Opuntien ein regelmäßiges Maschenwerk von stammeigenen Gefäßbündeln und, vom Innenrande dieser Maschen ausgehend und in der Areole endigend, unregelmäßig anastomosierende, zartere Blattspurstränge, die bei jenen Arten, die vorspringende Podarien haben, einen von der Masche des stammeigenen Bündels ausgehenden Kegelmantel umschreiben (Abb. 4), bei den anderen mit diesen in einer Ebene liegen. Jeder Areole entspricht also eine Masche im Netz der stammeigenen Gefäßbündel. Die stammeigenen Bündel besitzen außen (rindenwärts) eine Gruppe von Bastzellen, auf diese folgen das Phloem, das Kambium und das Xylem, welches aus engen Spiralgefäßen und Holzparenchymzellen besteht. An dieses schließen sich innen die „Spiraltracheiden“ an, spindelförmige Zellen, die an dünnen, unverholzten Zellwänden stark nach innen vorspringende ringförmige oder einhalb- bis einmal umlaufende spiralförmige Verdickungsleisten tragen. An den Seiten und an dem ins Mark vorspringenden Teil des Xylems schließt sich noch ein mehrschichtiges, typisches Collenchym an. Die Blattspurstränge sind einfacher gebaut, es fehlen ihnen Kambium, Spiraltracheiden und Collenchym. Bei den flachgliedrigen Arten treten die Spiraltracheiden überhaupt nur an jungen, noch zylindrisch gebauten Pflanzen auf und werden bereits in den ersten auftretenden Flachsprossen nicht mehr gebildet. Sie wurden daher von Solereder (System. Anat. d. Dikot. S. 463) überhaupt übersehen. Die Volumszunahme erfolgt zunächst nur durch beträchtliche Vermehrung des Grundparen-

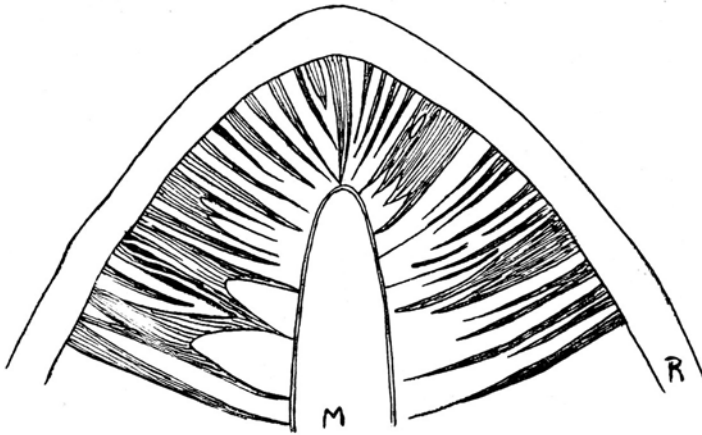


Abb. 5.



Abb. 4.

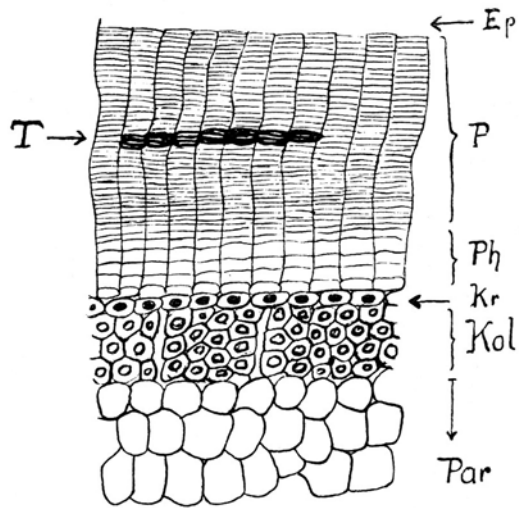


Abb. 6.

Abb. 4. Schema des Gefäßbündelmaschenwerkes bei *Opuntia imbricata*; von den Markstrahlern des Holzkörpers gehen die feinen Bündel zu den Areolen (nach Reiche).
 Abb. 5. Schematisierte Querschnittshälfte eines in die Dicke wachsenden, zylindrisch werdenden Stammes von *Opuntia tomentosa*. R Rinde, M Mark. Die dunkel gezeichneten Holzkörper der gegenüberliegenden Seiten bilden je einen Bogen (nach Reiche).
 Abb. 6. Borkenbildung bei *Opuntia imbricata*. Von innen nach außen: Par Körpergewebe (Parenchym); Kol Kollenchym; Kr kristallführende Zellschicht; Ph Phellogen (korkbildendes Teilungsgewebe); P Periderm (Korksicht); darin eingelagert: T plattenförmiges Holzgewebe (Trennungshelloid); Ep Lager der ursprünglichen bereits abgestoßenen Epidermis (nach Reiche).

chym. Das vom Kambium ausgehende eigentliche Dickenwachstum (des Holzkörpers) setzt erst später, nach Schumann erst nach Jahren ein. Diese Angabe dürfte nach Reiche aber wohl auf kultivierte Exemplare zu beziehen sein, da das Dickenwachstum bei den von ihm untersuchten Opuntien schon weit früher einsetzte.

Bei der niedrigen *Opt. tunicata* (bis 60 cm) bildet das Kambium nach innen zu enge Spiralgefäße, weitere Netzgefäße (bzw. eine Übergangsform mit gabelig geteilten Spiralverdickungen), Holzparenchym und, besonders gegen das Mark hin, Spiraltracheiden. Zwischen den einzelnen, demselben Strang angehörenden Bündeln bleiben breite unverholzte Markstrahlen offen, so daß der Strang locker und weich bleibt. Bei *Opt. imbricata* (bis 2 m hoch) entstehen vom Kambium aus dickwandige, sehr stark verholzte Holzfasern mit schiefen Spaltentüpfeln, kurzgliedrige, an Tracheiden erinnernde, verschieden weite Gefäße mit eiförmiger Perforation und breiten quer gestellten Tüpfeln in allen Übergängen, vom einfachen zum Holztüpfel, spärliches Holzparenchym und, wieder dem Mark zu gelegen, Spiraltracheiden. Die einzelnen Gefäßbündel des Stranges werden durch schmale oder breite, größtenteils verholzte Markstrahlen miteinander verbunden. Die so entstandenen Stränge sind außerordentlich hart und erreichen 1,5 bis 2 cm Dicke. Das Dickenwachstum setzt im Mai mit weiten Gefäßen ein (in Mexiko) und endet im Dezember mit einzelnen Nestern enger Gefäße und kleiner Markstrahlzellen. Dadurch ist eine gewisse Gliederung in Jahresringe möglich, wenn auch durch Einschiebung breiter Parenchymstreifen undeutlich. De Bary (Vgl. Anatom. S. 518, 519) stellt das Vorhandensein von Jahresringen in den Stämmen der Opuntien und der Kakteen überhaupt in Abrede. Reiche konnte aber bei *Opt. imbricata* in 2 cm dicken Holzsträngen doch \pm deutlich etwa 15 bis 16 Schichten unterscheiden.

Bei flachsprossigen Arten, z. B. *Opt. tomentosa* (bis 6 m hoch), erfolgt das Dickenwachstum etwas anders. Zwischen den ursprünglichen stammeigenen und den mit ihnen in einer Ebene liegenden Blattspursträngen entwickelt sich schon in sehr jugendlichem Zustand ein Interfascicularkambium, so daß das Dickenwachstum gleich im ganzen Stammumfang einsetzt wie bei anderen dikotylen Holzgewächsen. Gebildet werden nach innen zu Tüpfelgefäße mit allen Übergängen zu Netz- und Treppengefäßen, Holzfasern mit feinen Spaltentüpfeln und verholztes, bzw. — besonders in den Markstrahlen — unverholztes Parenchym. Die Verteilung dieser Elemente im Verlaufe der Jahreszeit ist nur schwierig festzustellen. Anfangs werden zwar auch weite Gefäße mit dünnwandigem Parenchym gebildet und später außerdem Gruppen besonders dickwandiger Holzfasern, doch verlaufen diese Elemente schief und werden von Markstrahlen bzw. Markflecken wechselnder Breite durchbrochen. Es entsteht so ein System umeinander gelegter, durch die Markstrahlen lokal verschieden feinmaschig durchbrochener Holzplatten. Stellenweise kommen sogar fast massive Holzplatten vor. Durch stärkeres Wachstum der keilförmig in das Mark vorspringenden Holzteile an den flachen Seiten wird der Querschnitt des Flachsprosses zunächst ellipsoidisch. Die Holzteile setzen sich dabei im rechten Winkel nach außen an, so daß im Querschnitt Kurven entstehen, die an Scharen konfokaler Parabeln erinnern (Abb. 5).

Da aus den Zuwachsschichten keine Altersbestimmung möglich war, stellte Reiche durch Umfragen bei der Bevölkerung fest, daß an besonders günstig gelegenen (künstlich bewässerten) Standorten 1,60 bis 1,70 m hohe Bäume der *Opt. tomentosa* gegen 30 Jahre alt waren, woraus er für die höchsten 4 bis 6 m hohen Bäume ein Alter von über 100 Jahren berechnet.

Die Oberfläche der jungen Opuntia-Sprosse hat eine einschichtige Epidermis mit sehr stark verdickten Außenwänden, auf die ein ein- bis zweischichtiges Hypoderm und schließlich eine kristallführende Zellschicht folgt, die einen von kristallfreien Gewebestreifen durchbrochenen, den ganzen Sproß einhüllenden Steinmantel bildet. Die Kristalle sind radial gestreifte Kugeln (Sphärokristalle) mit glatter Oberfläche von Calcium-oxalat (?). Die zwischen der Epidermis und der Kristallschicht liegende Gewebeschicht wird später zum Phellogen, von welchem nach außen das mächtige Periderm entwickelt wird. Innerhalb desselben liegen auch Schichten von bis zum Schwinden des Lumens verdickten, stark verholzten Zellen längs denen später die Abstoßung der ältesten Borkenschichten erfolgt. Bei *Opuntia tomentosa*

nehmen diese Holzplatten einen größeren Raum ein als die eigentlichen Peridermschichten, so daß eine derbe Schuppenborke zustandekommt (Abb. 6).

Allgem.
Morphologie
Der Sproß

Flachsprossig, jedoch in wesentlichen Punkten von *Platyopuntia* abweichend, sind die sehr isoliert stehenden Untergattungen *Consolea* und *Brasilopuntia*. *Consolea* hat flache Stämme und Äste, die aber ungegliedert oder nur schwach gegliedert sind und sich zu einem System von Kreuzen auswachsen („Croix de Lorraine“). Diese Eigentümlichkeit und namentlich das im Abschnitt „Blüte“ behandelte eigenartige Nektarium machen diese Untergattung zu einer gut umschriebenen Gruppe. *Brasilopuntia* bildet einen hohen, ungegliederten Stamm mit quirlig gestellten Ästen, die dünne, wie Laubblätter stehende Kurztriebe (Flachspresse) ausbilden, die sogar wie echte Blätter jährlich abgeworfen werden. Sie werden auf diese Weise zu Bäumen,

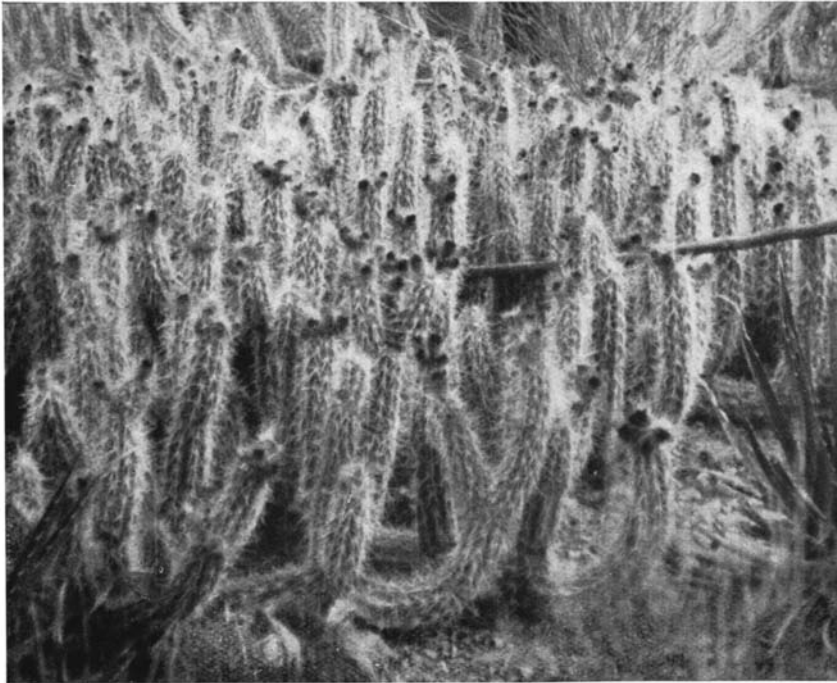


Abb. 7. *Grusonia Bradtiana* (Photo Knuth).

die vollkommen an Laubbäume erinnern. Diese Sproßform mag als Rückanpassung an feuchtere Klimate aufzufassen sein. Auch hier weisen sehr abgeleitete Blüten auf große Isoliertheit der Untergattung.

Die in bezug auf die Sproßform auffallendste Entwicklungsstufe der *Opuntieae* erreicht *Grusonia*, die von den nordamerikanischen *Cylindropuntien* abstammend cereusartigen Habitus erreicht (Abb. 7). Die Podarien sind bei dieser Gattung zu echten Rippen verbunden, allerdings sind die Glieder schärfer abgesetzt als es bei den *Cereae* gewöhnlich der Fall ist. Diese Parallele zu den *Cereae* wird dadurch noch auffälliger, daß Glochiden bei dieser Gattung nur mehr in den Areolen des Fruchtknotens auftreten.

Die *Cereae*, die sich — wie aus den peireskioïden Samen hervorgeht — nur unmittelbar an diese anschließen lassen, ohne daß Bindeglieder bekannt geworden wären, entwickeln in ihren Formen eine viel größere Mannigfaltigkeit, wobei habituelle Parallelen in Linien getrennter Entwicklung besonders häufig auftreten.

Unter den epiphytischen *Hylocactee* zu denen Backeberg auch noch die, durch längere, gebüschelte Samenanlagen abweichenden, ebenfalls normal epiphytisch wachsenden *Phyllocactee* einbezieht, zu deren phyletischer Gliederung aber noch viele genaue Untersuchungen notwendig sein werden, zeigt *Rhipsalis Loefgrenii* Triebe, die die Entwicklung der zahlreichen anderen Formen dieser Gruppe erklärbar machen (Abb. 8). Junge Triebe dieser Art zeigen dicht aneinander schließende, langgestreckte Podarien, an deren oberen Ende relativ ziemlich große häutige Blättchen sitzen. Die unter den Blättchen (in deren Achseln) sitzenden Areolen haben jedoch keine Stacheln, sondern nur Borsten, was wieder gegenüber Sämlingen anderer Arten einen fortschrittlichen Charakter darstellt. Durch Abrundung

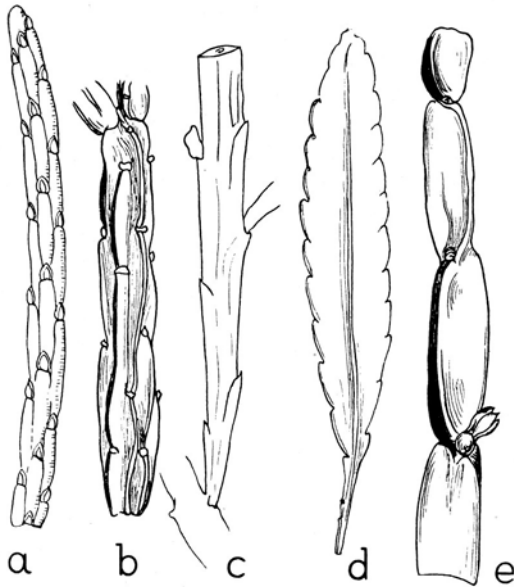


Abb. 8. Entwicklungslinien der *Rhipsalis*-Sproßformen:

- a *Rh. Loefgrenii*, Triebspitze,
- b *Rh. pentaptera*,
- c *Rh. linearis*,
- d *Rh. Houlettiana*,
- e *Rh. paradoxa*.

(c nach Vaupel, die übrigen nach Britton-Rose).

der Sprosse und damit verbundenen Verflachung der Podarien entstehen mit zunehmendem Alter die glatt stielrunden, reich verzweigten Zweige, die auch vielen anderen Arten zueigen sind und bei *Rh. cassytha* bis 9 m lang werden können. Durch flügelartige Erhöhung dieser Podarien und Zusammenschluß zu Rippen können hingegen flügelartig mehrrippige Formen erklärt werden, wie sie in *Rh. pentaptera* verwirklicht sind, und weiterhin können durch Verminderung der Zahl der Flügelrippen auf drei und schließlich auf zwei zunächst schmale (*Rh. linearis*) Flachtriebe entstehen, die bei *Rh. crispata*, *Rh. pachyptera* u. a. besonders breit entwickelt sind. Am Beginn des jährlichen Zuwachses bleibt eine Abschnürung erhalten, die zur Gliederung der Zweige führt; der Zuwachs beginnt häufig (z. B. *Rh. Houlettiana*) mit einem längeren stielrunden Zweigstück. *Rh. paradoxa* hat abwechselnd längere und ganz kurze Internodien, wobei die drei Rippen jedes Langinternodiums mit denen des nächsten alternieren.

Den *Rhipsalis*-Flachsprossen völlig gleichartige, nur häufig viel kräftigere Flachsprosse finden wir, ohne daß direkte Beziehungen bisher sicher gestellt werden konnten, bei den *Phyllocactee*, Parallelerscheinungen der dreikantigen bzw. auch der Flachsprosse auch unter den *Hylocereae* (*Hylocereus*, *Mediocactus*, *Wercklerocereus*, *Weberocereus* z. T.). Die langen dreiflügeligen Sprosse von *Deamia* und besonders die Flachsprosse von *Strophocactus*, beides Urwaldpflanzen aus den „Selvas“, haben die Fähigkeit erlangt, sich um Baumstämme windend zu klettern. Junge

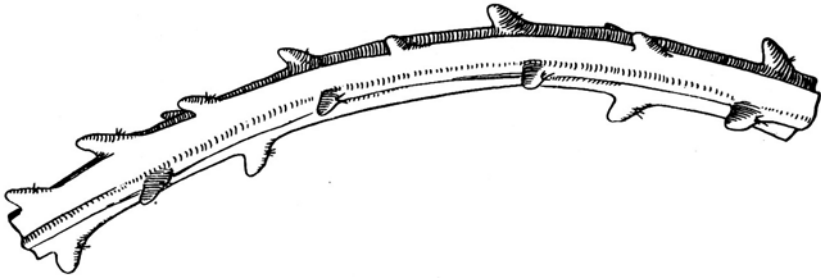


Abb. 99a.

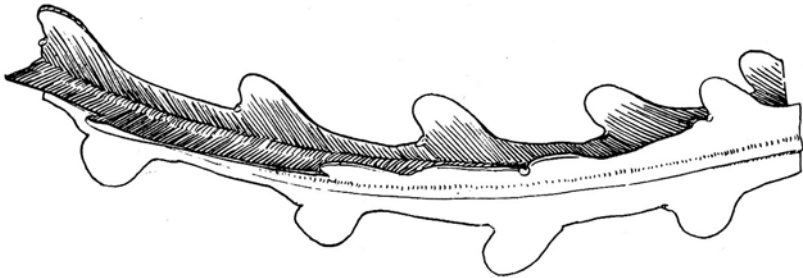


Abb. 99b.

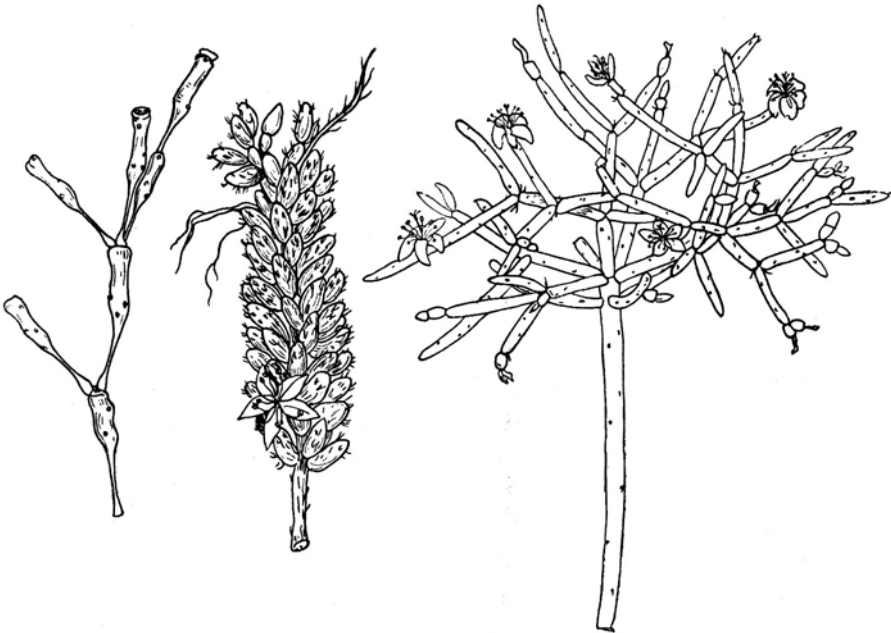


Abb. 10.

Abb. 12.

Abb. 11.

Abb. 9 a. *Selenicereus hamatus*, Sproß; b *Hylocereus calcaratus*, Sproß.

Abb. 10. *Hatiora salicornioides*. Abb. 11. *Rhipsalis cribrata*.

Abb. 12. *Rhipsalis mesembryanthemoides* (9 bis 12 nach Britton-Rose).

Triebe von *Deamia* sind noch ganz gleichmäßig dreikantig, woraus zu ersehen ist, daß die starke Verbreiterung der dem Stützbaum anliegenden Kanten eine sehr junge Erscheinung ist.

Unter den *Hylocereae* gibt es aber namentlich in *Selenicereus* auch mehrrippige und dadurch mehr den *Cerae* genäherte Sprosse, die aber niemals Standfestigkeit haben, sondern dünn „schlangenförmig“ bleiben (z. B. Selen, *grandiflorus*). Solche Sprosse hat namentlich auch *Aporocactus*, dessen Stellung bei den *Hylocereae* aber noch nicht gesichert ist. Die dreikantigen *Selenicereus*sprosse sind also von diesen mehrrippigen Formen unmittelbar abzuleiten und mit ihnen durch armrippige Arten verbunden. Häufig sehen wir stärkeres Vorspringen der Rippen unter den Areolen, so daß gewissermaßen auf den Rippen noch die Podarien stehen. Diese Entwicklung führt bei dem meist vierrippigen *Selen. hamatus* zu eigenartigen weit hakenförmig nach rückwärts gerichteten Vorsprüngen, auf deren schräger Vorderseite die Areole steht, und die zweifellos eine Klettervorrichtung darstellen (Abb. 9a).

Eine ähnliche Bildung, aber an stark geflügelten dreikantigen Sprossen zeigt *Hylocereus calcaratus* (Abb. 9b). Viele dieser klimmenden *Hylocereae* erreichen außerordentliche Längen und reichen bis in die Gipfel der Bäume. Das Vorhandensein mehrrippiger Gattungen mit gleicher Blüte unter den *Hylocereae* zeigt, daß die dreikantigen Sprossen dieser Tribus als Parallelen zu jenen der *Hylocactaeae* (mit anderen Blüten) entstanden sind.

Auch die drehrunden *Rhipsalis*sprosse erfahren noch eine Reihe von Modifikationen. Bei *Hattoria* (mit Ausnahme von *H. cylindrica*) beginnt jedes Sproßglied mit einem dünnen stielartigen Teil (Abb. 10). Bei mehreren Arten, z. B. *Rh. Saglionis* ist das Auftreten von Langtrieben mit gebüschelten, reich verzweigten Kurztrieben, die diesen Formen den Namen „Korallenkaktus“ eingetragen haben, auffallend (Abb. 11). Dicht blattartig längs der ganzen Langtriebe angeordnete längliche Kurztriebe verleihen *Rh. mesembryanthemoides* (Abb. 12) einen ganz eigenartigen Habitus.

In der, durch *zygomorphe* Blüten und eine besondere Nektarfalte im Blüten Grunde ausgezeichneten Gattung *Epiphyllanthus* zeigt *E. candicans* noch gänzlich rhipsalisartige, lang zylindrische bis schwach keulenförmige Glieder. Ähnliche, aber mit zahlreicheren und borstigeren Areolen besetzte Glieder kommen auch bei *E. obtusangulus* vor, bei dieser Art kommt es aber auch zu einer Verkürzung und gleichzeitig Verdickung der Sproßglieder, die sich endlich bei *E. opuntioides* zu vollkommen opuntienähnlichen, rings bestachelten Flachsprossen verbreitern, um in der Gattung *Zygocactus* zu gegliederten dünnen Flachsprossen zu werden, die nur mehr am Rande Areolen tragen³⁾. Die Entstehung der *Zygocactus*sprosse ist in einer parallelen Entwicklungsreihe ohne Zygomorphie der Blüte aber klar zu erkennen, die, wie schon die terminale Stellung der Blüte beweist, aus einer gemeinsamen, bei *Erythrorhipsalis* stehenden Wurzel mit der zygomorphen Linie entspringt. *Erythrorhipsalis pilocarpa* gleicht im Bau der Sprosse sehr den dünnen Sprossen von *Epiphyllanthus obtusangulus*. Die bereits großblütige *Rhipsalidopsis* hat oft, besonders unten, cereiforme, d. h. drei- bis fünfkantige, an allen Kanten mit stark borstigen Areolen reich besetzte Sprosse. Die oberen Sprosse sind flach und zygocactusartig; diese Sproßform nehmen alle Zweige an, die von gepfropften Exemplaren gebildet werden. Diese haben dann vollkommen den Habitus von *Zygocactus* bzw. des Endgliedes dieser nicht zygomorphen Linie, *Schlumbergera* (Abb. 13). Also wieder eine Parallelentwicklung in zwei, untereinander nur durch gemeinsamen Ursprung verbundenen Linien.

Die dritte Tribus *Cerae Berger* übertrifft alle anderen namentlich an Formreichtum und sie ist es auch, in der die Anpassungserscheinungen der Kakteen ihre höchste Vollendung erreichen. Wie schon Berger feststellte, zerfällt diese Tribus in mehrere Entwicklungslinien, von denen jede von Backeberg noch weiter in mehrere, klargeschiedene Sippen (im Sinne Backeberts) engster Zusammengehörigkeit unterteilt ist. Da fast jede dieser Linien mit morphologisch primitiven Formen beginnt, müssen sie sich schon sehr frühzeitig voneinander getrennt haben,

³⁾ Vgl. Vaupel. Die Kakteen, Fig. 24, S. 90

wobei die verbindenden Formen sowie die Übergangsformen von den *Peireskieae* verschwunden sind. Daraus folgt aber auch die unanfechtbare Erkenntnis, daß die habituell einander ähnlichen, aber im Blütenbau sich verschiedenen Entwicklungsreihen anschließenden, hochabgeleiteten Säulen- und Kugelformen nur der Ausdruck einer der ganzen Tribus innewohnenden Tendenz sind und als Parallelerscheinungen ohne genetisch engerer Verwandtschaft aufgefaßt werden müssen.

Da alle *Cereae* als Abkömmlinge von *peireskia*-ähnlichen Ahnen aufgefaßt werden müssen, sind jene als die in der Sproßform primitivsten anzusehen, deren Verzweigung der anderer dikotyle Holzgewächse am nächsten kommt und die — wie die bei den Rhipsalideen gewonnenen Erkenntnisse zeigen — noch relativ geringe Rippenzahl aufweisen (Abb. 14). Dieser Schlußfolgerung gibt die im Blütenbau feststellbare Entwicklung völlig recht. Solche dünntriebige, Strauch- oder bäum-

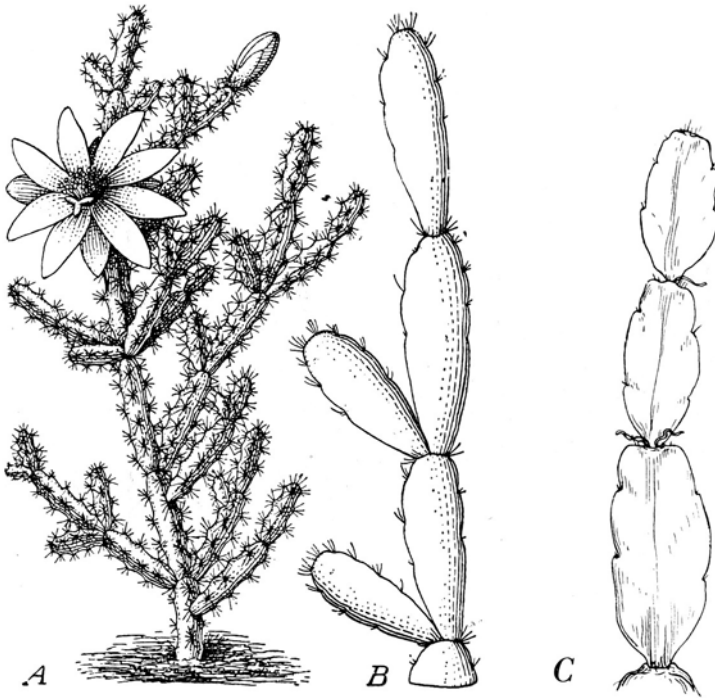


Abb. 13. Entwicklungslinie des gegliederten zweireihigen Flachsprosses, a *Rhipsalidopsis rosea*, wurzelecht, b dieselbe gepfropft, c *Zygocactus truncatus* (a, b Vaupel, c Original).

förmig verzweigte Sprosse zeigt namentlich *Leptocereus* (Sippe *Leptocerei*), der z. B. in *L. Leonii* einen reich und sparrig verzweigten, bis 5 m hohen Strauch bzw. Baum mit etwa 3 cm dickem korkigem Stamm und sechs- bis achtriippigen, nur 1 bis 1,5 cm dicken Zweigen ausbildet. Noch innerhalb dieser Gattung kommen aber schon Formen mit weniger reicher Verzweigung und dickeren Sprossen sowie niederliegende Pflanzen (*L. prostratus*) vor. Offenbar hält die Verstärkung der mechanischen Elemente des Hauptsprosses mit der, durch die erhöhte Sukkulenz bedingten Gewichtszunahme zunächst nicht Schritt, und ich bin darum geneigt, in Gattungen mit teils niederliegenden, teils aufrecht säulenförmigen Arten, die ersteren als die Primitiveren zu betrachten. Auch der nahe verwandte *Acanthocereus*, bei dem die Rippenzahl auf drei (selten vier bis fünf) verringert ist, hat zwar schon weniger verzweigte, aber noch wenig standfeste, entweder überhängende oder anlehnend kletternde Äste. Die gleiche sparrige Verzweigung und anlehnend klimmende, aber

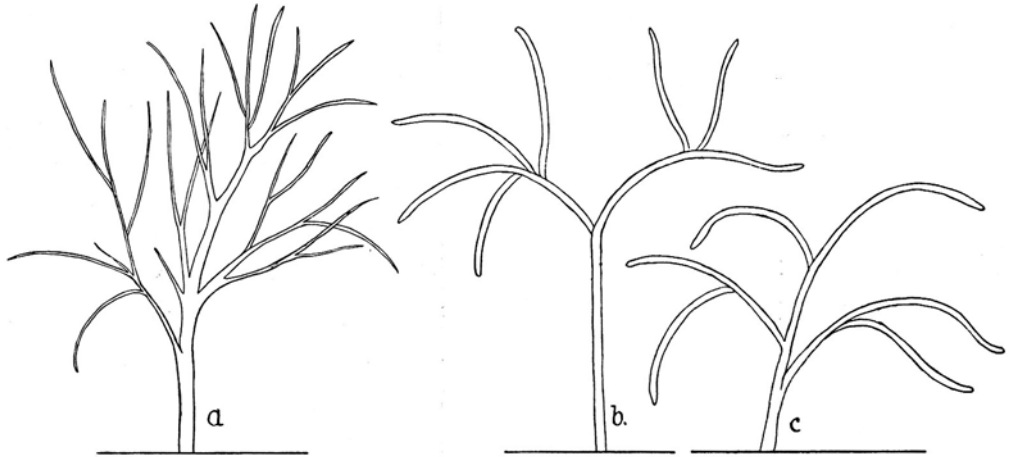
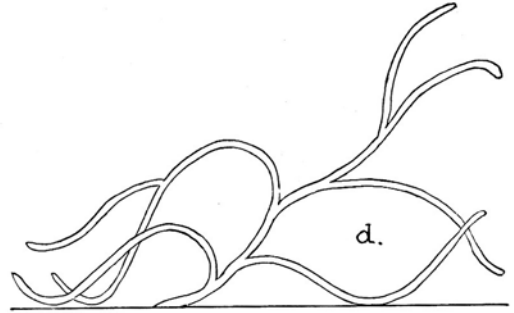


Abb. 14. Schlanktriebige, mechanisch schwache Baum- und Strauchformen,

- a dünntriebige-stark verästelte Form (Typus: *Harrisia gracilis*);
- b Triebe verstärkt, Verzweigung vermindert (Typus: *Harrisia Nashii*);
- c überhängende Strauchform (Typus: *Acanthocereus*);
- d Niederliegende, bezw. anlehnend halbkletternde Strauchform (Typus: *Eriocereus adscendens*). (Original Buxbaum).



hier bereits dünn säulenförmige, mehrrippige Sprosse hat *Nyctocereus* (Sippe *Nyctocerei*), z. T. die diesem nahestehende Gattung *Harrisia* (z. B. *H. eriophora*) und ebenso *Eriocereus*. In der Gattung *Harrisia* kommen aber auch schon ziemlich aufrechte, wenig verzweigte, aber immer noch recht dünntriebige Formen (*H. portoricensis*, *H. Nashii*, *H. gracilis*) vor. Der tagblühende, an *Nyctocereus* anschließende Zweig (Sippe *Heliocerei*) zeigt in dem bekannten *Heliocereus* wie *Nyctocereus* hängende, kletternde oder kurz aufsteigende, drei- bis vierrippige Zweige; halb aufrecht, überhängende oder kletternde Zweige bildet auch *Monvillea* (Linie der *Gymnocerei*) besonders *M. Cavendishii*, während die Rippenzahl in *M. Spegazzinii* auf drei vermindert ist. Dieselbe halb aufrechte, halb überhängende Wuchsform mit sehr dünnen, reich verzweigten Trieben hat endlich unter den *Cephalocerei* die Gattung *Arrojadoa*, besonders *A. penicillata*, von der Werdermann (Brasilien u. s. Säulenkakt.) berichtet, daß sie „an älteren Teilen kaum noch als Kaktée zu erkennen, und einem dünnen Ast viel ähnlicher“ ist.

Schon in den im Sproßbau primitiven Gattungen lassen sich zwei Entwicklungstendenzen erkennen: einesteils Verstärkung der mechanischen Elemente unter Beibehaltung der reichen Verzweigung, was zur Bildung von Kronenbäumen führt, und andererseits Reduktion der Verzweigung bei Übergang zur ausgeprägten Säulenform (Abb. 15).

Die erstere Entwicklung ist besonders ausgeprägt bei *Neoabbottia* und *Dendrocereus* (*Leptocerei*) ausgebildet, die aus dickem Stamm eine reich verästelte Krone von dicken hochrippigen Ästen ausbilden. Auch bei diesen Gattungen sind die Äste noch reich gegliedert und entbehren noch einer größeren Standfestigkeit, so daß sie unregelmäßig, z. T. überhängend angeordnet sind. Stark gegliedert und etwas unregelmäßig sind auch die dicken Äste von *Jasminocereus* (*Trichocerei*), eigenartig schlangenförmig aus einem hohen, dicken säulenförmigen Stamm bei *Browningia* (*Gymnocerei*): beide Gattungen sind bereits ziemlich armästig. *Lemaireocereus laetus* (*Pachycerei*) zeigt eine sehr an *Jasminocereus* gemahnende Wuchsform und starke Gliederung, kann jedoch durch Verkürzung der Stammbildung strauchig werden. Hingegen treten in fast allen Entwicklungslinien Stammformen auf, deren Äste bereits eine kräftige Säulenform mit reicher Verzweigung aufweisen, wodurch oft sehr dichte, mächtige Baumkronen entstehen, die bei Verkürzung des Stammes Strauchcharakter annehmen. Auch diese Verzweigungsform ist in der Gattung *Lemaireocereus* (*Pachycerei*) in strauchartig wachsenden Exemplaren des 5 bis 7 m hohen *L. chende* sehr schön ausgebildet und in der gleichen Sippe auch bei *Escontria*. Unter den *Gymnocerei* finden wir diese Form bei *Cereus* im engeren Sinne (z. B. *C. Hildmannianus*, *peruvianus*) und bei *Stetsonia*, unter den *Cephalocerei* bei *Pilocereus Ulei*, *Myrtillocactus*, bei *Cephalocereus Robinii* und, armästig bei alten *Epostoa lanata*, unter den *Trichocerei* bei *Trichocereus peruvianus* Br. R. (!) und *Trichocer. Pachanoi*.

Durch teilweise Verminderung der Verzweigungen bzw. durch Herabrücken der Verzweigungsstellen an die unteren Triebe der nun ausgeprägt säulenförmigen Äste entstehen Bäume mit einer oft mächtigen, aus aufrechten Säulen gebildeten Krone. Diese Form ist wieder in den verschiedenen Linien verwirklicht, besonders schön bei *Lemaireocereus Weberi* (*Pachycerei*), der eine breite, aus zahlreichen lotrecht stehenden Säulen gebildete Krone besitzt und bei *Pachycereus chrysomallus*, dessen Krone schmaler, aber weit höher (12 bis 18 m) ist. Bei *Pachycereus Pringlei* ist die Zahl der Äste bis auf wenige vermindert (oft nur eine einfache Säule), diese sind aber etwa 0,5 m dick. Er leitet damit zur nächsten Formgruppe über. Die *Gymnocerei* haben u. a. in *Cereus Jamacaru*, die *Cephalocerei* in zahlreichen *Pilocereus*-Arten Vertreter dieser Wuchsform. Bleibt die Stammbildung aus, d. h. erfolgt auch die Verzweigung des Haupttriebes schon dicht über dem Boden, so entstehen die als „Organos“ (Orgelpfeifen) bekannten, aus zahlreichen lotrecht stehenden schlanken Säulen gebildeten Strauchformen, die am gewaltigsten von den bis 4 m hohen dicken Ästen von *Neoraimondia macrostibas* (*Corryocerei*, vgl. Bl. f. Kakteenforschung Nr. 35, 2) vertreten, in allen Entwicklungslinien auftreten. Weitere Verdickung und Verminderung der Zahl der Seitenäste führt, wie oben bei *Pachycereus Pringlei* eingeleitet, zu den besonders von *Carnegiea gigantea* (*Pachycerei*) bekannten Kandelaberformen, die auch bei *Trichocereus Terscheckii* und *Trichocer. Pasacana* sehr schön ausgebildet sind. *Carnegiea gigantea* erreicht dabei eine Höhe von 12 bis 14 m⁴⁾ und einen Stammumfang von mehr als 2 m, wobei man ihr maximales Alter mit etwa 150 bis 200 Jahren errechnet hat (Shreve, F., The Longevity of Cacti, Cact. a. Succ. Journ. VII. 1935. p. 66). Schließlich führt auch dieser Weg zur einfachen, aufrechten Säule („Columna“ der Mexikaner).

Während nun aber bei den *Pachycerei* innerhalb der Gattung *Lemaireocereus* tatsächlich der geschilderte Entwicklungsgang gut zu verfolgen ist, scheint die Kandelaberform bei den *Trichocerei* auf dem anderen Weg entstanden zu sein, der nicht über den Kronenbaum, sondern aus den schlanktriebigen Formen unter Verminderung der Verzweigungen und Ausbildung der Säulenform, zunächst ohne hinreichende Verstärkung der mechanischen Elemente führt (Abb. 16).

Unter den *Heliocerei* führt diese erhöhte Sukkulenz der säulenförmigen Sprosse zunächst zu halbaufrechten, noch reich verzweigten Strauchformen, wie sie in

⁴⁾ Sie soll sogar 20 m Höhe erreichen, was aber neuerdings bestritten wird.

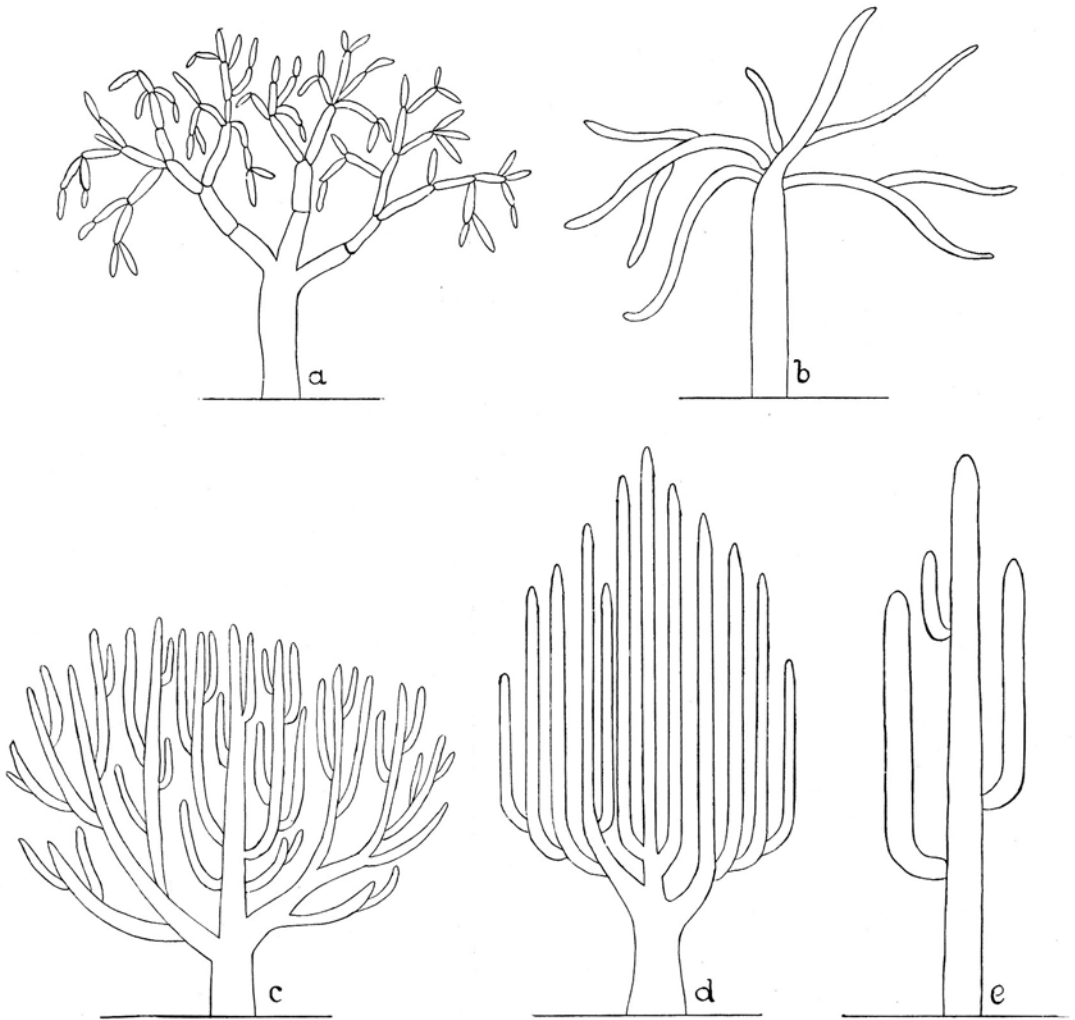


Abb. 15. Uebergangsformen über den stark sukkulenten Kronenbaum unter Zunahme der mechanischen Festigkeit zur Kandelaber- (und weiter zur Säulen-) form: a reich verzweigte (gegliederte) Krone geringerer Festigkeit, daher mit z. T. hängenden Ästen (Typus: *Dendrocereus*; b Baumform mit stark verminderter Verzweigung und schlangenförmigen Ästen (eine Nebenlinie in der Entwicklung, Typus: *Browningia*); c Krone mit reicher Verzweigung und hoher mechanischer Festigkeit (Typus: *Escontria*); d Herabrücken der Verzweigung an die Basis der ältesten Äste, Säulenkrone (Typus: *Lemaireocereus Weberi*); e Typische Kandelaberform (Typus: *Carnegiea*).

Abb. 16. Uebergänge von hochsukkulenten, aber mechanisch schwachen Strauchformen zu Schlangen- und Kurzformen (c, d.) einerseits und Kandelaberformen (Erhöhung der Festigkeit) andererseits, a Liegende Säulen ohne mechanische Festigkeit (Typus: *Machaerocereus eruca*); b Verzweigte aufsteigende Rasenform (Typus: *Trichocereus huascha*); c Liegende verzweigte, oft hängende Schlangenform (Typus: *Chamaecereus Silvestrii*); d Vom Grund verzweigte Kurzformrasen (Typus: *Rebutia*); e Aufsteigend aufrechte Säulengruppen („Organos“) (Typus: *Neoraimondia*); f Kandelaberform (oft niedriger und breiter ausladend als bei Entstehung in der ersten Entwicklungslinie, Abb. 15) (Typus: *Trichocereus Terscheckii*). Beide Abbildungen Original Buxbaum.

Bergerocactus und *Machaerocereus gummosus* (Abb. 17) vertreten sind, und schließlich zu den raupenähnlichen, am Boden liegenden Walzen von *Machaerocereus eruca*. In der Linie der *Heliocerei* ist aber in *Echinocereus* auch die andere Entwicklungsreihe verwirklicht. Von schlanktriebigen, reich verzweigten Rasenbildnern, wie *Echinocereus Blanckii* (mit 5—7 Rippen) und *Ecer. Scheerü* (8—10rippig) kommt es unter zunehmender Sukkulenz zur Bildung vielköpfiger Polster (z. B. *Ecer. mojavenensis*) und schließlich zu einfachen niedrigen Säulen (*Ecer. rigidissimus*) bis zu fast kugelförmigen (*Ecer. Standleyi*) Arten.

Die gleichen liegenden Formen wie bei *Machaerocereus eruca* finden wir bei den *Trichocerei* in *Trichocereus thelogonus* und *Tr. coquimbanus*. Sie führen, zweigig werdend, zu den liegenden, verkürzten, bei Lichtmangel aber schlangenförmigen Trieben von *Chamaecereus Silvestrii*.

Mit zunehmender Festigkeit entstehen die aufsteigenden, bodennah verzweigten rasenartigen Bildungen, wie sie u. a. *Trichocereus huascha*, *Tr. candicans* und *Tr. strigosus*, weiter *Cleistocactus anguinus* und, höher, *Oreocereus Celsianus*, alle der Entwicklungslinie der *Trichocerei* angehörig, und unter den *Cephalocerei* *Piloceus Gounellei* (Abb. 18) zeigen. In dieser Reihe leiten dann ebenso nahe dem Boden, aber weniger verzweigte Formen, wie *Trichocereus chiloensis* u. a. über zu den einfachen Säulen- und Kandelaberformen, ähnlich jenen von *Carnegiea*. Das beste Beispiel hierfür ist *Trichoc. Pasacana*, der meist einfach oder kandelaberförmig, seltener eine Anzahl von Ästen dicht über dem Boden ausbildet.

Wir sehen also, daß hier auf zwei durchaus verschiedenen Entwicklungswegen ganz gleiche Formen entstehen können, was m. E. nicht hinreichend beachtet wurde.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung kann es von Säulenformen, gleich welcher Abstammung — und wohl auch von kurzen „schlangenförmigen“ — zur Ausbildung von kurzsäuligen und schließlich von Kugelformen, besser „Kurzformen“ kommen, wobei jene Linien, die die Tendenz haben, dicke Säulen aus-

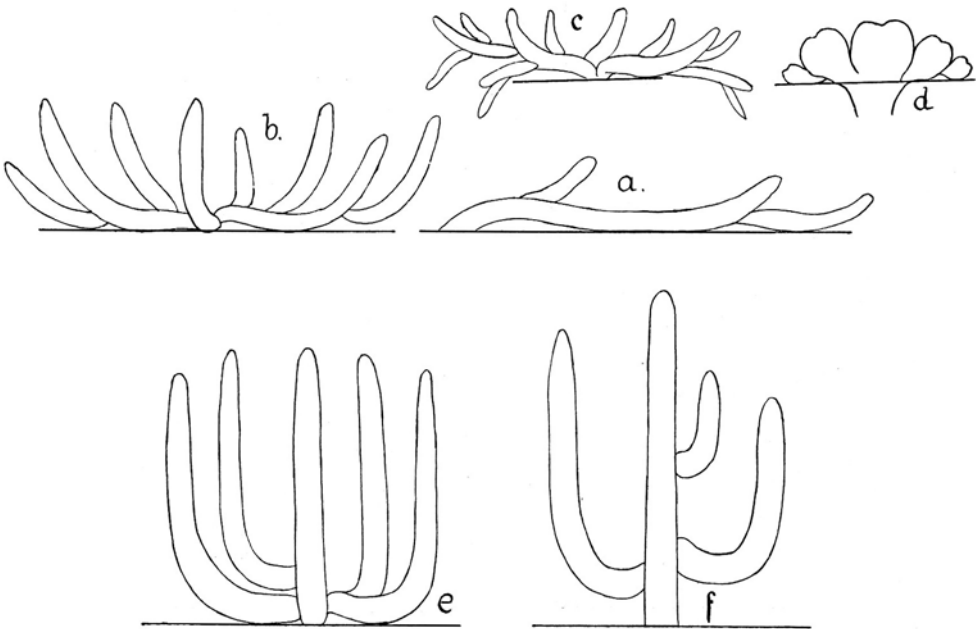


Abb. 16.

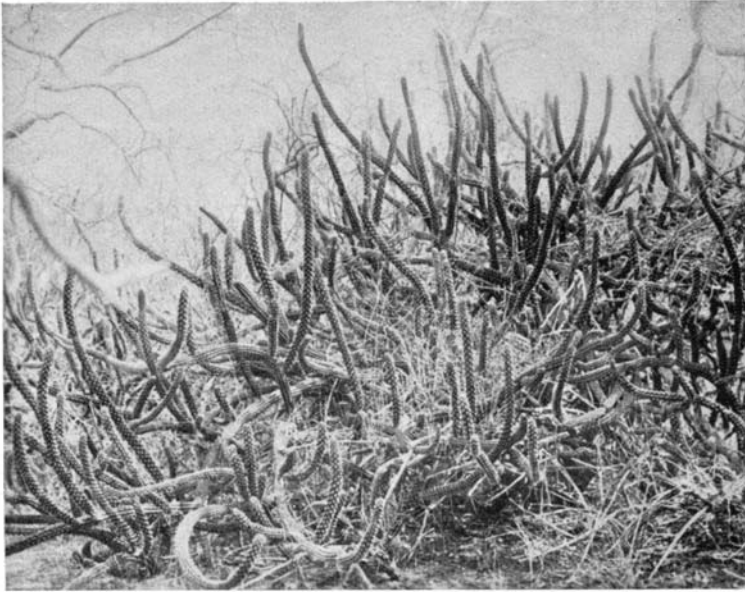


Abb. 17. Machaerocereus gummosus (Photo Purpus).

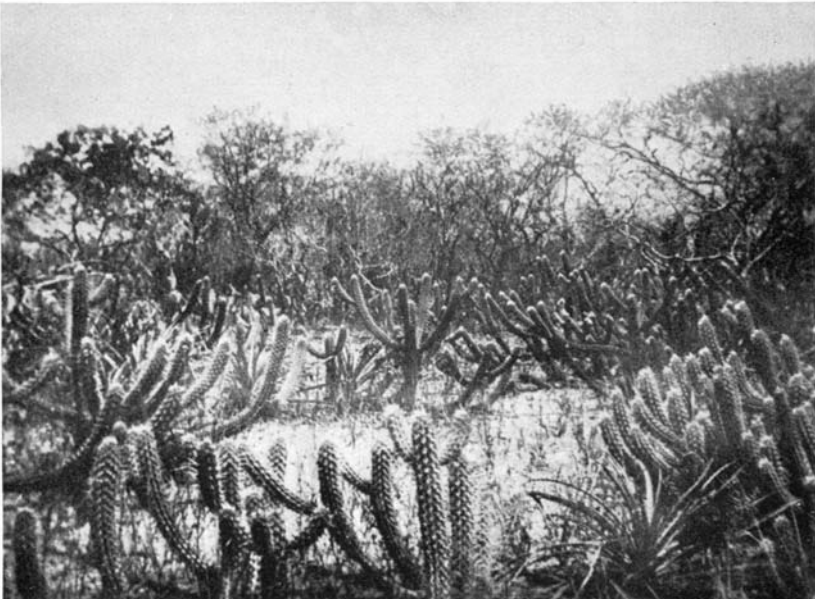


Abb. 18. Pilocereus Gounellii (Photo Ginzberger).

zubilden, auch robuste Kurzsäulen (*Ferocactus acanthodes*, *Echinocactus ingens* u. a.), und große Kugelformen (*Echinocactus Grusonii* u. a.) auszubilden imstande sind, jene Reihen, die zu Rasenformen neigen, auch bei Kugelform stärkere Verzweigung aufweisen können. Die Herkunft von säulenförmigen Vorfahren führt dazu, daß solche Arten, die den Ahnen noch näher stehen, im Alter oder bei Lichtmangel wieder kurz säulenförmig werden, während den höchst abgeleiteten Arten diese Fähigkeit bereits fehlt. Es liegt hier eine ähnliche Fixierung der Kurzform vor wie bei *Tephrocactus*.

An Stelle des für sogenannte „kaktoid“ Wuchsformen üblichen Ausdruckes „Kugelformen“ möchte ich lieber den treffenderen „Kurzform“⁵⁾ setzen, da einerseits viele in der Jugend tatsächlich kugelförmige Arten im späteren Alter kurz säulenförmig werden, andererseits auch Gattungen mit überwiegend kugelförmigen Arten auch sehr kurzsäulige oder flach halbkugelige Arten aufweisen, die bei der Besprechung der Kurzformen einbezogen werden müssen.

Auch die Beibehaltung der Kurzform hat keine einheitliche Ursache. Die Grundlage bildet allerdings in allen Fällen eine wesentliche Verkürzung des jährlichen Zuwachses überhaupt und insbesondere in bezug auf das Längenwachstum und eine

⁵⁾ Im Kaktus ABC S. 19, Abs. 3, in richtiger Erkenntnis mit *Cereoidei*, *Brevicereoidei* usw. bezeichnet.

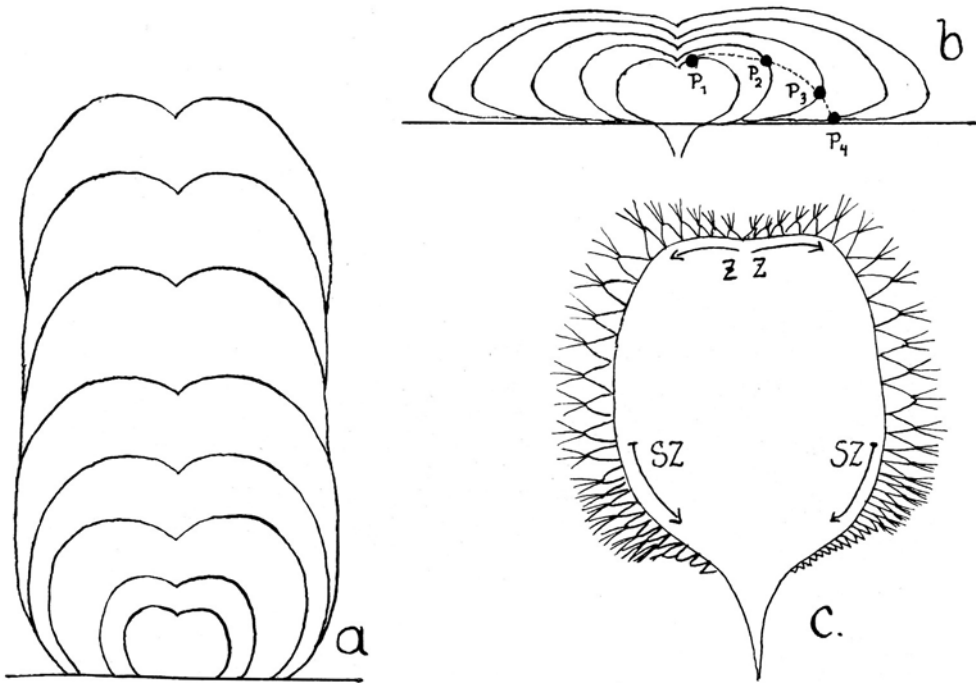


Abb. 19. a Zuwachs und Formveränderung bei kurzsäuligen Formen; b Zuwachs und Formveränderung bei Scheibenformen (*Discocactus*); die einzelnen Linien zeigen die Veränderung der Kontur. P₁–P₄ zeigt die Lageveränderung eines ursprünglich scheinelnahen Punktes P₁ im Laufe der Formänderung an. c Längsschnittschema einer definitiven Kurzform (*Mammillaria*); ZZ Zuwachszone, SZ Schrumpfungzone; die untersten Warzen derselben bereits stachellos und verstoßen. (Original Buxbaum).

Förderung der Breitenentwicklung des Sprosses. Trotz langsamen Wachstumes entstehen hierdurch, wenn keine Hemmung eintritt, mit der Zeit riesige Kugelformen, die schließlich, wenn der maximale Durchmesser annähernd erreicht ist, sich noch in die Höhe ausdehnen und zu den gewaltigen Massen werden können, wie sie von einigen Arten bekannt wurden. So beobachtete Karwinsky (nach Vaupel in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Bd. 21 p. 600) Exemplare von *Echinocactus ingens* mit 1,5 bis 2 m Durchmesser und Ehrenberg *Echinocactus platyacanthus* bis zu 3 m Höhe und 2 m Durchmesser. Andere Arten, wie z. B. *Echinopsis*, gehen schon bei viel geringerer Dicke in die Säulenform über. *Neoporteria subgibbosa* ist normal kugelig bis kurz (30 cm) säulenförmig, sie kann aber auch zu über 1 m langen liegenden oder über Felsen herabhängenden Säulen auswachsen.

In einigen Fällen überwiegt die Breitenausdehnung derart, daß sich der Körper schließlich flach, fast scheibenförmig am Boden ausbreitet. Dies ist z. B. besonders bei *Discocactus alteleus* der Fall, von dem Schumann (Nachtrag p. 83) berichtet, daß die braune unregelmäßig gehöckerte Unterseite des Körpers sich allen Unebenheiten der Erdoberfläche eng anschmiegt (Abb. 19).

Bei den dauernd kleinbleibenden Kurzformen geht in der Jugend das Wachstum ganz in der gleichen Weise vor sich, in den ersten Lebensjahren zeigen sie daher eine ziemlich beträchtliche jährliche Größenzunahme. Bald setzt aber an der Basis der Pflanze ein dem Zuwachs am Scheitel entgegenwirkender Schrumpfsprozeß ein, der dem Scheitelzuwachs im Ausmaße um so näher kommt, je älter die Pflanze ist. Die alten Teile der Pflanze verkorken dabei und werden dicht zusammengepreßt, so daß sie, verstärkt durch die nun dicht gedrängten Stacheln, einen förmlichen Panzer um die Basis der Pflanze bilden. Eine dreijährige *Mammillaria elegans* meiner Kultur, die durch einen Unfall dicht neben dem Scheitel eine mehr als 1 cm breite und tiefe Verletzung erlitt, ließ bereits nach zwei Jahren keine Spur derselben mehr erkennen, da die Verletzung in dieser Zeit bis in die Schrumpfszone gerückt war. Eine besonders auffallende Wirkung der basalen Schrumpfung konnte ich an einer *Mammillaria* der *centricirrha*-Gruppe beobachten. Diese war durch Kultur unter Lichtmangel zu einer dünnen langen Säule ausgewachsen. Unter ausreichender Belichtung bei der weiteren Kultur entwickelte sie sich zunächst am Scheitel zu normaler Breite und dann wurde durch den basalen Schrumpfsprozeß allmählich der dünne säulenförmige Unterteil gänzlich eingezogen, so daß die Pflanze immer kürzer wurde und nach etwa einem Jahr eine völlig normale Höhe und Breite erreicht hatte. Arten, denen eine Schrumpffähigkeit fehlt, wie z. B. *Echinopsis*-Arten, behalten die Spuren solcher Kulturfehler als Verengungen des Sprosses dauernd bei und wachsen nur an dem wieder ausreichend belichteten Teil zu normaler Dicke aus, wodurch oft recht abenteuerliche Gestalten entstehen, wie sie in Liebhabersammlungen leider noch recht häufig anzutreffen sind.

In manchen Fällen wird auch die Wurzel im gleichen Maße wie der Sproß rübenartig verdickt (vgl. Abschnitt „Wurzel“). Wenn in solchen Fällen die Höhenzunahme auf Kosten der Breite sehr stark herabgesetzt wird, kommt es zu ganz flachen Formen, die bei Trockenheit förmlich in den Boden hineinschrumpfen (*Lophophora* u. a.). Diese Flachformen sind mit den oben geschilderten von *Discocactus* nicht zu verwechseln.

Mit dieser basalen Schrumpfung, wohl aber auch wenigstens z. T. mit jahreszeitlichen Trockenschrumpfung, scheint auch die bei Kurzformen der meisten Entwicklungslinien auftretende Auflösung der Rippen in Warzen zusammenzuhängen, die in manchen Fällen zunächst, d. h. bei den primitiven Gliedern der betreffenden Reihe durch Kerben oder Höcker auf den Rippen vorbereitet sind. Denn eine kantige Rippe leistet einer longitudinalen Einpressung einen erheblichen Widerstand, während gehöckerte, gefaltete oder in Warzen aufgelöste Rippen in jeder Richtung eingefaltet werden können (Abb. 20).

Wegen der großen Bedeutung für die Gestalt der Pflanze muß hier noch näher auf die Rippen- und Warzenbildungen der Cereae eingegangen werden (Abb. 21). An den Sämlingen haben auch die gerippten Arten stets freie Podarien, also Warzen, die oft ziemlich lange getrennt bleiben, bevor sie sich zu Rippen vereinigen. Dies ist z. B. besonders bei *Stenocactus* auffallend, dessen Sämlinge lange Zeit Warzen bilden, um dann besonders zahlreiche Rippen zu entwickeln. Die ersten Podarien entstehen alternierend mit den Keimblättern in gegenständiger Stellung, diese geht jedoch bald in Spiralstellung über. In besonders einfachen Fällen stehen sie in der, bei Dikotylen häufigen $\frac{2}{5}$ -Stellung, d. h. in der Reihenfolge ihrer Entstehung stellt erst das fünfte Podarium über dem nullten (von dem die Zählung begann) bei zweimaligem Umgang um den Sproß. Beim Verschmelzen der Podarien zu Rippen vereinigen sich die übereinander stehenden, also das fünfte mit dem nullten, das sechste mit dem ersten der Zählung usw., und es entsteht eine fünfrippige Pflanze. Meist sind die Podarien jedoch schon an jungen Pflanzen in einer größeren Anzahl von Zeilen angeordnet, so daß, entsprechend der Zahl von Geradzeilen, gleich eine größere Zahl von Rippen gebildet wird, die später, bei zunehmendem Umfang, durch „eingeschobene“ Rippen noch wesentlich erhöht oder durch Ausfall bis auf zwei (Flachsprosse, *Phyllocactus* usw.) vermindert werden kann.

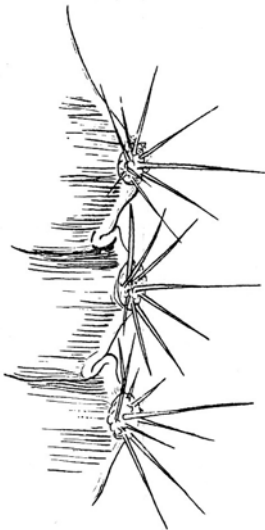


Abb. 20. Einfaltung der gehöckerten Rippen von *Echinopsis oxygona* (Kultorexemplar fraglicher Artreinheit) bei Trockenschrumpfung. (Original).

Besonders viele Rippen schon an kleinen Pflanzen hat die Gattung *Stenocactus*, in der die geringsten Zahlen *St. coptonogonus* mit 10 bis 14 Rippen und *St. gladius* mit 14 bis 22 Rippen, die größte Zahl *St. multicostatus* mit über 100 Rippen erreichen, während die meisten Arten zwischen 25 bis 35 und mehrere 55 Rippen ausbilden. Dagegen gibt es auch Säulen- und Kurzformen mit nur vier Rippen, wie manchmal *Astrophytum myriostigma*. Geringfügige Verschiebungen in der Anlage der Areolen führen mitunter dazu, daß die zusammengehörigen Podarien nicht genau übereinander liegen, wodurch ein schräger, steil spiraler Verlauf der Rippen herbeigeführt wird (gelegentlich bei verschiedenen Arten, wie z. B. bei *Notocactus Ottonis*). Die gleiche Erscheinung kommt übrigens bei stammsukkulenten *Euphorbien* (z. B. *Euphorbia canariensis* und *E. Dinteri*) gelegentlich vor.

Wie die Zahl, so ist auch die Form der Rippen außerordentlich mannigfaltig: von den lamellenartig dünnen, oft gewellten Rippen eines *Stenocactus* über die scharf gekanteten vieler *Echinocactus* u. a. und die stumpfen etwa von *Trichocereus candicans* zu den flachrunden bei *Gymnocalycium denudatum* und bis zu den völlig flachen, nur durch feine Furchenstriche getrennten Rippen bei *Astrophytum*

asterias, die dieser Art tatsächlich eine überraschende Ähnlichkeit mit einem Seeigelpanzer verleihen, kommen alle Übergänge vor. Besondere Beachtung verdient der Verlauf der Kantenlinie der Rippen. Diese ist in manchen Fällen vollkommen gerade, d. h. die Stellen, an denen die Areolen liegen, springen in keiner Weise vor. Sehr oft sind die Stellen, an denen die Areolen stehen, aber stark erhöht (z. B. *Ferocactus Stainesii*), manchmal auch stark verdickt (z. B. *Malacocarpus Vorwerckianus*, vgl. B. f. Kaktf. 61—4). Außerordentlich häufig und verbreitet sind faltige Querfurchen oder wenigstens feine Querlinien zwischen den Areolen sowohl bei Säulen- wie bei Kurzformen, die mit der Schrumpfung bei Trockenheit oder bei Kurzformen mit der Verkürzung in Zusammenhang stehen und in letzterem Falle die Auflösung der Rippen in Warzen einleiten. Feine Querlinien zeigen z. B. die Rippen von *Cephalocereus senilis*, vielen *Echinocereus*, *Gymnocalycium*, *Notocactus* usw.; nur ein gradueller Unterschied führt zu tiefen Querspalten und schließlich zu \pm flachen, in Geradzellen stehenden Warzen. Besonders schön zeigt diesen Übergang *Discocactus Hartmannii*, dessen gerundete Rippen durch tiefe Querfurchen in flache Höcker zerlegt werden, die entweder durch schmale Brücken miteinander verbunden, oder aber scharf voneinander getrennt sind. Ähnlich steht es in der Gattung *Gymnocalycium*. *G. denudatum* (B. f. Kakt. Nr. 74—5), *G. nigriareolatum* (B. f. Kaktf. Nr. 79—2) haben noch deutliche, kaum gehöckerte Rippen mit leichten Querfurchen. Zu Spalten werden diese bei *G. Bodenbenderianum* (B. f. Kaktf. Nr. 74—11) u. a. *G. Saglione*, *G. Monvillei* u. a. haben bereits in Warzen zerlegte Rippen. Da häufig der Höcker bei *Gymnocalycium* unterhalb der Areole, die Querfurchen dicht über derselben liegt, haben einige Arten kinnartige Vorsprünge an den Rippen (z. B. *G. platense*, *G. stellatum* B. f. Kaktf. 74—12) schließlich vorspringende, die Areolen auf der Oberseite tragende Warzen (z. B. *G. Mostii* und *G. oenanthemum* (B. f. Kaktf. Nr. 74—4) und weiter führt diese Entwicklung zu den eigenartigen Warzen von *Neowerdermannia*, bei der die Areolen gewissermaßen in den Axillen sitzen (B. f. Kaktf. Nr. 73-2). (Abb. 22.)

Eine ganz analoge Reihe ist von *Echinopsis* bis *Rebutia* zu verfolgen. Gerade, scharfe Rippen hat *Echinopsis oxygona*: sie werden beim Schrumpfen in der Trockenzeit nicht gefaltet. Flache Rippen mit deutlichen Einschnitten *Eps. calochlora*. *Lobivia aurea* (B. f. Kaktf. Nr. 57—17) hat noch gerade, *L. Backebergii* (B. f. Kaktf. Nr. 57—22) etwas gehöckerte Rippen; bei *L. Pentlandii*, *L. breviflora* (B. f. Kaktf. Nr. 57—28), u. a. wird sie durch schiefe Querfurchen in beilförmige Höcker zerlegt. *L. neohaageana* (B. f. Kaktf. Nr. 57—23) hat Warzen, die noch in Geradzellen stehen, aber oft durch Verdrehung in Spiralstellung geraten. Rippen hat auch noch *Mediolobivia Boedekeriana* (B. f. Kaktf. Nr. 58—4), während sie bei den übrigen *Mediolobivia* in flache, spiralig gestellte Warzen aufgelöst sind, die bei *Rebutia* allgemein sind.

Die entwicklungsgeschichtliche Zusammenhanglosigkeit der verschiedenen warzenbildenden Linien ist durch diese Parallelen ohne weiteres klar.

Durch Querfurchen aus den Rippen hervorgegangene Warzen stehen zunächst in Geradzellen, die nur durch Verdrehung der Ursprungsrippen etwas spiralig werden (*Lobivia neohaageana* usw.). Erst durch Ausbreitung der Warzenbasis wird die Querfurchen von den in gleicher Höhe mit ihr benachbarten Warzen immer weiter verengt und die durch sie getrennten Warzen der Geradzelle nach oben und unten gedrängt, so daß schließlich der Rippencharakter gänzlich verloren geht und die Warzen nur noch durch Schrägzeilen verbunden werden können. (Abb. 22.)

Dieser Vorgang kann auch ohne vorbereitende Zerteilung der Rippen durch Querfurchen eintreten. Dieser Fall ist z. B. in der Verwandtschaftsgruppe von *Strombocactus* klar zu erkennen. *Turbincarpus lophophoroides* (früher *Strombocactus*, siehe meine Arbeit in diesem Jahrbuch 1937 Abt. Beiträge) hat oft noch deutliche, durch tiefe Rinnen voneinander getrennte Rippen, die um die Areolen so stark verbreitert sind, daß die dazwischenliegende Rippe bis auf einen ganz schmalen Streifen ver-

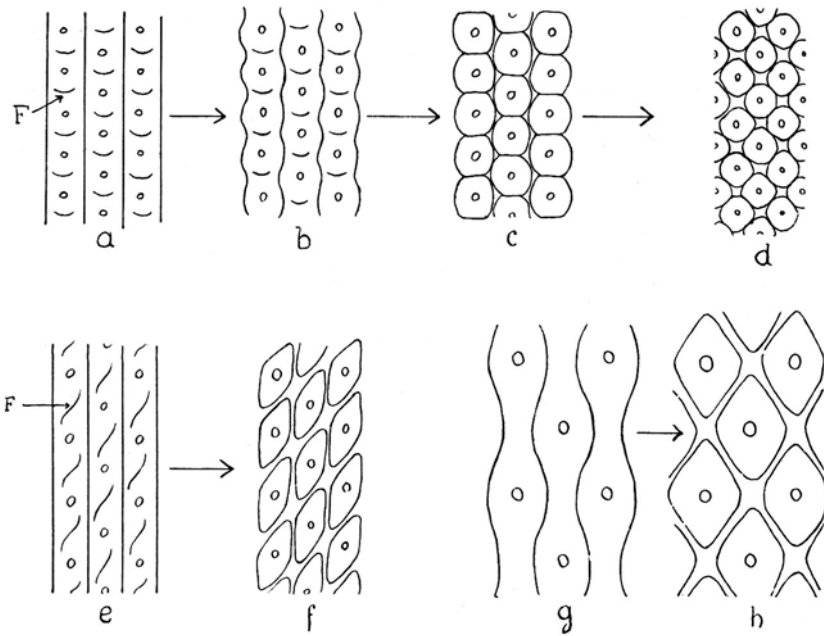


Abb. 21. a—d Warzenbildung aus Rippen mit geraden Schrumpfungsfurchen; a gerade gleichmäßige Rippen mit Querfurchen (F); b ebenso, Rippen an den Areolen leicht verbreitert; c durch Vertiefung der Querfurchen entstandene Warzen in Geradzeilen; d durch dichtere Lagerung werden die Warzen einer Geradzeile auseinander gedrängt, es sind nur noch Schrägzeilen wahrnehmbar, e—f Entstehung schiefer Warzen aus Rippen mit schräg verlaufenden Querfurchen, analog a—d. g—h Entstehung von Warzen durch Verbreiterung der Rippen um die Areolen ohne Vorbereitung durch Querfurchen. (Areolen durch Ringe angedeutet). (Original Buxbaum).

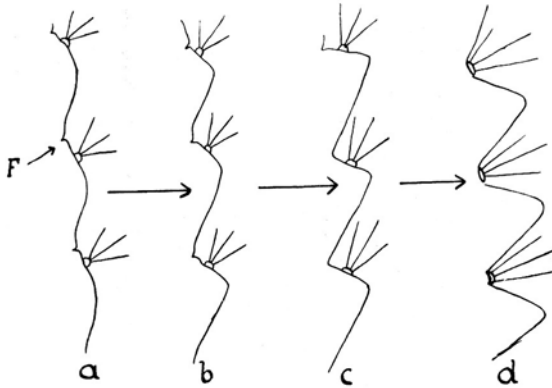


Abb. 22. Entstehung von Höckerwarzen bei *Gymnocalycium* (a—c) und *Neowerdermannia* (d).

engt wird; in anderen Fällen ist bei dieser sehr variablen Art die Auflösung in Warzen fast ganz vollzogen (vgl. Abb. im zitierten Aufsatz). Bei den übrigen Arten, besonders deutlich bei *Strombocactus disciformis*, sind diese Verbindungen gänzlich geschwunden und die Rippen gänzlich in spiralig gestellte Warzen zerlegt, deren charakteristische Eigenschaft hier eine panzerartige Verdickung und Verhärtung der Oberfläche ist. Bei *Aztekium* (B. f. Kaktf. Nr. 122—2) kommt es nun interessanterweise wieder zur Ausbildung von „Pseudo-Rippen“ aus diesen Warzen, die nun aber einen ganz anderen Charakter haben als die primären Rippen.

Angelegt werden auch hier Warzen (vgl. die Abbildung in meinem Artikel „Strombocacti“ in diesem Jahrbuch), die aber infolge der Verhärtung der Oberfläche und des äußerst langsamen Wachstums gegeneinander flachgepreßt werden und sich zu den eigenartigen quergewulsteten Rippen vereinigen, wobei je zwei benachbarte Rippen einander ebenfalls beengen, was zur Bildung der areolenlosen Scheinrippen oder Nebenrippen führt. In dieser Gruppe kommt es aber bei *Obregonia* auch zu einer Umbildung der Warzen zu blattähnlichen Gebilden, wie sie unten für die *Ariocarpus*-Gruppe geschildert wird (B. f. Kakt. Nr. 123—2).

Die gleiche Entstehungsweise der Warzen — ohne Vorstufe mit Querfurchen — zeigt in etwas anderer Form jene Reihe der *Boreo-Echinocactanae*, die über *Thelocactus* zu *Mammillaria* führt. U. a. hat hier *Thelocactus tulensis* (Abb. 22) noch deutlich zwischen je zwei übereinanderstehenden Warzen eine ganz schmale Verbindungsrippe: an den areolenträgenden Stellen ist sie aber mächtig verdickt und zu einer langen Warze ausgezogen. Diese Verbindungsbrücke geht bei dem typischen *Thelocactus* bereits restlos verloren, so daß nur die hier von vornherein spiralig stehenden Warzen resultieren.

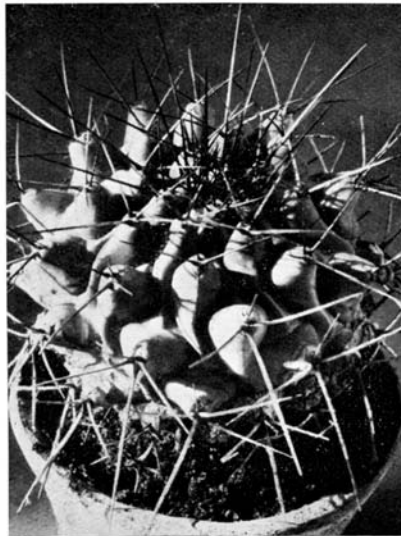


Abb. 23. *Thelocactus tulensis*, Uebergang von Rippen zu Warzen. (Photo Backeberg).

Bei den Mamillarieae kommt es zu einer weiteren Entwicklungsstufe, indem die Areole, die bei *Thelocactus* usw. noch gleichzeitig der Sitz der Sproß- und Blütenbildung ist, sich, zunächst mit einer Furche, der die Blüte entspringt, auf die Oberseite der Warze bis in die Achsel verlängert und unter Verschwinden der Furche schließlich in einen sproß- und blütenbildenden, in der Warzenachsel liegenden Teil, die Axille, und die nur mehr als Stachelpolster fungierende eigentliche Areole geteilt wird. Die Axille kann Wolle und Haare ausbilden, aber auch kahl sein. Ein Teil der Gattung *Coryphantha* trägt hinter der Areole oder in die Axille verschoben, eigenartige, kreisrunde rote oder gelbe Drüsen (siehe unten), die von Ameisen gerne besucht werden.

Die Form der Warzen ist überaus verschieden: von stumpf und flach kegelförmigen, oft durch gegenseitigen Druck pyramidal oder polygonal abgeplatteten Formen gibt es alle Übergänge bis zu den dünn und lang drehrunden Formen von *Mamm. Wildii* und den bis 7 cm langen und bis 1,5 cm dicken fingerartigen Warzen von *Dolichothele longimamma* einerseits und den stumpfen plumpen, fast halbkugeligen Warzen von *Coryphantha elephantidens* andererseits. Besonders eigenartig sind die seitlich scharf zusammengepreßten („beilförmigen“) Warzen von *Pelecyphora* und

Solisia, die, wie der Formenkreis um *Strombocactus*, zu den sogenannten „Mimikry-Formen“ gezählt werden, da sie sich in Farbe und Aussehen der Umgebung höchst vollkommen angleichen.

Die höchste Vollendung der Warze und des Mimikry finden wir bei *Ariocarpus*, *Roseocactus* und *Encephalocarpus*. Bei *Ariocarpus* sind die Warzen dick dreieckig oder dreikantig, den Blättern von rosettenbildenden Blattsukkulenten sehr ähnlich, besonders bei *A. retusus*, bei dem sie lange, dreikantige blattförmige Gebilde sind. Die Oberseite ist wie bei *Strombocactus* panzerartig verdickt, besonders bei *Roseocactus fissuratus*, bei dem sie warzig und von einer Furche durchzogen ist, woraus zu ersehen ist, daß er nicht unmittelbar mit *Ariocarpus* verwandt ist. Die Areolen sind bei *Ariocarpus* bis auf einen nur nadelstichgroßen vertieften Punkt auf der Spitze oder oberen Fläche der Warze reduziert oder fehlen ganz, und tragen nur in der Jugend meist etwas Wolle. Stacheln fehlen meist auch an jungen Areolen. Bei *Encephalocarpus* sind die Warzen sehr zahlreich, dünn blattartig, am Bücken gekielt und sind nach oben eingekrümmt, so daß die Pflanze wie ein rundlicher Koniferenzapfen aussieht. Die jungen Warzen haben an der Spitze am Bücken eine kleine längliche Areole mit kammförmig gestellten Stacheln. Ähnlich wie *Encephalocarpus* sieht die oben erwähnte *Strombocactus* verwandte *Obregonia* aus, deren Warzen ebenfalls zugespitzt dreieckigen, am Bücken gekielten Blättern gleichen, aber an der Spitze eine deutliche Areole mit wenigen, weichen, aber längeren Stacheln tragen. Besonders eigenartig sind aber die scharf dreikantigen, schmalen, bis 12 cm langen Warzen von *Leuchtenbergia*, die auf der abgestutzten Spitze eine große Areole mit Wolle, Papierstacheln und gelegentlich noch in der Wolle verborgenen hornigen Stacheln tragen, aus der auch die Blüte entspringt. Diese Warzen fallen später ab, so daß die Pflanze einen bis 50 cm hohen, manchmal reich verzweigten Stamm mit einer Warzenkrone bildet.

Die Verzweigung erfolgt an den meisten Kakteen aus den Areolen, nur bei den *Mamillariaceae* aus der Furche bzw. der Axille. Bei *Myrtillocactus* und bei einigen *Notocactus* wurde auch Sproßbildung aus der Wurzel beobachtet. Da der Entstehungsherd, die Areole, nur eine sehr kleine Fläche hat, ist zwischen Haupttrieb und Seitensproß stets eine deutliche Einschnürung vorhanden. Bei *Mammillaria fasciculata* kommt es sogar zur Ausbildung kurzer Ausläufer (Stockwell, A Cactus that reproduces like the Date-Palm, Cact. a. Succ. Journ. III. 1932, p. 187). Hier entspringen aus den Axillen alter, verkorkter Warzen an oder etwas unter der Erdoberfläche Seitensprosse, die mit der Mutterpflanze durch ein bis zirka 1 cm langes fadenförmiges Stück verbunden sind. Erst wenn die jungen Seitensprosse zirka 1 cm groß sind, bilden sie Wurzeln aus, wenn sie etwa 1,5 bis 2 cm groß geworden sind, stirbt das Verbindungsstück ab. Bei bäum- oder strauchförmigen Arten wird die Abschnürung an der Ursprungsstelle durch starke Entwicklung der Gefäßbündel verfestigt. In anderen Fällen bleibt sie zart und sehr abbrüchig, so daß die jungen Seitensprosse („Kindeln“) leicht abbrechen und der vegetativen Vermehrung dienen (z. B. *Opuntia Bigelowii*, *Chamaecereus Silvestrii*, *Mammillaria gracilis* u.a.). Oft bilden sie schon am Mutterstock Wurzeln aus und stoßen sich von selbst ab. Während manche Formen sehr leicht sprossen und dadurch Polster bis Rasen bilden, neigen andere, namentlich manche Kurzformen, sehr wenig oder gar nicht zur Verzweigung, solange ihr Scheitel unverletzt ist. Diese können aber durch Köpfen oder wenigstens Vernichten des Vegetationskegels am Scheitel oft zu reicher Sprossung gebracht und dadurch vegetativ vermehrt werden. In manchen Fällen tritt aber hierbei eine noch unvollkommen erforschte Erscheinung auf, indem, wie schon Schumann berichtet (Gesamtbeschreibung p. 6), aus dem Wundkallus der Scheitelfläche Sprosse hervorkommen (beobachtet an *Notocactus Ottonis*, *Mammillaria sulco-glandulifera*, *Echinopsis Eyriesii*). Offenbar eine gleiche Erscheinung ist die Neubildung eines Vegetationsscheitels in der Tiefe der Pflanze aus der Zentralachse nach Zerstörung des Vegetationsscheitels durch Krankheit, die ich an verschiedenen Arten beobachtete

(„Rost- und Trockenfäule der Kakteen“, Kakteenjahrbuch 1935/36 p. 62), und das Auftreten von Seitensprossen ohne Zusammenhang mit einer Areole aus der Flanke einer als Steckling behandelten Rippe von *Astrophytum myriostigma*, über das ebenfalls Schumann berichtet.

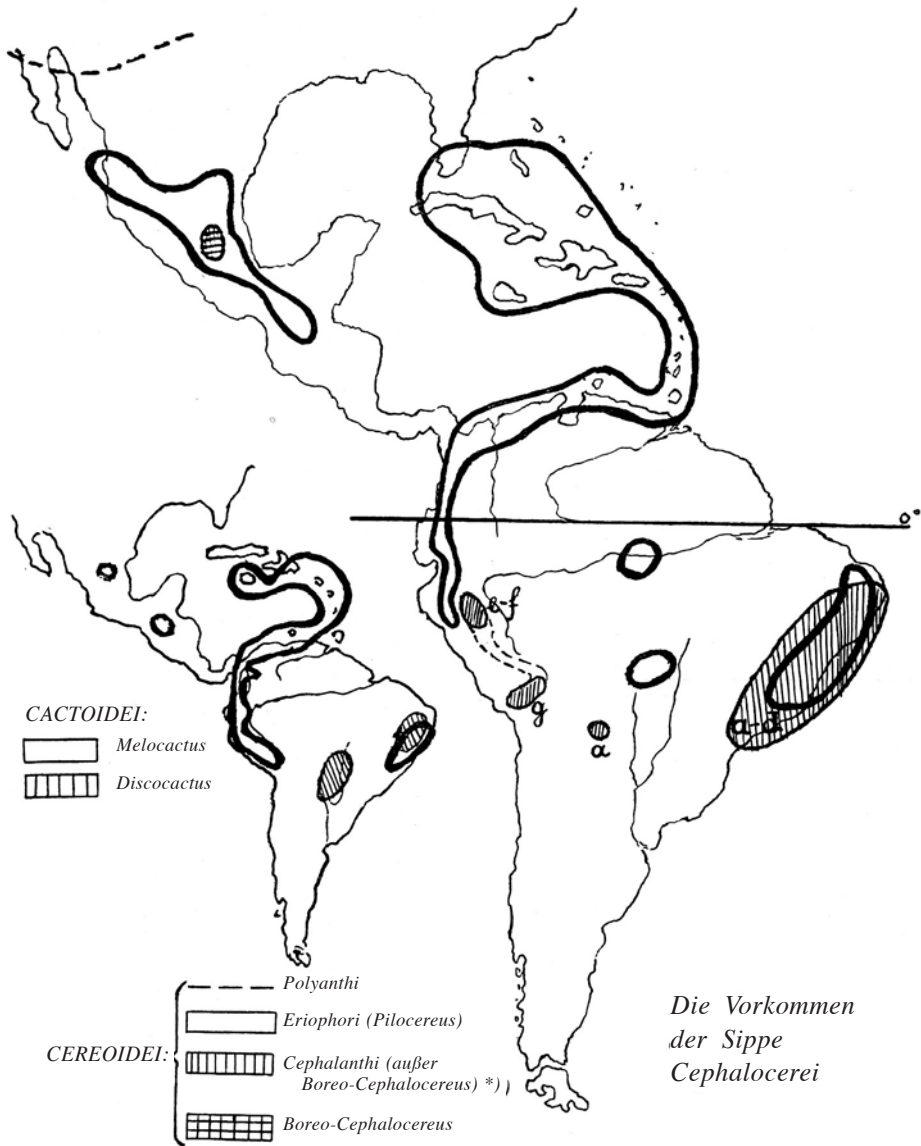
Überhaupt bleiben alle Gewebe auffallend lange teilungsfähig, wodurch die Bereitwilligkeit zur Bewurzelung als Stecklinge zurückzuführen sein dürfte. Letztere gelingt allerdings in der Regel nur, solange keine Korkschichten ausgebildet sind. Eine bereits verkorkte *Opuntia papyracantha*-Importe widerstand einem Bewurzelungsversuche zwei Jahre, bis ich die ganze Korkschicht abzog, worauf die Wurzelbildung glatt vonstatten ging. Sonst wurzeln aber unter Umständen selbst als Stecklinge behandelte isolierte Mammillarien-Warzen an, besonders von *Dolichothele longimamma*.

Bei *Mammillaria Parkinsonii*, *M. rhodantha* u. a. kommen oft Exemplare vor, die wie dichotomisch geteilt, zwei oder vier gleich große Köpfe entwickeln. Vaupel (in Engler-Prantl, Nt. Pfl. Fa. 2. Aufl. Bd. 21 p. 601) gibt an, daß sich hier Seitensprosse „hoch am Scheitel und mit der Mächtigkeit der Hauptachse“ bilden. Das konnte ich tatsächlich an einem ganz jungen Sämling von *Mamm. rhodantha* feststellen, der drei Köpfe bildet, wobei jedoch anscheinend eine Schädigung oder Verkümmerng des Hauptvegetationspunktes die Ursache war. Dagegen begann sich an einer *Mammillaria magnimamma*, einem dreijährigen Sämling, ohne sichtlichen Grund der Scheitel zunächst kristatenartig zu verbreiten, dann erfolgte eine Verzerrung senkrecht auf diese Verbreiterung und schließlich zerklüftete er sich in vier ziemlich gleich starke Vegetationskegel, die nun als vier Köpfe gleicher Größe weiterwachsen. Demnach scheint es mir, daß die dichotome Verzweigung der Mammillarien nicht, wie es Vaupel meint, durch gewöhnliche Seitensproßbildung in Scheitelhöhe entsteht — es könnte dabei die Vier-Zahl auch nicht so konstant sein —, sondern daß in allen Fällen eine tatsächliche Verteilung des Sproßscheitels stattfindet. (Abb. 24.)

Andere, entschieden als pathologisch (krankhaft) zu bezeichnende, Veränderungen im Vegetationskegel führen zu verschiedenen monströsen Wuchsformen, die als „Felsenkaktus“ bzw. „Kristaten“ bekannt und in Sammlerkreisen beliebt sind. Der Ausdruck „pathologisch“ ist hier nicht im Sinne einer akuten Erkrankung zu werten, sondern im Sinne einer krankhaften Veranlagung, die zweifellos wenigstens in einem gewissen Grade vererbbar ist, und unter gewissen Umständen aus der latenten Veranlagung heraus in Erscheinung tritt. Dadurch nehmen sie den Charakter einer individuellen Variation (nicht Varietät) an und wären nomenklatorisch als „forma“, besser noch als „aberratio“ zu bezeichnen.

Über die „Felsenkaktus“-Form, die besonders von *Cereus peruvianus* bekannt ist, aber auch bei anderen Säulenformen auftritt, macht Vaupel ebenfalls eine unrichtige Angabe. Er führt diese „Felsenform“ einfach darauf zurück, daß die Verbindung der Höcker (Podarien) zu Längsrippen „nicht stattfindet“. Dies ist schon darum unrichtig, da dies nur eine Auflösung der Rippen in Warzen zur Folge haben würde, während tatsächlich sehr unregelmäßige Wulst- und Höckerbildungen ohne Zusammenhang mit den Rippenlinien und den Podarien auftreten, die in vielfachen Winkeln und Nischen eben einen „felsenähnlichen“ Bau der ganzen Pflanzen bedingen; es ist daher eine im Wesen der „Kristaten“bildung verwandte Erscheinung.

Diese letztere Erscheinung, die Verbänderung oder Fasciation, hier meist als „Kristata-Form“ bezeichnet, tritt auch sonst bei Blütenpflanzen (Kuhblume, Esche, regelmäßig und \pm erblich bei *Celosia cristata*) nicht gerade selten auf und besteht darin, daß der normal radiäre Vegetationsscheitel sich in die Breite verzieht, so daß er zur Vegetationslinie wird, die auch weiter in einer Richtung gefördertes Wachstum zeigt, wodurch „hahnenkammähnliche“ Monstrositäten entstehen. Trotz verschiedener (oft recht kindlicher: Günther, Zur Frage der Cristataformen, Monatsschr. d. D. Kakt. Ges. IV 1932 p. 62, und Günther, Das Cristatawunder und seine Ursachen, ebendort p. 147—157) Erklärungsversuche ist die Ursache, die zur Verbänderung der



*) Die *Cephalanthi* Südamerikas umfassen:
a *Austrocephalocereus*, b *Facheiroa*, c *Arrojadoa*, d *Stephanocereus*,
e *Espostoa*, f *Thrixanthocereus*, g *Pseudoespostoa*.

Die Vorkommen der Sippe *Cephalocerei* Bckbg.

Die Karte zeigt folgendes: Die *Polyanthe* reichen im Nordwesten an eine der größten Gattungsareale der *Cactaceae* heran, an die *Pilocereus*arten. Dieses deckt sich fast vollständig mit dem von *Melocactus*, während *Discocactus* sich nahezu mit den südöstlichen *Cephalocereus*-Vorkommen deckt.

Bedenkt man, daß die mittelamerikanische Landbrücke und das Amazonaswaldgebiet verhältnismäßig jung sind, daß die westindische Inselguirlande früher festlandsverbunden war (auf ihr geht auch die Mamillarienausdehnung über Venezuela bis Kolumbien), und erwägt man, daß das Erscheinen des Amazonasurwaldes ein früher vorhanden gewesenes, verbindendes Areal bis auf Reste (siehe Karte) zerrissen haben muß, so erkennt man rückschauend die Wahrscheinlichkeit eines ehemals ungeheuren Gesamtareales der einander nahestehenden *Cephalocerei*-Angehörigen.

Die gleichartige Lagerung ihrer cactoiden Formen läßt die schon von Berger ausgesprochene Vermutung, das *Melocactus* sozusagen kurztriebige Verwandte von *Cephalocereus* sind, als ziemlich begründet erscheinen, soweit hier von einer Verwandtschaft gesprochen werden kann, da die Entwicklungswege zwar auf ähnlichen Stufen endeten, uns in ihrem früheren Verlauf aber nicht bekannt sind. Immerhin zwingt uns die seltsame Parallelität der Vorkommen und die große Ausdehnung der zweifellos einander nahestehenden *Pilocerei* und *Cephalocerei* dazu, uns eine Rekonstruktion der einstigen Ausdehnung, mit allerlei Rückschlüssen dazu, zu machen. Diese Erkenntnis veranlaßte meine Bemühungen, die Vorkommen an Hand lebenden Materials weitgehend klarzustellen. Überaus aufschlußreich war mir hier der neue *Thrixanthocereus* von Huancabamba, der wie *Espostoa* ganz eng mit brasilianischen Arten aus dem Bahiagebiet verwandt ist.

Die *Pilocereen* finden sich in Mexiko, Florida, Bahamas, Jamaica und auf den anderen Inseln, sie gehen über die venezolanisch-kolumbianische Küste bis Nordperu und östlich bis Rio de Janeiro, in Mittelamerika bis Guatemala, in dem zentralen Südamerika finden sich ebenfalls Reste. Die *Cephalocereus*arten zeigen in Mexiko ein isoliertes Vorkommen von Riesenkörpern (mehr mit *Pachycereus* verwandt?), in Südamerika bestehen östlich und westlich des Amazonaswaldgebietes größere Vorkommen, im Süden durch *Cephaloc. Guentheri* in Ostbolivien verbunden. Das Gesamtvorkommen der Sippe schließt sich rund um das Amazonasgebiet und erstreckt sich über die frühere Landbrücke des heutigen Westindien bis Mexiko. Stellt man sich vor, daß der Äquator und mit ihm die Tropenzone erst in nicht allzufern zurückliegender Zeit von Süden auf die jetzige Lage gewandert sein sollen, dann zeigt uns die Karte eigentlich recht überzeugend das sicher einst vorhanden gewesene große Kakteengebiet, das infolge der in ihm lange vorhanden gewesenen günstigen Entwicklungsmöglichkeiten zu dem hohen Stand der *Cephalocerei* und ihrem so ungewöhnlich ausgedehnten Vorkommen geführt haben dürfte.

Das mag theoretisch sein. Derartige Reliktvorkommen haben aber m. E. eine ähnliche Bedeutung wie Fossilien und erlegen uns daher die Pflicht auf, sich mit ihnen auseinanderzusetzen, besonders, wenn es sich um eine so plastische Familie wie die *Cactaceae* handelt. Die jetzt von mir erscheinenden Karten sollen ihrerseits dazu beitragen, daß man die Notwendigkeit einer solchen Auseinandersetzung an ihren Angaben erkennen möge.

Backeberg.

Aussehen haben. Wir kannten diese Erscheinung zuerst vom *Cereus aurivillus* K. Sch. her, den ich als identisch mit *Cactus icosagonus* HBK. erklärte, was Werdermann im Märzheft 1937 der „Kakteenkunde“ ebenso bezweifelt wie die Richtigkeit meiner Einbeziehung des *Cereus plagiostoma* Vpl. zu *Seticereus Humboldtii* (HBK.) Beckbg. Dabei wurde die von Berger und mir herausgestellte Borstenbildung als ein fakultatives Merkmal meiner Gattung bezeichnet, „obwohl sie gelegentlich beim *Cereus aurivillus* beobachtet würde“.

Da es sich bei *Seticereus* um eine recht interessante und unter Fallenlassen des Namens *Binghamia* nun endgültig neu benannte und beizubehaltende Gattung handelt, muß darauf klärend eingegangen werden. Die Behauptung, die Gattungsmerkmale von *Seticereus* seien fakultativ, bedeutete immerhin eine Unterstellung, die eine gründliche Beweisführung seitens Werdermanns erfordert hätte. Schöpfe aller Art bilden sich erst an reiferen Pflanzen, und eine Standortsbeobachtung sollte nicht nach einem Herbarstück unbekanntem Alters angezweifelt werden. Auch die Tatsache, daß ich *Cereus aurivillus* und *plagiostoma* einwandfrei als von Huancabamba kommend feststellte, hätte zu denken geben sollen, denn dort fand Humboldt *Cactus lanatus*, *chlorocarpus* und *serpens*. Wie sollte er dort nun ausgerechnet die beiden schönen anderen Cereen, die direkt zwischen den Espostoas wachsen, übersehen haben, wo Humboldt so gründlich vorging, daß er selbst den *C. serpens* fand. — *Cereus aurivillus* ist von Sondorillo bis weit nach Norden eine überall reich vorkommende Pflanze, und zwar der goldgelbe Cereus, den wir seit Schumann in den Sammlungen haben. Die alten Beschreibungen sind kurz; in Verbindung mit der Nachprüfung der Standorte ergibt sich für mich aber ganz eindeutig, daß *Cereus aurivillus* = *Cactus icosagonus* und *Cereus plagiostoma* = *Cactus Humboldtii* ist. Ich habe mir die Mühe gemacht, alle diese Fragen auf einer nochmaligen Reise (Mai/Juni 1937) abermals gründlich zu untersuchen. Dabei fanden sich in höheren Lagen noch zwei neue *Seticereus*-Arten an, ferner offenbare Naturhybriden zwischen *Seticereus Humboldtii* und *icosagonus*, wie es bei einem so engen Zusammenwachsen eine Selbstverständlichkeit ist; das können wir übrigens auch bei den langstacheligen *Espostoa lanata* und den stachellos erscheinenden, weißhaarigen *Espostoa sericata* feststellen.

In der Schopfrage irrt Werdermann; alte ausgewachsene Exemplare von *Seticereus* haben einen sehr dichten Schopf, der fast zonenartig und plötzlich nach dem Scheitel zu ausgebildet wird; er geht zuletzt in einen Pelz über. Ich habe zum Beweis lebendes Material mitgebracht, das ich hier abbilde. Eingehend untersuchtes Material älterer Köpfe von *Seticereus* zeigt, daß bei Einsetzen der lebhafteren Borstenbildung diese schlagartig, wie große Glochidenbüschel nach dem Scheitel zu hoch aufgerichtet, aus dem oberen Teil der Areole hervorgebracht wird. Die Borsten wachsen dann selbständig weiter, verlängern sich also, während die Stacheln schon so gut wie endgültige Länge haben. Das Borstenmerkmal zeigt auch hierin eine einzigartige Erscheinung! Man sieht daher, daß Standortsbeobachtungen nur mit Vorsicht angezweifelt werden sollten. Die Beschreibung der beiden neuen *Seticereus Oehmeanus* und *Seticereus ferrugineus* bringe ich an anderer Stelle.

Die Gattung weist nun noch folgende Übereinstimmung auf: Die Blüten sind hochröhrig, von derbem Bau aber zierlich öffnender Korolla. Ein Blick auf die Blütenfotos von *Loxanthocereus eriотrichus* (Bl. f. K., 1935—5 als *Borziactus*) und *Borziactus Roetzlii* zeigt, daß die *Seticereusblüte* ganz anders aussieht. Beachtlich ist außer-

Die Vorbemerkung zu *Loxanthocerei* hätte ich mir ersparen können, wenn ich gewußt hätte, daß Werdermann in derselben Frage einen Aufsatz veröffentlichen will, wenn er Zusammenarbeit, wie sie innerhalb eines Fachgebietes für Wissenschaft und Liebhaberei nun einmal unerlässlich ist und in diesem Werk ihren Ausdruck findet. einer Art „Geheimarbeit“ vorgezogen hätte. Trotzdem mag meine Vorbemerkung, so wie sie ist, erhalten bleiben als mahndendes Dokument zu Nutzen der kommenden Generationen, zu welcher überflüssigen Doppelarbeit es einst im Jahre 1937 führen konnte, weil nicht alle Autoren es fertig brachten, sich und ihre Publikationen in die Gesamtarbeit einzugliedern.

dem, daß sie deutlich fühlbar zusammengedrückt ist, jedenfalls bei allen gut ausgebildeten Blüten. Die Farbe wechselt in mäßigem Umfange. *Seticereus aurivillus* blüht leicht orangefarbig ziegelrot, nach innen zu heller; außerdem fand ich eine rein gelb blühende Varietät (?), mit dunkler gespitzten Hüllblättern und grünlichem Röhrenfuß. *Seticereus Humboldtii* blüht karmin, mit violetten Staubfäden, *Seticereus ferrugineus* noch dunkler karminrot.

Nach Blütenbau und Borstenschopf haben wir es hier also mit einer recht guten Gattung zu tun. Schon die Blütenvergleiche werden überzeugend genug sein. Man hat mir vorgeworfen, ich beschriebe manches sehr schnell. Ich fuße dabei auf meiner Erfahrung und auf Beobachtungen: theoretische Ansichten dazu sollten das berücksichtigen¹⁾.

Borzicactus: Durch das sorgfältige Blüten- und Arealvergleichen habe ich nun *Loxanthocereus* und *Seticereus* so isoliert, daß *Borzicactus* im Sinne Riccobonos übriggeblieben ist. Wir sind heute so weit, daß wir über diese noch vor kurzem recht wenig bekannten Pflanzen klarer sehen als bei manchen lange bekannten Gattungen.

Durch die Isolierung von *Loxanthocereus* und *Seticereus* ist *Borzicactus* eine fast rein ekuadorianische Gattung geworden, die eine schöne Geschlossenheit der vegetativen und Blütenmerkmale zeigt. Ich fand jetzt fünf einwandfrei verschiedene Pflanzen. Dazu gehört auch *Cereus Roezlii*, der nicht mit *Cactus sepium* identisch ist. Er kommt aus den peruanischen Grenzgebieten und wächst zuletzt leicht säulenförmig; er hat steife Stacheln im Gegensatz zu *Borz. sepium*, der nach der Originalbeschreibung von HBK Riobamba als Typstandort hat. Die bei Ayavaca aufgefundene Pflanze ist identisch mit unseren Kulturpflanzen von *C. Roezlii*. Man muß dabei berücksichtigen, daß Roezl die Pflanzen ebenfalls nördlich von Huancabamba gefunden haben muß, daß aber vor allem eine ständige Vermehrung einer bestimmten Form bei uns erfolgt ist und daß *Borzicactus*arten sich ganz offenbar in der Kultur zu weniger markanten Pflanzen verändern als sie in der Natur anzutreffen sind.

Borz. sepium ist ziemlich weichstachelig und kommt um Riobamba vor, wird dort aber nicht (!) als Zaunpflanze verwendet, vielmehr *Op. cylindrica*. Sodann fand ich noch einen sehr lang und ziemlich weich bestachelten *Cereus* bei Quito: da es die einzige dort vorkommende Cereenart ist, muß es *Borz. Ventimigliae* sein, da Quito als Typstandort angegeben wird. Er ist absolut verschieden von *Borz. sepium*. Ein Ergebnis meiner letzten Reise ist somit auch die Feststellung, daß *Borzic. sepium* und *Borzic. Ventimigliae* doch nicht identisch sind, wie Britton und Rose annahmen. Das Vorkommen des *Borzic. Ventimigliae* ist selten.

¹⁾ Im übrigen scheint mir der Borstenschopf von *Seticereus* noch eine weitere Bedeutung zu haben. Die Neigung zu seiner Ausbildung muß eine Veranlagung von einer bestimmten Ahnengruppe her sein. Es ist mir auf der Reise 1937 gelungen, endlich auch den *Cactus chlorocarpus* HBK. klarzustellen und nachzuweisen, daß es sich hier um eine neue, gute Gattung handelt, die ich als *Gymnanthocereus* bezeichnete (B. f. K. 1937—7). Die schuppigen Blüten sind kahl wie auch die Frucht; die blühbaren Areolen entwickeln hier aber auch an alten Triebenden ausgesprochene, lockere Borstenschöpfe, wenngleich viel schütterer als bei *Seticereus*. *Gymnanthocereus* dürfte in die Nähe von *Browningia* und damit zu den *Gymnocerei* gehören. Aber wir erkennen hier doch wohl mehr eine Veranlagung als eine Parallelentwicklung zu *Seticereus*, da beide merkwürdigerweise auf dem gleichen Standort vorkommen. Ich deute jene Gebiete als Reliktareale aus „besseren Zeiten“; ganz sicher sind viele Formen in den Anden durch Klimaverschlechterung untergegangen. Reste sind aber erhalten geblieben, so die interessanten Typen aus dem Huancabambaeinschnitt, verstreute Relikte von *Pilocereus* in Nordperu, von *Melocactus* und ebenso von *Malacocarpus* und *Frailea* in Kolumbien, der neue *Thrixanthocereus Blossfeldiorum* (Werd.) Bckbg. von Huancabamba, der in die Nähe der brasilianischen *Facheiroa* gehört usw. Bei *Gymnanthocereus chlorocarpus* müssen wir wohl annehmen, daß er genau wie *Seticereus* noch eine gemeinsame Ahnenveranlagung zeigt, und daß beide Gattungen später verschiedene Wege zu höherer Entwicklung gegangen sind. *Gymnanthocereus* ist so wohl über Zwischenformen zu einer kahlen Blüte gelangt; er ist daher zu den *Gymnocerei* zu stellen, während *Seticereus* auf ähnliche Weise als ein besonderer Ast der *Loxanthocerei* zu deuten ist.



× 1,0

Seticereus icosagonus (HBK)
Bckbg. (*C. aurivillus*)

Photo Backeberg

× 0.8



Seticereus Humboldtii (HBK)
Bckbg.

Photo Backeberg

Die *Borzicactus*-Blüte ist ziemlich engröhrig, zygomorph locker geöffnet, und ähnelt weitläufig einer Art *Cleistocactus*-Blüte, unterscheidet sich aber doch wesentlich von ihr, wie die Blütenskizze von Rimbach in Buxbaums Blütenmorphologie Mai 1937—6 Allg. Morphologie: Blüte) zeigt, die aber die *Septium*-Blüte darstellt (nicht die von *Borzic. Morleyanus*), wie ich in persönlicher Rücksprache mit Prof. Rimbach feststellte, der diese Blüte nicht im Chanchantal, sondern bei Riobamba sammelte. Die Staubfäden von *Borzic. Ventimigliae* sind dunkelkarmin, bei *Borzic. Morleyanus* dagegen herrlich purpurviolett. Die Arten der Gattung *Borzicactus* müssen noch einmal eingehend bearbeitet werden, da sie bisher wegen Mangel an lebendem Material sehr unzureichend bekannt waren.

Die Gattung *Cleistocactus*¹⁾ ist durch die eigenartig schlanken, zuweilen fast ganz geschlossenen, geraden oder leicht S-förmigen Blüten mit verhältnismäßig kurzen oder fast verkümmerten inneren Hüllblättern charakterisiert. Die Blüten haben keine Wolle im Röhrengrunde. Unter den *Loxanthocerei* hat die Gattung *Cleistocactus* die größte geographische Ausdehnung.

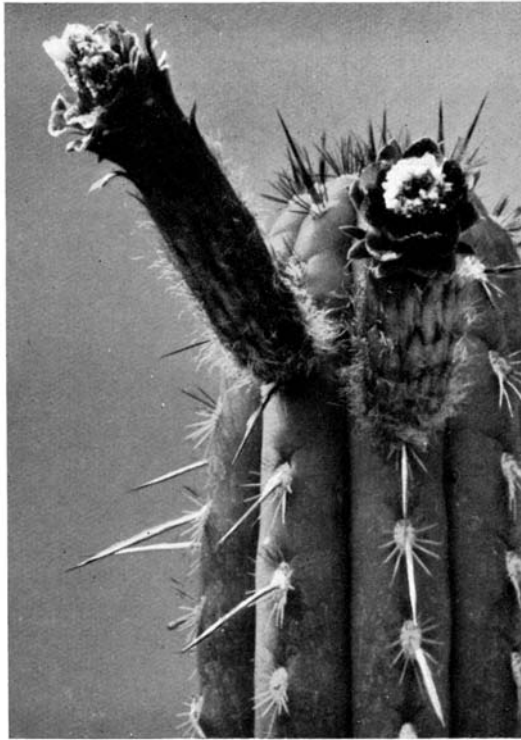
Cleistocactus ist mit Sicherheit erstmalig in Peru von mir 1936 festgestellt, mit dem neuen, weiß blühenden *Cleistoc. Morawetzianus*. Es sind über das vorher erwartete Auffinden eines *Cleistocactus* in Peru ironisierende Bemerkungen gemacht worden. Im Rahmen meiner systematischen Untersuchungen über *Cleistocactus* habe ich die peruanische Art jedenfalls dort getroffen, wo ich wohl allein eine solche finden konnte, wenn es in Peru *Cleistocactus*-arten geben sollte; darin beruht durchaus keine übernatürliche Veranlagung. Die geographische Methode soll uns ja gerade solche Fingerzeige geben.

Cleistocactus ist im übrigen ein Feuchtigkeits gut vertragender und ziemlich harter *Cereus*, der daher zäh und ausdauernd bei klimatischen Veränderungen ist. So sehen wir denn auch ein ausgedehntes Vorkommen von ihm, wobei die zerrissenen Areale auf ein früher (wohl durch andere klimatische Bedingungen) geschlosseneres Gesamtareal schließen lassen. Von Zentralperu über das östliche Zentralbolivien, wo ich *Cleistoc. Herzogianus* und *Buchtieni* fand, geht das Vorkommen mit diesen verwandten Arten (*Cleistoc. areolatus*, *tominensis* und vielleicht *C. laniceps?*) in das argentinisch-paraguayische Gebiet über. Einige Arten haben hier helle, borstige und glasartige Stacheln. Die nördlichste Art davon ist *Cleistoc. tupizensis* von Tupiza (S.-Bolivien) mit sehr schönem gelbrotem, weißen bis dunkelroten Stachelkleid. Dann *Cleistoc. Strausii* und *hyalacanthus*. Letzteren beobachtete ich bei Rosario de Lerma; er ist unscheinbar, schütter bestachelt im Vergleich zu unserem *Cleistoc. Strausii*. Von diesem wurde eine sog. *v. jujuyensis* gefunden, die vielleicht hierher gehört, aber nicht ganz so weißscheinend ist und derbere, gelbliche Mittelstacheln macht. Bei dem *Cleistoc. Strausii* sind besonders auch seine teilweise geradezu zottig rotbraun bewollten Früchte auffallend, während die Blüte gut mit denen der anderen *Cleistocactus*-Arten übereinstimmt. Die Stärke der Bewollung wechselt aber auch bei anderen Arten einer Gattung. Durch das Gebiet der „Strausii-Formen“ reicht das Vorkommen der übrigen, ziemlich einheitlich aussehenden *Cleistocactus*-Arten noch südlicher bis nach Tucumán, wo ich bei Vipos den *Cleistoc. smaragdiflorus* in

¹⁾ Von den alten Humboldtplanzen aus dem Huancabambadistrikt bleibt dann noch eine Pflanze ungeklärt: *Cereus serpens*. Zufällig fand ich diese Art 1931 wieder und ich habe sie seitdem in mehreren Stücken in Kultur. Sie hat einmal eine Knospe angesetzt, die jedoch nicht aufblühte. Es bleibt vorläufig zweifelhaft, zu welcher Gattung die Pflanze gehört, da wir ihre Blüte immer noch nicht kennen. Es ist nicht mit Sicherheit anzunehmen, daß es ein *Cleistocactus* ist, wenn auch *C. serpens* wohl zu den *Loxanthocerei* gehören dürfte. Er ähnelt im Wuchs sehr einem *Cleistocactus anguineus* (Guerke) Br. & R. (bei den amerikanischen Autoren *anginus* geschrieben) aus Paraguay. Ich bedauere sehr, daß der *C. serpens* bisher noch nicht blühte, da ich bei der Klärung des interessanten Huancabamba-Gebietes immer hoffte, vielleicht im *C. serpens* eine der Vegetationsbrücken zu den kolumbianischen *Mala-cocarpus* und *Fraileas* zu sehen, denn *Cleistocactus* ist diesen geographisch nahestehend.

niedrigen, kriechenden und dichten Kolonien beobachtete. Ähnliche Formen trifft man bis nach Paraguay, und *Cleistoc. Baumannii* soll sogar bis nach Uruguay reichen. Das ist ein überaus verbreitetes Vorkommen: es läßt sich wohl nicht anders als über die Annahme ehemals besserer klimatischer Bedingungen für die Kakteen des westlichen bzw. westlichen, zentralen Südamerika erklären.

Nahezu die gleiche Nord-Südausdehnung haben nun auch *Oreocereus* und *Morawetzia*, als Gesamt vorkommen nahestehender Formen betrachtet. Bei allen anderen *Loxanthocerei* sind die Früchte kugelig, verhältnismäßig klein bis mittelgroß, beschuppt und ziemlich locker beharrt, sowie dünnwandig. Die *Oreocereus*-arten und *Morawetzia* machen eine Ausnahme davon. Ihre Früchte sind dickwandig, als kahl anzusehen, innen teilweise hohl; die Samen sind ziemlich groß. Die Pflanzen sind sämtlich weiß behaart und recht einheitlich im Aussehen. *Morawetzia* wächst



Borzicactus Roezlii.

in Zentralperu. Sie ist die höchstentwickelte Form dieses Verwandtschaftskreises angesichts der Ausbildung eines echten Cephaliums im Scheitel, das sich Jahr um Jahr verbreitert, keulig wird und viele Blüten hervorbringt. Diese sind röhrichtig und zygomorph, wie alle *Oreocereus*-Blüten auch, die sich daher von denen der *Morawetzia* so gut wie gar nicht unterscheiden. Die Blütenform dürfte hier der wichtigste Punkt für die Zuteilung sein. Sie stellt *Morawetzia* zu den *Loxanthocerei* und gibt dem Cephalium eine untergeordnetere Bedeutung als mechanischem Knospenschutz: in diesem Falle also eine mehr äußerlichere Parallelstufe zu den echten Cephalocereen, als höchste Stufe der Verwandten um *Oreocereus*. *Morawetzia* bildet große Kolonien von ungefähr bis zu 1 m Höhe. Größer wird bei *Oreocereus* auch nicht der *Oreoc. Trollii*: bis 1.50 m hoch wird dagegen der südperuanische *Oreocereus Hendriksenianus*. Um 2 m hoch wird der schlanktriebige, baumförmig verzweigende *Oreoc. fossulatus* mit bernsteingelben Stacheln und schütterer Behaarung aus der

Gegend von La Paz (Bolivia) und südlich davon. Am stärksten wird *Oreoc. Celsianus*, dessen ältere Stück baumstark und recht hoch sind. In Südbolivien beobachtete ich nördlich von Tupiza in den Gebirgsschluchten noch eine dem *Oreoc. Trollii* nahe-stehende Pflanze, die rein weiß! war und die ziemlich dicke, niederliegende Triebe hatte.

Außer diesen cereoiden Pflanzen gibt es nun innerhalb der *Loxanthocerei* noch drei Gattungen, die anfangs cactoide Körper machen:

Arequipa: Diese Pflanzen unterscheiden sich in der Blüte weniger von *Loxanthocereus* als z. B. *Borzicactus*. Die Röhre ist nur noch schlanker, die Blumenkrone kräftig zygomorph. Die Pflanzen wachsen recht langsam: sie stellen damit wohl Anpassungen an den Wüstencharakter dar, wobei der dicke Kurztrieb lange eine kugelige form behält, um dann erst in einen länglichen und später cereoiden, wenn auch nicht sehr langen Körper überzugehen. Immerhin wird Arequipa ebenso lang wie *Loxanthocereus*, bleibt aber viel stärker. *Arequipa* ist uns heute in mehreren Arten bekannt. Die nördlichste ist *Arequipa leucotricha*, die übrigens variiert, und aus deren Formenkreis die als *Echinopsis Hempeliana* bezeichnete Pflanze hervorgegangen sein kann. Dann die zweifelhafte *Arequipa clavata*, die möglicherweise aus nordchilenischen Gebieten am Füll der Hochanden stammt, wie die *Arequipa Weingartiana*, die ich 1936 fand, und die in 3000 m Höhe (*Arequipa* wächst hoch, der Typ kommt in 2500 m bei Arequipa in Südperu vor, daher der Name) so gut wie ganz kugelig bleibt, ja häufig sogar flachkugelig ist, wenigstens anfänglich. Die Blüten sind alle gleich, sie entspringen um den Scheitel, in dessen Nähe, mit silberweißen Knospen.

Matucana, aus 2500 m Höhe in dem zentralperuanischen Rimactal zeigt genau die gleichen Merkmale: Sie ist anfangs cactoid später kurz cereoid. Die Blüte ist noch höher entwickelt als die von *Seticereus*, mit mehr ausladender aber sehr zygomorpher Krone, sogar die Staubbladen werden von der Zygomorphie ergriffen: im übrigen ist sie aber ganz kahl. Von mir beobachtete Sämlingspflanzen von der Huascarán-Expedition des Regierungsrat Borchers zeigen fast goldgelbe, sonst jedoch überaus ähnliche Pflanzen, die als *Echus. Weberbaueri* anzusprechen sind. Jedenfalls ist *Matucana* wohl nicht monotypisch. Die Blüten des *Echus. Weberbaueri* sind nicht einwandfrei bekannt.

Als letzte Gattung der *Loxanthocerei* bleibt dann noch *Denmoza* übrig. Hier geht der anfängliche Kurztrieb in eine starke Säule mittlerer Höhe über, die genau wie die *Seticereus*-Arten später eine ausgesprochene Haarborstenbildung am blühfähigen Scheitel zeigt, wobei bei beiden Erscheinungen zu untersuchen ist, ob es sich hier um ein- oder mehrzellige Haare handelt, ob es also echte Haare oder in Haarborsten umgewandelte Stacheln sind. Diese Gattung wächst sehr isoliert als südlichste der *Loxanthocerei* bei Mendoza (dabei- das Anagramm *Denmoza*). Ein prachtvolles und sehr großes Stück steht in der Sammlung des Grafen Knuth Knuthenborg und erlaubte mir eine gute Beobachtung. Von *Cleistocactus anguineus* über *Arequipa* sehen wir bis zu *Denmoza* ein starkes Variieren der Körperdicke, mithin eine recht unterschiedliche Veranlagung aus der Entwicklung her. Klimatische Bedingungen und der Charakter des Standortes haben hier sicher ausschlaggebend mitgewirkt. Bei *Denmoza* hat die Reduktion der Hüllblätter ihren Höhepunkt erreicht, die Staubbeutel stehen mit dem Stempel büschelig aus der zudem noch seingegen Blütenöffnung hervor. Es gibt zwei Arten: *Denmoza rhodacantha*, als die gröber bestachelte, und *Denmoza erythrocephala*, als die feiner bis borstig bestachelte.¹⁾ *Denmoza* hat ebenso wie *Borzicactus* (nach Rose) Wolle im Röhregrund (Staminodien?). Diese Erscheinung muß an Hand von Material lebender Blüten noch genau untersucht werden.

¹⁾ Hierher gehört wahrscheinlich auch *Echinopsis Ducis Pauli Foerst.* ob sie wirklich eine dritte *Denmoza*-Art darstellt, wird sich kaum mit Sicherheit klären lassen, da sie zu den vielen verschollenen Pflanzen zählt und von Förster ohne Blüte beschrieben wurde (Dözl).

Die Sippe der *Cephalocerei* Bckbg.

C. Backeberg:

Beiträge . . .

Cephalocerei

Einl. Uebers.

Einleitende Uebersicht.

Die Sippe der *Cephalocerei* ist entwicklungsgeschichtlich und pflanzengeographisch gesehen eine der interessantesten der *Cactaceae*. Sie umfaßt die Gattungen, die nach unserer heutigen Auffassung die höchste bisherige Entwicklungsstufe, in allen Phasen bis zur kahlen Blüte aus echten Scheitelcephalien, erreicht haben und die ein Gesamtareal besiedeln, wie wir es in dieser Ausdehnung bei der Unterfamilie *Cereeae* nicht wieder antreffen: dabei gilt es zu überlegen, wie wir uns dies ausgedehnte und auf den ersten Blick scheinbar zusammenhanglos verstreute Gesamtareal in seiner gegenwärtigen Verteilung zu deuten haben. Wenn, wie Diels sagt, die heutigen Formen die Endentwicklung eines Stammbaumes darstellen, dessen Astwerk uns nicht genau bekannt ist, so ist das Astwerk doch dagewesen; wir erkennen es an vielen kleinen Bindegliedern und sehen es gerade in räumlich recht getrennten Vorkommen als deren Ursache. Wenn wir in Nordperu den *Thrixanthocereus Blossfeldiorum* betrachten und in ihm eine nahe Verwandtschaft zu einer anderen Gattung aus dem nordostbrasilianischen Gebiet erkennen, dann erinnert das vergleichsweise an die Wuchsform der *Erdisia Meyenii*; man trifft hier und da einzeln wachsende Exemplare, gräbt man aber den Boden dazwischen auf, so findet man eine unterirdische Verbindung dieser scheinbaren Einzelstücke.

Diesem Nachgraben nach unsichtbaren Verbindungen dient die eingehende Betrachtung der Sippen, und die Vorkommen-Karte für die *Cephalocerei* läßt uns erkennen, daß der Raum, den die Kakteen einst besiedelten, ganz anders als heute ausgesehen haben muß, was die Ursache für die gegenwärtig räumliche Trennung gewisser Gattungen engerer Verwandtschaft war.

Will man nun in einer systematischen Übersicht eine Sippenaufstellung schaffen, deren einzelne Glieder eine wirklich natürliche Verwandtschaft darstellen, so muß man sich bereits vorher über die „unsichtbare Verbindung“ klar sein; aus ihrer einigermaßen befriedigenden Klarstellung geht dann die Formung der Sippe hervor. Wie bei allen Betrachtungen über die *Cactaceae*, so ging ich auch bei der Sippenaufstellung von der grundsätzlichen Erwägung aus, daß bei dieser zu hochsukkulenten Formen hinstrebenden Pflanzenfamilie diese eine getrennte Hauptentwicklung nördlich und südlich eines tropischen Gürtels gefunden hat. Ich nehme dabei an, daß das zentrale Südamerika einst ein lichtereres Kakteengebiet als heute war. Und zwar lag der Tropengürtel entweder noch südlicher als heute und gab dann den andinen Gebieten so viel mehr günstige Lebensbedingungen als heute, daß sich dort das große südliche Entwicklungsgebiet im Nordwesten mit vielen Formen ausdehnen konnte, deren Relikte wir heute noch sehen; bis zu ihm erstreckten sich dann die Ausläufer des Nordgebietes (so kann der Huancabambadistrikt auch erklärbar sein). Oder aber, wenn der Äquator schon in der Nähe der heutigen Lage war als die große Ausbreitung der hochentwickelten Nordformen bereits bestand, dann bestand eben das Amazonassystem mit seinem Urwald noch nicht. Amerikanische Erdölgeologen haben mir kürzlich meine Ansicht als durchaus berechtigt erklärt, daß der Huancabambaeinschnitt mit seinem Despobladorvorland sehr wohl ein Abflußmündungsgebiet gewesen sein kann, dessen Hinterland in lichter Verbindung bis zu Brasilien hinüberstand. Dafür sprechen ja letzten Endes auch die *Cephalocerei*-Gattungen *Espostoa* und *Thrixanthocereus* sowie *Pseudoespostoa*. Damit wäre dann z. B. die Nordwestausdehnung der *Loxanthocerei* über klimatisch noch günstigere Gebiete erfolgt, als es die heutigen andinen Gebiete darstellen; Reste dieser einst wahrscheinlich größeren Entwicklungsbewegung erkennen wir ja schließlich in den *Loxanthocerei* und in *Malacocarpus*- und *Frailea*vorkommen in Kolumbien.

Diese theoretischen Erwägungen — sie können und müssen vorläufig nur theoretisch sein — lassen denn auch berechtigt erscheinen, warum ich die *Cephalocerei*

so abgrenzte. Durch sie ergibt sich die Zusammenfassung der Gattungen, die unter mutmaßlich so beschaffenen Lebensbedingungen jenes Astwerk bildeten, deren heutige Formen ich unter der Sippe *Cephalocerei* vereinige.

Stellte ich nicht dieses theoretische Gebäude unter gründlicher Betrachtung der hauptsächlichsten Blüten- und Fruchtmerkmale vorher auf, dann würde man sagen können: Warum gehört *Morawetzia* nicht zu den *Cephalocerei*, oder warum bezieht man *Neoraimondia* nicht in die *Polyanthi* (bzw. die Sippe *Polyanthocerei*) ein?

Ein Cephalium bei Pflanzen aus dem theoretisch abgezwigten Stüdgebiet ist eben nur eine Parallelentwicklung, wie wir sie in vielen anderen Formen kennen, als Vielblütigkeit aus einer Areole, als Zygomorphie der Blüte usw. Bei *Morawetzia* scheint sich diese Annahme denn auch insofern zu bestätigen, als die Blüte eine echte *Oreocereus*blüte ist, genau so wie die Frucht der eines *Oreoc. Celsianus* etc. durchaus gleicht, während Blüten und Frucht beide gar keine Verbindung zur Sippe *Cephalocerei* zeigen bzw. umgekehrt.

Damit habe ich ausgeführt, warum ich die Sippe so abgrenzte, und es war mir immerhin eine angenehme Überraschung, daß gerade die erst lange nach der Sippenaufstellung gefundene *Morawetzia* trotz ihres Cephaliums zeigte, daß eine solche Annahme getrennter Entwicklungskreise, jedoch mit der Tendenz zu beiderseitigen Parallelstufen in der fortschreitenden Entwicklung, als zu Recht bestehend bezeichnet werden kann.

Weiter muß bei der Betrachtung der Sippe noch gesagt werden, warum ich sie denn *Cephalocerei* nannte, wenn doch auch in einem anderen Entwicklungskreis Cephalien auftauchen. Dem bisher geübten praktischen Gebrauch entsprechend habe ich den Namen nach einer Art Leitgattung gewählt, die für uns ein bestimmter Begriff geworden ist: *Cephalocereus*. Unter diese Gattung haben die Amerikaner sogar *Pilocereus* einbezogen. Vegetative Charaktere, Wuchsform, offenbare Zusammengehörigkeit schon nach dem Körperbau, das alles gehört mit zu den Erwägungen über die Formung dieser Sippe. Man mag sich die Entwicklung in großen Zügen so vorstellen, daß die Wollpuscheln eines *Piloc. Moritzianus* sich zu den Wollmassen eines *Piloc. Palmeri* häuften, dann zu einer geschlossenen Cephaliumbahn bis zur Rippenauflösung gelangten, daß ein Kahlwerden der Blüten und Früchte einsetzte, nach Übergangsformen, wie es heute noch *Thrixanthocereus* ist (bei dem die wolligen Früchte beinahe noch oben auf der unteren Cephaliummasse aufsitzen), daß dann die kreisförmige Frucht zwangsweise sich herausbildete, das Cephalium schließlich müthenartig wie bei *Cephaloc. senilis* wurde, daß sich so Scheitelcephalien bildeten, bzw. daß Ahnen mit derartiger Anlage kurztriebige Körper hervorbrachten und daß einige Zweige dieses Entwicklungsganges früher, andere später ihre Blütenwolke und -borsten verloren, andere zu gar keinem Cephalium gelangten, ihre Blüten aber doch kahl wurden, ja daß die Blüten den Entwicklungsgang zur *Cephalocereus*- bzw. *Pilocereus*blüte mitmachten, obwohl die Areolen schließlich doch ohne Wollhaare blieben (*Piloc. pentaedrophorus*), während einige Cephaliumträger ganz kleine Blüten haben (*Cephaloc. polyanthus*, *Facheiroa*), die schließlich gar nicht so mit Unrecht hier eine gewisse Nähe zu *Melocactus* vermuten lassen. Mit obiger Darstellung soll nicht gesagt sein, daß die Entwicklung so von Stufe zu Stufe verlaufen ist: wohl aber, daß sie zwar wechselvoll geschah, aber in ihren Erscheinungen solche Phasen aufweist. Schließlich hängt das ganze heutige Astwerk doch von alten Zeiten her zusammen und hat sich dann in einzelne Stufen auseinanderentwickelt, die uns ohne solche Erwägung überhaupt unerklärlich bleiben.

In dem sanften Übergang aller dieser Erscheinungen aber, in dem sich gegenseitig Nähern aller dieser Merkmale, besonders der Blüten und Früchte, liegt der Zusammenhang der ganzen Sippe, der mich die hierhergestellten Gattungen zusammenfassen ließ. Treten in anderen Sippen, bei Gattungen einer in den wichtigsten Merkmalen offenbaren Zugehörigkeit zu der betreffenden Sippe, ähnliche Erscheinungen auf, d. h. also wie es bei *Neoraimondia*, *Morawetzia* usw. der Fall ist, so sind sie

eben die jeweils höchste Stufe der betreffenden Sippe und müssen als solche in dieser untergebracht werden.

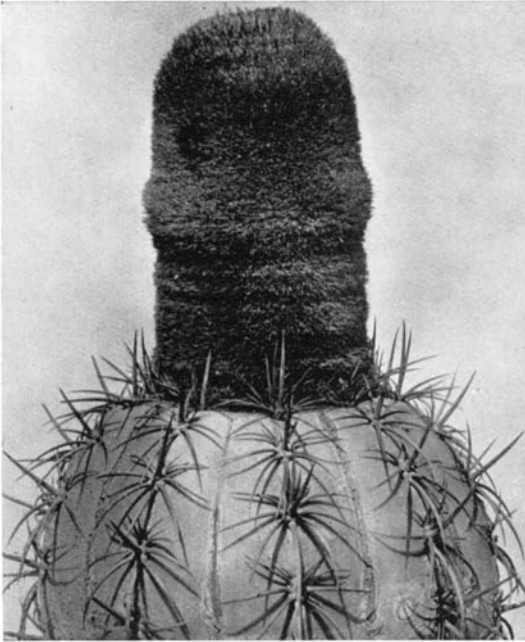
Im Grunde genommen ist es also nicht die Tatsache des Vorhandenseins eines mehr oder minder „echten“ Cephaliums, das die Zusammengehörigkeit der Sippe bedingt und ihr ihren Namen gab, sondern die ineinander gleitenden Stufen einer scheinbar aus einer bestimmten Ahnengruppe her zu erklärenden Entwicklung.

Abschließend ist hierzu noch zu sagen: Was ist denn überhaupt ein Cephalium? Das läßt sich bei den Kakteen gar nicht einheitlich festlegen. Ein Scheitelcephalium bei *Morawetzia*, das sich keulig verbreitert, ist wieder anders als bei *Melocactus* oder *Arrojadoa*; einmal wird es durchwachsen, ein andermal nicht, einmal entsteht ein Cephalium im Scheitel und läuft seitwärts herab, einmal oberflächlich, ein andermal versenkt, aus der Achse gebildet (*Espostoa*), dann wieder nur oben aus dem jüngsten Teil Blüten entwickelnd (*Cephaloc. fluminensis*), ein andermal wieder auf der ganzen Bahn blühbar bleibend (*Thrixanthocereus*); dann löst sich diese seitliche Wollbildung, wir kennen die verschiedenen Pilocereen, die das zeigen, und schließlich gibt es *Cephalocerei* ohne jede Wollpuschelbildung. Alle diese Erscheinungen bedeuten wohl nur ein zweckmäßiges Schutzaggregat der Blütenregion innerhalb einer bestimmten Entwicklungstendenz, das auch mal ganz anderswo auftauchen kann. Schließlich unterscheidet sich der Wollscheidel einer *Copiapoa*, aus dem ja bei der Reife, mechanisch bedingt, genau so wie bei *Cephalocereus* die kreiselartigen, kahlen Früchte auftauchen, gar nicht so sehr von gewissen *Melocactus*scheideln, wenn sie noch ganz klein und flach sind, und „Schutzwolke“ machen ja noch eine ganze Anzahl Pflanzen mehr, oft in schütterten Schöpfen wie *Seticereus* usw. Nur eine wohl überlegte Zusammenfassung nach großen, wenn auch subjektiven, Gesichtspunkten kann eine Sippe formen. Die verschiedenen Arten von „Schutzschöpfen“, oder wie wir alle cephaliumähnlichen Bildungen nennen wollen, sind dazu nur bedingt mit heranzuziehen. Im übrigen wird im morphologischen Teil eine besondere Abhandlung über diese Erscheinungen von Nöten sein, die bisher noch von niemandem einheitlich bearbeitet sind, obwohl sie zu den interessantesten Gebilden innerhalb der Entwicklungsbewegung der Cactaceae gehören.

C. Backeberg:

Die Gattungen der Sippe *Cephalocerei* Bckbg.

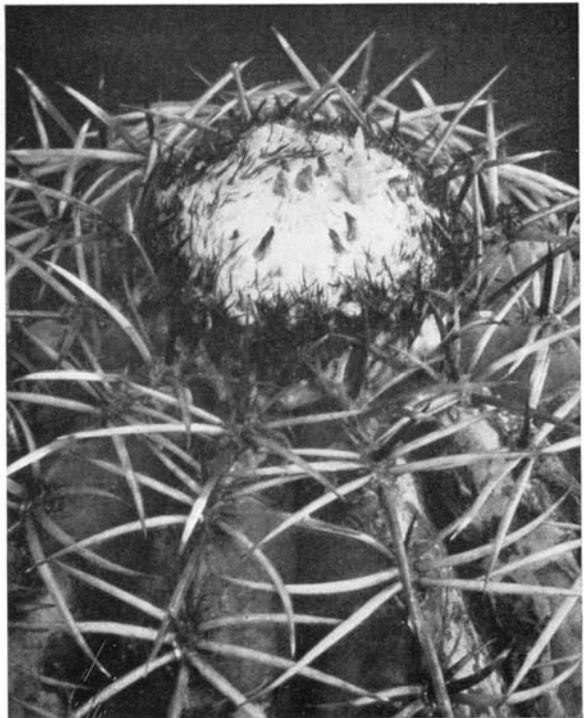
Ähnlich wie die *Loranthocerei*, die kurztriebige Formen bilden mit anfangs rein cactoidem Charakter, wie wir sie ferner bei den *Trichocerei* finden, bei denen *Echinopsis* und *Lobivia* ganz offenbar sehr nahe Verwandte von *Trichocereus* sind, z. T. sogar mit kaum erkennbarem Übergang, besitzen die *Cephalocerei* auch kurztriebige Formen in *Melocactus* und *Discocactus*. Jedenfalls besteht keine Veranlassung, sie nicht zu den *Cephalocerei* zu stellen; einmal besiedeln sie das gleiche Areal und zudem ist eine *Melocactus*frucht eine kleine, verlängerte Kreiselfrucht ähnlich der mancher *Cephalocerei*. Der Frucht nach gehört in die Nähe von *Melocactus* auch *Discocactus*. Bergers Ansicht, er sei die ein Cephalium tragende Stufe des cactoiden Zweiges der *Gymnocerei*, läßt sich schwerlich aufrechterhalten, denn *Discocactus* besiedelt ein Gebiet, in dem wohl kaum südamerikanische Kugelkakteen gefunden werden, wohl aber kommt er in *Melocactus*gebieten vor; er ähnelt diesen Pflanzen im Bau. Daß seine Blüte ganz anders aussieht, bedeutet m. E. nichts, denn ich sehe in *Discocactus* wohl einen Herkömmling aus den Ahnen gewisser *Cephalocerei*, aber nur noch ein letztes Relikt aus einer Zeit, in der sicher noch heute fehlende Glieder existieren. Schließlich gibt es bei den *Mamillarieae*, was Größe, Form und Bau der Blüte anbelangt, mindestens so große Unterschiede wie bei den *Cephalocerei*, und man muß doch annehmen, daß auch schon die Ahnen der heutigen Formen, wenn auch verwandte, so doch verschiedene Herkunft und z. T. unterschiedliche Blüten hatten. Derartige Ansichten sind stets subjektive Auffassungen der einzelnen Be-



Melocactus Jansenianus.
Die Achse ist mit dem an ihr gebildeten Cephalium hoch herausgewachsen. Das Wachstum erstreckt sich zuletzt nur auf das Cephalium, das wie bei *Cephc. fluminensis* nur an den jüngsten Teilen blüht.

Photos: Backeberg

× 1,0



Blühender *Melocactus Maxonii*. Der Schopf ist gerade erst gebildet und liegt noch im Scheitel.

arbeiter: die Parallele zu den Mamillarieae, die Ähnlichkeit der Körper von *Melocactus* und *Discocactus* und besonders der Frucht ist aber m. E. der „große Gesichtspunkt“, von dem ich in der Einleitung über die Betrachtung der Zusammengehörigkeit sprach. Schon die Nachtblütigkeit von *Discocactus* stellt ihn in die größtenteils nacht-bliühende *Cephalocerei*- Sippe. Wir wissen heute, daß die Blüten eine Anpassung an bestimmte Bestäuber sind: vielleicht müssen wir hier die Ursache suchen, warum die *Discocactus*blüte so merkwürdig stielartig schlank gebaut ist, während sich die Frucht in Richtung der Fruchtformen last aller *Cephalocerei* entwickelte. Jedenfalls sehe ich in allem keinen Grund, *Discocactus* nicht hierher zu stellen. Zu denken gibt immerhin auch, daß *Discocactus* in der Linie der Vorkommen anderer Cephalium-träger liegt, die ganz offenbar durch klimatische Veränderungen auseinandergerissen wurden und mit ihren heutigen Überbleibseln durchaus den logischen Rückschluß

× 1,2



*Blühender Discocactus tricornis mit seinen typischen „gestielten“ Blüten
(Anpassung an bestimmte Bestäuber?)*

bedingen, daß alle diese Pflanzen, die gegen von ihnen nicht vertragene klimatische Veränderungen sehr empfindlich sind, einst viel mehr verbindende Formen zeigten als heute. *Discocactus* ist eine sehr heikle warme Pflanze, genau wie *Melocactus*; beide ähneln sich auch in dieser Beziehung und tragen dieses Merkmal gemeinsam auch mit den „warmen“ Pilocereen. Wir müssen bei solchen Betrachtungen alle Erwägungen heranziehen, wenn wir die gegenwärtigen Können klarstellen wollen.

Vielleicht erkennen wir also in *Discocactus* eine hoch abgeleitete Blüte, die irgendwie bedingte absonderliche Spezialform eines *Cephalocerei*-Angehörigen, während unter den Cactoiden *Melocactus* mit seiner enormen Verbreitung als Tagblüher wieder anderen Bestäubern angepaßt ist, bzw. als einfachere Stufe einen weit größeren Vorkommensbereich hat. Ich habe festgestellt, daß *Melocactus* noch im Innern von Jaén in Nordperu bei Chumbá vorkommt: auch das wäre ein weiteres Verbindungsglied in der Kette der Beweisstücke für die frühere Ausdehnung von *Melocactus*, wie auch für die Verbindung des nordperuanischen Areals mit dem brasilianischen, wie wir

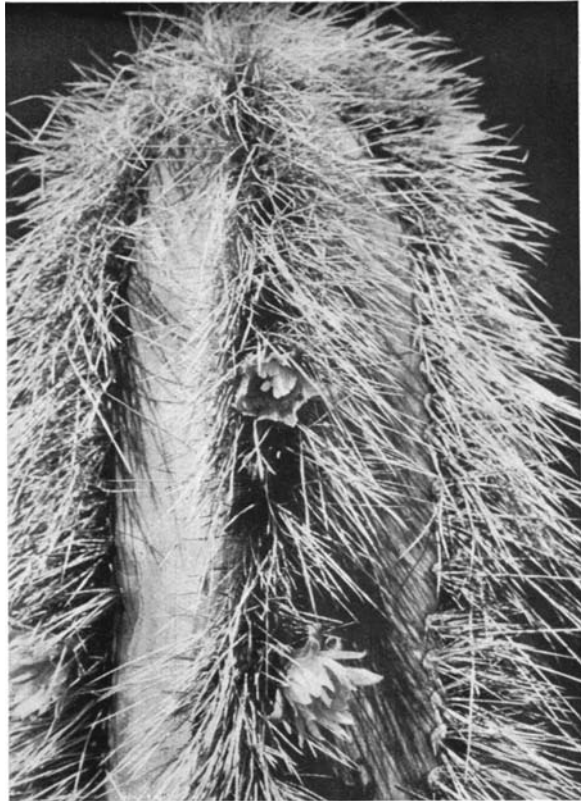
sie über die cereoiden Formen ebenfalls annehmen müssen. *Melocactus* ist zwar eine warme Pflanze, aber sehr widerstandsfähig gegen temporäre Trockenheit, wobei er zeitweilig auch sehr viel Feuchtigkeit verträgt, nur keine sehr kühle Temperatur. Auch das deckt sich mit dem allgemeinen Merkmal, das man der ganzen *Cephalocerei*-Gruppe zuweisen muß. Ja, *Melocactus* dürfte überhaupt das Glied in der Sippe sein, das heute am meisten von allen Gliedern der Sippe Landschaften mit ausgesprochenen Trocken- und Regenzeiten angepaßt ist, dabei fast von dem ihm nahestehenden *Pilocereus* erreicht, der denn auch die gleiche Ausdehnung hat. So finden wir *Melocactus* in Peru, an der kolombianischen Küste, in Bahia, in Guatemala und Mexiko in Gebieten, wo es zeitweilig sehr trocken ist. In Peru findet man ihn in kahlen, steinigten Landschaften, während *Piloc. Tweedyanus* lange Zeit in völlig trockenem Busch stehen muß. Kulturversuche zeigten, daß *Melocactus* in warmen Sommern, auf Torfmoos und Sand gepflanzt, auch sehr viel Feuchtigkeit verträgt, ja zu einem Wachsen in der Kultur geradezu nötig hat. Er schrumpft am Tage mit Faltenbildung und wird über Nacht wieder prall, wenn er genug Feuchtigkeit erhielt (d. h. jüngere, im ausgesprochenen Wachstumsstadium befindliche, während der Schopfträger weniger von Feuchtigkeitsmangel betroffen wird).

Durch diese Eigenschaften ist, wohl auch im Verlauf klimatischer Veränderungen, das sonst beinahe rätselhaft verzweigte Vorkommen von *Melocactus* über so große Entfernungen hinweg allein zu erklären.

Die Ableitung des Baues der Blütenregion aller *Cephalocerei* kann bei diesen Betrachtungen nicht berücksichtigt werden; das muß einer Bearbeitung im morphologischen Teil überlassen bleiben. Hier gilt es vielmehr, Erfahrungstatsachen von den Standortsbeobachtungen her zu einem möglichst logischen Gebäude zusammenzufassen, um dem Ursprung und der Zusammengehörigkeit der heutigen Erscheinungen möglichst nahezukommen; denn immer wieder gilt für die Kakteen die Tatsache, daß diese plastische Pflanzenfamilie mit ihren meist hochsukkulenten Körpern in höchstem Maße von den Lebensbedingungen ihrer Standorte abhängig ist, ihre Entwicklung und ihre Veränderungen letzten Endes durch diese gesetzmäßige Wechselwirkung allein erklärbar sind und in den gegenwärtigen Vorkommen und Formenbildungen ihren Ausdruck fanden.

Die cereoiden Formen der *Cephalocerei* enthalten in der hier angewandten Übersicht der BfK. als erste Serie die *Polyanthes* (Kaktus-ABC: Sippe *Polyanthocerei*), zu denen *Lophocereus* und *Myrtillocactus* gehören. Ihre Zuteilung zu den *Cephalocerei* erfolgte auf Grund der Bergerschen Ansicht, daß die verlängerte Borstenbildung an der Blütenregion von *Lophocereus* nach *Cephalocereus* hinweist. Mit anderen Worten: Wir haben es hier mit einer Art Parallelerscheinung zu *Seticereus* zu tun, bei dem die Blütenregion immer stärkere Borstenbildung hervorbringt. Bei *Cephalocereus* trifft man häufig auch eine Borstenentwicklung; folgt man hier der Erwägung, daß die eigentlich dazugehörige Haarentwicklung aus den Areolen, wie *Piloc. pentaedrophorus* zeigt, auch ganz unterbleiben kann, so mag man Bergers Ansicht vertreten können. Merkwürdig ist immerhin die Eigenschaft, daß die Blüten zu mehreren aus den Areolen erscheinen können und kurzröhrig sind, auch nicht sehr groß; Berger erklärt das als „atavistischen Charakter, von *Peireskia* oder noch früher herstammend“. *Lophocereus* kommt von Sonora bis SüdArizona und auf der Halbinsel Niedercalifornien vor. Südlich schließt sich daran der ebenfalls klein- und vielblütige *Myrtillocactus* an, der von Mexiko bis Guatemala geht. Er wird von Berger ebenfalls in mutmaßliche Nähe zu *Lophocereus* gestellt.

Immerhin ist diese ganze Zuteilung problematisch. Wenn man allerdings bedenkt, daß in der südamerikanischen Kugelkakteengruppe (die übrigens von mir nur deswegen als eine einzige Sippe aufgestellt wurde, weil man feinere sippenartige Unterschiede, die zu einer weiteren Aufteilung berechtigen, heute mangels Kenntnis der Ahnen m. E. nicht mehr vornehmen kann) auch Vielblüher enthalten sind, dann kann man gegen eine Einbeziehung von Gattungen mit derart „atavistischen Charakteren“ logisch nichts einwenden.



Blühender Lophocereus mit dem Borstenstachelschopf blühbarer Triebenden; ziemlich kleine, rosa Blüten.

Photo: Backeberg

Später, im Kaktus-ABC, habe ich dann aber doch die Überzeugung gewonnen, daß man diese beiden Gattungen mit ihren altertümlichen Erscheinungen der Blütenhäufung als Relikte eines eigenen Entwicklungsganges auffassen sollte, wobei Ahnenbeziehungen zu den *Cephalocerei* bestanden haben können. Die Entwicklung mag aber doch in erheblichem Maße ihren eigenen Weg gegangen sein, und *Lophocereus* mit seiner Borsten-Blütenregion ist dann in der von mir (im Kaktus-ABC) aufgestellten Sippe *Polyanthocerei* die höchste Stufe, wie *Neoraimondia* bei den *Corryocerei*, *Morawetzia* bei den *Loxanthocerei*, *Neoabbottia* bei den *Leocerei* usw.

Zu allen diesen Fragen möchte ich mit Bezug auf die Sippengestaltung einen Satz Werdermanns aus seinem Brasilienbuch zitieren. Er sagt (S. 85 oben) über das Werk Britton & Roses, er könne sich des Eindrucks nicht erwehren, „daß hier zuviel des Guten geschehen ist, vor allem die derzeitige geographische „Verbreitung einzelner Verwandtschaftsgruppen bei der Aufstellung und Abgrenzung vieler Gattungen einen zu starken Einfluß auf die Gliederung ausgeübt hat, für die systematisch-botanische Gesichtspunkte im Vordergrund stehen sollten. Bestimmt sind dadurch engere Verwandtschaften verschleiert und interessante geographische Beziehungen vergangener Zeiten noch mehr verwischt worden“.

Ich habe die grundsätzliche, hier ausgesprochene Ansicht nicht verstehen können. Was sind systematisch-botanische Gesichtspunkte? Gehört nicht zu den Grundlagen der Systematik, daß man zuerst einmal geographisch ganz exakt trennt (sofern eine Gattung das erlaubt, was sich wohl mancher Bearbeiter anderer Familien wünschen möchte), daß man dann dazu noch strikt morphologische Gesichtspunkte heranzieht und nun allerdings mit der so erst einmal geklärten Gruppe dann eine Sippe aufstellt, die ganz zwangsläufig nicht zu einer Verschleierung, sondern im Gegenteil zu einer scharfen Beleuchtung „interessanter geographischer Beziehungen vergangener Zeiten“

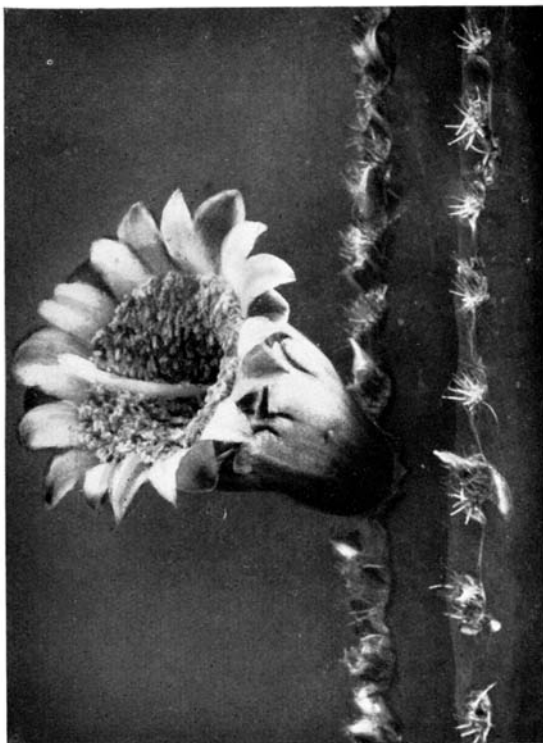
führen muß? Hat nicht die Entwicklung unserer modernen Kakteenkunde von den noch lose zusammenhängenden, aber derzeit bereits so präzise wie möglich getrennten, amerikanischen Gattungen über die späteren Bearbeiter und die Weiterfortführung der scharfen Aufteilung zu unserer heute beinahe restlosen Klarheit über selbst schwierige Gattungen wie die der *Loxanthocerei* geführt, um dann in einem Sippengebäude die Grundlage für ein Kartenwerk zu legen, wie wir es gegenwärtig herausgeben und wie es gerade jene „Beleuchtung vergangener Zeiten“ als einen der wichtigsten Erfolge gezeitigt hat, den frühere Bearbeiter nicht herbeizuführen vermochten?

Werdermann hat in seinem Satz die Notwendigkeit nach der Beleuchtung vergangener Beziehungen ausgesprochen, aber m. E. in seinem Urteil über die kleinen Gattungen damals noch selbst gegen die Grundlagen der Verwirklichung einer notwendigen Klarstellung gesprochen. Dadurch kam es denn auch wohl, daß *Arrojadoa* bei *Cephalocereus* landete, obwohl der eine ein Nachtblüher, der andere ein Tagblüher ist, der eine ein Seitencephalium, der andere ein Scheitelcephalium hat, das beim einen nicht durchwachsen wird, jedoch beim andern, während die Blüten beider jeweils an ganz verschiedene Bestäuber angepaßt sein müssen. Es ist, logisch gesehen, eine Unmöglichkeit, solche Zusammenfassungen zu machen, wenn man dazu einen kurz darauf folgenden Satz Werdermanns heranzieht: „Wenn aber zum Beispiel *Aporocactus* und *Cephalocereus* als Untergattungen in einer Gattung Platz finden, dann erscheint es ein Unding, *Echinocereus* und *Echinopsis* als eigne Gattungen zu führen.“ Dies Beispiel ist vielleicht nicht ganz glücklich, aber insofern richtig, als man dann logisch fortfahren muß: Wenn man damit die Richtigkeit der Sammelgattungsaufteilung befürwortet, so kann man nicht *Arrojadoa* zu einer Untergattung von *Cephalocereus* machen, geschweige denn angesichts vorerwählter Unterschiede *Arrojadoa* überhaupt in *Cephalocereus* einbeziehen, wenn — um einmal mich ganz kraß auszudrücken — nicht dagegen protestiert wird, daß *Cochemiea*, *Phellosperma* und andere Gattungen noch nicht ebenfalls einbezogen sind. Welchen Vorteil wir aber dadurch haben sollen, leuchtet mir nicht ein. Die Entwicklung unserer gegenwärtigen Arbeiten zeigt doch, daß wir in bezug auf die „Entschleierung enger Verwandtschaften und die Bemühungen zu einer Klärung interessanter geographischer Beziehungen vergangener Zeiten“ bereits viel weiter, mit effektiven Kenntnissen, gelangt sind, als es sich der Autor bei der derzeitigen Niederschrift dieses Satzes überhaupt wohl hat träumen lassen. Und zwar, um es ausdrücklich zu sagen, unter strikter Beibehaltung der scharfen Trennungen, die einst noch als „allzuviel des Guten“ bezeichnet wurden.

Während die vorerwählten Sätze geschrieben wurden, stand in großen Zügen bei mir bereits, wenigstens was bestimmte Sippen anbelangt, die Erkenntnis der Zusammenhänge ziemlich klar fest, was sich dadurch ausdrückte, daß ich Werdermann bei Antritt seiner Brasilienreise erklärte, in Nordostbrasilien könnten m. E. mit Ausnahme von *Discocactus* und *Melocactus* keine Kugelkakteen vorkommen. Werdermann schreibt dazu s. Zt. (S. 30) noch ironisch: („Es soll ja Kakteen-sammler geben, die mit Sicherheit voraussagen können, daß da und dort Kakteen, sogar bestimmte Verwandtschaftsgruppen, vorkommen müssen. Diese seltene Sehergabe hat mir leider die Natur versagt“). Nun, ich habe damals recht behalten: bedenkt man das, betrachtet man die Karten, die Sippen und ihre Beziehungen, so wird man erkennen, daß eine sorgfältige Beobachtung und etwas Nachdenken keine „Sehergabe“ sind.

Diese ganzen Überlegungen haben mich denn auch gezwungen, besonders auf ganz feine Unterschiede zu achten, da wir natürlich für eine Klarstellung selbst die kleinsten Indizien brauchen können. Daher schritt ich einmal zu einer scharfen Trennung alles dessen, was ohne große Belastung des Systemgebäudes zu Gattungen erhoben werden kann, wenn es eine feine Trennung der Merkmale erlaubt, und innerhalb dieser Gattungen wurde noch wieder da getrennt, wo es zu verantworten war. So kam ich bei *Cephalocereus* zu den Untergattungen *Austro-* und *Boreo-Cephalo-*

× 1,0

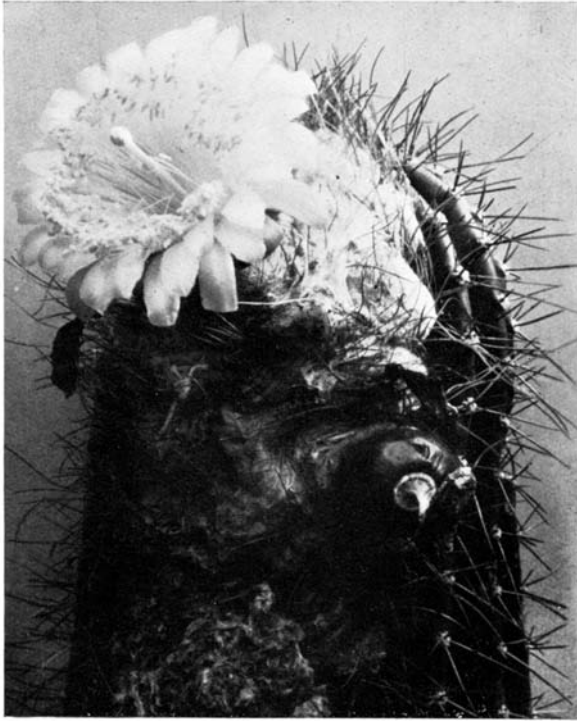


Eine typische *Pilocereus*-Blüte
(*Piloc. Moritzianus*); diese
Pflanze entwickelt nur an den Areolen
Wolle, die blühen wollen.

Photo: Backeberg

cereus und bei *Pilocereus* zu den Reihen *Oblongicarp*i und *Globicarp*i (im Kaktus-ABC). Die gegenwärtige Fassung meiner systematischen Übersicht ist natürlich eine Zusammenfassung des mir gegenwärtig Bekannten und keine endgültige Lösung. Es ist zu erwarten, daß bei einigen Positionen noch weiter getrennt werden muß, obwohl diese Trennungen nur noch geringfügige sein dürften, mit Bezug auf den Überblick des ganzen Systemgebäudes.

Pilocereus ist in der Sippe *Cephalocerei* die zweite Serie: *Eriophori*. Es ist unter den höher entwickelten Kakteen die Gattung mit der absolut größten Ausdehnung, die sich zwar ungefähr mit der von *Melocactus* deckt, aber doch noch darüber hinausgeht. In Kolumbien und Venezuela hat sich offenbar aus bestimmten Ahneneinflüssen her eine kleine Abzweigung gebildet, die Reihe *Oblongicarp*i. Während sonst die *Pilocereus*-Früchte breitrund sind, mit dem Blütenrest darauf, die blühbaren Areolen wenigstens ein Haarpuschel (*Piloc. Moritzianus*), häufig aber auch stärkere Haar massen bilden (*Piloc. Tweedyanus* u.a.), so ist bei den *Oblongicarp*i die Frucht länglich, ohne Blütenrest, die blühbaren Areolen ohne besondere Haarentwicklung als Zeichen der Blühbarkeit, die Areolen jedoch im übrigen durchaus mit Haarstrahlen versehen (*Piloc. Russelianus*, *Fricii*, *atroviridis*): die Samen der langfrüchtigen sind größer und matt, die der rundfrüchtigen kleiner und blank. Die Blüten sind bei den *Oblongicarp*i etwas schlanker, die Früchte meist bereift und /.. T. auch dunkel gefärbt (*Piloc. albispinus*). Bei einem *Pilocereus* (*Piloc. pentaedrophorus*) mit Früchten wie die der *Globicarp*i sehen wir eine typische schlankere *Oblongicarp*i-Blüte und das gleiche Fehlen von Haarpuscheln in blühbaren Areolen, während im Scheitel Haarbildung zu beobachten ist. In dieser Art darf man wohl eine Art mit verbindenden Merkmalen sehen, die sich dann über *Piloc. glaucochrous* mit stärker behaarten blühbaren Areolen in die Formen der typischen *Pilocereus*-arten fortsetzt. In der Annahme, daß eine Beurteilung des Herbarmaterials *Werdemann* bei *Piloc. perlucens* zu dem Satz veranlaßte: „Zu *Pilocereus* gehörend, aber nicht genügend bekannt“, und er



× 1,0

Blühender *Cephalocereus fluminensis* mit eingesenktem Cephalium. Während *Thrixanthocereus* aus der ganzen Cephaliumbahn blüht, blühen diese Pflanzen nur aus den obersten Areolen. Rechts unter der Blüte die typische, kahle Kreisel Frucht

Photo: Backeberg

daher dem Habitus nach diese Pflanze bei *Pilocereus* eingliederte, habe ich diese Art ebenfalls bei *Pilocereus* belassen, obwohl mir das manchmal nicht ganz sicher erschien, solange die Blüte nicht bekannt ist. Die Art kam von Manaos, mitten im Amazonasgebiet, und wäre wie *Piloc. cuyabensis* dann ein Relikt des einstigen Gesamtvorkommens.

Die dritte Serie: *Cephalanthi* enthält Pflanzen mit verschiedenen Arten von Cephalien.

Cephalocereus ist hier die am längsten bekannte Gattung. Sie entwickelt in Mexiko ganz isoliert mit *Ceph. senilis* und *Hoppenstedtii* Riesenformen, die vielleicht aber auch aus Ahnenbeziehungen entstanden sind, denen in anderem Entwicklungsverlauf die *Pachycerei* entstammen, wenn man nicht sogar eines Tages zu der Erkenntnis kommt, daß in der Sippe *Pachycerei* *Boreocephalocereus* die höchste Stufe ist! Bekanntlich hat *Pachycereus* glockig-röhrige Blüten, kurze Blumenblätter, zahlreiche Staubfäden, der Griffel ist öfters hervorragend und die Blütenregion mit etwas veränderten Stacheln versehen! Daß Röhre und Frucht beschuppt und behaart sind, will nicht viel sagen, auch nicht die Filzareolen auf den *Pachycereus*früchten, das zeigt der neue *Thrixanthocereus*, der trotz behaarter Röhre und Fruchtknoten ganz offenbar in die nächste Nähe richtiger *Cephalocerei* gehört. Jedenfalls geben die riesigen, völlig isolierten *Boreocephalocereus*arten zu denken.

Bei *Austrocephalocereus*, der nur in Brasilien vorkommt, erkennen wir nun ineinandergleitende Cephaliumarten: Außencephalium mit normalen *Cephalocereus*blüten (*Cephc. Dybowskii*), eingesenktes Cephalium mit viel Borsten (*Cephc. fluminensis*), Pflanzen mit Pseudocephalium aber *Cephalocereus*früchten (*Cephc. polyanthus*). Bei *Cephc. polyanthus* fallen dann noch die kleinen Blüten auf und die bei Sämlingen gebildeten, am Fuß des Körpers noch verbleibenden langen Borstenstacheln, die auch bei *Thrixanthocereus* wiederkehren, der in Nordperu wächst und der noch eine einfachere Stufe in der Entwicklung zu richtigen *Cephalocereus*arten mit Außen-Seitencephalium ist (das Cephalium wird hier auch wie bei *Cephalocereus*

immer von dem Scheitel aus nachentwickelt). Man kann aber auch im *Cephaloc. polyanthus* die höchste Stufe der *Eriophori* sehen, d. h. die höchste Stufe der *Pilocereus*-entwicklung, wobei schon eine *Cephalocereus*-frucht erreicht wird, oder ihn zu einer weiteren Untergattung von *Cephalocereus* oder *Pilocereus* machen. Ersteres erscheint mir heute am richtigsten.

Thrixanthocereus ist allerdings so eigenartig, daß er aus *Cephalocereus* wegen seiner weit einfacheren Stufe herausgenommen werden mußte. *Thrixanthocereus* bildet ein Cephalium, das innen eine dichtere Wollmasse trägt, über das zu Borsten verlängerte Stacheln herausragen. So kann die behaarte Frucht noch oben auf der Wolle sitzen. Wird Wolle nämlich so stark entwickelt, daß ein dicker Schopf entsteht, verkahlt die Blüte, ebenfalls die Frucht, sie wird kreiselartig und verbleibt in der Wolle, um durch Schwellen während der Reife sich zu lösen und aus der Wolle herauszutreten; das geschieht bei den echten *Cephalocereus*-arten¹⁾.

Die *Espostoa* und *Pseudoespostoa* haben vom Scheitel herablaufende Cephalien: bei *Espostoa* füllt es eine Art Rinne, der Trieb platzt gewissermaßen auf, und das Cephalium erscheint beim Querschnitt als aus der Achse entstehend, was schon Humboldt beobachtete; bei *Pseudoespostoa* handelt es sich um ein Außencephalium. In beiden Fällen sind die Blüten etwas schlanker und die Korolla etwas verschieden von typischen *Cephalocereus*-blüten, während bei beiden Gattungen die Früchte leicht narbig geschuppt sind. *Espostoa* wächst in Nordperu mit *Thrixanthocereus* zusammen. *Pseudoespostoa* kommt im zentralperuanischen Andeneinschnitt vor. Im Hinterland sind von Huanuco usw. Verbindungen bekannt, die die einstige Geschlossenheit dieser Westausläufer des Cephalocereivorkommens zeigen. Eine wenig geklärte Art ist die sog. *Binghamia climaxantha* Werd., die mit *Pseudoespostoa* zusammen vorkommt und ihr ähnelt: sie soll in Querzonen seitwärts blühen. Vielleicht handelt es sich hierbei um blühbare Areolen des Vorjahres, wie man sie in Zonen auch bei anderen Cereen (*Haageocereus* z. B.) sieht. Dann gehörte die Pflanze als südliche Sonderform zu den Pilocereen, mit dem Merkmal, daß hier nicht wahllos aus älteren Areolen mit jeweils vorher erfolgter Haarpuschelentwicklung die Blüten gebildet werden, sondern die Blühbarkeit, wie es bei vielen Arten der Fall ist, aus vorjährigen oder vorvorjährigen Areolen entwickelt wird, die dann noch Wolle nachentwickeln und so die Querzone als Entstehungsringe bilden. Jedenfalls hat die Pflanze m. E. mit *Binghamia* im Sinne *Roses* gar nichts zu tun (dieser Name wurde von uns als nomen confusum oder ambiguum fallen gelassen). Die verblüffende Ähnlichkeit der „*Binghamia*“ *climaxantha* Werd. mit *Pseudoespostoa* und *Espostoa* zeigt nur, wie viele Wechselbeziehungen die Verwandtschaft der *Cephalocerei* aufweist, und — wie weit diese große Gruppe, sicher einstmals in viel stärkerer Zahl als heute, ihre Ausdehnung gefunden hat.

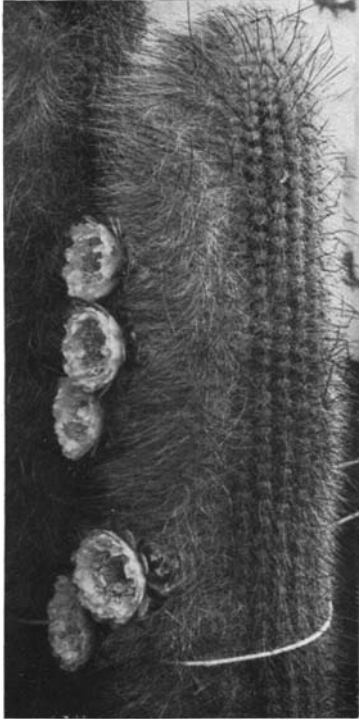
Ein Borstencephalium auf dem Scheitel, das später durchwachsen wird, zeigen *Arrojadoa* und *Stephanocereus*. *Arrojadoa* ist, wie ich sagte, ein roter Tag-

¹⁾ Außerordentlich interessant ist der Samen von *Thrixanthocereus Blossfeldiorum*. Man könnte ihn als einen Nabel mit daran hängendem Samenkorn bezeichnen. Im ersten Augenblick glaubte ich, in dem von Backeberg übersandten Samen dieser Art taube Samen vor mir zu haben. Die genaue Untersuchung brachte jedoch einen gesunden Embryo zutage. Der Same ist eine schwärzlich rotbraune, fein warzige Halbkugel, die auf einem schmalen, aber das Samenkorn an Länge weit übertreffenden Hilum aufsitzt. Letzteres ist heller rotbraun und fein grubig punktiert. Die ganze Länge des Samens ist 2 mm (nebenstehende Zeichnung 21fach vergrößert).

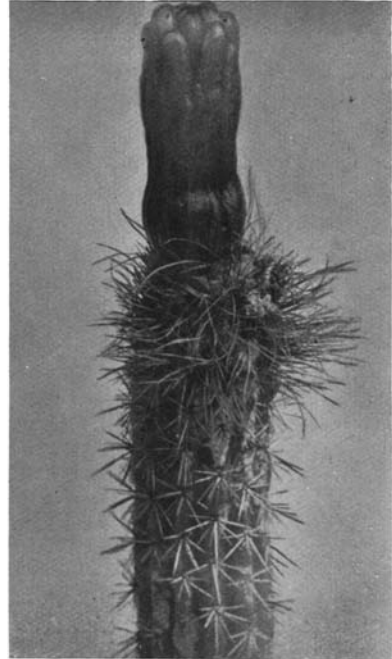
Dr. Buxbaum.



blüher mit fast geschlossenen Blüten und roter Kreiselfrucht. *Stephanocereus* hat dagegen nächtliche Blasse, leicht gekrümmte, außen trübgrüne Blüten und Früchte in der Art der Reihe *Globicarp* der *Pilocereen*. Auch hier dürfte die Blüte bestimmten Bestäubern angepaßt sein. Bei der Vielartigkeit der Merkmale kann man beide Gattungen nur allein bestehen lassen, ohne in Konflikte mit der Logik zu kommen.



× 0,5



× 1,0

Blühender Thrixanthocereus. Die Röhre ist noch behaart, die ebenfalls behaarte Frucht ist noch nicht in der Wolle verborgen; nie alle Heißblütigen Cephalocerei ein Nachtblüher.

Arrojadoa Penicillata. Borstencephalium, rote, fast geschlossene Tagblüte, Frucht kahl, kreiselförmig.

Photos : Backeberg.

Als letzte Gattung, die noch zu besprechen ist, bleibt *Facheiroa* übrig. Hier entstehen die merkwürdig kurzen Blüten in einem seitenständigen Cephalium. Fruchtknoten sowie Blütenröhre und Früchte sind außen dicht beschuppt und mit zahlreichen Wollhaaren in den Achseln. Diesen Pflanzen steht der *Thrixanthocereus* von Nordperu zweifellos recht nahe, wengleich auch die Blüten ganz anders aussehen. Die *Facheiroablüten* haben innen einen Wollkranz, die Früchte sind recht klein, nach *W e r d e r m a n n* nur 5 bis 7 mm lang, rosenrot, mit anhaftendem Blütenrest und verkorkendem Deckel. In *Facheiroa*, *Cephc. polyanthus* und *Thrixanthocereus* sehe ich die älteren Stufen entspringenden Bindeglieder zu der übrigen *Cephalocerei*-Entwicklung: sie zeigen uns mit ihren geringen Resten die ganze Entwicklungsbreite, die die Sippe einst in Zeiten günstigster Lebensbedingungen anstrebte und vielleicht in weit höherem Maße als heute besessen haben mag.

