

Biologie der Kakteen



Echinopsis leucantha

„Die Gartenbesitzer lassen sich manchmal in zwei Gruppen einteilen. Die einen kennen ihre Pflanzen, kennen aber deren Namen nicht, die anderen wissen zwar die Namen, kennen aber die Pflanzen nicht. Von diesen sind die ersteren vorzuziehen, aber die Zahl jener, die sowohl ihre Pflanzen wie auch deren Namen kennen, wächst glücklicherweise immer mehr.“

E.J. Salisbury, Der lebende Garten, 1935

Dieses Buch ist all jenen gewidmet, die beides, die Pflanzen *und* die Namen, kennenlernen möchten.

Dornenwesen

Biologie der Kakteen

unter besonderer Beachtung der Gattung *Astrophytum*

Dieter Helm

Ein Buch für Pflanzenfreunde und
Anfänger der Botanik

3. Fassung, April 2010

Copyright für sämtliche Texte und Abbildungen, sofern nicht als Zitat oder durch © und Urhebernamen gekennzeichnet: Dr. Dieter Helm, Berlin (dieter.helm@web.de)

Umschlagfoto: Dr. Jürgen Gad © (Makroaufnahme der Areolen von *Pachycereus pringlei*)

Bildnachweis. Folgenden Bildautoren bin ich zu Dank verpflichtet für die Genehmigung zur Verwendung ihrer Aufnahmen: Juan und Florencia Acosta (Santiago, Chile; <http://www.eriosyce.info/>), Bonnie "Panda.phant" (USA; ein Flickr-Kontakt), Franz Essl (Umweltbundesamt, Wien), Jürgen Gad, Peggy Greb (ARS/USDA, USA), Kenneth A. Goldberg (Berkeley, USA), Paul Hofmann (Innsbruck, Österreich), Heinz Hooek, James H. Howes, Helga Januschkowetz (Andreae Kakteenkulturen, Oetzberg-Lengfeld), Klaus Krätschmer (Winter-Kaktus, Odernheim bei Bad Kreuznach), James D. Mauseth (University of Texas, Austin), Dana M. Price/Texas Parks & Wildlife Department, Boris O. Schlumpberger (Ludwig-Maximilians-Universität München), Carlos Velazco (Monterrey, Nuevo León, Mexiko), Mats Winberg (Eskilstuna, Schweden), Michael Wolf (Penig).

Dank gebührt ebenso dem Agricultural Research Service (USDA), der USFS, Netstate.com, dem Elsevier Verlag, der Botanical Society of America, der American Society for Horticultural Science sowie der Oxford University Press für großzügige Genehmigungen, Material aus wissenschaftlichen Veröffentlichungen verwenden zu dürfen.

Weiterhin danke ich dem Herbarium der Royal Botanic Gardens Kew für die Genehmigung, drei Aufnahmen von Herbarexemplaren verwenden zu dürfen.

Die abgebildeten Briefmarken entstammen der Sammlung des Verfassers.

Inhalt

Nomenklatur – die Namen der Kakteen	9
Jedes Kind kriegt einen Namen und jeder Kaktus auch – mindestens einen!	9
Linné und seine Erfindung	11
Ein internationaler Code für Pflanzennamen	14
Die Prioritätsregel – oder warum es keine <i>Neomammillaria</i> gibt	20
Von Umkombinationen und Klammerautoren	21
Wenn falsche Namen richtig sind: <i>Pereskia</i> , <i>Mammillaria</i> und <i>Opuntia ficus-indica</i>	27
Sollen die Namen etwas bedeuten?	34
Aussprache der botanischen Namen	40
Kakteen-Namen von A – Z und ihre Bedeutung	45
Systematik – soviel Ordnung muss sein!	77
Ein abgestuftes Ordnungsschema	77
Die fernere Verwandtschaft: Caryophyllales	81
Kladistik – eine Anleihe bei den Zoologen	87
Molekularbiologische Ergebnisse	92
Wie konnte das Chaos entstehen?	97
Der Weg aus dem Chaos: Die International Cactaceae Systematics Group	103
Entstehung und Verbreitung	112
Ein wenig Erdgeschichte	112
Die beiden Amerikas: Vereint und wieder getrennt!	117
Die Kakteen von Galapagos	120
Das Rhipsalis-Rätsel	123
Evolution der Kakteen	125
Entwicklungslinien	129
Ökophysiologie – wie sie leben	134
Nicht ohne meine Amme!	134
Die Lebensformtypen	139
Photosynthese: Kakteen sind Pflanzen mit PEP(P)	142
Oft des Guten zuviel: Wärme und Kälte	144
Lebensräume	146
Immer knapp: Wasser	154
Kakteen und Ameisen: eine besondere Beziehung?	159
Morphologie – vom Bau der Kakteen	164
Die Wuchsformen	165
Querschnitt durch einen Kaktus	169
Warzen und Rippen	171
Achsenatur der Blüte – Der Fingerling	177
Areolen? Kakteen haben keine!	185
Multitalent Kakteendorn	196
Blüten: Zum Anschauen? Für den Sex!	205
Vielfalt der Farben, Vielfalt der Formen	206
Bestäuber, Befruchter und Nektardiebe	211
Vielfalt der Fruchtformen	228
Die Alternative: Ungeschlechtliche Fortpflanzung	232
Ein ganz wichtiges Kapitel: Naturschutz	235
Ausrotten durch Liebhaben?	235
Das Schicksal der ‚Importen‘	240
Schutzmaßnahmen	244
Neue Wege: Vermehrung durch Zellkulturen	247
Kakteen als Nutzpflanzen	254
Vielfältige Verwendungen	254
Heilige Rauschkakteen – Peyotl und San Pedro	260
Kakteen als Medikamente	264
Cochinille – Farbstoff der Kakteenlaus	270
Die Kakteenpest	273
Kulinarisches: Rezepte mit Kakteen	278
Anmerkungen zur Kultur	289
Gemeinsam mit anderen: Dornige Gesellschaften	310
Benutzte Quellen	313
Abbildungsverzeichnis	329
Index	337

Verzeichnis der Kästen

Einheimische Namen für <i>Pereskia</i>	10
Die Kakteen von Linné.....	13
Amerikanische Kakteenamen.....	15
Bezeichnungen der Typen und ihre Bedeutung.....	18
Einige wichtige Kürzel in Namen.....	27
Wenn Kakteen nach Personen benannt werden.....	31
Merkmale der Caryophyllales.....	84
Kladogramm und Phylogramm der Gattung <i>Astrophytum</i>	91
Bioinformatik, Ähnlichkeiten und phylogenetische Bäume.....	93
Parallel-Entwicklungen bei Kakteen.....	101
Der Mehlbeerfrüchtige.....	110
Zeittafel der Erdgeschichte.....	114
Schildkröten und Kakteen auf Galapagos.....	121
Von den Erden: Ein <i>Crash</i> -Kurs über Bodenkunde.....	161
Der große Kaktus und die kleine Motte.....	233
Internationaler Schutz – Kakteen und CITES.....	242
Pflanzenhormone.....	251
Die Kakteen-Ärzte.....	269
Opuntien-Pest im östlichen Kapland.....	276

Gelbe Kästen

Die Entdeckung von <i>Astrophytum caput-medusae</i>	25
Aus einer Unterhaltung zwischen zwei Kakteenfreunden:.....	29
Erstbeschreibung von <i>Echinocactus ornatus</i>	99
Kein Kaktus: <i>Mammillaria desnoyseri</i>	116
Der hypothetische Kaktus: <i>Mammillaria annua</i>	141
Preisliste eines Importeurs von 1973.....	238
Verhaltensregeln für Kakteenfreunde.....	246
Das künstliche Medium von Murashige und Skoog (MS-Medium).....	248
Eine Peyote-Zeremonie.....	261
Nopalitos aus eigenem Anbau.....	284

Aus der Forschung

Zur Paraphylie von <i>Pereskia</i>	111
Frühe Evolution der Kakteen.....	130
Wildlebende Kakteen in Mitteleuropa.....	131
Endophytische Bakterien in Kakteen.....	137
<i>Carnegiea gigantea</i> und ihre Ammen.....	138
Sterblichkeit und Populationsdynamik bei <i>Astrophytum asterias</i>	152
Was geschieht eigentlich beim Pfropfen?.....	190
Wasseraufnahme durch die Flöckchen (Trichome) von <i>Astrophytum</i>	201
Blütenbiologie von <i>Astrophytum asterias</i>	222
Samenrückhaltung (Serotinie) bei <i>Mammillaria</i>	226
Leberschützende Wirkung eines <i>Opuntia</i> -Extrakts?.....	266
<i>Opuntia</i> -Sprosse als Nahrungsergänzung.....	288
Wachstum unter standortnahen Bedingungen.....	302

Für wen wurde dieses Buch geschrieben?

„*Reine Wissenschaft – sicher ist diese unbestritten von großem Nutzen – ist aber auch nicht jedermanns Geschmack.*“ Günter Kilian, 1967

„*Man vermeide, wenn man sich schon mit Kakteen befassen will, jede Art von Humor und Toleranz.*“ Glossen-Autor aculeatus in der Stachelpost 1969

Schon wieder ein neues Buch über Kakteen? Warum? Es gibt doch schon so viele, zum Teil ganz vorzügliche Bücher zu diesem Thema. Diese Bücher haben aber alle einen entscheidenden Nachteil: Sie bringen zu wenig über die Botanik der Kakteen! Meistens bestehen sie aus drei Teilen: zuerst kommt eine kurze (zu kurze!) Einführung zur Biologie der dornigen Gewächse, dann folgt eine ausführlichere Darstellung von Kultur und Pflege, und der dritte Teil, in der Regel der umfangreichste von allen, gibt eine Auflistung und Beschreibung kulturwürdiger Arten – oft in Form eines Katalogs. In der Sprache der Wissenschaft wären diese drei Teile die Allgemeine Kakteenkunde, die Angewandte Kakteenkunde und die Spezielle Kakteenkunde. Von diesem Schema wurde im vorliegenden Werk ganz bewusst abgewichen. Es wird ganz ausführlich auf das Thema des ersten Teils der meisten Kakteenbücher – die Allgemeine Kakteenkunde – eingegangen. Dafür werden die beiden anderen Teile nur kurz gestreift. ‚*Anmerkungen zur Kultur*‘ findet der Leser im gleichnamigen Kapitel. Ein kleiner Ersatz für den großen Katalogteil der anderen Bücher ist das Kapitel ‚*Kakteen-Namen von A-Z und ihre Bedeutung*‘. Wie die Überschrift schon andeutet, geht es hier in der Hauptsache um die botanischen Kakteen-Namen und deren Bedeutung. Mit ihren vielen Fotos ist das Kapitel auch geeignet, die Wut jener Leser zu besänftigen, die sich beim Kauf vertan haben und eigentlich etwas ganz anderes erwartet hatten.

Damit komme ich zur Frage: ‚Für wen ist dieses Buch eigentlich gedacht?‘ Es richtet sich einmal an den fortgeschrittenen Pflanzenfreund mit Interesse an Kakteen, der etwas ‚mehr‘ über diese Pflanzen erfahren möchte, ohne deswegen dickleibige wissenschaftliche Werke wälzen zu müssen. Ihm, dem interessierten Laien zuliebe, habe ich es vermieden, komplizierte Fachwörter zu benutzen, wo immer sich das machen ließ. Ganz ohne sie geht es leider nicht. Im übrigen verraten die Überschriften der einzelnen Kapitel schon einiges über ihren Inhalt. *Nomenklatur, Systematik, Entstehung und Verbreitung, Ökophysiologie, Morphologie, Blütenbiologie, Naturschutz und Kakteen als Nutzpflanzen*. Ich habe Nomenklatur und Systematik an den Anfang gestellt, weil diese beiden Punkte die meisten Kakteenfreunde besonders stark interessieren und hier auch das meiste Vorwissen vorhanden ist. Was ist eine Erstbeschreibung, was ist Herbarmaterial, wie entstehen Namen? Das Kapitel *Entstehung und Verbreitung* befasst sich mit der Evolution der Kakteen sowie, in Verbindung damit, mit ihrer geographischen Ausbreitung. Hier geht es um die beiden Amerikas, um ihre Trennung und Wiedervereinigung. Im Abschnitt über *Ökophysiologie* wird die Lebensweise der Kakteen behandelt. Wir erfahren eine Menge über Ammen, symbiotische Pilze und hilfreiche Bakterien. *Morphologie* erklärt ihren Bau; ganz erstaunlich: Kakteen haben gar keine Areolen – oder etwa doch? Jedenfalls haben sie Blätter und zwar unglaublich viele! Ein eigenes Kapitel ist der *Blütenbiologie* der Kakteen gewidmet. Hier geht es um Besucher, Bestäuber und Nektardiebe. Ein sehr wichtiges Kapitel ist der Teil über *Naturschutz*, denn bei vielen Arten gehen die natürlichen Bestände stark zurück. Im Kapitel *Kakteen als Nutzpflanzen* finden sich, neben der Verwendung der Kakteen als Nahrungs- und Futtermittel, auch Hinweise auf Medikamente, die aus Kakteen gewonnen werden, sowie als Clou eine kleine Rezepte-Sammlung. Den Abschluss bilden die *Anmerkungen zur Kultur* mit Hinweisen für den

Gärtner, die er sonst nirgendwo findet, ein Verzeichnis der europäischen Kakteengesellschaften (*Gemeinsam mit anderen: Dornige Gesellschaften*) sowie ein Verzeichnis der *benutzten Quellen* (mehr als 260 Veröffentlichungen wurden ausgewertet, überwiegend wissenschaftliche Originalarbeiten aus den letzten Jahren) und ein vollständiges *Abbildungsverzeichnis*.

Neben der vorgenannten Zielgruppe – dem fortgeschrittenen Pflanzenfreund – richtet sich das Buch ganz bewusst auch an den jungen Kollegen, den Studenten der Botanik, dem es vielleicht Spaß bereiten wird, einmal die gesamte Biologie – von der Paläontologie bis zur Molekularbiologie – am Beispiel einer einzigen Pflanzenfamilie dargestellt zu sehen, wobei auch Fachgebiete wie Nomenklatur und Systematik zur Sprache kommen, die in der heutigen Lehre eher wenig Beachtung finden.

Und dann habe ich drittens das Buch für mich selbst geschrieben; es ist genau das, was ich mir gewünscht hätte, damals, der ich als Schüler und Student gleichzeitig ein interessierter Kakteenfreund war. Bereits im ersten Semester, als ich Botanik belegt hatte, reifte der Entschluss, dieses Buch zu schreiben; dass es erst viel, viel später zur Ausführung kam ist nicht unbedingt ein Nachteil, denn in der Zwischenzeit ist die Wissenschaft vorangeschritten und deswegen gibt es viel mehr Stoff, über den man berichten kann.

Noch ein Wort zur Struktur des Textes. Wie schon erwähnt, habe ich mich sehr darum bemüht, überflüssige Fachbegriffe zu vermeiden (wobei die Betonung auf ‚überflüssig‘ liegt). Ausführlichere Erläuterungen, die nicht jeden Leser interessieren oder bei der ersten Lektüre stören würden, habe ich in bewährter Manier in *Kästen* ausgelagert. Noch sperrigere oder noch speziellere Informationen wurden in Fußnoten verbannt. Das sind Dinge für den Leser, der es ganz genau wissen will. Eine Unterkategorie sind die *Gelben Kästen* mit Inhalten, die humoristischen oder historischen Charakter haben. Einen Einblick in aktuelle Forschungsprojekte geben die *Expertenkästen*, die ausgewählte Ergebnisse aus der Wissenschaft bringen.

Im übrigen habe ich mich bemüht, den obenstehenden Ratschlag von Glossen-Autor *aculeatus nicht* zu befolgen. Der Leser sei also davor gewarnt, dass die zum Teil recht trockene Materie mit einer Reihe von Anekdoten gewürzt ist, die vielleicht nicht jedem gefallen werden. Zu meiner Entschuldigung darf ich meine Heimatstadt Mainz anführen, nach der ich gewissermaßen von Geburts wegen dem Humor verpflichtet bin. Und Humor ist, wenn man trotzdem lacht. Aber keine Angst! Büttreden werden hier nicht gehalten.

Und noch etwas: Dieses Buch ist – wenigstens zu Teilen – ein ketzerisches. Das kommt daher, weil ich ein Ketzer bin (einer muss es ja schließlich machen). Wenn es keine Ketzer gäbe, wäre es ziemlich langweilig und Fortschritt käme dabei auch nicht zustande. Das Buch möchte bisweilen provozieren, aber was für die meisten Provokationen zutrifft, gilt auch hier: sie sind ernst gemeint, aber nicht bierernst.

Nomenklatur – die Namen der Kakteen

„Entdecker gibt es zwei, Publizisten drei und Namen viele.“ Günter Kilian, 1967, über *Lobivia arachnacantha*

Jedes Kind kriegt einen Namen und jeder Kaktus auch – mindestens einen!

„Wem das aber zu dumm ist, der werfe alle Etiketten weg und freue sich der Pflanzen“ Franz Buxbaum, Kakteen-Pflege biologisch richtig, 1959

Systematik und Nomenklatur sind zwei Begriffe, die eng zusammengehören, aber nicht das gleiche bedeuten! Die Nomenklatur ist für die Benennung der Kakteen (und anderen Pflanzen) zuständig, die Systematik schafft Ordnung in der Vielfalt, indem Arten zu Gruppen zusammengefasst werden. Beides sind alte Menschheitsbedürfnisse – Dingen einen Namen geben und Ordnung schaffen – und sie gehen zurück bis in die vorwissenschaftliche Zeit. Der Volksmund hat für jede Pflanze mindestens einen Namen und Gruppen von Pflanzen, die ihm ähnlich dünken, kennt er auch! Alle Pflanzen, die irgendwie durch eine schöne Blume auffallen, haben im Volksmund den Titel „Rose“ oder „Röslein“ erhalten: Christrose, Seerose, Weidenröschen, Adonisröschen, Alpenrose, Teichrose, Zistrose, Portulakröschen, Pfingstrose, sowie – jetzt ein Beitrag für Witzbolde – der Rosenkohl. Näher verwandt sind diese Arten aber nicht.

Anfänger der Kakteenleidenschaft fragen oft, warum die Kakteen keine deutschen Namen haben, denn die wären doch viel leichter zu behalten! Nun ist es so, dass der Volksmund den Pflanzen Namen gibt, die er kennt und in Deutschland wachsen nun mal (wenigstens natürlicherweise) keine Kaktuspflanzen. Dass volkstümliche Bezeichnungen nicht immer zu Klarheit führen, zeigt sehr rasch ein Blick in das Kräuterbuch. Das Wiesenschaumkraut (*Cardamine pratensis*), einer der ersten Frühblüher auf unseren Wiesen, heißt im Volksmund, je nach Region, Quarkblümchen, Käskräutchen, Spuckblume oder Himmelfahrtsblume. Da weiß der Bayer nicht, wovon der Schwabe spricht.

Ziel einer Nomenklatur sind aber eindeutige, unverwechselbare Namen. In den Heimatländern der Kakteen gibt es selbstverständlich volkstümliche Namen für sie, und genau wie beim Wiesenschaumkraut, gleich mehrere, wenn es ein auffälliger oder weit verbreiteter Kaktus ist. Für *Pereskia aculeata*, die in Mittel- und Südamerika als nahrungslieferndes Gewächs häufig kultiviert wird, gibt es über 20 verschiedene lokale Bezeichnungen, von Barbados gooseberry bis White Bougainvillea (siehe Kasten auf S. 10).

An Versuchen, deutsche Namen wenigstens für die beliebtesten Arten der Kakteen zu finden, hat es nicht gefehlt, aber diese Namen haben sich nicht durchsetzen können. Einer der Gründe ist, dass bei den deutschen Namen nicht immer klar war, welcher Kaktus eigentlich gemeint ist. Ludwig Koch-Isenburg, ein bekannter Autor von Pflanzen- und Gartenbüchern, der allerdings kein ausgesprochener Fachmann für die dornigen Gewächse war, nennt in einem seiner Werke die *Echinopsis* einmal „Igelkaktus“ und einmal „Igelsäulenkaktus“. Beide Begriffe hätte er aber mit einiger Berechtigung für *Echinocactus* bzw. *Echinocereus* verwenden können! Walther Haage hat in seinem Buch „Freude mit Kakteen“ für *Echinopsis*: Kugelkaktus und für *Echinocereus*: Niedrige Igel-Säulenkakteen. Auch nicht

das Gelbe vom Ei – der eine Name ist zu umständlich und Echinopsen sind ab einem bestimmten Alter einfach keine Kugeln mehr. Bei anderen Gattungen bot er wortgetreue Übersetzungen an, wie Flügelkaktus für *Pterocactus* oder Scheibenkaktus für *Discocactus*.



Bild 1: *Maihueniopsis clavarioides* (Wildform)

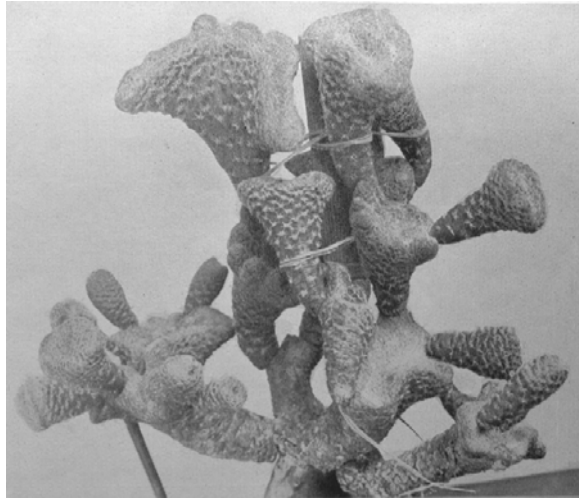


Bild 2: *Maihueniopsis clavarioides* (monströse Form): sicher keine „Negerhand“! (Aufnahme: W. v. Roeder ©)

Abgesehen von der Frage, ob die Eindeutschungen wortgetreue Übersetzungen oder Neuschöpfungen sein sollen, gab und gibt es bei den deutschen Kakteenamen einige unschöne Ergebnisse. „Schwiegermutterstuhl“ für *Echinocactus grusonii* klingt ja noch witzig – wenigstens für Leute, die selbst nicht Schwiegermutter sind, aber „Negerhand“ für *Maihueniopsis clavarioides* ist nun völlig daneben – abgesehen davon, dass es nicht politisch korrekt ist – sieht dieser Kaktus einfach nicht so aus wie eine Hand, weder die Wildform, mit ihren gestutzt keulenförmigen Trieben, die in Bild 1 gezeigt wird, noch in der früher viel gezogenen, monströsen Form, die vielmehr an die klobigen Geweihschaukeln von einem Elch erinnert (historische Aufnahme in Bild 2). Und tatsächlich bedeutet *clavarioides* ‚keulenförmig‘, was der Sache schon viel näher kommt.

Einheimische Namen für *Pereskia*

Überall, wo *Pereskia* entweder wild wächst, eingebürgert wurde oder wegen ihrer proteinreichen Blätter und der Früchte in Kultur ist, hat sie – oft sehr liebevolle – einheimische Namen verpasst bekommen. Diese beziehen sich manchmal auf ihren Nutzen als Nahrungspflanze, wie Carne de pobre – das Fleisch der Armen, oder Barbados gooseberry – die Barbados-Stachelbeere, und manchmal auch auf die hübschen Blüten, wie Rosa madeira oder Camelia blanca.

Barbados gooseberry	Lemon vine
Blade apple	Lobodo
Bledo	Mata velha
Bugambilia blanca	Naca
Camelia blanca	Naju de espinas
Carne de pobre	Ora-pro-nóbis
Groseillier des Barbades	Ramo de novia
Groselha-da-América	Rosa-madeira
Grosellero	Rosa mole
Guamacho	Rose cactus
Jasmin de uvas	Surinam gooseberry
Jumbeba	Tsumya
Leafy cactus	White Bougainvillea

Linné und seine Erfindung

„Mit der Ausnahme von bestimmten Einzelheiten wurde die Methode von Linné vollständig angewandt.“ Phillip Miller, *The Gardener's Dictionary*, 1768

Abgesehen von der Frage der deutschen Namen für Kakteen: Was wir brauchen, sind eindeutige und international anerkannte Namen für unsere Kakteen, damit der Pflanzenfreund in Tokio auch weiß, was sein Kollege aus Panama meint, wenn er ihm ein schönes Exemplar zum Tausch anbietet. Dafür gibt es die wissenschaftlichen Bezeichnungen der Kakteen – oft, aber leider nicht ganz korrekt, auch ‚lateinische‘ Namen genannt. Und damit kommen wir zur binären, zweiteiligen Nomenklatur. Sie gilt für alle biologischen Arten und wurde in dieser Form zuerst von dem schwedischen Botaniker Carl von Linné (1707 – 1778) eingeführt und zwar in seinem berühmten Werk „Systema naturae“ („System der Natur“), das 1735 erschienen ist, zuerst für die Tierwelt und dann 1753, in der „Species Plantarum“ auch für die Pflanzenarten. Alles auf Latein, wie es damals üblich war. Linnés System war mehr als ein Katalog oder eine Bestandsaufnahme aller damals bekannten Arten. Jede Art bekam eine zweiteilige unverwechselbare Bezeichnung aus Gattungs- und Artnamen; deswegen binäre Nomenklatur.

Dabei ist der Gattungsname (Genus) ein lateinisches oder latinisiertes Substantiv (im Nominativ Singular) und der Artname (Spezies) ein lateinisches oder latinisiertes Substantiv oder Adjektiv (im Genitiv), das dem Genus im Geschlecht folgt. Wenn die Gattung männlich ist, wie bei *Cereus*, dann muss der Speziesname auch männlich sein: *Cereus hexagonus* – der sechseckige oder besser: sechsrippige *Cereus*. Ein weibliches Genus ist *Mammillaria* und ein sächlicher *Gymnocalycium*. Der Artname wird auch Epitheton genannt, das bedeutet auf griechisch etwa: das Hinzugefügte. Bei weiblichem Geschlecht wäre das erwähnte Epitheton *hexagona* und bei sächlichem Geschlecht *hexagonum*.

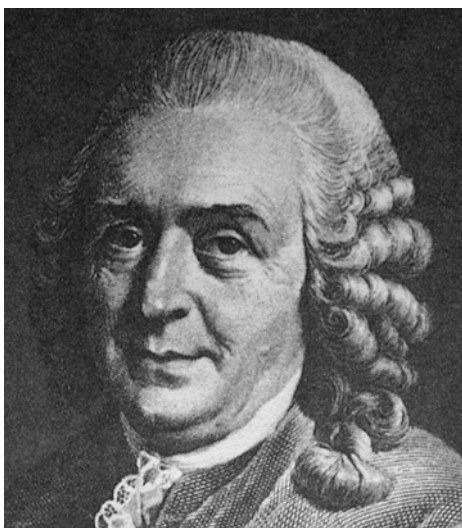


Bild 3: Carl von Linné

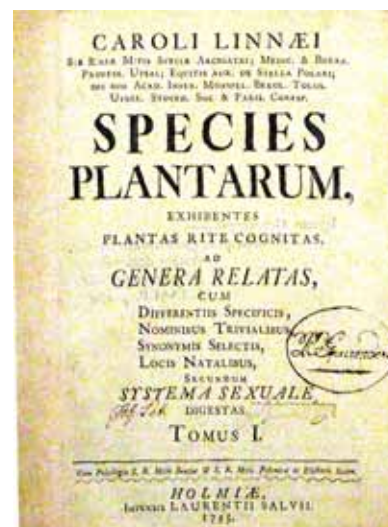


Bild 4: Species Plantarum

Das war ein großer Fortschritt, denn bis dahin wurden die Pflanzenarten durch eine Kette aneinandergehängender Adjektive bezeichnet – diese Methode war gleichzeitig Beschreibung *und* Benennung und schrecklich kompliziert (ein Beispiel dafür, das von Lamarck stammt, wird im Experten-Kasten ‚Die Kakteen von Linné‘ präsentiert; siehe Seite 14). Als zweites führte Linné ein hierarchisches Ordnungsprinzip ein, mit dem Struktur in die verwirrende Vielzahl der Arten gebracht werden konnte. Bei ihm gab es vier Kategorien: Art (Species), Gattung (Genus), Ordnung (Ordra) und Klasse (Classis), wobei jede Kategorie die Elemente der vorangegangenen zusammenfasste. Also: ähnliche Arten ergeben eine Gattung, ähnliche Gattungen eine Ordnung und ähnliche Ordnungen werden zu einer Klasse zusammengefasst. Diese vier Kategorien heißen auch Rangstufen der Taxonomie oder Taxa (Singular: das Taxon). Wie wir später sehen werden, gilt der Linné'sche Entwurf in seinen Grundzügen auch heute noch, wenngleich noch zusätzliche Rangstufen, wie zum Beispiel die Familie (Familia), die Unterfamilie (Subfamilia) und der Tribus, hinzugekommen sind.

Das System von Linné war ein künstliches, was bedeutet, dass er die Arten nach ihrer äußerlichen Ähnlichkeit, nicht aber nach dem Verwandtschaftsgrad angeordnet hat. Der Begriff der Verwandtschaft und der damit verbundene Gedanke, dass Arten sich verändern können und sich aus ihnen neue Arten entwickeln, kam erst ungefähr hundert Jahre später durch Charles Darwin in die Welt. Im Gegensatz zu Darwin glaubte Linné, der übrigens ein frommer Mann war, wie die allermeisten seiner Zeitgenossen, dass die Arten, einmal von Gott erschaffen, in ihrem Aussehen und ihrer Zahl unveränderlich seien. Damals waren etwa 14.000 Pflanzenarten und ungefähr 4.000 Tierarten bekannt und diese Anzahl galt seit der Schöpfung unveränderlich, abgesehen davon von jenen Unglücklichen, die bei der Sintflut ertrunken und ausgestorben waren. Die dritte geniale Idee von Linné, nach der Einführung der binären Nomenklatur und der hierarchischen, abgestuften Ordnung, war das Prinzip nach dem die Arten anzuordnen waren. Er ordnete die Pflanzen danach, wieviel Staub- und Fruchtblätter sie hatten und die Säugetiere nach der Anzahl ihrer Zähne. Das war sehr praktisch, weil diese Merkmale sehr leicht erfasst werden können und es mit ihrer Hilfe möglich war, eine unbekannte Art ganz einfach und rasch in das System einzuordnen. Aber diese geniale Idee hatte schon damals ihre Nachteile. Das gemeinsame Merkmal der Nelkengewächse ist ihre Fünzfähligkeit: wir zählen 5 Staubblätter und 5 Fruchtblätter. Nur stimmt es leider *manchmal* nicht. Die zweimännige Schuppenmiere (*Spergularia diandra*) hat, wie der Name schon andeutet, nur zwei Staubblätter, ist aber trotzdem wie alle anderen *Spergularia*-Arten ein echtes Nelkengewächs, was man an vielen anderen Merkmalen erkennen kann. Außerdem ist die Fünzfähligkeit durchaus kein exklusives Kennzeichen der Nelkengewächse, denn sie kommt im Pflanzenreich häufiger vor, zum Beispiel bei den Rosen und den Hahnenfußgewächsen, mit denen die Nelken nun überhaupt nicht näher verwandt sind. Übrigens zählt auch die Pflanzenfamilie der Kakteen (*Cactaceae*) zur gleichen Ordnung wie die Nelkengewächse, zu den *Caryophyllales* nämlich, was allerdings nur noch bei manchen Kakteen an den 5 Fruchtblättern zu erkennen ist zu erkennen ist. Wir sehen jedenfalls, dass wir für die Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Arten noch mehr Informationen brauchen als nur die Blütenblattzahlen.

Bild 5: *Lophophora williamsii*

Bild 6: Echinopsis Hybride 'Apricot' (Aufnahme: Helga Januschkowitz, Andreae Kakteenkulturen ©)

Aber nun wieder zurück zur binären Nomenklatur von Linné. Der erste Name, mit großem Anfangsbuchstaben, gibt die Bezeichnung der Gattung an, und der zweite, mit kleinem Anfangsbuchstaben, die Bezeichnung der Art: *Mammillaria hahniana*. Die Bestandteile der Namen sind meistens dem Lateinischen oder dem Altgriechischen entnommen, aber Elemente aus anderen Sprachen kommen auch vor und noch häufiger als diese sind Begriffe aus der Geografie (wie Peru in *Cereus peruvianus*, der heute zu *Cereus repandus* gestellt ist) oder Eigennamen von Personen, die dadurch geehrt werden, indem eine Art oder Gattung nach ihnen benannt wurde (Williams in *Lophophora williamsii*). In den letzten Fällen wurden früher übrigens die Artnamen auch mit großem Anfangsbuchstaben geschrieben, also: *Lophophora Williamsii*, *Echinocactus Grusonii*, *Parodia (Notocactus) Leninghausii*, *Echinocereus Engelmannii* (nach den Herren Williams, Gruson,

Leninghaus und Engelmann). In alten Büchern findet sich das bisweilen noch. Man ist später davon abgekommen, um eine mögliche Verwechslung mit Zuchtformen, deren Sortenname ja ebenfalls groß geschrieben wird, zu vermeiden, z.B. die *Echinopsis*-Hybride ‚Apricot‘. Der kritische Leser wird sich hier vielleicht fragen, wie es möglich sein soll, eine *Echinopsis* ‚Apricot‘ mit einem *Williamsii* zu verwechseln, wenn auch beide sehr hübsch sind (siehe Bild 5 und Bild 6).

Die Kakteen von Linné

Heute sind etwa 1.600 Arten von Kakteen bekannt, die sich auf ca. 120 Gattungen verteilen; beschrieben wurden aber sehr viel mehr Arten, ungefähr 20.000. Die meisten davon wurden mit anderen zusammengefasst oder es waren Doppelbeschreibungen und sie sind in der Synonymie verschwunden. Wieviel Arten es tatsächlich sind, darüber streiten sich die Taxonomen bis heute. Und es werden immer noch neue Arten entdeckt! Linné hatte es da noch viel einfacher. Als er 1753 seine ‚Species Plantarum‘ veröffentlichte, nahm er 22 Kakteenarten in dieses Werk auf und fasste sie alle zu der Gattung *Cactus* zusammen. Von diesen tragen heute noch 17 Arten seinen Namen als Erstautor, obwohl sie bereits vor ihm bekannt und beschrieben waren, aber mit der Einführung der Linné'schen Methode wurden die alten Namen ungültig. Bei den anderen ging der von Linné festgelegte Artname verloren. Was er mit *Cactus heptagonus* gemeint hat, ist heute nicht mehr festzustellen. Er ist jedenfalls nicht identisch mit dem *Cactus heptagonus* Vell. 1829, der heute *Pilosocereus arrabidae* heißt.

Alter Name	Heutiger Name und Heimat
<i>Cactus pentagonus</i>	<i>Acanthocereus tetragonus</i> (Linnaeus) Hummelinck 1938 Florida, Mexiko bis nördliches Südamerika, Karibik
<i>Cactus tetragonus</i>	<i>Acanthocereus tetragonus</i> (Linnaeus) Hummelinck 1938 Florida, Mexiko bis nördliches Südamerika, Karibik
<i>Cactus hexagonus</i>	<i>Cereus hexagonus</i> (Linnaeus) P. Miller 1768 Guyana, Französisch Guyana, Surinam, Venezuela
<i>Cactus heptagonus</i>	???
<i>Cactus peruvianus</i>	<i>Cereus repandus</i> K. Schumann 1890 unsicher, da weit kultiviert, eventuell Karibik
<i>Cactus repandus</i>	<i>Cereus repandus</i> (Linnaeus) P. Miller 1768 vermutlich westliche Karibik, Venezuela
<i>Cactus moniliformis</i>	<i>Consolea moniliformis</i> (Linnaeus) A. Berger 1926 Kuba, Hispaniola
<i>Cactus phyllanthus</i>	<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (Linnaeus) Haworth 1826 Mexiko bis Südamerika
<i>Cactus triangularis</i>	<i>Hylocereus triangularis</i> (Linnaeus) Britton & Rose 1909 Karibik
<i>Cactus mammillaris</i>	<i>Mammillaris mammillaris</i> (Linnaeus) Karsten 1882 Kleine Antillen, NL-Antillen, Venezuela
<i>Cactus melocactus</i>	<i>Melocactus caroli-linnaei</i> N.P. Taylor 1991 Jamaika
<i>Cactus opuntia</i>	<i>Opuntia ficus-indica</i> (Linnaeus) P. Miller 1768 Ursprung vermutlich Mexiko, heute weltweit angebaut
<i>Cactus cochenillifer</i>	<i>Opuntia cochenillifera</i> (Linnaeus) P. Miller 1768 Ursprung vermutlich Mexiko, heute angebaut und weit verbreitet
<i>Cactus flagelliformis</i>	<i>Disocactus flagelliformis</i> (Linnaeus) Barthlott 1991 Mexiko, eventuell alte Kulturpflanze
<i>Cactus grandiflorus</i>	<i>Selenicereus grandiflorus</i> (Linnaeus) Britton & Rose 1909 Westindien
<i>Cactus curassavicus</i>	<i>Opuntia curassavica</i> (Linnaeus) P. Miller 1768 "aus Curaçao", Kleine Antillen, Venezuela, Kolumbien
<i>Cactus ficus-indica</i>	<i>Opuntia ficus-indica</i> (Linnaeus) P. Miller 1768 Ursprung vermutlich Mexiko, heute weltweit angebaut
<i>Cactus tuna</i>	<i>Opuntia tuna</i> (Linnaeus) P. Miller 1796 Dominikanische Republik, Jamaika
<i>Cactus pereskia</i>	<i>Pereskia aculeata</i> P. Miller 1768 Karibik, N-, O- und SO-Südamerika
<i>Cactus portulacifolius</i>	<i>Pereskia portulacifolia</i> (Linnaeus) A. P. de Candolle 1828 Hispaniola
<i>Cactus lanuginosus</i>	<i>Pilosocereus lanuginosus</i> (Linnaeus) Byles & G. D. Rowley 1957 Curaçao und nördliches Südamerika
<i>Cactus royenii</i>	<i>Pilosocereus royenii</i> (Linnaeus) Byles & G. D. Rowley 1957 Karibik, Yucatan-Halbinsel von Mexiko

Die Kakteen von Linné

Melocactus wurde als Gattung von Link und Otto 1827 eingerichtet, zu einer Zeit als Linnés *Cactus melocactus* noch Bestand hatte. Es war völlig klar, dass die Art von Linné zur Gattung *Melocactus* gehörte, aber einer Umbenennung unter Beibehaltung der Linné'schen Artbezeichnung kam nicht in Frage, weil *Melocactus melocactus* in der Botanik – anders als in der Zoologie – kein erlaubter Name ist. (Es handelt sich um ein sogenanntes Homonym, was bedeutet, dass Art- und Gattungsname gleich [gr. homo] sind.) Das gleiche gilt für *Pereskia aculeata* – der ‚logische‘ Name wäre *Pereskia pereskia*, was aber nicht möglich ist. Deswegen gilt die von Miller gewählte Bezeichnung.

Die Kakteen, die damals bekannt waren, kamen aus der Karibik, aus Mexiko oder dem nördlichen Süd-Amerika, aus den Gebieten, die bereits einigermaßen gut erforscht waren. Es handelt sich überwiegend um häufig vorkommende und große, auffällige Arten – Cereen und Opuntien. Die Kugelformen sind nur durch zwei Arten vertreten: *Cactus melocactus* von Jamaika und *Cactus mammillaris* aus Venezuela und den Kleinen Antillen. Bei *Cactus flagelliformis* handelt es sich vielleicht um eine alte Kulturpflanze, die möglicherweise den Azteken schon bekannt war. Trotz ihrer geringen Zahl sind schon alle wichtigen Formengruppen vertreten: Laubkakteen (*Pereskia*), Feigenkakteen, aufrechte Säulen, Ranker (*Hylocereus*, *Selenicereus*), Epiphyten (*Disocactus*) sowie große (*Melocactus*) und kleine Kugelformen (*Mammillaria*). Interessant ist, dass Linné die letztere zur Leitart der Gattung *Cactus* machte.

Er unterteilte seinen Genus *Cactus* mit 22 Arten in vier Sektionen:

1. *Cerei angulati erecti* (aufrechte Säulen – 8 Arten, und Pereskien – 2 Arten)
2. *Cerei repentes radicularibus lateralibus* (hängende, kriechende Säulen – 4 Arten)
3. *Echino Melocacti subrotundi* (Kugelformen – 2 Arten)
4. *Opuntiae proliferis compressae articularis* (Opuntien – 6 Arten)

Die Linné'sche Methode der zweistufigen – binären – Nomenklatur hat sich nicht sofort durchgesetzt. Manche Botaniker blieben dem alten Stil treu, bei dem die Benennung gleichzeitig Namensgebung und Beschreibung war. Dem Gattungsnamen nachgestellt, wurden etliche beschreibende Adjektive aneinandergehängt, wobei sehr lange Wortketten entstehen konnten. Hier ein Beispiel:

Cactus parasiticus aphyllus ramosus propendens ramularis gracilibus teretibus striatis.

Übersetzt etwa: Ein parasitischer Kaktus, blattlos, verzweigt herabhängend, mit zierlichen, runden und gestreiften Zweigen. Für einen Namen viel zu lang – für eine Beschreibung viel zu knapp. Mit ‚parasitisch‘ war übrigens epiphytisch wachsend gemeint, also auf Bäumen aufsitzend. Es handelt sich um die Pflanze, die uns heute als *Rhipsalis baccifera* (J. S. Miller) Stearn 1939 bekannt ist.

Trotz der epochemachenden Erfindung von Linné sollte nicht vergessen werden, dass weder Taxonomie noch Systematik wie auch die Kakteenkunde nicht mit Linné beginnen. Er hatte Vorläufer und er hat etliches von ihnen übernommen. Die Bezeichnungen *Cereus*, *Melocactus*, *Opuntia* und *Pereskia* sind älter als seine „Species Plantarum“ – zum Teil viel älter! Plumier prägte den Begriff *Pereskia* für Laubkakteen schon 1703, Paul Hermann schuf noch früher, nämlich 1698, den Namen *Cereus* und Joseph Pitton de Tournefort führte die Gattungsbegriffe *Melocactus* (1719) und *Opuntia* (1701) in die wissenschaftliche Kakteenkunde ein (wobei der Name *Opuntia* für die Feigenkakteen womöglich noch älter ist). Linné machte also quasi einen Schritt zurück, als er alle 22 Kakteenarten in einer Gattung – *Cactus* – zusammenfasste.

Ein internationaler Code für Pflanzennamen

„Veröffentlichung in Handelskatalogen oder nichtwissenschaftlichen Zeitungen stellt vom 1. Januar 1953 an, jene in Samentauschlisten vom 1. Januar 1973 an keine wirksame Veröffentlichung dar.“ ICBN, Artikel 30

Ganz gleich, aus welcher Sprache der Name einer Kakteenart hergeleitet wurde, Schreibweise, Grammatik und Aussprache richten sich immer nach den Regeln des klassischen Lateins. Das gilt auch für altgriechische Wortanteile und Personennamen. Deswegen schreibt es sich beispielsweise *Mammillaria guelzowiana*, nicht *gülzowiana*, obwohl die Pflanze nach einem Herrn Gülzow benannt ist, weil das Latein nun mal keine deutschen Umlaute kennt, und *Cephalocereus* nach dem griechischen *kephale* (Kopf) schreibt sich mit „c“ statt „k“, weil das „k“ im Lateinischen zwar vorkommt, aber eher selten ist.

Diese Regelungen und andere wurden durch den ICBN festgelegt. ICBN ist die Abkürzung für International Code of Botanical Nomenclature – eine international gültige Vereinbarung für die Benennung von Pflanzen. Eine Kommission von weltweit führenden Botanikern trifft sich in regelmäßigen Abständen, überprüft den Code und passt ihn gegebenenfalls an neue Erkenntnisse an.

Der aktuelle Code ist der von Wien, benannt nach der Stadt, in der 2005 das letzte Treffen der Kommission stattgefunden hat. Im ICBN werden nicht nur die Vorschriften für die Schreibweise der Namen bestimmt, sondern auch Regeln, die festlegen, wann ein Name gültig ist und was bei einer Erstbeschreibung alles beachtet werden muss. Wer eine Kakteenart neu beschreiben will, sollte mit dem Code, der etwa 100 DIN A4-Seiten mit Regeln und Beispielen umfasst, gründlich vertraut sein! Da wir hier keine Anleitung zum Verfassen von Erstbeschreibungen geben wollen, können wir uns auf das Wesentliche beschränken. Die Ziele des ICBN lassen sich am besten veranschaulichen, wenn man aus der Präambel zitiert:

„Dieser Code soll die Richtlinien geben für die Benennung taxonomischer Gruppen und die Vermeidung und Verwerfung von Namen, die zu Irrtum oder Zweifel Anlass geben oder die Wissenschaft in Verwirrung stürzen.“

Soweit der Code. Letzteres, nämlich ‚Namen, die zu Irrtum oder Zweifel Anlass geben oder die Wissenschaft in Verwirrung stürzen‘ hat es in der Vergangenheit leider nur allzu oft gegeben. Wir werden später im Kapitel über Systematik sehen, warum das so war. Aber zuerst sollen die wichtigsten Regeln vorgestellt werden. (Weiter auf Seite 17)

Amerikanische Kakteenamen

Kakteenfreunde verreisen gerne und am liebsten natürlich in die Heimatländer der Kakteen. Für Besucher der USA mag die folgende Liste vielleicht hilfreich sein. Sie zeigt aber auch, welcher Einfallsreichtum und welcher Sprachwitz hinter den Namen für einheimische oder eingebürgerte Pflanzen steckt.

Artichoke Cactus – *Obregonia denegrii*, wegen der Ähnlichkeit zu einer Artischocke

Barrel Cactus – *Echinocactus* und *Ferocactus* spp., ein Kaktus, groß wie ein Fass, rund und voll mit Wasser, manchem Dürstenden werden sie das Leben gerettet haben

Beaver Tail Cactus – *Opuntia basilaris*, wegen der Form der Sproßglieder, unten dünn und oben breit

Cholla – *Cylindropuntia* spp. besonders *C. bigelovii*, [chój-ja], spanisch für Glied

Deerhorn – *Peniocereus greggii*, deer ist der Hirsch, also Hirschgeweihkaktus

Drunkard's Dream – *Hattoria salicornioides*, jedes Sproßstück hat die Form einer umgedrehten Flasche; das ist der Traum des Säufers: eine Flasche nach der anderen und immer wachsen neue nach

Fishhook Cactus – *Sclerocactus* spp., besonders *S. scheeri*, die Dornen sind gebogen wie ein Angelhaken. Die Indianer sollen tatsächlich Hakendornen von Kakteen für den Fischfang verwendet haben

Giant Cactus – *Carnegiea gigantea*, der Riese unter den US-amerikanischen Kakteen und das Wahrzeichen von Arizona; bekannt aus vielen Wild-West-Filmen (siehe auch Saguaro)

Hedgehog Cactus – *Echinocereus* spp., hedgehog ist der Igel, also Igelkaktus



Escobaria vivipara

(Aufnahme Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©)

Hen and Chicken – *Escobaria vivipara*, dieser lebendgebärende Kaktus ist oft von Jungpflanzen umgeben wie eine Glucke (hen) von ihren Küken (chicken)

Ladyfinger – *Mammillaria elongata*, die Sprosse sind schlank und elegant wie Damenfinger



Mammillaria elongata

Lamb's Tail Cactus – *Echinocereus schmollii* (früher: *Wilcoxia*), die Triebe sind so dünn wie ein Lämmerschwanz

Leaf Cactus – *Pereskia* spp., das ist einfach: Blattkaktus

Amerikanische Kakteenamen

Lemon Vine – *Pereskia aculeata*, die Blüten duften nach Zitronen (vine = Ranke)



Ariocarpus retusus

Living Rock – *Ariocarpus* spp., lebender Felsen, Pflanzen wie aus Stein geschnitzt

Mescal Button – *Lophophora williamsii*, Schnapsknopf, obwohl Mescal ein Agavenschnaps ist

Mistletoe Cactus – *Rhipsalis baccifera*, wenn die Triebe Früchte tragen, erinnern sie an Mistelzweige

Moon Cactus – *Harrisia martinii*, nächtliche Blüten, groß und weiß und rund wie der Vollmond

Mother of Hundreds – *Mammillaria compressa*, diese Art verzweigt dichotom und bildet riesige, wirklich fast 100-köpfige Gruppen

Nipple Cactus – *Mammillaria longimamma* und andere, diese haben besonders große Brustwarzen



Mammillaria longimamma

Noodle Cactus – *Rhipsalis micrantha*, wegen der nudeldünnen Triebe

Organ Pipe – *Stenocereus thurberi*, erinnert an die Orgel in der Kirche

Pencil Cactus – *Echinocereus poseelgeri*, Bleistiftkaktus, wegen der bleistiftdünnen Triebe – es gibt aber noch einen

Mexican Pencil Cactus, *Euphorbia pteroneura*, kein Kaktus, sondern ein Wolfsmilchgewächs!

Prickly Pear – *Opuntia* spp., stachelige Birne, wegen der oft essbaren Früchte

Rat Tail – *Aporocactus flagelliformis* (heute zu *Disocactus* gestellt), nicht sehr nett; die herabhängenden Triebe sehen nicht wirklich so aus wie Rattenschwänze, aber der deutsche Name – Peitschenkaktus – ist auch nicht besonders sympathisch.

Saguaro [se-gwä-ro] – *Carnegiea gigantea*; der indianische Name für diese Pflanze

Sand Dollar – *Astrophytum asterias*; rund und flach wie eine Münze, die auf dem Wüstensand liegt



Astrophytum asterias

Strawberry Cactus – *Echinocereus enneacanthus*, die Früchte schmecken nach Erdbeere, aus ihnen wird sogar Konfitüre zubereitet

Sweet Potato Cactus – *Peniocereus greggii*, die Süßkartoffel mit Dornen. Gegessen werden die unterirdischen Speicherwurzeln, nicht die dünnen Triebe (vergl. Deerhorn)

Teddy Bear Cactus – *Opuntia microdasys*, flauschig wie ein Teddybär (aber besser nicht anfassen!)

Texas Pride oder Glory of Texas – *Thelocactus bicolor*, der Stolz Texas', ein schöner Name für diesen prächtigen Kaktus

Vanille Cactus – *Selenicereus grandiflorus*, weil die Blüten nach Vanille duften

Neben diesen netten, teilweise ironischen Namen gibt es noch ein paar weniger nette. Sie stehen für die Probleme, die Kakteen am Standort den dortigen Bewohnern bereiten können:

Creeping Devil – *Stenocereus eruca*, wie eine Raupe kriecht dieser Cereus über den Sand. Dem Reisenden in der glühenden Hitze von Niederkalifornien mag er in der Tat wie ein Teufel vorkommen

Amerikanische Kakteenamen



Stenocereus eruca

Devil's Claw – *Sclerocactus* spp. – des Teufels Klaue

Devil's Head – *Echinocactus horizontalis*, der Teufel streckt seinen Kopf aus der Erde. Aber seit wann hat er statt Hörnern Dornen?

Devil's Pincushion – diverse Arten, des Teufels Nadelkissen, wegen der Dornen

Horse crippler – *Homalocephala texensis* (heute zu *Echinocactus* gestellt), Pferde können lahm werden, wenn sie reintreten. Keine Freude für den Cowboy. Und für das Pferd schon gar nicht.

Lizard catcher – *Mammillaria grahamii*, Eidechsenfänger, weil kleine Eidechsen in den Hakendornen hängenbleiben können, wenn sie von den süßen Früchten naschen wollen, die auch von Menschen sehr geschätzt werden.

Eine Erstbeschreibung muss eine Beschreibung oder eine Diagnose in lateinischer Sprache enthalten (dies gilt allerdings nicht für fossile Pflanzen, sollte also einmal ein fossiler Kaktus gefunden werden, dann kann dessen Erstbeschreibung in einer lebenden Sprache erfolgen). Diagnose und Beschreibung sind Begriffe für zwei verschiedene Dinge! Unter „Beschreibung“ ist die Beschreibung des Typusexemplars der neuen Art zu verstehen, wohingegen „Diagnose“ weiter gefasst ist – sie ist die Angabe dessen, wodurch sich die neue Art nach Meinung des Autors von anderen Arten unterscheidet. Deswegen muss die Diagnose die gesamte Variabilität der neuen Spezies berücksichtigen und dazu stützt sie sich nicht auf ein einzelnes Exemplar, sondern auf mehrere oder viele. Der Grund ist einleuchtend. Nur wenn die Variabilität der neuen Art sicher erfasst wird, kann sie sauber von anderen bestehenden Arten abgegrenzt werden. Und gerade Kakteen können sehr variabel sein. Eine Diagnose ist also „mehr“ als nur eine Beschreibung. Die Exemplare, auf denen die Beschreibung oder Diagnose basieren, die also den Typus bilden, müssen in einem öffentlichen Herbarium oder in einer anderen öffentlichen Sammlung hinterlegt werden, dabei darf es sich aber nicht um lebende Pflanzen oder Kultorexemplare handeln! Sinn dieser Bestimmung ist, dass jeder Wissenschaftler die Möglichkeit hat, anhand des Herbarmaterials die Angaben der Erstbeschreibung zu überprüfen. Eines der hinterlegten Exemplare wird zum Holotypus und ist der sogenannte Namensträger. Der Name der neuen Art ist unwiderruflich mit diesem Stück verknüpft. Kultivierte Pflanzen gelten nicht als Typusexemplare, weil die Kultur – gerade bei Kakteen! – das Aussehen der Pflanzen ganz entscheidend verändern kann. Da Kakteen sehr wasserhaltig sind, kann man sie nicht einfach wie Gänseblümchen zwischen Löschpapier pressen. Als Herbarmaterial dienen Blüten oder kleine Stücke aus dem Spross (für Beispiele siehe Bild 25, Bild 26 und Bild 27, Seite 42ff). Ist es nicht möglich, Pflanzen dauerhaft zu konservieren, dann können auch Abbildungen (Zeichnungen oder Fotos) hinterlegt werden. Bei der Bezeichnung der Typus-Exemplare gibt es eine verwirrende Fülle von Begriffen, die für den interessierten Leser in einem Experten-Kasten auf Seite 18 erklärt werden.



Bild 7: *Astrophytum asterias*, mit dem typischen roten Schlund
(Hier eine Hybride mit *A. capricorne*)

Noch eine Anmerkung zum Holotypus. Es klingt seltsam, aber das Exemplar, das als Holotypus in einem Herbarium hinterlegt wurde, muss nicht unbedingt typisch – im Sinne von charakteristisch oder repräsentativ – für die Spezies sein. Gleiches gilt für die Typart einer Gattung. Warum ist das so? Wenn ein Botaniker eine neue Art oder Gattung beschreibt, kennt er häufig nicht die gesamte Variationsbreite (was allerdings wünschenswert wäre). Das gleiche gilt für den Typ-Standort; das, was als ‚habitat‘ (Standort) oder ‚patria‘ (Heimat) in der Beschreibung genannt wird, muss nicht unbedingt den Hauptverbreitungsschwerpunkt bezeichnen. Kakteen werden (und wurden!) oft in einzelnen Stücken gefunden und nicht immer unbedingt an Orten, an denen sie häufig vorkommen. Der Baron Karwinsky fand auf seiner zweiten Mexikoreise im Staat Tamaulipas das *Astrophytum asterias*. Zuccarini beschrieb die Art 1845 als rein gelb blühend – von einem roten Schlund ist in seiner Erstbeschreibung nicht die Rede. In der Folge verschwand die Art aus den europäischen Sammlungen, galt lange Zeit als verschollen und wurde erst 1919 wieder entdeckt. Aber der Wiederfund sorgt zunächst für Verwirrung, denn die meisten Pflanzen blühen in Kultur gelb mit einem deutlich rotgefärbten Schlund, so dass man zunächst glaubte, es sei eine zweite Art entdeckt worden. Allerdings waren unter den Kulturpflanzen auch einige Exemplare mit vollständig gelber Blüte und sogar eins mit roter Blüte dabei. Zuccarini hatte offenbar ein eher ‚untypisches‘ Exemplar vor sich gehabt und dieses zum Typus ernannt. Und der Standort? Zuccarini hatte einfach nur ‚Kaiserreich Mexiko‘ angegeben, was natürlich recht ungenau ist. Nach heutiger Kenntnis wächst das *Astrophytum asterias* in den mexikanischen Staaten Tamaulipas und Nuevo León, als auch im südlichen Texas¹.

Bezeichnungen der Typen und ihre Bedeutung

Der Autor einer neuen Art muss

- (1) ihr einen Namen geben
- (2) eine lateinische Beschreibung oder Diagnose verfassen
- (3) ein Typexemplar hinterlegen und
- (4) eine gültige Erstbeschreibung veröffentlichen.

Jeder Autor muss bei einer Veröffentlichung ein oder mehrere Exemplare in einer öffentlichen Sammlung hinterlegen als Belegstücke für die Beschreibung oder Diagnose seiner neuen Art (Gattung oder Familie). Davon ist eins das Typ-Exemplar, auf dem die Beschreibung beruht und dem der Name zugeordnet wird. Im Englischen wird es ‚name bearer‘ genannt – Namensträger. Die anderen Exemplare können die Variabilität der Art abbilden; ihnen kommt eine besondere Bedeutung zu, wenn das Typ-Exemplar verloren geht. Die Namen der Belegstücke sind schon fast eine Wissenschaft für sich.

Holotypus – Das vom Autor benutzte (einzelne!) Typ-Exemplar oder dessen Abbildung.

Isotypus – Jede Doublette des Holotypus.

Lectotypus – Ersatzexemplar für den Holotypus, falls dieser vernichtet wurde, verloren ging, es nie einen gab oder wenn es sich herausstellt, dass der bei der Veröffentlichung verwendete Holotyp zu einer anderen Art gehört.

¹ Texas wurde am 29. Dezember 1845 per Vertrag Mitglied der Vereinigten Staaten von Amerika. Zwischen 1836 und 1845 war es eine unabhängige Republik, also nicht mehr Bestandteil von Mexiko.

Bezeichnungen der Typen und ihre Bedeutung

Syntypus – Wenn kein Holotyp bezeichnet wurde, jedes von zwei oder mehreren im Protolog zitierten oder gleichzeitig als Typen bezeichnete Exemplare. (Protolog: Alles, was mit dem Namen bei seiner gültigen Veröffentlichung verbunden ist, also Beschreibung, Diagnose, Abbildungen, Literaturzitate, Synonymie, geografische Angaben, Belegzitate, Erörterungen und Bemerkungen.)

Paratypus – Exemplar, das im Protolog zitiert wird, aber weder Holotypus, noch Isotypus, noch einer der (zwei oder mehr) Syntypen ist.

Neotypus – Ein Exemplar oder eine Abbildung, die gewählt wird wenn (und solange) das Originalmaterial der Beschreibung nicht auffindbar ist.

Epitypus – Der Epityp ist ein Exemplar oder eine Abbildung, welche(s) zum Zwecke der Interpretation als Typus gewählt wird, wenn der Holotypus, der Lectotypus, der früher bezeichnete Neotypus oder das gesamte Originalmaterial, das im Zusammenhang mit einem gültig veröffentlichten Namen steht, nachweisbar mehrdeutig ist und zum Zweck der eindeutigen Anwendung des Namens eines Taxons nicht eindeutig zugeordnet werden kann. Wird ein Epitypus bezeichnet, dann muss der Holo-, Lecto-, oder Neotypus, den er ergänzt, ausdrücklich zitiert werden.

Ganz wichtig ist, dass die Veröffentlichung von neuen Arten in einem allen Botanikern zugänglichen Publikationsorgan erscheint. Nichtwissenschaftliche Zeitschriften zählen dabei nicht. Wird ein neuer Name in einer nichtwissenschaftlichen Zeitschrift veröffentlicht, dann ist er ungültig. Es genügt also nicht, die Beschreibung einer neuen Art im „Nordrheinhessischen Winzerblatt“ abzudrucken.

Zusätzlich zur Veröffentlichung muss der Autor sicherstellen, dass der von ihm publizierte Name auch registriert wird. Die Registrierung geschieht, indem der Autor eine Kopie seiner Veröffentlichung an eines der von der Internationalen Vereinigung für Pflanzen-Taxonomie (IAPT) benannten Registrierungsbüros einschickt. Nur mit der Registrierung kann das neue Taxon in den Gray Herbarium Index aufgenommen werden, das Verzeichnis aller gültigen botanischen Taxa der Neuen Welt. Für Pflanzenarten der Alten Welt ist der Index Kewiensis zuständig.

Nach diesen Ausführungen ist klar, dass die Beschreibung von neuen Taxa eine Sache für Fachleute ist; dem Laien tun sich hier allzu viele Fallstricke auf. Dazu ein Beispiel. Ein süddeutscher Kakteenfreund pflegte in seinem Gewächshaus liebevoll einen Säulenkaktus, der im Laufe vieler Jahre zu einer Höhe von fünf Metern heranwuchs und schließlich erblühte. Der Freund, nennen wir ihn Herr Kappelrock, entschied, dass sein Kaktus etwas ganz Neues sein müsste und entschloss sich, diese Entdeckung der Fachwelt nicht zu verheimlichen. Er beschrieb in einer Zeitschrift für Kakteenliebhaber die neue Art als *Trichocereus kappelrockianus*, aber seine Erstbeschreibung war ungültig, obwohl er sie mit fünf schönen Fotografien illustriert hatte. Warum war sie ungültig? Ob es sich bei der Zeitschrift für Kakteenliebhaber um eine wissenschaftliche Publikation handelte oder nicht, darüber kann man streiten, aber das war nicht der Grund. Sie war auch nicht ungültig, weil er den neuen Kaktus nach sich selber benannt hatte. Dies gilt zwar als unfein, doch verboten ist es nicht. Seine Erstbeschreibung war deswegen invalid, weil er weder eine lateinische Diagnose noch eine Beschreibung beigefügt hatte und außerdem hatte er es versäumt, Herbariummaterial in einer öffentlichen Sammlung zu hinterlegen. Diese Dinge werden aber, wie wir bereits sahen, vom Code zwingend verlangt. Zu guter Letzt war seine vermeintlich neue Spezies gar keine: es handelte sich nur um ein besonders prächtig entwickeltes Exemplar von *Trichocereus macrogonus* (heute zu *Echinopsis* gestellt), der in den Sammlungen meistens nur als Pfropfunterlage anzutreffen ist und deswegen praktisch nie die Blühreife erreicht.

Wie gesagt, eine neue Spezies nach sich selbst zu nennen, ist nicht verboten, aber verpönt, denn es sieht zu arg nach Selbstbeweihräucherung aus ... Trotzdem ist es schon vorgekommen. Dieser Sünde machte sich (jedoch nur scheinbar) Alwin Berger schuldig, als er *Opuntia bergeriana* beschrieb. Tatsächlich aber war es so, dass Berger nur den Nachlass des 1903 verstorbenen F. A. C. Weber aufarbeitete und nach den Aufzeichnungen von Weber hatte dieser eine *Opuntia bergeriana* vorgesehen. Berger erfüllte also nur den Wunsch des toten Freundes als er 1904 die *Opuntia bergeriana* F.A.C. WEBER EX BERGER veröffentlichte (heute zu *Opuntia elatior* P. MILLER 1768 gestellt).

Die Prioritätsregel – oder warum es keine *Neomammillaria* gibt

„Die Nomenklatur einer taxonomischen Gruppe beruht auf der Priorität der Veröffentlichung.“ ICBN, Grundsatz III

Es gilt immer der älteste Name, sofern er den Nomenklaturregeln entspricht und sofern er nicht mit dem Namen einer anderen, früher beschriebenen Art (Gattung, Familie) identisch ist. Das ist die sogenannte Prioritätsregel; sie gilt auch, wenn Arten oder Gattungen zusammengelegt oder neukombiniert werden. Vor einigen Jahren wurden von Kattermann die Gattungen *Neoporteria*, *Neochilenia*, *Pyrrhocactus*, *Islaya*, *Horridocactus*, *Thelocephala*, *Chileorebutia* und *Eriogyne* zusammengelegt. Der Name der neuen Gattung ist der älteste von diesen Gattungsnamen, also *Eriogyne*, wie man der folgenden Auflistung entnehmen kann:

Eriogyne PHIL. 1872 – von Philippi

Neoporteria BR. & R. 1922 – von Britton und Rose

Islaya BCKBG. 1934 – von Curt Backeberg

Horridocactus BCKBG. 1938 – von Curt Backeberg

Neochilenia BCKBG. 1942 – von Curt Backeberg

Pyrrhocactus RITTER 1959 – von Friedrich Ritter

Chileorebutia FRIČ EX RITTER 1959 – von Friedrich Ritter

Thelocephala RITTER 1980 – von Friedrich Ritter



Bild 8: *Eriogyne subgibbosa*



Bild 9: *Mammillaria coahuilensis*
(Aufnahme: Michael Wolf ©)

Damit stand fest, dass die neue Sammelgattung den Namen *Eriogyne* tragen musste – sehr zum Ärger etlicher Kakteenfreunde, denen die Gattungsbezeichnungen wie *Neochilenia* und *Neoporteria* als Synonym für die attraktiven „Chilenen“ ans Herz gewachsen waren.

Manchmal wählt ein Autor einen Namen, der bereits vergeben ist. So wollte einmal der bekannte tschechische Kakteenjäger Frič einen seiner Funde nach einem nicht weniger bekannten deutschen Kakteengärtner benennen und schlug für ihn den Namen *Haagea schwartzii* vor. Der Name *Haagea* war aber schon vergeben, was Frič nicht wissen konnte, und zwar für eine Gattung der Begoniengewächse! Damit war die Frič'sche *Haagea* ungültig und es musste ein neuer Name gefunden werden. Bödecker nannte dann 1926 die neue Gattung *Porfiria*, zu Ehren des früheren Präsidenten (manche sagen: Diktator) von Mexiko, Porfirio Diaz, der 1911 im Pariser Exil gestorben war. Fričs schöner Neufund bekam also den Namen *Porfiria schwartzii* (heute: *Mammillaria coahuilensis*)². Eine andere Möglichkeit wäre gewesen, aus *Haagea* eine *Neohaagea* zu machen. Der Vorsatz „Neo-“ zeigt immer an, dass der ursprünglich gewählte Name schon anderweitig vergeben war. Da war ein anderer Autor schneller! Hier einige Beispiele: *Neoporteria* – *Porteria* ist ein Baldriangewächs, benannt nach dem chilenischen Entomologen Carlos Porter; *Neolloydia* – *Lloydia*

² Die Sache ist tatsächlich noch etwas verwickelter. Die von Frič gewählte Bezeichnung ist ungültig, wegen der Begonie *Haagea*. Bödecker wusste nichts von Fričs (ungültigem) Namen; er beschrieb die Pflanze zum zweitenmal und zwar als *Porfiria coahuilensis*. Als er von der *Haagea schwartzii* erfuhr, versuchte er den von ihm gewählten Artnamen zu ändern, so dass eine *Porfiria schwartzii* entstanden wäre. Das ist aber nach den Regeln des ICBN nicht möglich. Trotzdem firmierte die Spezies in Kakteen-Kreisen lange unter dieser Bezeichnung. Das war auch insofern etwas unglücklich, weil es schon eine *Mammillaria schwartzii* gab (ohne t), was zu etlichen Verwechslungen führte.

(Faltenlilie) ist eine Gattung der Liliengewächse; *Neobesseyia* – *Besseyia* ist ein amerikanisches Braunwurzgewächs, entfernt verwandt mit Fingerhut und Löwenmäulchen; *Neogomesia* – *Gomesia* ist eine Orchidee; *Neobuxbaumia* – *Buxbaumia*, eine Moosgattung, aber nicht nach dem Kakteenbotaniker Professor Franz Buxbaum benannt, sondern nach dessen deutschem Namensvetter Johann Christian Buxbaum aus Merseburg (1693 – 1730). *Neowerdermannia* – *Werdermannia* ist ein Kreuzblütler, also mit dem Kohl verwandt und *Neoraimondia* – *Raimondia* ist eine Gattung, die zur weniger bekannten Familie der *Annonaceae* gehört. *Neochilenia* passt nicht ganz in diese Reihe, denn Backeberg hatte zuerst, 1938, eine Gattung *Chilenia* begründet (natürlich für Kakteen!) und 4 Jahre später noch eine *Neochilenia*.



Bild 10: Kein Moos! *Neobuxbaumia polylopha*

Der Name „*Neohaagea*“ wurde also nicht erschaffen. Die Gattung *Porfira* gibt es heute gar nicht mehr – sie wurde zu *Mammillaria* gestellt. Zu der Namensgebung von *Mammillaria*, der bei den Sammlern so beliebten und selbst den Laien als Warzenkaktus bekannte Gattung, gibt es eine eigene Geschichte. Als Haworth 1812 diesen Gattungsnamen wählte, hatte er übersehen, dass die Bezeichnung *Mammillaria* bereits vergeben war und zwar für eine Alge! In diesem Fall entschied die Nomenklatur-Kommission aber zu Gunsten von Haworth, denn die Alge *Mammillaria* war zwar gültig beschrieben worden, aber der Name ist nie in den praktischen Gebrauch gelangt. Man nennt das einen Namen ‚konservieren‘. Die *Mammillaria* (Kaktus) wurde gegenüber der *Mammillaria* (Alge) konserviert und damit wurde *Mammillaria* HAWORTH zu einem sogenannten *nomen conservandum*. So gab es für Haworth und seine *Mammillaria* eine Ausnahme von der Prioritätsregel und den Kakteenfreunden blieb eine „*Neomammillaria*“ erspart.

Von Umkombinationen und Klammerautoren

„*Echinocactus platensis*, *Quehlianum* und *Mihanowichii* gehören nach dem neuen System von Vaupel zu *Gymnocalycium*.“ F. Thomas, Kurze Anleitung zur Zimmerkultur der Kakteen, 1928

Hinter den Namen der Art (Gattung, Tribus, Familie) wird gewöhnlich noch der Name des Autors gestellt, eventuell gefolgt von der Jahreszahl der Veröffentlichung. Es ist seine Signatur – er unterschreibt mit seinem Namen und bürgt damit für die Qualität seiner wissenschaftlichen Arbeit. Dabei werden Autorennamen meistens abgekürzt, wobei die Abkürzungen natürlich eindeutig sein müssen. Das bekannteste aller Kürzel ist das L. von Linné – als Erfinder der binären Nomenklatur war er ihr erster Autor und konnte seinen Namen noch mit dem Anfangsbuchstaben abkürzen. Spätere Autoren mussten andere und meist längere Kürzel verwenden, damit eine eindeutige Zuordnung noch möglich war. Die Verwendung von Kürzeln ist allerdings nicht zwingend; der Name kann auch

vollständig ausgeschrieben werden: BACKEBERG und BCKBG sind beide möglich. Wichtige Autoren von Kakteen sind: Berger (BERGER), das amerikanische Team Britton und Rose (BR. & R.), Karl Schumann (K. SCH.), Engelmann (ENG.), de Candolle (DC), Zuccarini (ZUCC.), Pfeiffer (PFEIFF.), Lemaire (LEM.), Werdermann (WERDERM.), Friedrich Ritter (RITTER), Backeberg (BCKBG.) und Buxbaum (F. BUXB.), Buining (BUIN.) und Söhrens (SOEHR.). Einige der neuere Autoren sind beispielsweise Charles Glass, D.R. Hunt, N.P. Taylor und Fred Kattermann. Wer es ganz richtig machen will, schreibt hinter den Autorennamen oder dessen Abkürzung noch die Jahreszahl der Veröffentlichung. Der besseren Lesbarkeit halber werden Autorennamen meistens in KAPITÄLCHEN (das sind kleinformatige Großbuchstaben) gedruckt. Das sieht dann, mit Autoren für Gattung und Art, in vollständiger Form beispielsweise so aus:

Aztekium BOEDECKER 1929 *hintonii* GLASS & W.A. FITZ MAURICE 1992

oder, mit Angabe der Veröffentlichung, für die Gattung:

Aztekium BOEDECKER 1929 -- Monatsschr. Deutsch. Kakteen-Ges. 1: 52

und für die Art:

Aztekium hintonii GLASS & W.A. FITZ MAURICE 1992 -- Cact. Suc. Mex. 37(1): 13

(Monatsschr. Deutsch. Kakteen-Ges. steht für Monatsschrift der Deutschen Kakteengesellschaft und Cact. Suc. Mex. bedeutet Cactáceas y Suculentas Mexicanas; das sind die Titel der Journale, in denen die Erstbeschreibungen veröffentlicht wurden.)

Und welcher Autor signiert mit HORT. – wie bei *XHeliochia vandesii* (HORT.) ROWLEY? Keiner – mit dem HORT. wird angezeigt, dass es sich um eine Gartenform handelt, eine Züchtung – in diesem Fall um eine Kreuzung von *Heliocereus speciosus* und *Nopalxochia phyllanthoides* (heute zu *Disocactus* gestellt).



Bild 11: *Aztekium hintonii*

Bei der späteren Überführung von einer Art in eine andere, oder bei Umstellungen und Neukombinationen, wird zusätzlich zu dem Namen des Erstautors noch der Name des Bearbeiters genannt. Der Erstautor wird damit zum „Klammerautor“, dessen Nennung auch bei weiteren Umbenennungen erhalten bleibt. J. Söhrens beschrieb 1929 einen südamerikanischen Kugelkaktus und stellte ihn zur damaligen Sammel-Gattung *Echinocactus*. Damit war sein Name *Echinocactus aspillagai* SOEHR. 1929, oder, noch ausführlicher: *Echinocactus* LINK ET OTTO 1827 *aspillagai* SOEHR. 1929. Diese Art erlebte dann eine Reihe von Umstellungen, wodurch Söhrens zum Klammerautor wurde:

Neoporteria aspillagai (SOEHR.) BACKEBERG 1935

Neochilenia aspillagai (SOEHR.) BACKEBERG 1942

Pyrrhocactus aspillagai (SOEHR.) RITTER 1959

Eriosyce aspillagai (SOEHR.) KATTERMANN 1994

Wie wir schon gesehen haben, kam Fred Kattermann bei seiner Analyse von 1994, nach mehrjähriger Feldarbeit und unterstützt von molekularbiologischen Befunden, zu der Auffassung, dass die verschiedenen ‚Chilenen‘ wegen zu geringer Unterschiede im Blütenbau alle in eine Gattung gehörten und löste mehrere der alten Gattungen auf, darunter *Neoporteria*, *Neochilenia* und *Pyrrhocactus*. Ein *Echinocactus* wurde *aspillagai* deswegen nicht wieder, weil *Eriosyce* 1872 durch Philippi von *Echinocactus* abgespalten worden war und diese neue Gattung ihre Gültigkeit nie verloren hatte. Kattermann musste also auf diesen Namen aufsetzen.



Bild 12: *Astrophytum caput-medusae*

Jetzt ein neueres Beispiel, das wir uns ausführlicher anschauen wollen, weil es dabei hin- und hergegangen ist. Die beiden mexikanischen Botaniker Velazco und Nevárez beschrieben im Jahr 2002 eine sensationell neue Kakteenart, für die sie eine eigene Gattung schufen und die sie *Digitostigma caput-medusae* nannten. (Die Entdeckungsgeschichte der Art wird auf Seite 25 geschildert.) Aber *Digitostigma* hatte nicht lange Bestand. Der britische Kakteenexperte D.R. Hunt beschäftigte sich mit der neuen Art und kam bereits 2003 zum Schluss, dass die neue Art, so ungewöhnlich ihr Äußeres auch sein mochte, zur altbekannten Gattung *Astrophytum* gerechnet werden müsste. Deshalb wurde sie von ihm umkombiniert und hieß von nun an *Astrophytum caput-medusae* (VELAZCO & NEVÁREZ) D. HUNT 2003. Gleichzeitig, in der selben Publikation, schuf er die Untergattung *Stigmatodactylus*. Damit versuchte er, einen grammatikalischen Schnitzer der mexikanischen Originalveröffentlichung auszubügeln. Dort wurde auf die fingerförmige Gestalt der langen Warzen verwiesen, die mit Flecken besetzt sind. Aber *Digitostigma* bedeutet "fingerförmiger Fleck". Die Hunt'sche Wortschöpfung, *Stigmatodactylus*, dagegen bedeutet "gefleckter Finger" oder "Fleckenfinger" und kommt damit der von den Erstautoren ursprünglich gewollten Bedeutung näher. Velazco und Nevárez waren also in die Klammer verbannt worden. Doch dort blieben sie nicht lange.

Gleich im selben Jahr, also immer noch 2003, kam D. Hunt auf die Idee, Velazco und Nevárez hätten bei ihrer Veröffentlichung der Art gegen den Artikel 43.1 des ICBN verstoßen. Dieser besagt folgendes: Wenn es eine monospezifische Gattung gibt, also eine Gattung mit nur einer Art, dann muss der Gattungsname bereits vorher oder wenigstens gleichzeitig mit dem Artnamen publiziert worden sein. Und Hunt war der Meinung, das hätten die beiden Mexikaner versäumt, weil in ihrer Veröffentlichung nicht explizit von *Digitostigma* gen. nov. die Rede gewesen sei. Demzufolge wäre die Originalveröffentlichung von Velazco und Nevárez ungültig, und die dort veröffentlichten Namen auch! Also: *Digitostigma caput-medusae* = nom. inval. Und weil ein ungültiger Name nicht umkombiniert werden kann, wäre auch die Revision von Hunt ungültig!

Er setzte sich sofort wieder hin und veröffentlichte eine neue Revision. Dieser zufolge sollte die neue Art dann *Astrophytum caput-medusae* D. HUNT 2003 heißen. Ohne Klammerautoren. Weil ja die Arbeit von Velazco und Nevárez ungültig war.

Aber das war noch nicht das Ende. Durch eine Änderung des Codes (2005) wurde die Ehre von Velazco und Nevárez wieder hergestellt. Im Jahr 2005 schlugen R. Kiesling und D. Metzinger vor, den Artikel 37 entsprechend zu ändern. In ihrem Entwurf (Art. 37.7) heißt es: "Im Falle einer neuen monotypischen Gattung ist die korrekte Erwähnung oder der Verweis auf den Typ des Artnamens ausreichend". Und das hatten Velazco und Nevárez ja getan. Bei der Sitzung des Botanischen Kongresses in Wien (im Juli 2005) wurde Artikel 37.7 angenommen und seither heißt es ganz offiziell *Astrophytum caput-medusae* (VELAZCO & NEVÁREZ) D. HUNT 2003. Oder, noch ausführlicher: *Astrophytum* subgen. *Stigmatodactylus caput-medusae* (VELAZCO & NEVÁREZ) D. HUNT 2003. Und die beiden Entdecker sind wieder in der Klammer drin. Wenigstens das, hombres!

Hier noch einmal die Namen in ihrer Reihenfolge:

Digitostigma caput-medusae VELAZCO & NEVÁREZ 2002

Astrophytum caput-medusae (VELAZCO & NEVÁREZ) D. HUNT 2003

Astrophytum caput-medusae D. HUNT 2003

Astrophytum caput-medusae (VELAZCO & NEVÁREZ) D. HUNT 2003 (gültig seit 2005)

Die Entdeckung von *Astrophytum caput-medusae* – Eine Story mit drei Männern

Unter der glühenden Sonne Mexikos bewegte sich entlang der Überlandleitungen eine Taskforce der Elektrizitätswerke zur Überprüfung der Kabel und Trafostationen. Zu ihr gehörte auch der Kakteenexperte Manuel Nevárez de los Rayos. Auf seinen Wunsch hin begaben sich die Mannen in einer Arbeitspause auf die Suche nach *Echinocereus (Wilcoxia) poselgeri*. Der Suchauftrag lautet: Findet einen Kaktus mit langen dünnen Trieben, aus denen oben eine trichterförmige Blüte sprosst. Manuel zeigte seinen Kollegen auf Fotos, wie dieser Kaktus aussieht. Mit jenem Bild im Kopf zog die Rotte los. Nach einiger Zeit entdeckte einer der Kollegen, halb verborgen im Unterwuchs von Büschen, dünne, weiß beflockte Stäbchen mit Knospen an den Enden. Sie waren nur zu erkennen, weil eine Knospe sich schon geöffnet hatte und die Blüte aus dem Gewirr von Grashalmen und dünnen Ästen herausragte.

Das war der erste Mann, der *Astrophytum caput-medusae* erblickte.

Doch er zögerte. War das nun die Pflanze, die sie hatten suchen sollten? Oder war das etwas anderes? Er versuchte, sich an die Fotos zu erinnern. Irgendwie sah das hier anders aus. Das Ding hatte keine Stacheln. Aber irgendwie war es auch ähnlich. Dünne Stäbchen. Doch die Blüte oben drauf war gelb, nicht rötlich. Sollte er einfach weitergehen? Oder sollte er Manuel rufen und sich vielleicht von dem auslachen lassen?

Schließlich fasste er sich ein Herz und winkte Manuel herbei, ohne zu ahnen, welchen Fund er gerade gemacht hatte. Der erkannte sofort, dass es sich, erstens, tatsächlich um einen Kaktus handelte, und dass dieser, zweitens, eine Sensation darstellte. Manuel Nevárez war der zweite Mann, der *Astrophytum caput-medusae* erblickte.

Er brachte ihn in das Labor seines Freundes, des Biologen Carlos Velazco Macias, der ihn gründlich untersuchte. Carlos Velazco war der dritte Mann, der *Astrophytum caput-medusae* erblickte. Zusammen mit seinem Freund Manuel beschrieb er den Neufund als *Digitostigma caput-medusae*. Der Rest ist bekannt.

Wenn diese Pflanze nicht zufällig gerade geblüht hätte, wäre sie nie entdeckt worden!

Diese neue Entdeckung war so ungeheuerlich, dass etliche an einen Schwindel glaubten. Auch bei Kakteen-Haage war man zunächst noch skeptisch: „Soweit es sich nicht um eine Fälschung handelt, oder um einen vorzeitigen Aprilscherz, ist es ein unglaublicher Fund! Nur entfernt ähnlich all dem, was bisher aus Mexiko zu uns kam. Der Körper ist sehr ähnlich *Ariocarpus agavoides*. Die Blüte ist im ganzen ähnlich einer *Astrophytum*blüte, aber sie wächst aus der Areole auf einer langen Warze, während die Blüten von *Ariocarpus agavoides* und *Astrophytum* näher an der Triebspitze entstehen. Atemberaubend!“

Carlos Velazco ist heute ein bisschen traurig, weil sein ‚Kind‘ umbenannt wurde (er selbst nennt es weiterhin *Digitostigma caput-medusae*). Doch er gesteht freimütig: „Zu dumm! Leider habe ich bei der Beschreibung Fehler gemacht. Trotzdem bin ich stolz, der ‚Vater‘ dieser einzigartigen Spezies zu sein, das ist eine Erfahrung, die man nur einmal im Leben macht!“ Falls überhaupt, möchte man da noch anfügen!

Bei den Autoren-Signaturen gibt es noch einige Spezialitäten, auf die hier kurz eingegangen werden soll. Bei zwei Autoren ist die Signatur, wie wir schon gesehen haben, MAIER & SCHULZE, oder, etwas vornehmer, mit dem lateinischen Wort für ‚und‘ verbunden, MAIER et SCHULZE. Beschreiben Maier, Schulze und Krause zusammen ein neues Taxon, dann ist die Signatur MAIER, SCHULZE et KRAUSE. Alexander von Humboldt sammelte 1802 auf seiner berühmten Südamerika-Reise einen *Cleistocactus*, der als *Cactus icosagonus* HUMBOLDT, BONPLAND et KUNTH bekannt wurde. Das Autorentrio wird

auch mit HBK. abgekürzt, manchmal sieht man auch nur K., denn der Botaniker Kunth ist der eigentliche Autor der Art, während Alexander von Humboldt der Entdecker und Aimé Bonpland dessen Freund und Begleiter waren. Ein moderneres Beispiel für drei Autoren ist der *Echinocereus mapimiensis* E. F. ANDERSON, W. HODGEN et P. QUIRK 1998. Noch einen Autor mehr hat die *Matucana tuberculata* (DONALD) BREGMAN, MEERSTADT, MELIS & PULLEN 1987. Da brauchte es vier Mann, um *Borzicactus tuberculatus* DONALD 1979 nach *Matucana* zu heben.

Mehr als vier Autoren hat meines Wissens kein Kaktus, aber das kann sich noch ändern, wenn weiterhin so fleißig revidiert wird.

Wenn uns MAIER in SCHULZE begegnet, dann hat Maier die Beschreibung verfasst, aber erst Schulze hat sie publiziert. Dem ICBN gefällt diese Form nicht so gut; er empfiehlt statt dessen, entweder nur MAIER zu nennen oder, ganz ausführlich, MAIER in SCHULZE *Zeitschrift Jahrgang* zu schreiben, damit eindeutig ist, wer für die Publikation verantwortlich zeichnet und wer für das neue Taxon. So selten ist der vorgestellte Fall nicht, denn es kommt vor, dass ein Kakteen-Jäger im Feld eine Beschreibung verfasst und sich einen passenden Namen ausdenkt, aber nicht dazu kommt, dieses zu publizieren. Bis zur Veröffentlichung ist die Bezeichnung dann ein *nomen provisorium*, ein provisorischer oder vorläufiger Name also, und kann als solcher schon einmal in einer Liste von Samenhändlern oder Kakteengärtnern auftauchen. Aus Sicht der Fachbotaniker ist es sehr wichtig, vorläufige Namen immer mit *nom. prov.* zu kennzeichnen, um klarzustellen, dass dieser Name noch nicht publiziert wurde. Streng zu unterscheiden von dem *nomen provisorium* ist das *nomen nudum*, der nackte, der unbedeckte Name. Darunter versteht man botanische Pflanzennamen, die zwar publiziert worden sind, aber ohne eine Diagnose und ohne eine Beschreibung. Wie wir schon gesehen haben, sind solche Namen ungültig.

Neben MAIER in SCHULZE gibt es noch MAIER ex SCHULZE. Hier ist Schulze der Autor der Erstveröffentlichung oder Revision, aber er hat einen von Maier ersonnenen Namen verwendet; Maier war also Autor des Namens. Ein Beispiel hierfür hatten wir schon mit der *Opuntia bergeriana* F.A.C. WEBER ex A. BERGER.

Im Fall von *Haagea* hatten wir gesehen, dass es nicht zweimal den gleichen Gattungsnamen geben darf, auch wenn einmal ein Kaktus und einmal eine ganz andere Pflanze, wie z.B. eine Begonie, gemeint ist. Alle Namen müssen eindeutig und deswegen einzigartig sein. Das gilt aber nicht für Pflanzen und Tiere zusammengenommen. Die Zoologen haben ihren eigenen Code für die Taxonomie und dieser heißt – der Leser ahnt es schon – ICZN, also International Code of Zoological Nomenclature. Die Regeln des zoologischen Namens-Code sind ganz ähnlich wie beim botanischen, aber es gibt einige Unterschiede. So verlangt der zoologische Code bei Erstbeschreibungen keine lateinische Fassung von Diagnose oder Beschreibung und die Endung –ii bei Artnamen gibt es bei Tieren nicht, wenigstens nicht bei Artbeschreibungen, die nach 1905 verfasst worden sind, denn bis dahin galt die gleiche Regelung wie in der Botanik³. In einem sind sich beide Codes einig: Kein Gattungsname darf doppelt vergeben werden. Betrachtet man aber Tiere und Pflanzen gemeinsam, dann gilt das nicht mehr. Die *Prunella* gibt es in der einheimischen Lebenswelt gleich doppelt. Einmal ist es eine Gattung kleiner Wiesenpflanzen, die zu den Lippenblütlern gehören und einmal eine Gattung der Singvögel. Und beide heißen auf deutsch Braunelle. *Prunella grandiflora* ist, wie Sie schon ahnen, eine der pflanzlichen Braunellen, nämlich die Großblütige Braunelle. Auf der faunistischen Seite haben wir zum Beispiel die Heckenbraunelle *Prunella modularis*, einen kleinen, etwa sperlingsgroßen Vogel, der in Nadelwäldern lebt und brütet.

Etwas mehr ‚Kaktusbezug‘ hat die Gattung *Cereus*, die 1815 von dem deutschen Naturforscher Lorenz Oken für eine Gruppe von Blumentieren (Anthozoa) eingerichtet wurde. Das Seemaßliebchen, *Cereus pendunculatus*, ähnelt den bekannteren Seeanemonen und lebt im Atlantik und der Nordsee.

³ Eine Ausnahme gibt es aber doch. Wird eine Tierart nach einer Person benannt, deren Name mit einem i endet, dann wird bei substantivischem Gebrauch die Genitiv-Endung –i angehängt, so dass insgesamt ein –ii entsteht.

Einige wichtige Kürzel in Namen

aff.; affinis: ‚ähnlich‘. Wenn eine Art nicht sicher bestimmt werden kann, es aber eine ‚Verdachtsdiagnose‘ gibt. Beispiel: *Stenocactus* aff. *ochoterrenanus*

comb. nov.: Wird bei einer Umkombination hinter den Namen gesetzt, um anzuzeigen, dass es sich hier um eine Umstellung handelt.

cv.; cultivar: Kulturform. Eine in Kultur aufgetretene neue Form, in der Regel durch eine spontane Mutation. *Pereskia aculeata* Godseffiana ist ein Cultivar.

f.; forma: Zweiniedrigste Kategorie innerhalb einer Art. Tatsächlich gibt es noch eine subforma.

hort.; hortulanorum: Gartenform, Züchtung.

n.n.; nomen nudum: Der nackte Namen. Er ist nackt, weil ihm die notwendige lateinische Beschreibung oder Diagnose fehlt. Ein ungültiger Name.

nom. cons.; nomen conservandum: Ein ‚konservierter‘ Name, der eigentlich ungültig sein müsste, weil er gegen die Regeln des Codes verstößt, aber dennoch anerkannt wurde. Beispiel: Gattung *Mammillaria*.

nom. illeg.; nomen illegitimum, illegitimer Name: ein Name, der nicht nach den Regeln des Codes eingeführt wurde

nom. inval.; nomen invalidum: Ungültiger Name, nicht dem Code gemäß (d.h. nicht veröffentlicht oder veröffentlicht, aber nicht jedem zugänglich, z.B. in Samenkatalogen). Gültig ist ein Name, der den Regeln des Codes gehorcht und veröffentlicht wurde.

nom. prov.; nomen provisorium: Ist ein noch nicht gültig veröffentlichter Name, der aber schon als Provisorium gebraucht wird, zum Beispiel in der Korrespondenz.

non: nicht, z.B. *Binghamia* Br. et R. (non Agardh), sowohl Britton und Rose als auch Agardh haben eine Gattung *Binghamia* begründet; die aufgeführte Schreibweise drückt aus, dass *Binghamia* von Britton und Rose gemeint ist, nicht die von Agardh

sens. lat.; sensu latiore: Im weiteren Sinne. Wenn es unterschiedliche Auffassungen über den Umfang beispielsweise einer Gattung gibt; die Kennzeichnung der weiteren Fassung

sens. str.; sensu stricto: Im engeren Sinne. Gegenstück zu sensu latiore.

sensu Mayer: im Sinne von Mayer

sp.; species: Kennzeichnet die botanische Art; Plural: spp.

spec. nov.; nova species: Wird bei einer Erstbeschreibung hinter den Namen gesetzt, um anzuzeigen, dass es sich hier um eine neue Art handelt. Hat Entsprechungen auf den anderen Ebenen: genus nov., subsp. nov., var. nov. etc.

subsp.; subspecies: Die Unterart; sie steht, wie der Name sagt, in der Hierarchieebene unter der Art, jedoch vor der varietas und der forma; Plural: subsp.

var.; varietas: Varietät. Steht zwischen Unterart (subspecies) und Form (forma); es gibt noch eine subvar.; subvarietas, die in der Praxis aber keine Bedeutung hat.

Wenn falsche Namen richtig sind: *Pereskia*, *Mammillaria* und *Opuntia ficus-indica*

„Sonstige Gesichtspunkte, wie völlige grammatische Korrektheit, Regelmäßigkeit oder Wohlklang der Namen, mehr oder weniger allgemein verbreiteter Gebrauch, Rücksicht auf Personen usw., sind trotz ihres unstreitbaren Wertes von verhältnismäßig nebensächlicher Bedeutung.“ ICBN, Präambel

Als ich mit der Kakteenkunde anfang, war ich noch sehr jung, nämlich erst 14 Jahre alt und damals glaubte ich, *Pereskia* und *Peireskia* wären zwei verschiedene Gattungen, obwohl mir niemand erklären konnte, was der Unterschied zwischen den beiden war. In den Büchern kamen beide Namen vor. Ich konnte noch nicht wissen, dass es einfach zwei verschiedene Schreibweisen für die selbe Sache waren – eine richtige und eine falsche. Doch welche ist richtig? Plumier benannte 1703 eine Kakteengattung zu Ehren eines französischen Astronomen und Staatsrates, der von 1580 bis 1637 gelebt hatte. Dieser schrieb sich aber *Peiresc*, oder, ganz ausführlich: Nicolas-Claude Fabri de Peiresc, und dessen Familie aus dem *Peyresc* stammte, einer wild-romantischen Landschaft zwischen der Provence und den französischen Alpen, die übrigens heute noch so heißt (und so geschrieben wird). Damit haben wir schon eine Sammlung von vier verschiedenen Schreibweisen für einen einzigen

Namen: Peiresc, Peyresc, Peiresk und Peresk. Hier ist des Rätsels Lösung: als Plumier sich entschied, den laubtragenden Kaktus nach dem französischen Adligen zu benennen, änderte er dessen Nachnamen von Peiresc zu Peresk, um ihn an die lateinische Ausspracheregeln anzupassen.

Bild 13: *Pereskia aculeata* Zuchtform 'Godeseffiana' mit rötlichen Blättern



Wir erinnern uns daran, dass Schreibweise und Aussprache der botanischen Namen immer den Regeln des Latein folgt. In der damaligen Zeit (1703) wurde das lateinische c weich ausgesprochen, wie in Sauce, und ei entspricht nicht dem deutschen Diphthong (wie in ‚das Ei‘), sondern es wird zweisilbig ausgesprochen: e-i. Deswegen hätte *Peirescia* ungefähr so geklungen: Pe-i-res-sia. Um sicherzustellen, dass der Name korrekt ausgesprochen wurde, änderte ihn Plumier von *Peirescia* zu *Pereskia*, er entfernte also das i und ersetzte das c durch ein k. Das klingt dann so: Pe-res-kia und das entspricht genau die Art, in der ein Franzose den Nachnamen von Nicolas Claude Fabri de Peiresc ausspricht. Mit anderen Worten: durch die falsche Schreibweise erzwang Plumier die richtige Aussprache. Als Linné 1753 sein ‚Species Plantarum‘ schrieb, übernahm er diese Schreibweise und konservierte sie in seiner Spezies *Cactus pereskia*. Und als Philip Miller 15 Jahre später das Linné’sche Ein-Gattungs-System der Kakteen verwarf und die Gattung *Pereskia* schuf (in einer Neuauflage seines Gardener’s Dictionary), wurde die Schreibweise verewigt. *Pereskia* war es und *Pereskia* blieb es bis heute, obwohl es verschiedene Versuche gegeben hat, zum Beispiel von Backeberg, die vermeintlich richtige Schreibweise zu etablieren und das ist der Grund, warum wir in manchen älteren Büchern noch eine *Peireskia* finden.

Eine andere interessante Frage ist die nach der Autorenschaft von *Pereskia*. In der Literatur finden wir alle möglichen Varianten: *Pereskia* LINNÉ, *Pereskia* (LINNÉ) MILLER, *Pereskia* PLUMIER und andere, doch nur *Pereskia* P. MILLER 1768 ist richtig. Zwar hat Plumier den Namen erschaffen und ihn als erster als Gattungsbezeichnung gebraucht, doch alle bisherigen Namen verloren ihre Gültigkeit als 1753 das Werk von Linné herauskam (Stichtag ist der 1. Mai 1753). Andererseits ist Linné zwar der Schöpfer des Namens *Cactus pereskia*, nicht jedoch Autor der Gattung *Pereskia*. Der ist niemand anderes als Philip Miller. Es heißt also korrekt *Pereskia* PLUMIER. Doch um Plumier zu ehren, bestehen manche französischen Kakteenfreunde selbst heute noch auf die Form *Pereskia* PLUMIER EX P. MILLER. Auch als Otto die Gattung *Peresklopsis* schuf, hat er die ursprüngliche Schreibung beibehalten. Das ergibt Sinn, denn eine *Peireskiopsis* wäre – im Wortlaut – die der *Peireskia* ähnelnde Pflanze, aber eine *Peireskia* gibt es ja nicht.

Natürlich hätte Plumier den Namen von Peiresc nicht ‚latinisieren‘ müssen, doch das war – abgesehen von dem Ausspracheproblem – damals ganz allgemein üblich. Auch Linné machte davon Gebrauch. Die *Gleditsia* ist ein sehr beliebter, oft gepflanzter Baum in unseren Parkanlagen und Gärten (das ist der mit den riesigen braunen, oft verdrehten Samenschoten, die süßes Fruchtfleisch enthalten). Linné benannte ihn zu Ehren des deutschen Botanikers Johann Gottlieb Gleditsch (1714 – 1786) und er änderte dessen Namen etwas, um ihn auch für nicht-germanische Zungen aussprechlich zu machen. Aus der europäischen Gebirgsflora kennen wir die Späte Faltenlilie, die Salisbury nach dem Walisischen Botaniker Edward Lhuyd (1660 – 1709) benannt hat, und ihr botanischer Name wurde *Lloydia serotina* und nicht ‚*Lhuydia*‘.

Der zweite Fall bringt uns zu *Mammillaria*. Auch hier kursieren zwei Schreibweisen.

Aus einer Unterhaltung zwischen zwei Kakteenfreunden:

„Wie schreiben Sie eigentlich *Mammillaria*? Mit einem ‚m‘ oder mit zwei?“

„Mit drei!“

„Mit drei???“

„Ja. Eins vor dem ‚a‘ und zwei nach dem ‚a‘!“

Dies als kleine Anlehnung an die berühmte Feuerzangenbowle von Heinrich Spoerl! Um es kurz zu machen: Die Schreibweise mit dreifachem ‚m‘ ist die richtige. *Mammillaria* bedeutet auf deutsch bekanntermaßen ‚Warzenkaktus‘, wegen gewisser Ähnlichkeiten. Nun heißt aber die Warze oder – genauer gesagt – die Brustwarze auf lateinisch ‚*mamilla*‘ mit einem ‚m‘. Die *Mamma* – mit zwei ‚m‘ – ist die lateinische Bezeichnung für die weibliche Brust, die nun sicher keinerlei Ähnlichkeit mit irgendwelchen Kakteen aufweist. Spätestens beim Anfassen wird das jedem klar. Allerdings war zu früheren Zeiten nicht die Schreibweise *mamilla* sondern *mammilla* üblich. Das klassische Latein ist ja eine tote Sprache und deswegen war und ist es nicht immer eindeutig, wie die Wörter geschrieben oder ausgesprochen wurden. Selbst heute sind sich die Fachleute nicht einig. Heute wird *mamilla* nur mit einem ‚m‘ geschrieben, aber die alte Bezeichnung darf trotzdem nicht verändert werden. Damit ist die *Mammillaria* nach wie vor kein ‚Brustkaktus‘, sondern ein ‚Warzenkaktus‘, oder, um genauer zu sein, ein ‚Brustwarzenkaktus‘ – trotz der vermeintlich falschen Schreibweise. Das Gleichnis zur Brustwarze, und zwar zur weiblichen Brustwarze, wird noch besser durch den Umstand, dass manche *Mammillaria*-Arten einen milchigen weißen Saft absondern können. Im Englischen tragen manche langwarzigen Mammillarien und *Coryphantha*, z.B. *Mammillaria longimamma*, ganz unverblümt den Titel Nibble Cactus (engl. nibble, die Brustwarze).

Lustigerweise gibt es eine Hautkrankheit, die Hitze-Pickel oder Hitze-Akne (*Miliaria profunda*), bei der sich durch Hitze und Schweiß Pickel bilden (durch verstopfte Schweißdrüsen), für die die Mediziner in den 1950er Jahren den Namen ‚*mammillaria*‘ oder ‚*mamillaria*‘ etablieren wollten – auch hier wieder mit beiden Schreibweisen! Doch diese Bereicherung der medizinischen Terminologie konnte sich leider nicht durchsetzen und so blieb es bei ‚*miliaria*‘. Das ist schade, denn sonst könnte ein Kakteenfreund, wenn er sommers in seinem heißen Gewächshaus arbeitet, ausrufen: „Wenn ich weiterhin so schwitze, dann blüht mir noch eine *Mammillaria*!“

Bereits Linné hatte in seinem Verzeichnis von 1753 einen *Cactus mammillaris* und aus dessen Epithet bildete Haworth dann 1812 die Gattungsbezeichnung *Mammillaria*. Botaniker lieben ganz allgemein solche etwas derben Anzüglichkeiten. Laut John Steinbeck sind ja die Biologen die Tenöre unter den Naturwissenschaftlern und als solche wie geschaffen für die Rolle des Liebhabers. Linné benannte einmal einen unschuldigen kleinen Schmetterling nach einem berühmten Hurenkind aus der Antike, und eine ganze Schmetterlingsgruppe hieß bei ihm – die Dirnen. Doch wieder zurück zur Botanik. In den europäischen Wäldern gedeiht ein Pilz, den die Botaniker auf *Phallus impudicus* getauft haben und genauso sieht er auch aus: wie ein unverschämter erigierter Phallus. Da haben die Taxonomen kein Blatt vor den Mund genommen! Die beliebten Orchideen heißen Knabenkräuter oder auch Hodenpflanzen, weil die unterirdischen Bulben der Gattung *Orchis* – oft in Zweizahl vorhanden – in Form und Größe den Hoden von Knaben ähneln (gr. *orchis* = Hoden). Und dann gibt es noch im Amazonasbecken (sic!) eine Leuminosengattung, Verwandte unserer harmlosen Gartenbohne, die nach dem weiblichen Lustorgan benannt wurde, *Clitoria*, deren Blüten eine gewisse Ähnlichkeit aufweisen. Auch dieser Name geht auf Linné zurück.

Zu Linnés Zeiten war diese Art von Humor üblich unter Biologen. Man wähnte sich unter sich und glaubte, die lateinischen Namen der Lebewesen würden ausschließlich Botanikern und Zoologen bekannt sein und nur von diesen benutzt werden. Es war sehr beliebt, kleine Frivolitäten in ihnen zu verstecken. Hätten sie vorhersehen können, dass später einmal botanische Namen von einer größeren Gruppe Nicht-Botanikern gelesen und gebraucht werden würden (wie Gärtner und Pflanzenfreunde), dann wären sie bestimmt etwas zurückhaltender gewesen und hätten ‚anständigere‘ Namen gewählt.



Bild 14: *Cereus jamacaru*,
der Mandacaru

Zurück zu *Pereskia* und *Mammillaria*: Auch wenn wir es in beiden Fällen mit Rechtschreibfehlern zu tun hätten: Der Code ist sehr restriktiv, was die nachträgliche Änderung von gültig, also regelkonform beschriebenen Namen anbelangt. Entscheidend ist, was der Autor gewollt hat! Der Gattungsname *Mesembryanthemum* ist von Linné absichtlich so geschrieben worden und darf deswegen nicht zu *Mesembrianthemum* geändert werden, obwohl sprachwissenschaftlich gesehen die letztere Schreibweise vorzuziehen wäre. Das gilt natürlich auch für Kakteen. Der 1828 von de Candolle beschriebene *Cereus jamacaru* darf nicht zu *C. mandacaru* geändert werden, auch wenn man heute weiß, dass *jamacaru* eine durch Übertragungs- oder Hörfehler entstandene Entstellung des Volksnamens mandacaru ist.

Auch der Name *Opuntia ficus-indica*, den der wahrscheinlich bekannteste Kaktus der Welt trägt, scheint falsch zu sein und zwar so sehr, dass man es kaum glauben kann. Er bedeutet auf Deutsch: die indische Feige aus Opuntien (Lokris Opuntia war eine Provinz im antiken Griechenland mit der Hauptstadt Opus oder Opous), aber die *Opuntia* ist keine Feige, obwohl ihre wohlschmeckende Frucht dieser ähnelt, und sie kommt weder aus Indien noch aus Griechenland. Was ist hier passiert?

Gemeinhin gilt Joseph Pitton de Tournefort als erster, der (1701) die Bezeichnung *Opuntia* für einen Feigenkaktus gebrauchte. Das Wort selbst ist aber viel, viel älter und es ranken sich etliche Legenden um seine Herkunft. Im antiken Griechenland berichtet Theophrastes von einer Pflanze, die in der Nähe der Stadt Opus wachsen soll und die aus ihren Blättern Wurzeln treiben konnte. Plinius nannte dieses geheimnisvolle Gewächs ‚opuntia‘. Nachdem Amerika entdeckt war und die ersten Kakteen nach Europa gelangten, glaubte der Botaniker Pietro Andrea Mattioli (1500 – 1577) im Feigenkaktus die verschollene opuntia des Plinius wiedergefunden zu haben. Das passte, denn die *Opuntia* kann aus den ‚Blättern‘, die in Wahrheit Sprossglieder sind, Wurzeln treiben und hat sich deshalb mancherorts stark ausgebreitet und unbeliebt gemacht. Wie auch immer. Jedenfalls übernahm Linné dieses Wort; in seiner Aufzählung von Kakteen von 1753 finden sich bereits 5 verschiedene Opuntien, alle der Gattung *Cactus*, zugeordnet. Eine der 5 war *Cactus opuntia* und eine andere hieß *Cactus ficus-indica*. Zu *ficus-indica* gibt es auch eine Legende.

Nachdem Kolumbus auf seiner Suche nach einem westlichen Seeweg nach Indien aus Versehen Amerika entdeckte und entweder er oder nachfolgende Seefahrer die ersten Kakteen nach Europa brachten, sind die zähen Feigenkakteen im Mittelmeerraum sehr schnell verwildert und haben sich dort erfolgreich ausgebreitet. Nachdem man entdeckte, dass die Früchte sehr wohlschmeckend sind, wurden die Pflanzen bald auch als Obstlieferant angebaut. Das ging so rasch, dass kaum 150 Jahre nach Kolumbus die eingebürgerten Feigenkakteen als einheimisch betrachtet wurden. Viele der damaligen Mittelmeeranrainer waren der sicheren Überzeugung, die Pflanzen seien dereinst von den Arabern aus Indien hierher gebracht worden und daher soll die Bezeichnung ‚Feige aus Indien‘ kommen. Wie rasch die eingebürgerten Kakteen von den Mittelmeeranrainern adoptiert wurden, zeigt auch ihr Gebrauch in der Volksmedizin. Die Ägypter verwenden bei Nierenkoliken aufgeschnittene Sprossglieder, die erhitzt und mit der offenen Seite nach unten an die schmerzenden Körperstellen

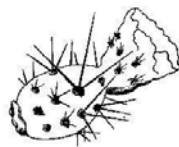
gehalten werden. In Sizilien trinken ältere Männer einen Tee von Opuntia-Blüten, um Prostatabeschwerden vorzubeugen.

Soweit die Legenden. Nun glaubte Kolumbus ja zuerst tatsächlich, einen Seeweg nach Indien gefunden zu haben – wir sprechen ja heute noch von Westindien und nennen die Eingeborenen beider Amerikas ‚Indianer‘. So kann mit Fug und Recht *ficus-indica* auch als die ‚indianische Feige‘ übersetzt werden und wenn die Opuntienfrucht auch nicht gerade wie eine Feige schmeckt, so wachsen doch beide an einem Strauch und es gibt gewisse Parallelen, was Form und Größe betrifft. Man muss das also nicht so eng sehen – aber ein bisschen falsch ist *Opuntia ficus-indica* doch.

Noch eine Anekdote dazu, wie rasch sich die Opuntien in fremden Ländern ausbreiten konnten und alsbald für heimisch angesehen wurden. Zu Alexander von Humboldts Zeiten erschien eine ‚Flora indica‘ in welcher zwei Kakteen-Arten aufgeführt wurden, die als Einheimische des südöstlichen Asiens ausgegeben wurden, nämlich *Cactus indicus* und *Cactus chinensis*. Es handelte sich natürlich um in den indischen Subkontinent eingeführte Opuntien, die sich dort später als Landplage erweisen sollten. Humboldt bemerkte noch dazu, es sei merkwürdig, dass es für diese Pflanzen noch keine Sanskrit-Namen gäbe. Es konnte sie nicht geben, weil die Pflanzen erst kurze Zeit im Land waren.

Wenn Kakteen nach Personen benannt werden

„Hier fand ich eine Kaktusart, die von Professor Henslow unter dem Namen *Opuntia Darwinii* beschrieben worden ist.“ Charles Darwin, Die Reise mit der Beagle, 1845



Opuntia Darwinii (vergl. übernächste Abb.)

Das ist ein etwas sperriges Thema. Der Code unterscheidet einmal danach, ob ein Personenname als Substantiv (Hauptwort) oder als Adjektiv (Eigenschaftswort) gebraucht werden soll und zum anderen nach dem Geschlecht der Personen oder Gattungen. Substantivischer und adjektivischer Gebrauch also. Beide können so unterschieden werden:

Lophophora williamsii (benannt nach Herrn Williams) ist substantivisch; die deutsche Entsprechung wäre: Williams-Lophophora oder, wortwörtlich, Williams-Büschelträgerin. Bei adjektivischem Gebrauch würde eine *Lophophora williamsiana* das Ergebnis sein. Die williams'sche Lophophora oder williams'sche Büschelträgerin.

Im Überblick:

Personenname soll als Substantiv gebraucht werden

Personenname endet mit einem Vokal oder mit –er

Zu ehrende Person ist männlich: Name + Genitiv-Endung –i

Zu ehrende Person ist weiblich: Name + Genitiv-Endung –ae

Mehrere zu ehrende Personen: Name + Genitiv-Endung –orum

(Eine Ausnahme sind Namen, die auf –a enden. Hier wird bei mehreren Personen die Endung –rum angehängt und bei einer Person die Endung –e.)

Beispiele: *Mammillaria lau-i*, *Aztekium ritter-i*, *Parodia stockinger-i*, *Weberbauerocereus weberbauer-i*, *Mammillaria winter-ae* (nach Hildegard Winter, der Schwester des berühmten Sammlers Friedrich Ritter).



Wenn Kakteen nach Personen benannt werden

Echinocereus viereckii

Personenname endet mit einem Konsonanten (aber nicht mit –er)

Wie zuvor, aber zwischen den Namen und die Genitiv-Endung kommt noch das Stammaugment –i.

Zu ehrende Person ist männlich: Name + –ii

Zu ehrende Person ist weiblich: Name + –iae

Mehrere männliche Personen oder ein Ehepaar: Name + –iorum

Mehrere weibliche Personen: Name + –iarum



Maihueniopsis darwinii

Beispiele: *Oreocereus troll-ii* (Prof. Wilhelm Troll, Mainz, wichtige Ergebnisse zur Morphologie der Kakteen), *Echinocereus engelmann-ii*, *Maihueniopsis darwin-ii*, *Echinocereus viereck-ii*. *Mammillaria main-iae* (nach Frau F. M. Main, Entdeckerin der Art). *Matucana madison-iorum* (nach dem Ehepaar M.P. und E.E. Madison aus Kalifornien), *Espositoa blossfeld-iorum* (nach den Brüdern Robert und Harry Bloßfeld).



Matucana madisoniorum

Personenname soll als Adjektiv gebraucht werden

Personenname endet mit einem Vokal

Die Gattung ist männlich: Name + Nominativ-Endung –anus

Die Gattung ist weiblich: Name + Nominativ-Endung –ana

Die Gattung ist sächlich: Name + Nominativ-Endung –anum

(Die Ausnahme sind auch hier wieder die Personennamen, die mit –a enden; hier werden nur die Endungen –nus, –na und –num angehängt.)

Beispiele: *Ariocarpus kotschoubey-anus*, *Ariocarpus bravo-anus* (nach der mexikanischen Kakteenforscherin Prof. Helia Bravo-Hollis). *Coryphantha guercke-ana*, *Mammillaria haage-ana*.

Personenname endet mit einem Konsonanten

Wie zuvor, aber zwischen den Namen und die Nominativ-Endung kommt noch das Stammaugment –i.

Die Gattung ist männlich: Name + –ianus

Die Gattung ist weiblich: Name + –iana

Die Gattung ist sächlich: Name + –ianum



Wenn Kakteen nach Personen benannt werden

Copiapoa haseltoniana

Beispiele: *Oreocereus cels-ianus*, *Coleocephalocereus buxbaum-ianus*, *Copiapoa krainz-iana*, *Copiapoa haselton-iana*, *Mammillaria deherdt-iana*, *Parodia kilian-(i)ana* (heute zu *P. microsperma* gestellt), *Gymnocalycium quehl-ianum*, *Gymnocalycium uebelmann-ianum*.

Es gibt etliche Beispiele, wo Kakteen nach den Vornamen der Ehefrauen von Kakteenmännern benannt wurden – *Mammillaria anni-ana*, *M. carmen-ae*, *M. heidi-ae*, *M. mathilda-(a)e*, *M. theresa-(a)e*, *Echinopsis emma-(a)e*, *Frailea melita-(a)e* –, während bei den Männern immer der Nachname gebraucht wird; das finden wir aber nicht so gut, weil wir sehr für die Emanzipation der Frauen sind.

Auch bei den Gattungsbezeichnungen dominieren die Männer (mit ihren Nachnamen) eindeutig. *Arrojado-a* (Miguel Arrojado, brasilianischer Geologe), *Berger-ocactus* (Alwin Berger, Botaniker), *Blossfeld-ia* (Harry Bloßfeld, Entdecker der Gattung), *Browning-ia* (W. E. Browning, Lehrer), *Carnegie-a* (Andrew Carnegie, amerikanischer Stahlmagnat und Mäzen), *Console-a* (Michelangelo Console, italienischer Botaniker), *Escobar-ia* (Romulo und Numa Escobar), *Esposito-a* (Nicolas Esposito, peruvianischer Botaniker), *Fraile-a* (Manuel Fraile), *Geohintonia* (George Hinton, Entdecker der Gattung), *Gruson-ia* (Hermann Gruson; Sammler), *Haage-ocereus* (Friedrich Adolph Haage, Gärtner), *Harris-ia* (William Harris), *Hatoria* (Thomas Hariot, britischer Gelehrter), *Leuchtenberg-ia* (Prinz von Leuchtenberg), *Neo-buxbaum-ia* (Franz Buxbaum, österreichischer Botaniker), *Neo-werdermann-ia* (Erich Werdermann, Botaniker), *Obregon-ia* (Alvaro Obregon, Präsident von Mexiko), *Parodi-a* (Lorenzo Raimundo Parodi, argentinischer Biologe), *Pereskia* (Nicolas-Claude Fabri de Peiresc, französischer Gelehrter), *Pfeiffer-a* (Louis Pfeiffer, Arzt; heute zu *Lepismium*), *Polaski-a* (Charles Polaski, amerikanischer Sammler), *Rauh-ocereus* (Werner Rauh, Botaniker), *Rebut-ia* (P. Rebut, französischer Gärtner), *Schlumberger-a* (Frédéric Schlumberger, französischer Gärtner), *Uebelmann-ia* (Werner Uebelmann, schweizer Importeur von Kakteen), *Weberbauer-ocereus* (August Weberbauer, Botaniker), *Weber-ocereus* (F. A. C. Weber, französischer Arzt), *Weingart-ia* (Wilhelm Weingart, Sammler; heute zu *Rebutia*), *Zehntner-ella* (Léo Zehntner, brasilianischer Biologe; heute zu *Facheiroa*). Seltsam, dass die meisten Gattungen trotz der männlichen Namenspatrone weiblichen Geschlechts sind.

Die umstrittene Gattung *Pierrebraun-ia* trägt als große Ausnahme Vor- und Zunamen der zu ehrenden Person, Pierre Braun.

Als Beispiele von Kakteen-Gattungen, die nach einer Frau benannt wurde, fallen mir nur *Winter-ocactus*, *Hilde-winter-a* und *Winter-ia* (alle nach Hildegard Winter, alle heute zu *Cleistocactus* gestellt) sowie *Helia-bravo-a* ein (nach Helia Bravo-Hollis, der mexikanischen Kakteen-Professorin; heute zu *Polaskia* gestellt).

Benennung nach der geografischen Herkunft

Stehen geografische Begriffe Pate für die Kakteenamen, dann werden bei adjektivischem Bezug meist die Endungen *-ensis*, *-(a)nus*, *-inus* oder *-icus* bei männlichem Geschlecht der Gattung gebraucht. Bei weiblichem und sächlichem Geschlecht der Gattung ändert sich die Endung entsprechend zu *-(a)na*, *-ina*, *-ica* bzw. *-(a)num*, *-inium* und *-icum*.



Mammillaria sonorensis

Beispiele: *Mammillaria sonor-ensis* (Sonora), *Geohintonia mexica-na*, *Escobaria missouri-ensis*, *Opuntia galapagei-a*, *Opuntia montevidensis* (aus Uruguay), *Rhipsalis baccifera* subsp. *mauriti-ana* (aus Mauritius), *Discocactus bahi-ensis* (Bahia, Brasilien), *Disocactus (Wittia) amazon-icus*.

Gattungsnamen, die auf geografische Begriffe zurückgehen sind *Brasiliopuntia*, *Mila* (von Lima, der Hauptstadt Perus), *Denmoza* (nach der Stadt Mendoza), *Lobivia* (Buchstabendreher von Bolivia), *Matucana* (Stadt in Peru), *Copiapoa* (nach der Stadt Copiapo, Hauptort von Atacama, Chile), *Tacinga* (ein Buchstabendreher von *Ca(a)tinga*, der Dornbusch-Savanne in Bahia, Brasilien) und die ziemlich neue *Cintia* (*Cinti*, eine Stadt in Bolivien).

Sollen die Namen etwas bedeuten?

„Aber der wissenschaftlich interessierte Liebhaber, der fortgeschrittene Sammler, wird sehr bald darauf kommen, daß es in der Nomenklatur, d.h. der Benennung der Kakteen, einen sehr unangenehmen Wirrwarr gibt.“ Franz Buxbaum, Kakteen-Pflege biologisch richtig, 1959

Die Bedeutungsfalle

„Das Geschmeide aber, die Juwelen der argentinischen Kakteenflora, sind die *Microspermia*. Wir kennen heute 13 Arten dieser neugeschaffenen Gattung, für die zwar schon das Wort *Parodia* besteht, die wir aber so benannten, weil die Bezeichnung nach Möglichkeit das Typische wiedergeben soll.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Nachdem wir gesehen haben, dass auch ‚falsche‘ Namen richtig sein können, stellen wir uns eine andere Frage: Welche Namen sollen die Kakteen bekommen, oder: sollen die Namen eine Bedeutung haben, und wenn ja, welche? Grundsätzlich gibt es drei Möglichkeiten der Namensgebung. Erstens kann eine bestimmte, hervorragende Eigenschaft der Pflanze genannt werden, zweitens die geographische Herkunft und drittens kann eine (oder mehrere) Personen geehrt werden. Beispiele für die Benennung nach Eigenschaften, auf die besonders verwiesen werden soll, sind *Parodia microsperma* – die feinsamige Parodia und *Espostoa lanata* – die wollige Espostoa. Eigentlich eine unverfängliche Sache. Aber dabei kann es schon Probleme geben. Was ist mit *Mammillaria spinoissima*, der stacheligsten (dornigsten) *Mammillaria* und *Mammillaria bella* (heute *Mammillaria nunezii* subsp. *bella*), der feinen oder schönen *Mammillaria*? Schönheit ist bekanntlich Ansichtssache und was der eine schön findet, muss dem anderen nicht gefallen. Warum heißt die *bella* schön? – viele werden spontan sagen, dass doch die *Mammillaria bombycina*, die seidenhaarige, die schönste aller Warzenkakteen ist! Selbst wenn *bella* die schönste wäre, was ist, wenn eine noch schönere gefunden wird? Dann wird sie eben *Mammillaria perbella* genannt, die noch feinere, noch schönere. Und was ist mit der *spinoissima*? Sie ist sehr stachelig, ohne Zweifel, aber was, wenn eine gefunden wird, die noch stärker bedornt ist? Dann trifft das Attribut der stacheligsten nicht mehr zu und die Bedeutungsfalle hat zugeschnappt! Und man muss sich irgendwie aus der Klemme ziehen. Vom *Thelocactus bicolor* (der Zweifarbige) fanden sich irgendwann Stücke, deren Blüte sogar dreifarbig war. Was nun? Man half sich, indem man eine var. *tricolor* schuf: *Thelocactus bicolor* var. *tricolor*, was sich schon recht widersprüchlich anhört – der zweifarbige Dreifarbige.



Bild 15: *Mammillaria spinoissima*



Bild 16: *Mammillaria bombycina*

Tiere als Namensgeber und zoologische Irrtümer

„Dieses sonderbare Gebilde wurde zuerst im Jahr 1839 von mir beobachtet, es gleicht einem Haufen Kellerwürmer.“ Karl Ehrenberg über die von ihm entdeckte *Pelecypora asseliformis*

Bei der Benennung einer der populärsten Kakteen überhaupt hat sich ein seltsamer Irrtum eingeschlichen. Die Rede ist von *Astrophytum asterias*, auf deutsch auch ‚Seeigelkaktus‘ genannt. Zuccarini, Botanik-Professor in München, hat ihn 1845, dem Namensvorschlag des Entdeckers der Pflanze – Baron von Karwinsky – folgend, als *Echinocactus asterius* beschrieben. Beide waren der Ansicht, der Name ‚*asterius*‘ beschreibe das Aussehen der Pflanze gut; nun leitet sich ‚*asterius*‘ aber von dem griechischen *aster* her, was ‚Stern‘ bedeutet, nur lässt sich auch bei bestem Willen an dieser *Astrophytum*-Art nichts sternförmiges entdecken. Bei den anderen *Astrophyten* stimmt es, denn sie sehen – von oben betrachtet – tatsächlich wie ein Stern aus und *Astrophytum* bedeutet ja auch, wortwörtlich, ‚Sternpflanze‘. Doch so sieht das *Astrophytum asterias* gerade nicht aus. Liegt hier also ein Irrtum vor? Kein botanischer, sondern ein zoologischer? Nun ist *Asterias* der zoologische Gattungsname für den Seestern, wie er zum Beispiel auch in der Nordsee häufig vorkommt, ein Tier mit fünf langen Armen zum Aufknacken seiner Leibspeise, den Miesmuscheln. Der kugelige Seeigel dagegen heißt bei den Zoologen *Echinus*. Das *Astrophytum asterias* ähnelt zwar in keiner Weise einem lebenden Seeigel, aber doch ganz frappant dem Skelett eines Seeigels, welches man oft im Spülsaum der Meeresstrände finden kann. Beim lebendigem Seestern stehen die beweglichen Stacheln nach allen Seiten ab wie die Strahlen von einem Stern, dann macht der Name Sinn, aber die Ähnlichkeit ist futsch. Was ist hier passiert? Hat Karwinsky lebende Seesterne mit toten Seeiegeln verwechselt? Oder an Sterne ohne Strahlen gedacht? Der Autor der Art, der wie schon erwähnt, Botanik-Professor in München war, hätte diesen Irrtum korrigieren müssen, aber er tat es nicht. Man möchte fast glauben, dass er während seines Studiums in den Zoologie-Vorlesungen nicht richtig aufgepasst hat.



Bild 17: Seeigel-Skelett

Bild 18: *Astrophytum asterias*

Es kam dann noch zu einer Fehlerfortpflanzung, weil in Anlehnung an den Seestern-Kaktus die *Frailea asterioides* (die dem *asterias* ähnliche; heute *Frailea castanea*, Bild 69, Seite 59) benannt wurde. Aber auch diese *Frailea* ist rund und nicht sternförmig. Gleiches gilt für das *Gymnocalycium asterias*. Für eine zweite zoologische Verwechslung oder Irreführung zeichnet wieder das Gespann Karwinsky-Zuccarini verantwortlich. Es geht um die tropische Klimmpflanze *Selenicereus testudo* (früher *Deamia testudo*), die von Zuccarini beschrieben wurde (als *Cereus testudo* Karwinsky ex Zuccarini 1837). Der Name zielt auf eine vermeintliche Ähnlichkeit zwischen Kaktus und Schildkröte (*Testudo*). Nun ist *Selenicereus testudo* ein Spreizklimmer, der an Baumstämmen klettert, was Schildkröten eher selten tun. Die Pflanze hat einen langen Haupttrieb, der sich senkrecht an den Baumstamm anschiebt und wenn dieser Haupttrieb oben und unten jeweils seitlich zwei Kurztriebe abgliedert, die ihrerseits den Stamm in der Waagerechten liebevoll umfassen, dann sieht das ungefähr so aus wie ein grüner Leguan oder eine andere Echse, die gerade im Begriff ist, den Baum zu besteigen, aber keinesfalls wie eine Schildkröte, zumal ja, wie schon angedeutet wurde, baumbewohnende Schildkröten der Wissenschaft bisher nicht bekannt geworden sind.

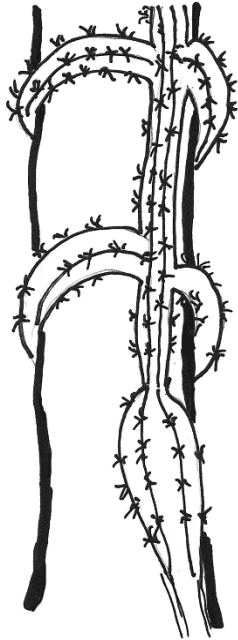


Bild 19: Die ‚echte‘ Schildkrötenpflanze, *Dioscorea elephantipes*, die leider ‚Elefantenfuß‘ heißt



Bild 20: *Selenicereus testudo*, sich an ihren Topf anschmiegend, wie sie es mit einem Baumstamm machen würde, wenn sie einen hätte (links: Habitus der Pflanze an Baumstamm; Zeichnung nach einer Aufnahme von W. Rauh)

Die ‚echte‘ Schildkrötenpflanze ist eine caudexbildende *Dioscorea*, deren flach der Erde aufliegende Caudex nicht nur die Form einer Schildkröte hat, sondern deren rissige Borke richtige ‚Schilde‘ bildet, die denen auf dem Rückenpanzer einer Schildkröte verblüffend ähnlich sehen. Aber, um die Verwirrung komplett zu machen, heißt die Schildkrötenpflanze *Dioscorea elephantipes* – d.h. Elefantenfuß.

Nun war Karwinsky, der beide Arten entdeckt hat und die Namensvorschläge lieferte, kein Phantast, sondern ein naturkundiger Mensch. Wie kamen solche Irrtümer zustande? Wir können es nur vermuten ... Vielleicht waren ihm zoologische Präparate besser vertraut als Tiere in der Natur; dann kannte er die Seeigelschale und den Schildkrötenpanzer, nicht aber ihre Erzeuger. Als er das *Astrophytum asterias* sah, fiel ihm die Ähnlichkeit zum Seeigelskelett auf, dumm war nur, dass er *Asterias* und *Echinus* verwechselte.

Um noch ein missglücktes zoologisches Beispiel zu nennen: Der *Ferocactus histrix* ist zwar stark bedornt, mit bis zu 9 Zentimetern langen Spießen, aber ein Stachelschwein (gr. *histris*) sieht einfach anders aus. Beim tierischen Stachelschwein weisen alle Stacheln wie gekämmt in eine Richtung, nämlich nach hinten, wovon sich jeder Zoo-Besucher leicht überzeugen kann. Und dann sind seine Stacheln keine umgewandelten Blätter, sondern Haare oder Borsten, die übrigens ziemlich locker sitzen. Wenn ein Stachelschwein bedrängt wird, dann rammt es seine Borstenstacheln in den Angreifer und springt anschließend rasch nach vorne. Dabei bleiben etliche Borstenstacheln in der Haut des Gegners stecken und weil das alles ziemlich schnell passiert, dachte man früher, das Stachelschwein könne seine Stacheln abschießen, so wie ein Indianer Pfeile abschießt. Das kann es aber nicht und der *Ferocactus histrix* auch nicht.

Bild 21: *Ferocactus histrix*, der ‚Stachelschwein‘-KaktusBild 22: *Astrophytum caput-medusae* – fast wie ein Tintenfisch

Also, Vorsicht! Bei Benennung nach Eigenschaften sicherstellen, dass der gewählte Name die Eigenschaft tatsächlich wiedergibt und dass die Eigenschaft die Art treffend charakterisiert. Vorsicht auch bei Superlativen wie *spinoissima* und subjektiven Empfindungen wie *bella*. Wer einmal mit den Glochiden einer *Opuntia bella* nähere Bekanntschaft machte, findet sie anschließend vielleicht weniger ‚schön‘.

Das relativ neue *Astrophytum caput-medusae* erinnert mit seinem ungewöhnlichen Aussehen ein bisschen an einen Tintenfisch, den man auf den Kopf gestellt hat. Das Attribut ‚Tintenfisch‘ trägt aber nicht das *Astrophytum*, sondern ein einheimischer Pilz ähnlicher Gestalt. *Caput-medusae* – das Haupt der Medusa – ist eine Anspielung auf die griechische Mythologie. Es geht um eine Gorgone, eine Tochter der Gottheiten Phorkys und Keto. Ursprünglich schön, wurde sie von Pallas Athene in ein Ungeheuer mit Schlangenhaaren und heraushängender Zunge verwandelt. Der Anblick der Medusa ließ jeden zu Stein erstarren.. Der Name für das *Astrophytum* ist nicht so gut gewählt, weil ihm keine Schlangen entwachsen, sondern nur harmlose Warzen, wenngleich diese auch schlangenartig dünn und lang sind. Und erstarrt ist bei seinem Anblick noch keiner.

Kein zoologischer Irrtum liegt bei dem häufigsten Namensteil bei Gattungen vor, obwohl auch hier einige Verwirrung herrscht. Es geht um Echino- (*Echinocactus*, *Echinocereus*, *Echinopsis*), das im Griechischen sowohl mit Igel als auch mit Seeigel übersetzt werden kann. Nach anderer Lesart steht echinos ganz allgemein für ein stacheliges Tier, wobei auch das Stachelschwein, das in Griechenland vorkommt (oder vorkam) mit eingeschlossen wäre. Üblicherweise übersetzen wir echinos mit Igel, obgleich die so benannten Kakteen eher einem Seeigel gleichen, vor allem, wenn sie von oben betrachtet werden. In der Aufsicht sind die meisten Kakteen rundum symmetrisch, die Dornen oder Stacheln zeigen wie beim Seeigel in alle Richtungen, was man von einem Igel oder einem Stachelschwein nicht behaupten kann. Und zudem waren die alten Griechen mit ihren vielen Inseln und ihrer langen Küste tüchtige Seefahrer und von daher waren ihnen Seeigel möglicherweise stärker vertraut als Igel. Seeigel ist also die bessere Übersetzung.

Bild 23: *Hatiora salicornioides* ähnelt dem Queller unserer Küsten (siehe Insert rechts)

Eurozentrismus bei der Benennung

„Welches Liebhabers Auge leuchtet nicht, wenn er den Namen *Lenninghausii*, *Graessnerii*, *Hasselbergii* hört?!“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Wenn ein Botaniker eine neue Art oder eine neue Gattung vor sich hat, weckt ihr Anblick oft Assoziationen an Pflanzen, die er schon kennt, und diese Assoziationen finden bisweilen in der Benennung ihren Niederschlag. *Pereskia zinniiflora* – die Zinnienblütige – wurde so genannt, weil ihre Blüten de Candolle an Zinnien erinnerten. Ähnlich ist es bei *Myrtillocactus*. Die kleinen zierlichen Blütchen von diesem mächtigen *Cereus* ähneln ganz verblüffend denen der Myrte. Nun sind Myrte und Zinnien weltweit verbreitete Zierpflanzen (obwohl beide ein bisschen aus der Mode gekommen sind), die jedem Botaniker und Gärtner bekannt sein dürften. Unschön ist aber die Benennung von Kakteen, also von Bewohnern der Neuen Welt, nach europäischen Pflanzen. Natürlich, die Männer der ersten Stunde der Kakteenkunde waren Europäer, und so griffen sie manchmal zu Vergleichen aus der ihnen vertrauten europäischen Flora. Einen unbewussten Eurozentrismus würde man das heute wohl nennen und – zu vermeiden trachten. Haworth (England) erkannte in der in Brasilien weit verbreiteten *Hatiora salicornioides* eine Ähnlichkeit zu dem an unseren Meeresstränden wachsenden Queller (*Salicornia europaea*), den Franzosen de Candolle erinnerte die Form von *Mammillaria sempervivi* (Mexiko), vor allem in der Aufsicht, an die Hauswurz (*Sempervivum*) der Alpen und *Ariocarpus* (Mexiko und USA) – d.h. der Mehlbeerfrüchtige – wurde von Scheidweiler so genannt, weil die Früchte ähnlich aussehen wie die der mitteleuropäischen Mehlbeere (*Sorbus aria*; siehe auch Kasten Der Mehlbeerfrüchtige auf Seite 110). Unabhängig davon, ob die Vergleichsbilder wirklich zutreffend gewählt wurden: welcher Brasilianer kennt den europäischen Queller, welcher Mexikaner die Hauswurz und welcher Amerikaner weiß, was eine Mehlbeere ist? Sie werden konfrontiert mit Namen, die für sie völlig unverständlich sind.

Wo, bitte, liegt Peru?

„Ein Saumpfad, steil an Felsenwänden empor, auf ihm eine kleine Mauleselkarawane, mit Gepäck und Wassersäcken an riesenhaften Kakteensäulen vorbei – eines kühnen Forschers bahnbrechendes Vordringen!“ Harry Maaß, Die Schönheit unserer Kakteen, 1929

Unverfänglicher scheint es zu sein, einen Kaktus nach seiner geographischen Herkunft, nach seiner Heimat zu benennen. Beispiele dafür sind die Gattung *Copiapoa*, nach der chilenischen Provinz Copiapo, wo man die ersten Copiapoer gefunden hat, oder *Eriosyce esmeraldana*, nach dem Ort Esmeralda, der ebenfalls in Chile liegt. Aber auch hier können sich Missverständnisse einschleichen. *Cereus peruvianus* (heute zu *Cereus repandus* gestellt), die peruvianische Wachskerze, ist heute in Südamerika weit verbreitet, weil sie häufig kultiviert wird, wodurch es schwierig ist, zwischen echt ‚autochthonen‘ und verwilderten Exemplaren zu unterscheiden. Vielleicht ist ihre eigentliche Heimat sogar die Karibik. Als sie nach ‚Peru‘ benannt wurde (von Linné, und zwar als *Cactus peruvianus*), verstand man unter ‚Peru‘ nicht den heutigen Staat, sondern ein viel größeres Stück von Südamerika. Doch der Name blieb bestehen. Oder die Lobivien, die heute zu *Echinopsis* gezählt werden. Bekanntlich ist ihr Name ein Anagramm – ein Buchstabendreher – von Bolivien; Britton und Rose wollten damit betonen, dass ihre neue Gattung in Bolivien heimisch ist. Allerdings gibt es viele *Lobivia*-Arten, die eben gerade nicht in Bolivien wachsen sondern anderswo, zum Beispiel die frühere Leitart *Lobivia tegeleriana* aus Peru, also war die Bezeichnung nicht mehr ganz korrekt. Über *Opuntia ficus-indica*, die indische Feige aus Griechenland, hatten wir schon gesprochen.

Es bleibt als dritte Möglichkeit, eine Art oder ein anderes Taxon nach Personen zu benennen, vorzugsweise nach solchen, die sich um die Kakteenkunde verdient gemacht haben. Nachdem wir gesehen haben, dass es bei den beiden anderen Methoden Fallstricke gibt, scheint dies die unverfänglichste zu sein und tatsächlich wird davon oft Gebrauch gemacht, sehr häufig bei den Gattungsnamen – einige davon hatten wir schon im Abschnitt über die „Neo-Namen“ genannt. Weitere Beispiele sind die Gattung *Frailea*, benannt nach Manuel Fraile, dem früheren Leiter der

staatlichen Kakteensammlung der USA, oder *Hattoria*, wieder ein Buchstabendreher, abgeleitet vom Namen des englischen Wissenschaftlers Thomas Hariot (1560 – 1621). Noch viel mehr dieser Widmungen finden wir bei den Artbezeichnungen: *Echinocereus engelmannii*, *Echinocactus grusonii* (nach H. Gruson, dem Begründer der Gruson'schen Sammlung in Magdeburg), *Trichocereus* (heute *Echinopsis*) *pachanoi* (nach Prof. Abelarda Pachano) und andere.

Doch wie die jüngste Geschichte zeigt, kann es auch hier zu Merkwürdigkeiten kommen. Im Jahr 2005 haben US-amerikanische Biologen einige neue Spezies von Schwammkugelkäfern beschrieben, die im Süden der USA oder in Mexiko vorkommen und zwar haben sie diese nach dem damaligen Mister President, George W. Bush, und einigen seiner Ministern benannt (z.B. *Agathidium bushi*), aber nicht, um diese zu ehren, sondern zu schmähen, denn besagte Schwammkugelkäfer sollen, nach der Auffassung der Art-Autoren, ziemlich widerliche Existenzen sein, die im Verborgenen leben und sich von Schleimpilzen und ähnlich Unappetitlichem ernähren. Nun kann man zur Politik von Herrn Bush stehen wie man will, aber auf diese Weise Kritik zu äußern, ist sicher verfehlt. Jedenfalls sahen das die Verfasser des ICZN (International Code of Zoological Nomenclature) so, dem Pendant des ICBN, die von den Autoren verlangten, diese Benennungen wieder rückgängig zu machen. Zur Nachahmung kann man solche Namensgebungen bestimmt nicht empfehlen, und bei den Kakteen funktioniert die Schmäh-Benennung schon mal gar nicht, denn der Kakteenfreund, der einen Kaktus widerlich und verächtlich findet, muss sicher erst noch geboren werden!

Einheimische Namen!

„Wenn man vor die Aufgabe gestellt würde, diesem in unbeschreiblicher Schönheit strahlendem Wunder einen volkstümlichen Namen zu geben, so käme man sicher in große Verlegenheit.“ Harry Maaß, Die Schönheit unserer Kakteen, 1929

Es gibt aber noch eine weitere Möglichkeit botanische Kakteenamen abzuleiten und es ist die schönste von allen, von der allerdings leider nur selten Gebrauch gemacht wurde. In allen Ländern, in denen Kakteen und Menschen gemeinsam leben, gibt es vielfältige Beziehungen zwischen ihnen. Die Eingeborenen nutzen nicht nur die Kakteen, sondern haben auch Namen für sie und zwar schon lange, bevor die europäischen und US-amerikanischen Sammler die Kakteengebiete bereisten. Nur in wenige der botanischen Kakteenamen sind diese alte Bezeichnungen eingeflossen, wie z.B. bei der Gattung *Nopalea* (heute zu *Opuntia* gestellt), hergeleitet vom alten Aztekenwort Nochtli. Die Azteken waren ja großartige Kakteenkenner. Sie unterschieden und kultivierten etliche verschiedene Arten und Sorten. Auf dem großen *Echinocactus ingens* sollen sie angeblich ihre Menschenopfer geschlachtet haben. Aus Nochtli wurde spanifiziert Nopal und aus diesem machten die Botaniker dann *Nopalea*. Um bei den Feigenkakteen zu bleiben: Auch in *Opuntia joconostle* steckt die einheimische Bezeichnung für diesen Kaktus: Joconoxtle. Der Gattungsname *Nopalxochia* für die schönblumigen epiphytischen ‚Blattkakteen‘, die heute zu *Disocactus* gerechnet werden, wurde aus Nopalxochitl gebildet. Tetetzo sagten die mexikanischen Indianer zu einem Säulenkaktus, den wir heute als *Neobuxbaumia tetetzo* kennen. *Maihuenia*, die merkwürdige Gattung, die vor kurzem eine – nicht unumstrittene – eigene Unterfamilie bekam, ist von Maihuén abgeleitet, dem spanisch-indianischen Begriff für diese Pflanze und Quiabento ist die lokale Bezeichnung für die belaubten dünntriebigen Dornensträucher der Gattungen *Pereskia* und *Quiabentia*. *Cochemiea* heißt so nach einem – ausgestorbenen – Indianerstamm, der in Niederkalifornien lebte, den Cochemie.

Bild 24: *Cochemiea poselgeri*

Utahia, *Puebloa* und *Navajoa*, drei Bezeichnungen, die ebenfalls auf indianische Stämme zurückgehen, sind durch die Revisionen der jüngeren Zeit leider erloschen. Alle drei wurden zu *Pediocactus* gestellt. Aber in *Cereus jamacaru*, *Mammillaria hutzilopochtli* und der Sectio Biznaga von *Ferocactus* finden sich noch Reminiszenzen an die Existenz untergegangener indianischer Völker. Und der Gattungsname *Aztekium* mit der schönen Neuentdeckung *Aztekium hintonii* erinnert an die unvergleichliche Hochkultur der Azteken, die infolge der spanischen Eroberung zugrunde ging. Im Gegensatz zu den Azteken erinnert an die südamerikanischen Inkas in der Kakteen-Terminologie nichts mehr, denn die *Submatucana*-Untergattung *Incaica* hatte nur kurzen Bestand.

Aussprache der botanischen Namen

„Was ist mit *Pyxis planicauda*?“

„Fünf Stück bis jetzt, und ein paar *Oplurus cuvieri*.“

„Ich glaube, ich brauche ein lateinisches Wörterbuch, um hier mithalten zu können.“

„Mach dir nichts draus“, sagte Gerry, „das ist alles nur Angeberei. In Wahrheit können sie ihren Ellbogen nicht von ihrem Arsch unterscheiden.““

Edward Whitley, Gerry Durrell's Army, 1992

Ungewohnte Betonung

Aussprache und Betonung der botanischen Kakteenamen folgen immer den Regeln des klassischen Lateins, auch dann, wenn die Namen aus Wörtern anderer Sprachen, von Altgriechisch, von lebenden Sprachen, oder aus Eigennamen gebildet wurden. Beim Thema Aussprache sind die deutschsprachigen Kakteenfreunde im Vorteil, denn das Lateinische wird fast genau so gesprochen, wie es geschrieben wird, ganz ähnlich wie im Deutschen, nur die Betonung ist etwas gewöhnungsbedürftig. Angelsächsische Sprecher haben es da viel schwerer – Sie wissen ja: im Englischen wird fast alles anders gesprochen als es auf dem Papier steht; das e ist ein i und das i ist ein ei. Deswegen tun sich die Angelsachsen mit Latein etwas schwer. Dazu ein Beispiel. In der modernen Biologie ist einer der wichtigsten Labororganismen für die Forschung das Darmbakterium *Escherichia coli*, abgekürzt *E. coli*. Für Biologen mit Muttersprache Englisch ist das nicht gut auszusprechen, sie sagen dann meistens „Ih kollei“.

Die Betonung ist für uns etwas ungewohnt. Wenn die vorletzte Silbe gedehnt gesprochen wird, dann liegt die Betonung auf ihr, ansonsten wird die drittletzte Silbe betont. Bei der Zählung der Silben gelten Endungen wie –ii, –ium und –ia als nur eine Silbe, obwohl sie zweisilbig gesprochen werden. In manchen älteren Kakteenbüchern, wie „Freude mit Kakteen“ von Walther Haage, wurde mit Akzentzeichen oder Unterstreichung angezeigt, an welcher Stelle die Stimme zu heben ist: *Mammillária bombýcina* oder *Selenice-reus grandiflorus*. Später ist das leider aus der Mode gekommen. Mit den modernsten elektronischen Textverarbeitungssystemen wäre das leicht zu machen, aber für viele Verlage ist der Aufwand zu groß.

Die wichtigsten Regeln für die Aussprache

Zunächst eine Entwarnung. Wie die alten Römer wirklich gesprochen haben, weiß man natürlich nicht so genau, zudem hat sich die Aussprache mit der Zeit, wie in anderen Sprachen auch, verändert. Deswegen gibt es bei der lateinischen Aussprache nicht unbedingt eine „richtige“ oder „falsche“. Wir unterscheiden das klassische Latein, das Latein aus dem Schulunterricht, das Kirchenlatein und das Kakteensammler-Latein, das dem Angler-Latein verwandt ist („Meine *Rebutia minuscula* hat heuer 50 Blüten gebracht!“). Zwischen den verschiedenen Formen gibt es Abweichungen in der Aussprache; die botanischen Pflanzennamen orientieren sich aber am klassischen Latein.

Aufeinanderfolgende Vokale werden getrennt ausgesprochen, also zweisilbig, wie *astéri-as*, es sei denn, es handelt sich um einen Diphthong – eine Folge von zwei Vokalen, die als ein Laut ausgesprochen werden, wie *ei* und *au* im Deutschen.

Vokale

a – ein offenes ‚a‘, wie in Katze

e – einfach ein ‚e‘, wie im Deutschen

i – ist im Lateinischen ein Halbvokal, der vor Konsonanten als *i*, vor Vokalen als *j* ausgesprochen wird

j – wie das deutsche ‚j‘

o – wie das deutsche ‚o‘

u – vor Konsonanten als *u*, vor Vokalen als *v*

y – in der Wortmitte als *ü*, im Anlaut als *j* und am Wortende als *i*

Diphthonge

ae – im klassischen Latein als *ei*, wie in Meise; im Schullatein als *ä*

au – wie in Haus

ei – entweder getrennt: *e-i* oder als Diphthong: *ej*

eu – kurzes *e* und kurzes *u* in einer Silbe (wer das kann, ist gut – ich kann’s nicht)

oe – wie *eu* in Europa

Konsonanten

c – im klassischen Latein als *k*, im Kirchenlatein als *z* (in der Schule? – kommt auf den Lateinlehrer an)

ch – wird hart ausgesprochen, also wie ein *k*

qu – wie ein *kw*

s – immer stimmlos

th – kein englisches *th*, sondern ein *t*

v – wie das deutsche *w*

Alle anderen Konsonanten werden ausgesprochen wie im Deutschen.

Nach den vorstehenden Regeln wäre der *Céreus* also ein *Kére-us*, der *Cephalocéreus* ein *Kefalokére-us* und der aus den Asterix-Bänden bekannte Julius Caesar ein *Iuli-us* Kaiser, was schon fast so klingt wie im Deutschen der Kaiser, egal ob Wilhelm II oder Franz Beckenbauer gemeint sind.

Wenn Ihnen das alles zu kompliziert ist, hier noch ein Tipp: Achten Sie einfach darauf, wie die alten Hasen in Ihrer Ortsgruppe die Namen der Kakteen aussprechen und übernehmen Sie das dann. Viel falsch machen können Sie dabei nicht und bei der Kommunikation mit ausländischen Kakteenfreunden wird man vielleicht die Schriftform bevorzugen: E-Mail oder Brief, da stört es niemanden, wenn Sie etwas falsch aussprechen.

Beispiele für Herbarium-Exemplare (aus dem Herbarium von Königlichen Botanischen Garden Kew)



Bild 25: *Echinocactus platyacanthus* (Aufnahme: Royal Botanic Gardens Kew, England ©)

Bild 25 zeigt ein Herbariumblatt von *Echinocactus platyacanthus*. Es ist der Typus der von Rose als *E. grandis* beschriebenen Art, gesammelt am 7. August 1897 von C.G. Pringle. Das Material auf dem Blatt ist ein Stück Rippenkante mit einigen Areolen, sowie eine aufgeschnittene Blüte und eine Frucht. Als Standort ist eingetragen: Mexiko, Puebla, Kalkhügel nahe Tehuacán, 6.500 Fuß Höhe, also ca. 1.070 Meter. Nach Angaben von Pringle werden die Pflanzen bis 3 Fuß (91 cm) stark und bis 8 Fuß (2,4 m) hoch. Ein ganzes Exemplar wäre für ein Trockenpräparat nicht so gut geeignet, denn so große Blätter gibt es ja gar nicht. Die Farbtafel und der Maßstab dienen zum Vergleich.

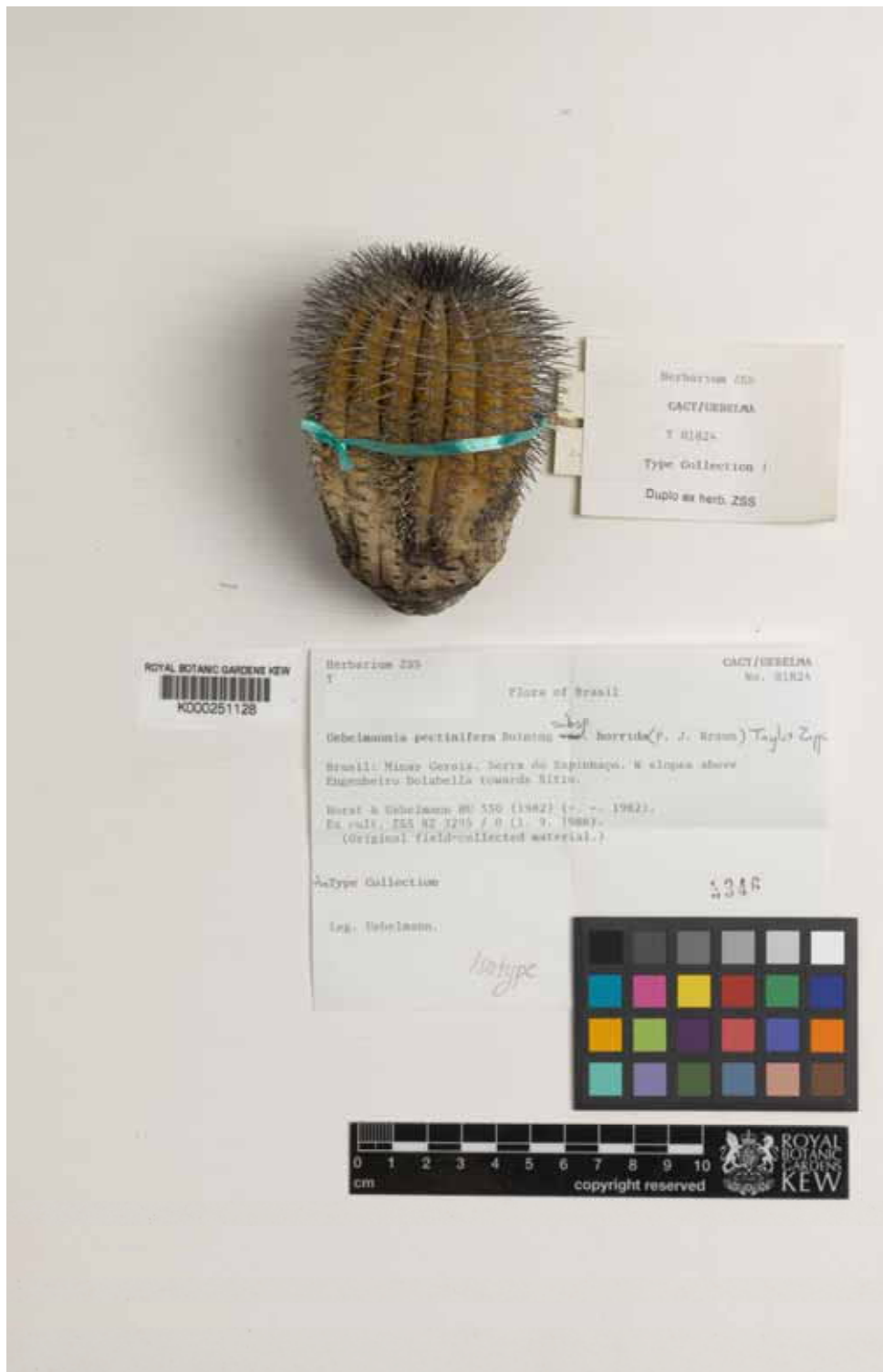


Bild 26: *Uebelmannia pectinifera* subsp. *horrida* (Aufnahme: Royal Botanic Gardens Kew, England ©)

Das Blatt auf Bild 26 zeigt die Möglichkeit, eine ganze Pflanze zu konservieren am Beispiel einer kleinen *Uebelmannia pectinifera* subsp. *horrida*. Dank der starren Zellwände der Hypodermis behält das Trockenpräparat seine Form. Es ist ein Isotyp, gesammelt von Uebelmann selbst; eine Dublette des Holotyps in der ZSS (Sukkulanten-Sammlung in Zürich). Die Änderung der var. *horrida* zur subsp. *horrida* ist auf dem Zettel vermerkt.



Bild 27: *Tacinga wernerii* (Aufnahme: Royal Botanic Gardens Kew, England ©)

Bei den flachtriebigen Opuntien sind Trockenpräparate recht einfach. Die dünnen Sprossglieder trocknen leicht. Bild 27 zeigt *Tacinga wernerii*, vormals *Opuntia wernerii*, wieder ein Isotyp. Das Blatt enthält wieder Angaben zum Standort und eine ausführliche Beschreibung von Taylor, Zappi und Eggl.

Kakteen-Namen von A – Z und ihre Bedeutung

„... und mancher fremde Gärtner ist boshaft genug, eine vielleicht nur in der Farbe der Stacheln abweichende Pflanze zu einer neuen Art zu stempeln.“ K.F.W. Berge, Anweisung zur zweckmäßigsten Behandlung der Cactuspflanzen, 1832

Einige Namensbestandteile begegnen uns immer wieder. ‚Cactus‘ und ‚Cereus‘ sind in sehr vielen Namen enthalten; wortwörtlich wären sie mit ‚Distel‘ bzw. ‚Kerze‘ zu übersetzen. Sehr häufig ist auch ein Bezug auf das charakteristische Merkmal, die Stacheln oder Dornen – echinus, spinus, acanthus – sowie Borsten – seti – und Haare – tricho, trixio – oder Wolle – erio. Oft gibt es auch einen Bezug zur Gestalt, seien es Säulen – cereus, lychnia – oder Warzenkakteen. Bei den letzteren finden wir – mamma, thele, mastos (= Brust). Und natürlich wurde immer wieder die Blüte zum Namensgeber mit florus und anthos.

Noch ein Wort zu den Übersetzungen. Die wissenschaftlichen Gattungsnamen sind immer entweder Substantive (Hauptwörter) oder substantivisch gebrauchte Eigenschaftswörter und sie bestehen häufig aus einer Verkettung mehrerer Begriffe. Obwohl die deutsche Sprache sehr schön die Reihung von Hauptwörtern erlaubt, kann nicht immer eine elegante Eindeutschung gefunden; manchmal behelfen wir uns dann mit der Verknüpfung von Hauptwort und Eigenschaftswort, zum Beispiel ‚Schöne Kerze‘ für *Eulychnia* anstatt ‚Schönkerze‘, was etwas merkwürdig klingt. Wortwörtliche (bisweilen etwas brutale) Übertragungen habe ich auch aufgeführt, zur Kennzeichnung aber in eckige Klammern [] gesetzt. Wenn sie für Heiterkeit sorgen, dann ist das nicht ganz unbeabsichtigt.

Und jetzt geht’s los – von A bis Z, oder wenigstens beinahe bis Z, wie wir am Ende sehen werden.

Acanthocalycium Backeberg 1935 – [Dornkelch] es wird darüber diskutiert, ob auch diese Gattung zu *Echinopsis* gehören soll. Vom Namen her ist sie das Gegenstück zu *Gymnocalycium*, dem Nacktkelch, denn der Gattungsname kommt von *akantha* = der Dorn und *calyx* = der Kelch, bedeutet also Dornkelch. Gemeint ist die Blütenröhre, die hier (zu Unrecht) als Kelch angesprochen wird und deren Schuppenblätter stachelspitzige Enden tragen, was in Bild 28 gut zu sehen ist. Die vielleicht bekannteste Art *Acanthocalycium violaceum* – die veilchenfarbige oder violette – gehört jetzt zu *A. spiniflorum* (Schumann) Backeberg 1935, deren Art-Epitheton fast das gleiche bedeutet wie der Gattungsname, nämlich stachelig blühend.



Bild 28: *Acanthocalycium spiniflorum*

Aporocactus Lemaire 1860 – [???-Distel] heute zu *Disocactus* Lindley 1845 gestellt. Es gibt verschiedene Ableitungen für den Namen, die alle nicht sehr überzeugend sind. Er soll von gr. *aporia* – undurchdringlich – kommen, weil die langen dünnen Sprosse ein undurchdringliches Geflecht bilden können. Nach anderer Lesart kommt der Name von gr. *aporos* – dürftig – wegen der Dünne der Sprosse. Die englische Bezeichnung *Rattail cactus* (*Rattenschwanzkaktus*) zielt ja in dieselbe Richtung, allerdings sind Rattenschwänze nackt und tragen keine gelben Dornen. Barthlott gibt an, es sei unbekannt, worauf sich der Gattungsname bezieht, den er mit ‚porenloser Kaktus‘ übersetzt, und dabei bleibt es wohl auch. Die bekannte Art *Disocactus flagelliformis* (Linné) Barthlott 1991 ist vielleicht eine uralte Gartenform, jedenfalls gehört sie zu den ältesten Kakteen in Kultur und ist wegen ihrer Blühfreudigkeit auch bei den ‚normalen‘ Pflanzenfreunden sehr beliebt. Im Zuge der Revision wurde die Art *flagriformis* zu *flagelliformis* gestellt; beide Begriffe bedeuten dasselbe: nämlich peitschen- oder geißelförmig.



Bild 29: *Disocactus* (*Aporocactus*) *flagelliformis*

Ariocarpus Scheidweiler 1838 – [Mehlbeerfrucht] Von gr. *aria* = die Mehlbeere und gr. *karpos* = die Frucht, wegen der Ähnlichkeit der Früchte mit der des Mehlbeerbaums. (siehe auch Kasten auf S. 110). *A. fissuratus* – lat. *fissur* = der Riss, wegen der rissigen Oberfläche der Blätter (Bild 349). Manchmal haben unsere Backenzähne Fissuren, die der Zahnarzt versiegeln muss.



Bild 30: *Ariocarpus kotschoubeyanus*

Armatocereus Backeberg 1938 – [Waffenkerze] Der bewaffnete *Cereus*; lat. *arma* = die Waffe, lat. *cereus* = die Kerze. Wegen der langen dolchartigen Dornen.

Astrophytum Lemaire 1839 – [Sternpflanze] die immer noch beliebten ‚Bischofsmützen‘. *Astrophytum* bedeutet aber Sternpflanze und zwar buchstäblich und wortwörtlich, denn *aster* = der Stern und *phyton* = die Pflanze. Die Ableitung wird verständlich, wenn man die Pflanzen von oben betrachtet, denn die Rippen sind dann wirklich wie die Strahlen eines Sterns. Das gilt allerdings nicht für *A. asterias* und das neue *A. caput-medusae*.

Astrophytum capricorne (Dietrich) Britton & Rose 1922 – *Capra* ist die Ziege, und ein Verwandter von ihr, der Steinbock, steuerte den Namen bei. Die langen gewundenen Dornen haben wirklich eine schwache Ähnlichkeit mit den Hörnern des Steinbocks (*capricornus* = der Steinbock) Die Blüten zeigen eine rote Mitte und duften lieblich.

Bild 31: *Astrophytum capricorne*

Astrophytum caput-medusae (Velazco & Nevárez) D.R. Hunt 2003 – Benannt nach dem Medusenhaupt. Das ist nicht ganz passend, weil ein Medusenhaupt viele (Schlangen)-Köpfe trägt, während *A. caput-medusae* nur einen Kopf hat, aber viele lange Warzen, die aussehen wie die Tentakel eines Tintenfisches. Im Bild sind drei dieser ‚Tentakel‘ zu sehen; da sie juvenil sind, fehlen ihnen noch die Blütenareolen.

Bild 32: *Astrophytum caput-medusae* (juvenile Warzen, ohne Blütenareolen)

Astrophytum myriostigma Lemaire 1839 – Bedeckt von Myriaden weißer Flöckchen, die auch den Namen lieferten (*myria* = tausend, *stigma* = der Fleck, das Mal). Um die Schönheit der *Astrophyten* noch zu steigern, hat man viele Hybriden von ihnen gezogen. Das in Bild 33 gezeigte Exemplar ist vermutlich eine Kreuzung mit *A. ornatum*. Der volkstümliche Name Bischofsmütze ist eine Anspielung auf die Mitra, die Kopfbedeckung der Bischöfe.

Bild 33: *Astrophytum myriostigma*

Astrophytum ornatum (de Candolle) Britton & Rose 1922 – die ‚geschmückte‘ Sternpflanze ist wirklich ein Schmuckstück. Bei den Briten heißen Zierpflanzen auch ‚ornamental plants‘. Der Begriff *ornatum* bezieht sich auf die weißen Flöckchen, mit denen die Pflanze geschmückt ist.

Bild 34: *Astrophytum ornatum*

Aztekium Boedeker 1929 – [*Aztekie*] Das Aussehen erinnert an die Kunstwerke der Azteken, daher der Name. *A. ritteri* (Boedeker) Boedeker ex Berger (Bild 350) war lange Zeit die einzige Art, bis 1991 *A. hintonii* Glass & W. A. Fitz Maurice beschrieben wurden. Beide Arten wurden nach den Entdeckern benannt – Friedrich Ritter und George Hinton. Das Bild zeigt ein gepfropftes Exemplar mit ungewöhnlich viel Areolenwolle.

Bild 35: *Aztekium hintonii* (in Kultur)Bild 36: *Aztekium hintonii* (am Standort)
Aufnahme: Carlos Velazco ©

Austrocylindropuntia Backeberg 1938 – [*Südliche Zylinderopuntie*] lat. *australis* – südlich; lat. *cylindrus* – zylindrisch; die südliche *Opuntia* mit zylindrischen Sprossgliedern. ‚Südlich‘ weil sie nur in Südamerika vorkommen, sie sind das Gegenstück zu der Gattung *Cylindropuntia*, deren Verbreitung in Mexiko und in den USA liegt.

Blossfeldia Werdermann 1937 – [*Blossfeldie*] Der kleinste Kaktus wurde nach seinem Entdecker, dem Kakteenjäger Harry Blossfeld, benannt. Trotz vieler Erstbeschreibungen gibt es nur eine echte Art: *B. liliputana* Werdermann 1937; das Epitheton bedeutet: die Kleinste.

Bild 37: *Blossfeldia liliputana*: der kleinste Kaktus von allen

Brasiliopuntia brasiliensis (Willdenow) A. Berger 1926. [Brasilien-Opuntie] Dieser Name ist wohl selbsterklärend. Der Berliner Botaniker Willdenow beschrieb die Art schon 1814 als ‚Cactus‘. Haworth stellte sie später zu *Opuntia* und Alvin Berger richtete für sie eine eigene Gattung ein. Die brasilianische *Opuntia* wächst baumförmig und bildet im Alter mächtige Stämme aus, die blattartig dünne Sprosssegmente tragen. Für unsere Sammlungen wird sie natürlich viel zu groß (mit ihren bis zu 20 Metern!), aber trotzdem findet man immer wieder Mini-Exemplare von ihr in solchen Blumenläden, die nebenbei auch Kakteen anbieten.

Bild 38: *Brasiliopuntia brasiliensis*: der größte Kaktus von allen

Browningia hertlingiana Buxbaum 1965 – [Browningie] Die Gattung wurde 1920 von Britton und Rose zu Ehren W.E. Brownings, des damaligen Direktors des englischen Instituts in Santiago, Chile, eingerichtet. Art nach Georg von Hertling benannt. Schön ist der blaue Wachsüberzug; die Sämlinge sind zunächst grün und färben sich erst in der Sonne schön blau.

Bild 39: *Browningia hertlingiana*Bild 40: *Calymmanthium substerile* (junger Spross)

Calymmantium Ritter 1962 – Wörtlich: die [Kappenblüte]. Der Achsenbecher umschließt die Blütenknospe wie eine Kappe, bis sie aus ihm hervorbricht und ihre ‚Kappe‘ dabei manchmal regelrecht zerreißt. Der Artname von *C. substerile* (Bild 188) weist auf den gleichen Sachverhalt hin – die Blüte ist unter (= sub) der unfruchtbaren (= sterile) Hülle des Achsenbechers verborgen. Eine merkwürdige Art, die sich selten in den Sammlungen findet.

Cephalocereus Pfeiffer 1838 – [Kopfkerze] Von gr. *kephale*, Kopf und lat. *ceruus* = die Kerze; der Kopf- oder Schopf-Cereus. Der Name deutet auf einen besonders stark behaarten Blühhbereich an der Sprossspitze hin, aus dem die Blüten hervorkommen. *C. senilis* (Haworth) Pfeiffer 1838 ist das wohlbekannte mexikanische Greisenhaupt (lat. *senilis* – alt, greisenhaft), das vollständig von haardünnen weißen Borsten umspinnen ist, wie ein würdiger Greis von seinem weißen Haupthaar.

Cereus P. Miller 1754 – [Kerze] Zusammen mit *Pereskia*, *Melocactus* und *Opuntia* einer der ältesten Gattungsnamen. Doch die Kenntnis dieser Pflanzen reicht noch weiter zurück. Bereits in der ‚*Historia Generalis Plantarum*‘ von Jacques Daléchamps (1586) sind Cereen abgebildet (Bild 1). Die Bezeichnung kommt von lat. *cera* = Wachs oder *ceruus* = Wachskerze und bezieht sich auf den wächsernen Überzug mancher Vertreter dieser Gattung. Wir finden den gleichen Wortstamm in der Kerze sowie im Oberschmalz (*Cerumen*). Im Schumann’schen System war *Cereus* eine riesige Sammel-Gattung mit bis zu 140 Arten; heute sind es nur noch 33. Typisch sind die großen Blüten mit nackter Blütenröhre, die sich nachts öffnen. Bild 41 zeigt *Cereus validus* Haworth 1831, dessen Name – *validus* – groß oder kräftig bedeutet.

Bild 41: (links) *Cereus validus*

Bild 42: (rechts) Abbildung von Cereen aus der ‚*Historia Generalis Plantarum*‘ von Jacques Daléchamps (1586)



Cintia knizeii Riba 1996 – nach der Stadt Cinti in Bolivien, in deren Nähe die Pflanze zuerst gefunden wurde und nach dem Entdecker der Art, dem tschechischen Kakteenjäger Karel Knize



Bild 43: *Cintia knizeii*

Cleistocactus Lemaire 1861 – [Schließdistel] Der Schließkaktus, wie eine gängige Übersetzung lautet. Von gr. *kleistos* = geschlossen; gemeint ist die Blüte, aber es stimmt nicht ganz. Die Blüten öffnen sich natürlich schon, wenn auch bei manchen Arten gerade so weit, dass ein Kolibri seinen Schnabel hineinstecken kann.

Cleistocactus hyalacanthus Backeberg 1942 – Hyalin heißt glasig, durchscheinend; *akanthos* = der Stachel.



Bild 44: *Cleistocactus hyalacanthus*



Bild 45: *Cleistocactus samaipatanus*

Cleistocactus samaipatanus (Cárdenas) D.R. Hunt 1987 – Der Schließkaktus aus Samaipata in Bolivien (erster Fundort der Art), früher auch als *Bolivicereus* oder *Borzicactus* geführt. Blüht schon als junge Pflanze und bringt vom Sommer bis zum Herbst unglaubliche Mengen der leicht schiefsaumigen Kolibri Blüten hervor. Ein absolutes Schmuckstück für jede Sammlung.

Copiapoa Britton & Rose 1922 – [*Copiapoe*] Nach der Stadt Copiapo in Chili, wo die ersten Exemplare gefunden wurden.

Coryphantha (Engelmann) Lemaire 1868 – [*Spitzenblume*] Meist großwarzige Verwandte der Mammillarien. Im Gegensatz zu diesen erscheinen die Blüten nicht in Kränzen, sondern an der Spitze, worauf sich auch der Name bezieht, denn gr. *koryphe* = der Kopf, gr. *anthos* = die Blüte. Unser Wort ‚Koryphäe‘ hat den gleichen Ursprung. Die Blütenbildung erfolgt nicht aus der Axille heraus, sondern aus einer Furche zwischen Areole und Axille. *Coryphantha retusa* (Pfeiffer) Britton & Rose 1923 bekam ihren Namen von den stumpfen Enden der Warzen (lat. *retusa* = abgestumpft).



Bild 46: *Coryphantha retusa*

Cumulopuntia Ritter 1980 – [*Haufen-Opuntie*] Viele Arten wurden früher zu *Tephrocactus* gerechnet. Lat. *cumulus* = der Haufen; bezieht sich auf den Wuchs – die Sprossglieder sind wie unordentlich übereinander gehäuft und bilden so lockere Polster. Das erinnert uns an die Haufenwolken (Kumulus-Wolken), die schönes Wetter ankündigen. Die frisch entfaltete Blüte von *Cumulopuntia rossiana* (Heinrich & Backeberg) Ritter 1980 auf Bild 47 ist so fest, als wäre sie aus Wachs geformt. Ihr Artname ist dem Kakteenzüchter Ross gewidmet; der ihrer ‚Schwester‘ *C. pentlandii* nach Josef B. Pentland (1797 – 1873), Kakteensammler und britischer Konsul in Südamerika.

Bild 47 (links)
Cumulopuntia rossiana

Bild 48: (rechts)
Cumulopuntia pentlandii



Cylindropuntia (Engelmann) Knuth 1935 – [Zylinder-Opuntie] lat. *cylindrus*, zylindrisch. Die *Opuntia* mit den zylindrischen Sprossgliedern. Als Gegenstück zu der südlichen *Austrocylindropuntia* hat diese Gattung ihr Verbreitungsgebiet in Mexiko und in den USA.

Digitostigma Velazco et Nevarez 2002 – [Finger-Fleck]; von lat. *digit* = der Finger und lat. *stigma* = der Fleck, das Mal. Nach dem Willen der Autoren soll der Gattungsname bedeuten: mit Flecken (Flöckchen) bedeckter Finger. In Ihrer Erstbeschreibung heißt es jedoch: *recuerda los dedos de la mano y a que la epidermis esta cubierto por numerosos estigmas*. Aber *Digitostigma* bedeutet, wortwörtlich, fingerförmiger Fleck. Aus diesem Grund, und weil er glaubte, Velazco und Nevarez hätten bei ihrer Erstbeschreibung gegen die Regeln des ICBN verstoßen (Art. 43.1), erklärte D.R. Hunt 2003 *Digitostigma caput-medusae* Velazco et Nevarez 2002 (Bild 32, Seite 47) für ungültig (nom. inval.) und ersetzte den Namen durch *Astrophytum caput-medusae* Hunt 2003.

Discocactus Pfeiffer 1837 – [Scheibendistel] Von gr. *diskos*, flach; scheibenförmiger Kaktus.

Discocactus horstii Buining & Brederoo ex Buining 1973. Eine sensationelle Entdeckung der 70-er Jahre. Wegen der Attraktivität und schwieriger Kultur wurde den Wildbeständen arg nachgestellt. Heute stehen alle *Discocactus* im Anhang I des Washingtoner Artenschutzabkommens. Mit dem Artnamen wird der Kakteenjäger Leopold Horst geehrt, der hauptsächlich für Uebelmann sammelte. Feldnummern, die mit HU anfangen, verweisen auf Horst und Uebelmann.



Bild 49: *Discocactus horstii*

Disocactus Lindley 1845 – [Zweier-Distel] Von gr. *dis*, zweifach; diese Bezeichnung bezieht sich auf die Blüte, die scheinbar eine doppelte Hülle aus Blütenblättern trägt, also eine zweifache Krone. Allerdings besitzen Kakteen weder Kelch- noch Kronblätter. Bei den meisten Kakteenblüten sehen wir einen allmählichen Übergang von sepaloiden, kelchblattähnlichen Formen zu sepaloiden kronblattähnlichen. Wir sprechen daher auch nicht von Sepalen (Kronblätter) und Petalen (Kelchblätter) sondern von Tepalen (Blütenblätter). Der beliebte *Aporocactus* wird jetzt zu *Disocactus* gerechnet, ebenso wie der frühere *Heliocereus speciosus* (*helios* = Sonne; *speciosus* = prächtig, schön), der in viele *Epicactus*-Hybriden eingekreuzt wurde. *Disocactus nelsonii* hat eine der schönsten Blüten überhaupt. Die Art ist nach dem amerikanischen Botaniker E.W. Nelson benannt.

Bild 50: *Disocactus nelsonii*

Echinocactus Link & Otto 1827 – [Igel-Distel] In den Frühzeiten der Kakteenkunde war das eine riesengroße Sammelgattung für alles, was nicht säulenförmig und weder *Melocactus* noch *Opuntia* war. Weil gr. *echinos* mit Igel aber auch mit Seeigel übersetzt werden kann, ist es wahlfrei, ob der *Echinocactus* ein Igelkaktus oder ein Seeigelkaktus sein soll. Man hat sich offenbar so geeinigt, dass *Echinocactus* der Igelkaktus ist und *Echinopsis* der Seeigelkaktus. Heute umfasst die Gattung nur noch 6 Arten, wobei durch die jüngste Revision *Homalaocephala texensis* hinzugekommen ist. Die Art *E. grusonii* Hildmann 1891 ist nach dem Kakteenliebhaber und Großindustriellen Hermann Gruson benannt, der im 19. Jahrhundert in Magdeburg eine der seinerzeit größten Sammlungen unterhielt. Es handelt sich um einen der bekanntesten Kakteen überhaupt, der auch bei Nicht-Kakteenern wegen seiner goldgelben Dornen und des Spitznamens ‚Schwiegermutterstuhl‘ sehr beliebt ist. In allen Kakteenschauhäusern ist er vertreten. Umso kurioser mutet es an, dass er in seiner mexikanischen Heimat durch Biotopzerstörungen sehr selten geworden ist.

Bild 51: *Echinocactus grusonii*

Echinocereus Engelmann 1848 – [Igel-Kerze] gr. *echinos* = Igel oder auch Seeigel. Also der Igel- oder Seeigel-Cereus.

Echinocereus pectinatus (Scheidweiler) Engelmann 1848 – lat. *pectinatus* = kammförmig, wegen der Anordnung der Dornen an den Areolen; sieht aus wie ein doppelseitiger Kamm. Bild 52 zeigt eine Nahaufnahme der Blüte. Der grüne Stempel (ein typisches Merkmal der Gattung) bildet zusammen mit der grünen Basis der Tepalen einen Kontrast zu den gelben Blütenblättern, wie er für Kolibriblüten typisch ist.

Bild 52: *Echinocereus pectinatus*

Echinocereus pulchellus (Martius) Seitz 1870. ‚Puchellus‘ bedeutet niedlich; eine Ableitung dafür kann ich nicht anbieten. Am Standort ragen die Pflanzen kaum über den Erdboden hinaus, sind also Beinah-Geophyten, während bei den Kulturexemplaren die Sprossachse sehr viel länger werden kann.

Bild 53: *Echinocereus pulchellus*

Echinofossulocactus – [Igefurchendistel] siehe *Stenocactus* [Schmaldistel]

Echinomastus Britton & Rose 1922 – [Igel-Brust] Eine *Sclerocactus* nabestehende Gattung; gr. *echinos* = Igel oder auch Seeigel, gr. *mastos* = Brust, Warze. Stachel-Warzenkaktus.

Echinopsis Zuccarini 1837 – [Seeigel-Artige] Nach der jüngsten Revision ist *Echinopsis* eine sehr große Sammel-Gattung geworden. Gr. *echinos* = Igel oder auch Seeigel und gr. *ops* = ‚aussehen wie‘ sind die Namensbestandteile. Der Name für den Kaktus wäre damit *Echinops* (analog zu *Lithops* - die Pflanze, die einem Stein, gr. *lithos*, ähnlich ist). Dieser Name war aber bereits von Linné 1753 für die Kugeldistel (Bild 55) vergeben worden, so dass es eine *Echinopsis* werden musste. Einem Igel oder Seeigel ähnlich also. Weil Seeigel rund-symmetrisch sind und es bei ihnen, im Gegensatz zu den Igel, kein Hinten und Vorne gibt, wäre seeigel-ähnlicher Kaktus die beste Entsprechung, allerdings gehören jetzt auch die meterhoch werdenden früheren *Trichocereus* (*trichos* = Haar, wegen der behaarten Blütenröhre) zu den *Echinopsen*. Ebenso *Lobivia* einschließlich *Pseudolobivia* (Buchstabendreher von *Bolivia*; *pseudo* = scheinbar), der winzige *Chamaecereus* (*chamae* = am Boden niederliegend) und die Großkugeln von *Soehrensia* (nach Herrn Johannes Söhrens, Direktor des Botanischen Gartens in Santiago, Chile) sowie *Helianthocereus* (gr. *helios* = Sonne; Sonnen-Blumen-*Cereus*). *Helianthus annuus* ist übrigens die allseits beliebte Sonnenblume.



Bild 54: (links)
Echinopsis crassicaulis



Bild 55: (rechts)
Bienen-Kugeldistel
(*Echinops sphaerocephalus*)

Echinopsis crassicaulis (Kiesling) Friedrich & Glaetzle 1983 – zuvor eine *Lobivia*; lat. *crassus* = dick, lat. *caulis* = der Stengel. Der Name bezieht sich also auf den dicken Blütenstengel oder -stiel, der natürlich kein solcher ist, sondern – wie bei den anderen Kakteen auch – ein Stück Achsengewebe. Wir kennen auch die *Crassulaceae*, die Dickblattgewächse.



Bild 56: *Echinopsis eyriesii*



Bild 57: *Echinopsis*-Hybride 'Aurora'

Echinopsis eyriesii (Turpin) Pfeiffer & Otto 1839 – Nach dem französischen Kakteensammler A. Eyries benannt. Diese Art ist Mutter- oder Vaterpflanze von vielen prächtigen Hybriden und gleichzeitig einer der guten alten, unverwüstlichen und zuverlässig blühenden ‚Bauern-Kakteen‘. Bild 57 zeigt die beliebte Hybride ‚Aurora‘.



Bild 58: *Echinopsis mirabilis*

Echinopsis mirabilis Spegazzini 1905; bildete zeitweise eine eigene Gattung – *Setiechinopsis* („borstige *Echinopsis*“), wird heute wieder zu *Echinopsis* gerechnet. *Mirabilis* bedeutet ‚wunderbar‘, wegen der schönen nächtlichen und duftenden Blüte eine nicht ganz grundlos gewählte Bezeichnung.



Bild 59: *Echinopsis obrepanda*

Echinopsis obrepanda (Salm-Dyck) Schumann 1894 – lat. *obrepandus* = leicht gewellt, geschweift. Der Name deutet vermutlich auf die Form der Rippen hin, mit ihren vorstehenden Podarien und den Areolen in den Kerben, was aber viele *Echinopsis* haben. Salm-Dyck beschrieb die Art schon 1845, damals noch als *Echinocactus*.



Bild 60: *Echinopsis pampana*



Bild 61: *Echinopsis pentlandii*

Echinopsis pampana (Britton & Rose) D.R. Hunt 1991 – eine ehemalige *Lobivia*. Der Artname ist eine Herkunftsangabe und bedeutet: von der Pampa de Arrieros in Süd-Peru stammend, wo die Art zuerst gefunden wurde.

Echinopsis pentlandii (Hooker) Salm-Dyck ex Dietrich 1846 – Zuerst *Echinocactus*, dann *Lobivia*, jetzt *Echinopsis*. Die Art ist sehr variabel und hat nicht weniger als 20 Synonyme, von denen die meisten auf Backeberg zurückgehen. Der Artname wurde zu Ehren von Josef B. Pentland gewählt, der diese Art entdeckt hat.

Echinopsis terscheckii (Parmentier) H. Friedrich & G.D. Rowley 1974 – Früher ein *Trichocereus*, heute eine *Echinopsis*, die bis zu 12 Meter hoch wird. Nach dem Dresdener Hofgärtner Carl Adolf Terscheck benannt.

Bild 62: *Echinopsis terscheckii*

Epiphyllum Haworth 1812 – [Auf-Blatt], wegen gr. *epi* = auf, oben und gr. *phyllon* = Blatt. Die flachen Sprosse werden oft für Blätter gehalten und aus diesen ‚Blättern‘ erscheinen die Blüten, sie sitzen also ‚auf dem Blatt‘.

Bild 63: *Epicactus*-Hybride ‚Louise Paetz‘

Epicactus-Hybriden sind Kreuzungen mit *Disocactus speciosus* und anderen *Disocacteen*. Obwohl die Gattung *Epiphyllum* den Namen spendiert hat, sind *Epiphyllum*-Arten, wenn überhaupt, nur selten eingekreuzt worden. Der prächtigen Blüten wegen heißen sie im Englischen auch ‚orchid cacti‘. Früher als *Phyllocactus*-Hybriden bezeichnet.

Epithelantha F.A.C. Weber ex Britton & Rose 1922 – [Auf-Warzen-Blüte], eine der vielen *Mammillaria*-Verwandten. Von gr. *epi* = auf, *thelos* = Warze, Brustwarze; *anthos* = Blüte. Anders als bei den *Mammillarien* erscheint die Blüte an der Warzenspitze.

Eriosyce *Phillippi* 1872 – [Wollfeige], gr. *erion* = Wolle, *syke* = Feige, wegen der behaarten Früchte. Wollfrucht klingt aber besser als Wollfeige. *Eriosyce* ist nach heutiger Auffassung eine sehr große Sammel-Gattung, in der jetzt die meisten beliebten ‚Chilenen‘, wie *Neoporteria*, *Neochilenia*, *Pyrrhocactus* und *Islaya*, vereinigt sind.

Eriosyce taltalensis subsp. *paucicostata* (F. Ritter) Kattermann 1994 – Benannt nach der Provinz Taltal in Chile, einem Standort vieler schöner Kakteen. *Paucicostata* bedeutet ‚arm an Rippen‘, wegen der geringen Anzahl von Rippen (lat. *costa* = die Rippe, der Bogen; *paucos* = wenige). F. Ritter hatte die Art zuerst als *Horridocactus paucicostatus* (*horridus* = wild; also der ‚wilde‘ Kaktus, wegen der starken Bedornung) beschrieben und noch im gleichen Jahr (1959) zu *Pyrrhocactus paucicostatus* umkombiniert (von gr. *pyrrhos* = die Flamme, das Feuer, wegen der rotgefärbten Blüten einiger Arten).



Bild 64: *Eriosyce taltalensis* subsp. *paucicostata*



Bild 65: *Espostoa guentheri*

Espostoa Britton & Rose 1920 – [Espostoe], benannt nach dem peruanischen Botaniker Nicolas Esposito. Die Art *E. guentheri* heißt so nach Ernesto Günther, Valparaiso, Chile, der die südamerikanischen Expeditionen des Geologen Carl Troll (Bruder von Wilhelm Troll) als Mäzen großzügig finanziell unterstützt hat.

Eulychnia *Phillippi* 1860 – [Schöne Fackel]; gr. *eu* = schön, gut; *lychnos* = die Fackel.

Ferocactus Britton & Rose 1922 – [Wild-Distel] lat. *ferox* = wild. Der Name verweist auf die kräftige, oft wilde Bedornung, wegen der die Vertreter dieser Gattung von den Kakteenfreunden, die eine dekorative Bedornung schätzen, sehr geliebt wird.

Ferocactus echidne (de Candolle) Britton & Rose – ein kurioser Name! gr. *echidne* = die Otter, also der Otter-*Ferocactus*. Der Name kommt wahrscheinlich von der Form der Dornen, die ein bisschen wie die Giftzähne einer Otter aussehen.



Bild 66: *Ferocactus echidne*



Bild 67: *Ferocactus pottsii*

Ferocactus pottsii (Salm-Dyck) Backeberg 1961 ist weniger ‚wild‘ bedornt. Das Art-Epitheton kommt von dem Personennamen John Potts, Minenbetreiber in Chihuahua.

*Ferrocactus ironicus nomen provisorium*⁴ – [Eisen-Distel] von gr. *ferros* = Eisen und engl. *iron* = Eisen. Die ‚eiserne Eisendistel‘ steht als einsamer Solitär auf Lanzarote und wartet noch auf ihre gültige Erstbeschreibung. Zwischenzeitlich zerbrechen sich die Experten den Kopf darüber, wie die Art von Amerika auf die Kanarischen Inseln gelangen konnte. Es wurde bereits eine Theorie entwickelt, nach der die Kakteen auf den Kanarischen Inseln entstanden sind.



Bild 68: *Ferrocactus ironicus*
(Aufnahme: Dr Jürgen Gad ©)

Frailea Britton & Rose 1922 – [Frailee], benannt nach Manuel Fraile, dem Kurator der Kakteesammlung des Landwirtschaftsministeriums der USA.

Frailea castanea Backeberg 1935 - von *castaneus* = kastanienbraun, wegen der Braunfärbung der Epidermis am Standort.



Bild 69: *Frailea castanea*

Geobintonia Glass & W.A. Fitz Maurice 1991 – [Geobintonie]. Ein sensationeller Neufund, er wurde nach dem Entdecker der Pflanzen, George Hinton, benannt. Da es schon eine *Hintonia* (Rubiaceae – Rötengewächse) gab, zu denen auch der Waldmeister gehört, wäre *Neobintonia* die logische Konsequenz gewesen, aber *Geobintonia* (von George) klingt doch viel schöner. Nur eine Art bisher: *Geobintonia mexicana* Glass & W.A. Fitz Maurice 1991. Aussprache nicht *Dscho-bin-to-ni-a*, sondern *Ge-o-bin-to-ni-a*. Der Artname ist wohl selbsterklärend.

Gymnocalycium Pfeiffer ex Mittler 1844 – [Nacktkelch] Von gr. *gymnos* = nackt und *calyx* = Kelch, wegen der nackten (unbedorneten) Blütenröhre.

⁴ Kleiner Scherz. Ein ‚*Ferrocactus*‘ wird jedoch auch im Strasburger – Lehrbuch der Botanik, 35. Auflage, Seite 1022 – erwähnt. Dort handelt es sich allerdings um einen Tippfehler.

Bild 70: *Gymnocalycium bodenbenderianum*Bild 71: *Gymnocalycium bruchii*

Gymnocalycium bodenbenderianum (Hosseus ex A. Berger) A.W. Hill 1933 – Benannt zu Ehren des österreichischen Biochemikers H. Bodenbender, der auch ein großer Kakteenfreund war.

Gymnocalycium bruchii (Spegazzini) Hosseus 1926 – benannt nach dem deutschen Entomologen Carl Friedrich Bruch (Mainz), der als Alternative zu Linné eine trinominale (dreiteilige) Nomenklatur einführen wollte.

Haageocereus Backeberg 1934 – [Haage-Kerze]. Nach Friedrich Adolph Haage benannt, dem Gründer der ältesten noch existierenden europäischen Kakteenzucht und -gärtnerei (Erfurt in Thüringen, seit 1822) – bis heute (2009) im Besitz der Familie.

Harrisia Britton 1908 – [Harrisie]. Nach William Harris, einem Kenner der jamaikanischen Flora, benannt. Rank-Cereen mit großen Blüten, ähnlich wie *Selenicereus*, mit dem die Gattung verwandt ist. *Harrisia pomanensis* (F.A.C. Weber) Britton & Rose 1920 wurde zuerst in der Gegend von Poman in NW-Argentinien gefunden.

Bild 72: *Harrisia pomanensis*

Hattiora Britton & Rose 1923 – [Hattiore]. Zu Ehren von Thomas Hariot, eines englischen Gelehrten des 16. Jahrhunderts. Weil Adanson schon 1763 schon eine Gattung *Hariota* (beute ein Synonym zu *Rhipsalis* Gaertner) aufgestellt hatte, war dieser Name jedoch ‚verbraucht‘. Trotzdem definierte de Candolle 1834 wiederum eine Gattung *Hariota*, die selbstverständlich ungültig war. Um den Namen zu retten, verwendeten Britton und Rose ein Anagramm, einen Buchstabendreher, und erschufen so die Gattung *Hattiora*.

Bild 73: *Hattoria salicornioides*

Hattoria salicornioides (Haworth) Britton & Rose ex L.H. Bailey 1915 – [Quellerartige Hattiore]. Ursprünglich von Haworth als *Rhipsalis* beschrieben. Die Art verdankt ihren Namen der Ähnlichkeit ihrer Sprosse zu dem Queller (*Salicornia europaea*) unserer Meeresküsten und Salzmarschen.

Homalocephala – [Flachkopf], heute zu *Echinocactus* [Igel-Distel] gerechnet

Hylocereus (Berger) Britton & Rose 1909 – [Wald-Kerze], gr. *hyle* = Wald, lat. *ceruus* = Wachs, Kerze. Von ‚Kerzen‘ kann hier weniger die Rede sein. Zwar sind es Cereen, aber sehr schlanke, und klettern tun sie auch. Wir finden hier mit bis zu 40 Zentimetern die größten Blüten in der Familie der Kakteen.

Hylocereus undatus (Haworth) Britton & Rose 1918, von lat. *unda* = Welle, ist der ‚gewellte‘, wegen der Form der Rippenkanten. Die ‚Drachenfrüchte‘ der Feinkosthäuser stammen zum Teil von ihm, zum Teil von anderen Hyl- und Selenicereen, die zwecks Obsterzeugung kultiviert werden, z.B. in Israel und Vietnam.

Bild 74: *Hylocereus undatus*Bild 75: *Hylocereus minutiflorus*

Hylocereus minutiflorus Britton & Rose 1913 – Von lat. *minus* = klein und *florus* = Blüte, also mit kleinen Blüten, wobei klein hier natürlich relativ ist – die Blüten des abgebildeten Exemplars haben immerhin noch eine Länge von 10 Zentimetern.

Leuchtenbergia Hooker 1848 – [Leuchtenbergie]. Ausgerechnet im Revolutionsjahr 1848 benannte Hooker diesen ungewöhnlichen Kaktus (Bild 189) nach einem Adligen, nämlich Eugène de Beauharnais, Prinz von Leuchtenberg. Das Epitheton der einzigen Art, *Leuchtenbergia principis* Hooker 1848, verstärkt die Bedeutung noch, denn *principis* steht für ‚prinziplich‘. In Kultur ist sie gar nicht adlig-beiklig sondern leicht zu pflegen.

Bild 76: *Leuchtenbergia principis*

Lobivia Britton & Rose 1922 – [*Lobivie*]. Ein Buchstabendreher (*Anagramm*) zu *Bolivia*, denn *Bolivien* ist die Heimat vieler Arten. Heute zu *Echinopsis* gerechnet.

Lophophora Coulter 1894 – [*Büschelträgerin*], von gr. *lophos* = Büschel, *phorea* = Träger. Das bezieht sich auf die Wollbüschel in den jungen Areolen, die später verkahlen können. *Lophophora williamsii* (Lemaire ex Salm-Dyck) Coulter 1894 ist der bekannte Peyotl, dessen Besitz in der Schweiz, in Italien und Frankreich verboten ist. Der Artnamen ist dem Botaniker J.W. Williams gewidmet.

Bild 77: *Lophophora williamsii* "hinter Gittern"

Maibuenia (Phillippi ex F.A.C. Weber) Schumann 1898 – [*Maibuenie*], von indianisch-spanisch: *maibuen*, dem einheimischen Namen für diese Pflanzen. *Maibuenia poeppigii* (Otto ex Pfeiffer) Phillippi ex Schumann 1898 (Bild 140) hat ihren Namen von dem deutschen Naturforscher Eduard Poeppig.

Maibueniopsis Spegazzini 1929, emend. Ritter 1980 – [*Maibuenia-Artige*] Der Name setzt sich zusammen aus *Maibuenia* und gr. *ops* = ‚aussehen wie‘. Gemeint ist: sie schaut aus wie eine *Maibuenia*, ist aber keine. Mit der Ähnlichkeit ist es aber nicht so sehr weit her, denn die Arten der *Maibueniopsis* sehen eher aus wie *Tephrocactus* oder *Cumulopuntia*. *Maibueniopsis clavarioides* (Pfeiffer) Anderson 1999 wurde schon als Beispiel für eine politisch sehr unkorrekte Eindeutschung („Negerband“) erwähnt. Ihr Name kommt aber von lat. *clava* = Keule und gr. *eidos* = wie, bedeutet also vielmehr keulenförmig (Bild 1, Seite 10).

Mammillaria Haworth 1812 – [*Brustwarzige*], von lat. *mam(m)a* = weibliche Brust; *mam(m)illa* = Brustwarze, Zitze, Warze. Die Schreibweise mit doppeltem ‚m‘ gilt als veraltet, muss aber gemäß der Regeln des Codes beibehalten werden. Als Eindeutschung hat sich der politisch korrekte Begriff *Warzenkaktus* durchgesetzt. Vermutlich die beliebteste Kakteen-Gattung überhaupt. Mit der Errichtung der Gattung *Mammillaria* sorgte Haworth gleich für zwei Probleme. Erstens war der Gattungsname bereits früher (1809) von einem Botaniker namens Stackhouse für eine Gruppe von mit Würzchen bedeckten Rotalgen vergeben worden. Dieser Name kam aber nie in Gebrauch (wiederum aus Prioritätsgründen; die Alge ‚*Mammillaria*‘ zählt heute zur noch früher aufgestellten Gattung *Gigartina*) und so durften die Kakteen weiterhin *Mammillaria* heißen. Das zweite Problem kam etwas später, als Karsten 1882 erkannte, dass es sich bei Linnés *Cactus mammillaris* um eine *Mammillaria* handelte und er stellte diese Art zu dieser Gattung. Nun hatte aber Linné den *Cactus mammillaris* (warum auch immer) zur Leitart der Gattung *Cactus* erwählt. Und weil im System von Linné die Gattung *Cactus* die einzige Gattung der *Cactaceae*

überhaupt war, war *Cactus mammillaris* gleichzeitig die Leitart für die ganze Familie. Durch die Umstellung von *mammillaris* verlor die Gattung *Cactus* ihre Leitart und war damit eigentlich ungültig. Etwas später wurde die Gattung *Cactus* auch tatsächlich aufgelöst und ihre Mitglieder anderen Gattungen zugeordnet. Damit hatte die Familie *Cactaceae* ihre Leitgattung verloren und war ebenfalls ungültig! Durch einen Trick hat man dann die Kakteenfamilie gerettet. *Mammillaria* wurde zur konservierten Typgattung der Kakteen ernannt und *Mammillaria mammillaris* zu ihrer Typart.

Bild 78: (links) *Mammillaria albiflora*



Bild 79: (rechts) Die ebenfalls von Wärschen bedeckte Rotalge *Gigartina*, vormals *Mammillaria*. (Eine einzelne Warze ist vergrößert dargestellt.)



Mammillaria albiflora (Werdermann) Backeberg 1937 – Die weißblütige (lat. *albus* = weiß, *florus* = Blüte). Weitere ähnliche Namen: *albicans* – die weißwerdende, *albicoma* – die weißhaarige, *albispina* – die weißstachelige.



Bild 80: *Mammillaria chionocephala*

Mammillaria chionocephala J.A. Purpus 1906 – Der 'Schneekopf'; von gr. *chion* = Schnee und gr. *kephale* = Kopf. Junge Axillen produzieren so viel weiße Wolle, dass die Spitze der Pflanze so wirkt als sei sie mit Schnee bedeckt.



Bild 81: *Mammillaria guelzowiana*



Bild 82: *Mammillaria surculosa*



Bild 83: *Mammillaria zephyranthoides*

Mammillaria guelzowiana Werdermann 1928 – Nach dem deutschen Kakteenhändler Robert Gültzow benannt, der die Art 1927 importierte.

Mammillaria surculosa Boedeker 1931 – lat. *surculosus* = reich verzweigt. Das abgebildete Exemplar, von dem nur ein kleiner Teil zu sehen ist, macht diesem Namen alle Ehre. Ungewöhnlich für *Mammillaria*: die gelben Blüten.

Mammillaria zephyranthoides Scheidweiler 1841 – Diese Art bekam ihren Namen für die Ähnlichkeit ihrer Blüten mit denen der Zephyr-Lilie (*Zephyranthes*, Familie: *Amaryllidaceae*). Die Endung ‚-oides‘ oder ‚-ioides‘ bedeutet ‚ähnlich‘ oder ‚aussehend wie‘.

Matucana Britton & Rose 1922 – [*Matucane*]. Nach dem ersten Fundort – *Matucana* in Peru – benannt. Alle Arten wachsen in den peruanischen Anden.

Melocactus Link & Otto 1827 – [*Melonen-Distel*]. gr. *melon* = die Melone, der Apfel; von *Melonen-Disteln* spricht noch um 1800 Alexander von Humboldt in seinem Reisebericht ‚*Ansichten der Natur*‘. *Melokakteen* gehören mit zu den ersten Pflanzen, die nach Europa kamen. Sie sind auch heute noch bei den Sammlern sehr beliebt, gelten aber als etwas schwierig in der Kultur.



Bild 84: *Melocactus matanzanus*.

Melocactus matanzanus León 1934 wurde nach seinem Standort, Matanzas auf Kuba, benannt.

Mila Britton & Rose 1922 [*Mila*] – Der Name ist ein Anagramm (Buchstabendreher) von Lima, der Hauptstadt Perus.

Myrtillocactus Console 1897 – [*Myrten-Distel*]. Die deutsche Bezeichnung *Heidelbeerkaktus* bezieht sich auf das Aussehen der Früchte, die auf mexikanischen Märkten als *Garambullos* verkauft werden, die aber nach Anderson wie *Kiwis* schmecken sollen. Ableitung des Namens ist umstritten. Lat. *myrtillus* = kleine Myrte, und in der Tat ähneln die Blüten in verblüffender Weise denen der altmodischen Zimmerpflanze *Myrtus communis*. Nach anderer Deutung soll sich der Name auf den Heidelbeerstrauch beziehen, *Vaccinium myrtillus*, dessen Art-Epitheton seinerseits wieder auf die Myrte verweist.



Bild 85: *Myrtillocactus geometrizans*



Bild 86: Gemeine Myrte (*Myrtus communis*) aus: Thomé (1904): Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz

Myrtillocactus geometrizans (Martius) Console 1897 – Der regelmäßig werdende, von lat. *geometricus* = regelmäßig, geometrisch. Der junge Spross bildet ganz regelmäßige Wachstumsstreifen im blaugrünen Wachsbelag aus.

Neobuxbaumia Backeberg 1938 – [*Neobuxbaumie*]. Curt Backeberg benannte die Gattung nach dem Botaniker Franz Buxbaum (das war zu der Zeit, als die beiden noch Freunde waren). Er hätte gerne den Namen *Buxbaumia* gewählt, aber der war bereits für eine Moos-Gattung vergeben.

Neobuxbaumia euphorbioides (Haworth) Buxbaum ex Bravo 1978 – Die Endung *-ioides* deutet immer auf eine Ähnlichkeit hin. *Euphorbioides* meint: so ähnlich wie eine Euphorbie, was sich freilich auf die großen säulenförmigen Arten bezieht. *Neobuxbaumia polylopha* (de Candolle) Backeberg 1938 (Bild 10, Seite 21) hat ihren Namen von den vielen Rippen (bis 30; *poly* = viel, gr. *lophos* = Hügel, Anhöhe).

Bild 87: *Neobuxbaumia euphorbioides*

Notocactus (Schumann) Frič 1928 – [Süd-Distel]. Heute zu *Parodia* gestellt. Für den Namen gibt es zwei Ableitungen. Einmal ‚Buckel-Kaktus‘ und dann ‚Süd-Kaktus‘ von gr. *nothos* = südlich. Doch dann müsste es eigentlich *Nothocactus* heißen, wie bei *Nothofagus*, der Süd-Buche. Also bleibt ‚Buckel-Kaktus‘ der Favorit.

Obregonia Frič 1925 – [Obregonie]. Nach dem mexikanischen Revolutionsführer und ersten Präsidenten der Republik, A. Obregon, benannt. Hätte Frič später gelebt und in Südamerika gesammelt, dann hätte er bestimmt eine chilenische Gattung nach Salvadore Allende benannt.

Opuntia P. Müller 1754 – [Opuntie]. Bereits Tournefort münzte um 1700 den Namen der Gattung, dennoch ist er nicht ihr Autor, weil alle Namen vor Linné keine Gültigkeit haben. *Opuntia* wird von der antiken griechischen Stadt *Opous* abgeleitet, Hauptstadt von Lokrien. Die Herleitung von gr. *opus* = saftig ist sehr umstritten.

Opuntia anacantha Spegazzini 1904 – Trotz des Namens, der stachellos (*an* = ohne; *akanthus* = Stachel) bedeutet, tragen die meisten Exemplare trotzdem 2 bis 4 Dornen pro *Areole*.

Bild 88: *Opuntia anacantha*Bild 89: *Opuntia dejecta*

Opuntia dejecta Salm-Dyck 1834 – Von lat. *dejectus* = überhängend. Diese Art wächst baumförmig mit einem bis zu 2 Meter hohen Stamm, von dem die Spross-Segmente herabhängen können. Die Blüte ist eine Kolibriblüte! Vergl. auch Bild 294 auf Seite 215, mit anfliegender Kolibri.

Oreocereus (Berger) Riccobono 1909 – [Berg-Kerze]. Gr. *oreos*, *oros* = Berg. Das Wort ist weitläufig verwandt mit unserem ‚Erz‘, das ja im Berg gewonnen wird (engl. *ore*). *Oreocereus trollii* (Kupper) Backeberg 1935 ist einer der schönsten Kakteen überhaupt (benannt nach dem Mainzer Botaniker Prof. Wilhelm Troll, 1897-1978, der wichtige Arbeiten zur Morphologie der Kakteen veröffentlicht hat).

Bild 90: *Oreocereus trollii*

Oroya Britton & Rose 1922 – [Oroye]. Der Name kommt von der Stadt Oroya (Peru), wo *Oroya peruviana* (Schumann) Britton & Rose 1922 zuerst gefunden wurde.

Ortegocactus Alexander 1961 – [Ortego-Distel]. Aus der *Coryphantha*-Sippe. Nur eine Art: *Ortegocactus macdougallii* Alexander 1961. Die Gattung ist benannt nach der Familie Ortega aus San José Lachiguiri, die Art nach ihrem Entdecker Tom MacDougall.

Bild 91: *Ortegocactus macdougallii*

Pachycereus (Berger) Britton & Rose 1909 – [Dick-Kerze]. Gr. *pachys* = dick. *Pachycereen* sind nicht nur dicksäulig, sondern auch sehr groß. Mit ihren bis zu 15 Meter hohen Säulen bilden sie in Mexiko richtige Kakteenwälder. *Pachycereus pringlei* (Watson) Britton & Rose 1909 (nach dem amerikanischen Botaniker Cyrus Guernsey Pringle, 1838–1911) ist vielleicht die Schwesterart zum berühmten Saguaro (*Carnegiea gigantea*). Weitere bekannte Arten sind: *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelmann) Britton & Rose 1909 (Kamm der Eingeborenen), *Pachycereus militaris* (Audot) D.R. Hunt 1987 (früher *Backebergia militaris*), *Pachycereus schottii* (Engelmann) D.R. Hunt 1987 (früher *Lophocereus schottii*) und *Pachycereus marginatus* (de Candolle) Britton & Rose 1909 (früher *Marginatocereus marginatus* – die ‚Geränderte‘).

Parodia Spegazzini 1923 – [Parodie]. Zu Ehren des argentinischen Biologen L.R. Parodi benannt. Durch die Revisionen der jüngeren Zeit wurde *Parodia* zu einer Großgattung, die jetzt auch *Notocactus*, *Brasilicactus*, *Eriocactus*, *Wigginsia* und *Brasiliparodia* umfasst.

Parodia ocampo Cárdenas 1955 – Nach dem Standort Ocampo.

Bild 92: *Pachycereus pringlei* (4 Jahre alt)Bild 93: *Parodia ocampo*

Parodia berteri (Werdermann) N.P. Taylor 1987 – Früher ein *Notocactus*. Nach Wilhelm G. Herter.

Bild 94: *Parodia herteri*

Parodia magnifica (Ritter) F.H. Brandt 1987 – Früher ein *Eriocactus* [Woll-Distel]; lat. *magnificus* = prächtig, ein wirklich zutreffender Name. Herr Brandt hat, überwiegend in den 1970-er Jahren, 77 neue *Parodia*-„Arten“ beschrieben, von denen heute keine mehr Bestand hat. Durch die Umkombinationen von *Eriocactus* und *Notocactus* zu *Parodia* ist er nun doch noch unsterblich geworden.

Bild 95: *Parodia magnifica*Bild 96: *Parodia schwebsiana*

Parodia schwebsiana (Werdermann) Backeberg 1935. Nach dem Kakteengärtner Willi Schwebs in Kötzschenbroda bei Dresden.

Pelecyphora Carl Ehrenberg 1843 – [Beilträgerin]. gr. *pelekys* = Axt, Beil, lat. *phoreus* = Träger, daher Beilträger, oder, in der weiblichen Form, Beilträgerin. Der Name bezieht sich auf die Form der Warzen einer bestimmten Art dieser Gattung – *Pelecyphora asseliformis*. Abgebildet ist *Pelecyphora strobiliformis* (Werdermann) Frič & Schelle ex Kreuzinger 1935, die ursprünglich von Werdermann (1927) als *Ariocarpus* beschrieben, aber zwei Jahre später von Alvin Berger zu *Encephalocarpus* gestellt wurde. Der Name *Encephalocarpus* ist abgeleitet von gr. *enkephalos* = Gehirn und gr. *carpos* = Frucht, was auf eine gebirnähnliche Form der Frucht hinweist. Anderson vermerkt jedoch: Frucht unbekannt. Das Art-Epithet *strobiliformis* meint ‚von der Form eines Kieferzapfens‘. Daher der englische Name ‚Pinecone Cactus‘ – Kieferzapfen-Kaktus.



Bild 97: *Pelecyphora strobiliformis*

Pereskia Miller 1754 – [Pereskie]. Schon vor Miller gebrauchte Plumier (1703) diesen Gattungsnamen, und zwar zu Ehren von Nicolas-Claude Fabri de Peiresc, aber Plumier ist deswegen nicht Gattungs-Autor, weil dies vor der Einführung der Linné'schen Nomenklatur geschah, mit der alle älteren Namen ihre Gültigkeit verloren. Gebräuchlich ist der Name ‚Laub-Kaktus‘, wegen der echten Laubblätter.

Pereskia grandifolia Haworth 1819 – Nur bei *Pereskia* gibt es echte Blütenstände. *Grandifolia* = großblättrig ist eine treffende Bezeichnung, denn die Blätter können in der Tat bis zu 20 Zentimeter lang werden. Die unbestreitbare Ähnlichkeit zu den Blüten der Heckenrose ist der Grund für den englischen Namen Rose Cactus.



Bild 98: *Pereskia grandifolia*



Bild 99: Heckenrose

Pilosocereus Byles & G.D. Rowley 1957 – [Behaarte Kerze]. Von lat. *pilosus* = behaart, also behaarter *Cereus*. Früher hieß die Gattung *Pilocereus*, ebenfalls Haaractus, da lat. *pilus* = das Haar, aber der Name war ungültig, weil die Typart von *Pilocereus* zu *Cephalocereus* gehört (*C. senilis*). Durch einen nomenklatorischen Trick konnte der alte Name (fast) erhalten werden. Man wählte einfach einen neuen Namen, der dem alten weitgehend gleich!

Pilosocereus leucocephala (Poselger) Byles & G.D. Rowley 1957 – Der Weißkopf; gr. *leucos* = weiß, gr. *kephale* = der Kopf. Am Triebende bildet sich eine besondere Blühzone aus (auch *Cephalium* genannt), die von weißer, schützender Wolle bedeckt ist und aus der die Blüten hervortreten.

Bild 100: *Pilosocereus leucocephala*Bild 101: *Pterocactus kuntzei*

Pterocactus Schumann 1897 – [Flügel-Distel]. Geflügelt ist aber nicht die ganze Pflanze, sondern nur der Samen (gr. *pteron* = der Flügel). Die abgebildete Art, *Pterocactus kuntzei*, ist nach dem bekannten Botaniker Otto Kuntze (Leipzig) benannt, der Material dieser Gattung sammelte.

Quiabentia Britton & Rose 1923 – [Quiabentia]. Geht auf den einheimischen Namen zurück – *Quiabento* –, der aber auch für *Pereskia* gebräuchlich ist. Nur zwei Arten *Quiabentia verticillata* (= quirlständig, wegen dem Verzweigungsmodus; junge Zweige stehen in einem Quirl) und *Quiabentia zebntneri* (nach dem Schweizer Biologen Léo Zebntner; siehe Bild 139 auf Seite 125); beide wurden früher zu *Pereskia* gerechnet.

Rauhocereus Backeberg 1957 – [Rauhs Kerze]. Backeberg ehrte mit dieser Gattung den Heidelberger Botaniker Werner Raub, der viel zur Kenntnis der südamerikanischen Kakteen beigetragen hat.

Rauhocereus riosaniensis Backeberg 1957 – Wieder eine Herkunftsbezeichnung, Rio Sana (Peru).

Bild 102: *Rauhocereus riosaniensis*

Rebutia Schumann 1895 – [Rebutie]. Nach dem französischen Kakteenhändler und Winzer Pierre Rebut (1827–1898).

Rebutia minuscula Schumann 1895. Mein Lieblingsname; bedeutet wortwörtlich: das Mäuschen (lat. *mus* = Maus). Gemeint ist allerdings ‚sehr klein‘, so klein, wie Mäuschen eben sind. Vom gleichen Wortstamm ist der ‚Muskel‘ (*musculus* der Mediziner).

Bild 103: *Rebutia minuscula*

Rebutia neocumingii (Backeberg) D.R. Hunt 1987 – War früher eine *Weingartia* (nach dem Kakteensammler Wilhelm Weingart); ,*neo'cumingii* deshalb, weil es schon eine *cumingii* gegeben hatte (nach H. Cuming, Chile).



Bild 104: *Rebutia neocumingii*

Rhipsalis Gaertner 1788 – [Binsige]. Gr. *rhips* = die Binse (die zum Flechten verwendet wird), wegen der langen, oft schnurartig dünnen Triebe. Binsenkaktus ist auch die übliche Eindeutschung. Die Früchte sind runde Beeren, die aussehen wie die der Mistel, weshalb die Gattung im Englischen auch *mistletoe cactus* genannt wird. Auf die Beeren verweist auch der Name der Leitart, *Rhipsalis baccifera*, die ‚Beerentragende‘. Wir denken dabei natürlich an Gott Bacchus, der es auch mit den (Wein-)Beeren hatte.

Rhipsalis teres (Vellozo) Steudel 1841 – gr. *teres* = rund, wegen der drehrunden Form der Triebe.



Bild 105: *Rhipsalis teres*

Schlumbergera Lemaire 1858 – [Schlumbergerie]. Nach dem französischen Gärtner und Kakteenzüchter Frédéric Schlumberger, 1823–1893, (Normandie).



Bild 106: *Schlumbergera truncata*

Schlumbergera truncata (Haworth) Moran 1953 ist der beliebte Weihnachtskaktus, von dem es immer wieder neue Züchtungen gibt (*truncata* = gestutzt, wegen der Enden der Spross-Stücke, die wie abgeschnitten wirken).

Sclerocactus Britton & Rose 1922 – [Hart-Distel]. Von gr. *skleros* = hart, unangenehm. Das bezieht sich auf die Hakendornen, die gerne alles sehr unangenehm und unnachgiebig festhalten, was ihnen vor die Krallen kommt.

Selenicereus (Berger) Britton & Rose 1909 – [Mond-Distel]. Wegen der nächtlichen Blüten. Gr. *selene* = Mond; *Selene* ist auch die griechische Göttin des Mondes (*Helios* = Sonne, Sonnengott; vergl. *Helianthocereus* = heute *Echinopsis*). Die bekannteste Art ist natürlich *Selenicereus grandiflorus*, die Königin der Nacht mit riesigen Blüten, die nach Vanille duften (deswegen im Englischen als *Vanille Cactus* bekannt). *Grandiflorus* = großblütig.

Selenicereus testudo (Karwinsky ex Zuccarini) Buxbaum 1965 – Von *testudo* = Schildkröte. Mit einer Schildkröte hat dieser Kaktus aber nicht viel Ähnlichkeit. Bild 107 zeigt eine junge unreife Frucht.



Bild 107: *Selenicereus testudo* (junge Frucht)

Stenocactus (Schumann) Hill 1933 – Durch eine Revision ist der wunderschöne Name *Echinofossulocactus* (lat. *fossulata* = gefurcht) leider erloschen⁵. Der Gattungsname leitet sich von gr. *stenos* = schmal ab und bezieht sich auf die vielen schmalen und engstehenden Rippen.

⁵ Die Geschichte von *Echinofossulocactus* und *Stenocactus* ist so kompliziert, dass hier eine eigene Fußnote notwendig wird. Lawrence begründete 1841 die Gattung *Echinofossulocactus* mit einer Reihe von Arten, die nach heutiger Auffassung ganz unterschiedlichen Gattungen angehören. Weil er vergessen hatte, eine Typart festzulegen, war die Gattung eigentlich ungültig. Britton und Rose, die den Irrtum bemerkt hatten, definierten 1922 *Echinofossulocactus* neu und wiesen ihr die Art *E. coptonogonus* als Lectotypus (Ersatz für den Typ) zu. Dann war eine Zeitlang Ruhe. Im Jahre 1980 nahm sich D.R. Hunt des Problems an und er glaubte feststellen zu können, dass *Echinofossulocactus helophorus* dem am nächsten kam, was Lawrence 1841 unter *Echinofossulocactus* verstanden hatte. Demnach müsste *E. helophorus* der korrekte Lectotypus sein.

Stenocactus ochoterenanus Tiegel 1933 – Nach dem mexikanischen Biologen Isaac Ochoterena y Mendieta (1885–1950). Bei der abgebildeten Pflanze bin ich mir nicht sicher, ob es wirklich diese Art ist; deswegen der Zusatz ‚aff. – affinis, d.h. ‚ähnlich‘.



Bild 108: *Stenocactus* aff. *ochoterenanus*

Strombocactus Britton & Rose 1922 – [Fichtenzapfen-Distel]. Abgeleitet von gr. *strombos* = spiralförmig wie ein Fichten- oder Tannenzapfen, womit auf die Form der Pflanze verwiesen wird. Nur eine Art: *Strombocactus disciformis* (de Candolle) Britton & Rose 1922; von gr. *diskos* = Scheibe wegen der abgeflachten Form, die in Kultur allerdings verloren gehen kann, weil die Pflanzen stärker in die Höhe wachsen als in der Natur.



Bild 109: *Strombocactus disciformis*

Tacinga Britton & Rose 1919 – Ein Anagramm (Buchstabendreher) von *Ca(a)tinga*, dem brasilianischen Namen für die Buschwald-Formation in der Bahia. Es gibt eine *Tacinga inamoena* (wortwörtlich: die ‚Unschöne‘).

Tephrocactus Lemaire 1868 – [Grau-Distel]. Wegen der Dornenfarbe. Gr. *tephra* = Asche, gemeint ist die Farbe der aschgrauen Dornen; lat. *articularis* = der Gegliederte, wegen der abgesetzten Spross-Segmente

Helophorus ist aber gar kein *Echinofossulocactus*, sondern ein *Echinocactus*, was bereits Lemaire 1939 festgestellt hatte und zwar ist er identisch mit dem *Echinocactus platyacanthus*, der wiederum die Typart von *Echinocactus* ist. Damit war der neue Lectotyp gleich wieder futsch und der Name *Echinofossulocactus* wurde zum zweitenmal ungültig. Jetzt kommt *Stenocactus* ins Spiel. Schumann hatte diesen Namen in seinem System von 1898 als Untergattung von *Echinocactus* eingeführt und diese umfasste die Echinokakteen mit den vielen schmalen Rippen (gr. *stenos* = schmal). Im Jahre 1933 hatte A.W. Hill diese Untergattung sogar zur Gattung erhoben, was aber im Konflikt stand mit dem älteren *Echinofossulocactus* von Britton und Rose, dem deswegen Priorität zukam. Also war *Stenocactus* auch ungültig. *Echinofossulocactus* Lawrence 1841 war erloschen, *Echinofossulocactus* Britton & Rose 1922 auch, *Stenocactus* war von Anfang an ungültig, aber dessen ungeachtet gab es nach wie vor kleinbleibende Kugelkakteen mit vielen schmalen Rippen. Die Kakteen-Systematik hatte also ein Problem. Dieses wurde gelöst, indem der Gattungsname *Stenocactus* (Schumann) A.W. Hill 1933 reaktiviert wurde und alles, was von *Echinofossulocactus* noch übrig war, ist dort eingestellt worden. Man hätte es natürlich auch bei *Echinofossulocactus* Britton & Rose 1922 lassen können, aber das wäre irgendwie gegen die Regeln gewesen.

Bild 110: *Tephrocactus articularis*

Thelocactus (Schumann) Britton & Rose 1922 – [Warzen-Distel]. Von *thelos* = Warze. (*bicolor* = zweifarbig)

Bild 111: *Thelocactus bicolor*

Turbincarpus Buxbaum et Backeberg 1937 [Kreisel Frucht]. Wie die Turbine, lat. *turbo* = Kreisel, *karpon* = Frucht, also Kreisel Frucht. Als Buxbaum und Backeberg noch gute Freunde waren, beschrieben sie gemeinsam die Gattung *Turbincarpus*. Später zerstritten sie sich und wurden, man kann fast sagen: Feinde. Weil aber *Turbincarpus* sehr beliebte Pflanzen sind und von ihnen oft die Rede ist, werden die beiden Verfeindeten heute noch häufig im gleichen Atemzug genannt.

Turbincarpus flaviflorus G. Frank & A. B. Lau 1979. Eine relativ neue Entdeckung. Der Name ist von lat. *flavus* = gelb und lat. *florus* = Blüte abgeleitet, womit auf die hellgelben Blüten dieser Art angespielt wird.

Bild 112: *Turbinicarpus flaviflorus*

Turbinicarpus schmiedickeanus (Boedeker) Buxbaum & Backeberg subsp. *macrochele* (Werdermann) N. P. Taylor 1998; die Art ist nach K. Schmiedicke benannt, einem deutschen Kakteenliebhaber. Der Unterartname leitet sich ab von gr. *chele* = Krebssehne, wegen der gebogenen Form der Dornen und von gr. *macro* = groß, lang. Ursprünglich war die Pflanze ein *Echinocactus macrochele* Werdermann, Buxbaum und Backeberg stellten sie 1937 zu *Turbinicarpus*, wo sie als eigenständige Art verblieb, bis sie 1998 von N.P. Taylor als Unterart von *T. schmiedickeanus* erkannt wurde.

Bild 113: *Turbinicarpus schmiedickeanus* subsp. *macrochele*

Turbinicarpus viereckii (Werdermann) V. John & Riba 1983 – nach Hans-Wilhelm Viereck, Mecklenburg, der um 1930 für Kakteen-Haage in Mexiko sammelte. Vormalig ein *Gymnocactus* = nackter Kaktus, von gr. *gymnos* = nackt.

Bild 114: *Turbinicarpus viereckii*

Uebelmannia Buining 1967 – [*Uebelmannia*]. Zu Ehren des schweizer Kakteen-Importeur Werner Uebelmann benannt, der einer der ersten war, die Pflanzen dieser Gattung eingeführt und verkauft haben.

Uebelmannia pectinifera subsp. *flavispina* – einen Kamm tragend und gelbdornig von *pecten* = der Kamm, *flavus* = gelb, *spinus* = der Dorn. Aussprache nicht ‚Ü-bel-mann-i-a, sondern U-e-bel-mann-i-a, weil das Lateinische leider keine deutschen Umlaute kennt. Nur zwei weitere Arten sind bekannt; *Uebelmannia buiningii* Donald 1968, nach dem Gattungsautoren, dem niederländischen Botaniker Albert Frederik Hendrik Buining (1901-1976) benannt; und *Uebelmannia gummifera* (Backeb. & Voll) Buining 1967. *Gummifera* bedeutet ‚Kautschuksaft führend‘, was an den Umstand erinnern soll, dass diese Art in ihrer Epidermis kurze Schleimgänge ausbildet, deren Inhalt Curt Backeberg und Otto Voll an den Saft des brasilianischen Kautschukbaums (*Hevea brasiliensis*) denken ließ.

Bild 115: *Uebelmannia pectinifera* subsp. *flavispina* (links) und *Uebelmannia pectinifera* subsp. *pectinifera* (rechts)

Yavia R. Kiesling & J. Piltz 2001 – [*Yavia*]. Der Gattungsname verweist auf den Ort Yavi in der argentinischen Provinz Jujuy an der Grenze zu Bolivien wo die Pflanze gefunden wurde. Einzige Art ist *Yavia cryptocarpa* R. Kiesling & J. Piltz 2001, von *gr. cryptos* = verborgen und *gr. carpos* = Frucht, was sich auf den Umstand bezieht, dass die Samen nach ihrer Reifung nicht sofort freigegeben sondern, wenigstens zum Teil, im Körper der Pflanze versteckt bleiben und erst in den kommenden Jahren zur Freisetzung kommen. Wir sprechen dann von einer Samenbank in der Pflanze – als Gegensatz zur Samenbank Erde. Dieses Phänomen ist auch als Serotinie bekannt (engl. *serotiny*). Die Abbildung zeigt ein gepfropftes Exemplar mit untypisch länglicher Wuchsform. In Natur ist die Pflanze eine flache Scheibe, die kaum über die Erdoberfläche hinausragt.

Bild 116: *Yavia cryptocarpa* (Kulturrexemplar)Bild 117: *Yavia cryptocarpa* am Standort (Aufnahme: Juan Acosta, Santiago, Chile ©)

Zygocactus Schumann 1890 – [Joch-Distel]. Das ist der alte Name für *Schlumbergera* und weil er nicht mehr gültig ist, geht das Kakteen-ABC nicht wirklich bis Z. Von gr. *zygon* = das Joch, weil die Spitze der einzelnen Sprossglieder eine ähnliche Form aufweist wie ein urtümliches Ochsenjoch. *Zygocactus truncatus* (Haworth) Schumann 1890 (lat. *truncatus* = auch das bezieht sich wieder auf die Enden der Sprossglieder, die wie abgeschnitten oder gestutzt aussehen. Die Art heißt also jetzt *Schlumbergera truncata* (Haworth) Moran 1953, aber sie bleibt unser guter alter Weihnachtskaktus mit seinen vielen Züchtungen.

Systematik – soviel Ordnung muss sein!

„Kaum ist bei Ihnen an einer Pflanze ein Stachel dunkler oder gebogener, oder einer mehr oder weniger, oder die Blüte kleiner oder größer, oder die Frucht, oder ..., da geben Sie der Pflanze einen neuen Namen, was falsch ist. Und dann kommen die gelehrten Herren Systematiker und wissen nicht mehr ein und aus!“
Herr Miege, Mexiko, zu Herrn Krähenbühl, Basel, über Variabilität am Standort

Systematik handelt davon, Ordnung in die Vielfalt des Lebens zu bringen. Die Systematik des Pflanzenreichs befasst sich mit dem Aufstellen und Aktualisieren eines umfassenden Systems der Pflanzen und spezieller Systeme von Pflanzengruppen.

Es gibt viele unterschiedliche Systeme des Pflanzenreichs. Der allererste Systematiker war Aristoteles, der die ihm bekannten Lebewesen in einer Stufenleiter (Scala Naturae) nach dem Grad ihrer „Perfektion“ ordnete, also von „primitiven“ zu „höher entwickelten“. In der Antike wurde beispielsweise die Wuchsform (Kraut, Staude, Strauch, Baum) oder Lebensweise als Einteilungskriterium benutzt.

Eines der ersten modernen Systeme stammte von de Candolle (1819). Wichtige deutschsprachige Systeme sind jene von Engler und Wettstein. Bis vor zehn Jahren war für das System der bedecktsamigen Pflanzen die Systematik des amerikanischen Botanikers Arthur John Cronquist (1981) wichtig: diese wurde in die wichtigen botanischen Lehrbücher wie Strasburger und Schmeil-Fitschen übernommen. Ähnlich aufgebaut wie bei Cronquist ist die Systematik der Bedecktsamer nach Tachtadschjan. Heute ist das wichtigste System die Systematik der Bedecktsamer nach APG II (Angiosperm Phylogeny Group) II) von 2003, eine Weiterentwicklung der Systematik von 1998.

Ein abgestuftes Ordnungsschema

„Schlimm steht es um die innere Gliederung der Familie.“ Franz Buxbaum, Kakteen-Pflege biologisch richtig, 1959

Zu Linnés Zeiten war das System der Lebewesen noch schön übersichtlich, denn es gab nur drei Reiche: das Reich der Tiere (Regnum animale), das Reich der Pflanzen (Regnum vegetabile) und das Reich der Mineralien, die eigentlich keine Lebewesen sind, aber zu den Mineralien zählten auch Fossilien, die immerhin einmal welche gewesen waren. Später hat man die Steine abgetrennt, dafür wurden aber neue Lebewesen entdeckt. Vor etwa 20 oder 30 Jahren lernten die Studenten der Biologie noch, dass es nun zwei Reiche gäbe: das der Bakterien (Prokaryoten) und das der ‚Echkerner‘ (Eukaryoten = Tiere und Pflanzen), doch auch das ist überholt. Heute ist die Wissenschaft weiter vorangeschritten und obwohl man auch jetzt nicht mehr als drei Reiche zählt, ist das System viel komplizierter geworden. Die früheren Bakterien werden aufgeteilt in das Regnum Bacteria und das Regnum Archaea. Durch eine Reihe von zellulären Fusionen, an denen sich Bacteria und Archaea munter beteiligten, entstanden auf noch nicht ganz verstandene Art und Weise die Eukaryoten, Lebewesen mit ‚echtem‘ Zellkern also, zu denen auch alle Kakteen und alle Kakteenfreunde gehören. Und bei diesen Eukaryoten, die das dritte Reich bilden, gibt es eine Fülle von Unterteilungen in nicht weniger als acht Unterreiche (Subregni), darunter Tiere, Schleimpilze (allein diese bilden drei

Subregni), Pilze, Rotalgen und „Grüne Pflanzen“ (Chlorobionta) mit den weiteren vier Unterabteilungen Grünalgen, Moose, Farnpflanzen und Samenpflanzen.

Da uns die Samenpflanzen wegen der Kakteen besonders interessieren, wollen wir uns deren weitere Unterteilung etwas näher anschauen, wobei aber eine bloße Auflistung der Gruppen genügen soll.

Vierte Unterabteilung (der „Grünen Pflanzen“): Spermatophytina oder Samenpflanzen

1. Klasse: Cycadopsida oder Palmfarne

2. Klasse: Ginkgopsida (Ginkgo!)

3. Klasse: Coniferopsida oder Nadelbäume

4. Klasse: Gnetopsida (z.B. *Welwitschia mirabilis*)
[siehe nebenstehende Abbildung]



5. Klasse: Magnoliopsida oder Angiospermen (Bedecktsamer) oder Blütenpflanzen

1. Unterklasse: Magnoliidae

2. Unterklasse: Liliidae (Einkeimblättrige) mit
,Lilianaee'
,Commelinoiden'

3. Unterklasse: Rosidae (Eudikotyledonen')

,Kerneudikotyledonen'

,Rosiden'

,Eurosiden I'

,Eurosiden II'

,Asteriden'

,Euasteriden I'

,Euasteriden II'

Die Verwendung von Anführungszeichen und die Nummerierung (I, II) unterstreichen den vorläufigen Charakter dieser Unterteilung, denn nicht nur das System der Kakteen, sondern auch das gesamte System der Bedecktsamer ist in ständiger Weiterentwicklung begriffen, wobei neue molekulargenetische Ergebnisse eine wichtige Rolle spielen. Die Kakteen werden den ,Kerneudikotyledonen' zugerechnet, weshalb dieser Begriff mit Fettschrift hervorgehoben ist, sowie – innerhalb der ,Kerneudikotyledonen' – der Ordnung Caryophyllales, auf die später noch näher einzugehen sein wird. Die ,Kerneudikotyledonen' gelten als eine basale Linie oder als ,Kern' der Eukotyledonen, denn sie grenzen sich gegen die ursprünglicheren Formen der Rosidae gut ab und die anderen Entwicklungslinien scheinen von hier ihren Ausgang genommen zu haben. Der etwas sperrige und merkwürdig anmutende Begriff ,Eudikotyledonen' bedeutet nichts anderes als ,echte, gute Zweikeimblättrige' (gr. eu = gut). Man kam zu dieser Bezeichnung, weil die schöne alte Zweiteilung der Blütenpflanzen oder Bedecktsamer in Einkeimblättrige hier und Zweikeimblättrige dort nicht mehr haltbar war. Zweikeimblättrigkeit hat sich zweimal entwickelt, zuerst bei den Magnoliidae (der Gartenstrauch Magnolie, die Seerose und die Teichrose gehören hierher) und dann bei den ,echten' Zweikeimblättrigen, den Eudikotyledonen, die den Rest der früheren Gruppe der Zweikeimblättrigen bilden. Ein Merkmal, das sich zweimal (oder noch häufiger) unabhängig voneinander ausgebildet hat, ist nicht dafür geeignet, Verwandtschaftsgruppen zu erkennen und zu beschreiben. Wir sehen später, dass hier ein Hauptproblem der Kakteen-Systematik liegt, denn Kakteen sind berühmt (oder berüchtigt?) dafür, dass sie die gleichen Formen in ganz unterschiedlichen Entwicklungslinien hervorbringen – ein Phänomen, das weitläufig auch als ,Konvergenz' bekannt ist.

Von den vielen Änderungen im großen System der Lebewesen (denen zweifelsohne noch weitere folgen werden), ist die Einteilung der Rangstufen unterhalb der Klasse unberührt geblieben. Sie soll deswegen hier an einem Kakteen-Beispiel, *Coryphantha macromeris* subsp. *runyonii* (Britton & Rose) N.P.Taylor 1998, dargestellt werden, mit den lateinischen Bezeichnungen für die Rangstufen (in Klammern) und ihren typischen Endungen:

Klasse (classis): -opsida, -atae	Magnoliopsida
Unterklasse (subclassis): -idae	Rosidae
Überordnung (superordro): -anae	„Kerneudikodyledonen“ (prov.)
Ordnung (ordro): -ales	Caryophyllales
Familie (familia): -aceae	Cactaceae
Unterfamilie (subfamilia): -oideae	Cactoideae
Tribus (tribus):	Cacteae
Gattung (genus):	<i>Coryphantha</i>
Untergattung (subgenus):	Neocoryphantha
Sektion (sectio, sect.):	Lepidocoryphantha
Serie (series, ser.):	---
Art (species, spec.):	<i>macromeris</i>
Unterart (subspecies, subsp.):	<i>runyonii</i>
Varietät (varietas, var.):	---
Form (forma, f.):	---

Linné hatte es einfacher, denn er kam noch mit vier Kategorien aus: Klasse, Ordnung, Genus und Art. Allerdings waren damals auch nur etwa 14.000 Pflanzenarten bekannt, heute sind es ungefähr 500.000, davon allein 240.000 Bedecktsamer. Dass eine größere Artenzahl auch mehr systematische Kategorien erfordert, ist nicht unbedingt logisch, aber menschlich. Wie bei Linné auch sind die Kategorien hierarchisch angeordnet, also ineinander gestaffelt. Alle Unterarten einer Art ergeben die Gesamtheit dieser Art, alle Arten einer Serie bilden die Gesamtheit dieser Serie, alle Serien einer Sektion ergeben die Gesamtheit dieser Sektion und so weiter. Die konkrete Ausprägung eines (abstrakten) taxonomischen Ranges wird Taxon genannt (Mehrzahl: Taxa) – eine der konkreten Realsierungen des Ranges ‚Familie‘ sind die Cactaceae. Mit anderen Worten: die Pflanzenfamilie der Kakteen, die Cactaceae, ist ein Taxon des Ranges ‚Familie‘ (familia). *Coryphantha macromeris* ist ein Taxon des Ranges Spezies oder Art und *Coryphantha macromeris* subsp. *runyonii* ist ein Taxon des Ranges Subspezies oder Unterart.

Aus dieser Pyramide der Kategorien fallen die beiden untersten, die Varietät und die Form, ein bisschen heraus. Die Varietät steht in Konkurrenz zur ‚richtigen‘ Unterart – sie ist quasi ihre kleine Schwester. Sie wird gerne gewählt, wenn der Autor sich nicht sicher ist, ob er es nur mit einzelnen abweichenden Exemplaren zu tun oder mit einer größeren Population mit eigenem (Teil-) Verbreitungsgebiet und erbstabilen Eigenschaften, er sich also nicht zwischen forma und subspecies entscheiden kann (oder will). In der Vergangenheit hat der Mangel an Wissen über die Varianz eines Taxons viele Autoren dazu verleitet, eine Menge von ‚Varietäten‘ zu erzeugen. Das ist der Grund, warum es vor der Revision so viele Varietäten, aber nur wenige Unterarten gab. Eine Unterart ist eine geographische Rasse, die kurz davor ist (oder das Potential dazu hat), ihre eigene Art zu begründen. Durch die Revision der International Cactaceae Systematics Group (ICSG) sind die meisten der vorher sehr zahlreichen Varietäten verschwunden. Denn im Rahmen der Revision sind viele intensive Feldstudien durchgeführt worden, die zeigen konnten, dass die meisten Varietäten anhand einzelner Stücke beschrieben worden waren, deren Abweichungen nur ein Teil der großen Streubreite der gesamten Art waren. Diese Streubreite (oder Varianz) der Kakteen-Arten ist das zweite große Problem in der Kakteen-Systematik. Einige Varietäten, die sich als ‚gute‘ Unterarten herausstellten, wurden dagegen zur subspecies befördert.

Und die forma? Die unterste der systematischen Rangstufen ist dafür gedacht, einzelnen Abweichungen einen Namen zu verleihen. Bei den Kakteen sind die forma *cristata* und forma *monstrosus* geradezu sprichwörtlich geworden. Dabei ist es unerheblich, ob diese Stücke in der Natur angetroffen werden oder bei der Kultur entstanden sind. Oft erlangen die formas große handlungsgärtnerische Bedeutung wie zum Beispiel die Farbmutanten von *Gymnocalycium mihanovichii*, die bestimmt schon millionenfach vermehrt und verkauft worden sind.

Spätestens seit Darwin weiß man aber, dass die Arten miteinander verwandt sind und von gemeinsamen Vorfahren abstammen. (Streng genommen wusste man das vor Darwin auch schon, oder ahnte es wenigstens, aber erst Darwin konnte mit seiner Evolutionstheorie zeigen, wie diese Abstammung zustande kam.) Nur ganz selten bleibt eine Art im Laufe der Zeit unverändert; die meisten wandeln sich, falls sie nicht aussterben; passen sich veränderten Umweltbedingungen an, erobern neue Lebensräume oder bringen neue Tochterarten hervor. Das, was wir sehen und in ein System einordnen wollen, ist lediglich der *gegenwärtige Stand* der Entwicklung der Arten.

Das Ziel aller Systematiker ist heute ein natürliches, ein ‚phylogenetisches‘ System, das die Formen nicht nur ordentlich auf die Pyramide der gestaffelten Rangstufen aufteilt, sondern dabei möglichst gut ihre verwandtschaftlichen Beziehungen abbildet. Auch hier hatte Linné es einfacher, denn er kannte diesen Anspruch nicht, sein System, das er in der „Species Plantarum“ vorstellte, war nämlich ein künstliches, in dem die Pflanzen nach der Anzahl ihrer Blütenblätter, Staub- und Fruchtblätter zugeordnet waren. Den besten Vergleich für ein natürliches System bilden wir selbst, denn alle in unserer Familie stammen von Adam ab oder wenigstens von Uropa (falls Uropa nicht fremd gegangen ist) und wir bilden deswegen zusammen eine Abstammungseinheit. Weil wir verwandt miteinander sind, sehen wir uns auch alle mehr oder weniger ähnlich, aber es gibt auch Leute aus anderen Familien, die uns ähnlich sehen. Das sind dann die Konvergenzen (falls Uropa nicht fremd gegangen ist).

Ein künstliches System kann durchaus Vorteile haben, wie wir am Beispiel des Bücherregals sehen. Der Sinn des Bücherregals ist es ja, Bücher so einzuordnen, damit wir sie schnell wiederfinden, wenn wir etwas nachlesen wollen. Wir erreichen das, indem wir die Bücher nach einer Methode anordnen, die uns persönlich zusagt; entweder nach der Farbe des Einbands, nach der Größe oder alphabetisch oder nach dem Erwerbsdatum. Da gibt es viele Möglichkeiten und so ist es bei den künstlichen Kakteensystemen auch. Wir können die Bücher aber auch ganz anders anordnen, nämlich nach ihrer – geistigen – Verwandtschaft. Welcher Autor war Schüler von wem? Wer hat die Arbeit von Autor X fortgeführt, wer hat die Gedanken von Y weiterentwickelt? Das Ergebnis wäre ein ‚phylogenetisches‘ System und dafür gibt es nicht beliebig viele Möglichkeiten, sondern nur eine einzige – oder, falls die Beziehungen zwischen Autor X und Y strittig sind und noch nicht ganz geklärt, nur einige wenige.

Genau an diesem Punkt befindet sich die Kakteen-Systematik heute. Viele Verwandtschaftsbeziehungen konnten geklärt werden, aber eben noch nicht alle und deswegen gibt es immer noch einige Möglichkeiten, ein phylogenetisches System zu rekonstruieren, aber je mehr wir wissen, desto näher kommen wir dem richtigen System.

Was ist das eigentlich: Eine Art?

„Insgesamt sind etwa 14.000 Kakteenarten beschrieben worden. Die meisten der heute als ‚neu‘ bezeichneten Arten würde ein erfahrener Botaniker als Varietäten betrachten.“ Wilhelm Barthlott, Kakteen, 1977

Unter den vielen systematischen Rangstufen sind Gattung und Art wohl diejenigen, die den praktizierenden Kakteenfreund am meisten interessieren, denn mit ihnen hat er es ständig zu tun. Beide Begriffe werden erstaunlicherweise ganz selbstverständlich gebraucht, obwohl häufig nicht ganz klar ist, was unter ihnen verstanden wird. Was ist denn das eigentlich: Eine Art? Und was ist eine Gattung? Die Art ist die Basiseinheit oder die grundlegende Rangstufe der Systematik. Sehr gut. Aber das ist eine Beschreibung ihrer Bedeutung, doch keine Definition. Über die Definition der Art haben sich schon Generationen von Biologen die Köpfe zerbrochen.

Eine klassische Definition geht so: Lebewesen, die sich ähnlich sehen und von anderen unterscheiden, bilden eine eigene Art. Damit bekommen wir aber sehr schnell Probleme, weil Ähnlichkeiten in ganz unterschiedlichen Verwandtschaftslinien auftreten können, gerade bei Kakteen, denken wir nur an *Cephalocereus* und *Oreocereus*, die in Mexiko bzw. in Südamerika ganz ähnliche Formen entwickelt haben, aber nicht näher miteinander verwandt sind. *Mammillaria* (*Cochemia*) *poselgeri* und

Schlumbergera truncata haben ganz ähnliche Blüten, die von Kolibris bestäubt werden, ohne dass zwischen den beiden Arten eine engere Verwandtschaft besteht.

Eine andere Definition begreift die Art in erster Linie als eine Fortpflanzungsgemeinschaft. Demnach werden Gruppen von natürlichen Populationen dann zu einer Art zusammengefasst, wenn sich die Mitglieder dieser Populationen untereinander kreuzen und fortpflanzen, dies aber nicht mit den Mitgliedern anderer Gruppen tun, von denen sie damit genetisch isoliert sind. Auch mit dieser Definition haben wir Probleme, denn erstens gibt es bei den Pflanzen und vor allem auch bei den Kakteen Kreuzungen, und zwar fruchtbare Kreuzungen, über Art- und sogar Gattungsgrenzen hinweg. Beispielsweise wurde in Niederkalifornien ein natürlicher Bastard von *Myrtillocactus cochal* und *Bergerocactus emeryi* gefunden, der als *XMyrtgerocactus lindsayi* Moran 1962 in die Wissenschaft eingegangen ist. Und zweitens versagt diese Art-Definition bei Arten, die sich nur vegetativ fortpflanzen. So gibt es *Opuntia*-Arten, die nur sterile Blüten hervorbringen und sich allein auf vegetativem Weg verbreiten, durch abgebrochene und verschleppte Spross-Segmente nämlich. Diese Opuntien wären dann gar keine Arten.

Das phylogenetische Artkonzept hat einen anderen Ansatz. Es betrachtet die Arten als gegenwärtige Endglieder einer evolutionären Entwicklung, die sich von einem gemeinsamen Vorfahren ableiten und durch klar erkennbare und bedeutsame Merkmale unterscheiden. Dieser Ansatz passt hervorragend zu dem Ziel eines phylogenetischen Systems, hat aber den entscheidenden Nachteil ziemlich abstrakt zu sein.

Vielleicht gibt es aber eine Art-Definition, welche die Nachteile dieser drei Ansätze vermeidet und möglichst viele Informationen nutzt? Es gibt sie tatsächlich. Sie stammt aus dem Lehrbuch von Storch, Welsch und Wink (Evolutionsbiologie) und geht so: Eine Art ist das gegenwärtige Endglied einer evolutionären Entwicklung und umfasst Gruppen von Individuen und Populationen, die sich von anderen Gruppen durch diagnostische Merkmale (Morphologie, Anatomie, Ökologie) eindeutig als unterschiedlich abtrennen lässt. Molekulargenetische Unterschiede können zusätzlich herangezogen werden, sind sie bedeutsam, so kann man annehmen, dass die betrachteten Gruppen nicht (mehr) in einer Fortpflanzungsgemeinschaft miteinander stehen.

Da ist wirklich alles drin. Der phylogenetische Ansatz, der klassische Ansatz mit morphologischen und anderen Merkmalen und anwendbar auf Lebewesen ohne sexuelle Fortpflanzung ist diese Definition auch. Es gibt nur zwei kleine Schwachstellen: das sind die Wörtchen ‚eindeutig‘ und ‚bedeutsam‘. Was ist ‚eindeutig‘? Was ist ‚bedeutsam‘? Hier gibt es immer noch eine kleine Restmenge an Ermessensspielraum für den Systematiker. Bei der Frage, was ist eine Gattung, ist dieser Spielraum sicher noch größer. Es wird also auch in Zukunft auch weiterhin unterschiedliche Auffassungen geben über die Frage, was ist eine Art und was nicht, aber dieser Spielraum, dieser subjektive Faktor ist kleiner geworden. Und die künftigen Entwicklungen, unter Einschluss molekulargenetischer Verfahren, also der Analyse von DNA und RNA, und ihre Anwendung in der Systematik wird weitere Erkenntnis liefern.

Die fernere Verwandtschaft: Caryophyllales

„Wie schwierig die Systematik der Cactaceae ist, erkennt man schon daran, daß die über ein Jahrhundert alte Frage, wo diese in sich gut abgeschlossene Pflanzenfamilie unter den Blütenpflanzen einzuordnen sei, erst vor wenigen Jahren durch meine Arbeiten endgültig geklärt werden konnte.“ Franz Buxbaum, Kakteen-Pflege biologisch richtig, 1959

Im System der Blütenpflanzen werden die Kakteen zur Ordnung der Caryophyllales gerechnet; eine auf den ersten Blick ziemlich unwahrscheinliche Verwandtschaft. Zu dieser Ordnung zählen die Pflanzen-Familien der Nelkengewächse (Caryophyllaceae), Gänsefußgewächse (Chenopodiaceae), die häufig mit den Amaranthgewächsen (Amaranthaceae) zusammengefasst werden, die Familie der Portulakgewächse (Portulacaceae), die Basellaceae, die Phytolaccaceae, die Nyctaginaceae, die Didieraceae, die Aizoaceae und dann die Kakteen selbst, die Cactaceae. Das sind zunächst einfach nur

Namen, aber es sind auch einige gute Bekannte dabei. Nelken, Gänsefuß, Amaranth und Portulak wachsen bei uns im Garten oder vor der Haustür. Fast alle bei uns wild vorkommenden Nelkenarten mussten unter Naturschutz gestellt werden, weil ihnen ihrer schönen Blüten wegen im Übermaß nachgestellt wurde (Bild 119). Bei den Gänsefußgewächsen gibt es eine Reihe von Kulturpflanzen mit landwirtschaftlicher Bedeutung wie den Spinat (*Spinacia oleracea*), den Mangold, die Rote Rübe und die Zuckerrübe (die drei letzten sind Zuchtformen der Runkelrübe *Beta vulgaris*). Wenn wir also Süßigkeiten schlecken, dann liegt uns zwar kein Kaktus auf der Zunge, aber einer seiner entfernten Verwandten. Einige Arten des Gänsefußes wurden früher als Wildgemüse und Wildsalat sehr geschätzt, zum Beispiel der weiße Gänsefuß (*Chenopodium album*), der Gute Heinrich (*Chenopodium bonus-henricus*) und die Garten-Melde (*Atriplex hortensis*). Der Name Gänsefuß geht übrigens auf die Blattform zurück. Unter den Gänsefußgewächsen finden sich viele Pionierpflanzen und Bewohner extremer Standorte, wie die Halophyten (Salzpflanzen) der Meeresküsten: Queller (*Salicornia europaea*) und das Salzkraut (*Salsola kali*; Bild 120). Die Amaranthgewächse stellen eine Reihe von Gartenpflanzen wie den Garten-Fuchsschwanz (*Amaranthus caudatus*) und der ‚Hahnenkamm‘ (*Celosia argentea*; siehe Bild 235, Seite 195). Auch die Portulakgewächse sind uns als Kulturpflanzen vertraut, wie das Portulakröschen (*Portulaca grandiflora*) oder der Gemüse-Portulak (*Portulaca oleracea*). Einheimisch in Mitteleuropa sind nur wenige Arten, so das Tellerkraut (*Claytonia perfoliata*) und das Bach-Quellkraut (*Montia fontana*). Sehr viel interessanter als diese Arten sind für den Kakteenfreund natürlich die sukkulenten Portulakgewächse aus den Gattungen *Anacampseros* (Bild 123), *Portulacaria* und *Lewisia*, von denen mancher ein Exemplar in seiner Sammlung pflegt.



Bild 118: Phytolaccaceae, *Phytolacca americana*



Bild 119: Carophyllaceae, *Lychnis flos-cuculi*



Bild 120: Chenopodiaceae, *Salsola kali*



Bild 121: Aizoaceae, *Lithops salicola*



Bild 122: Didiereaceae, *Alluadia ascendens* (hinten), *Didierea trollii* (vorne)



Bild 123: Portulacaceae, *Amacampseros alstonie*

Während bei den Portulakgewächsen nur einige Gattungen sukkulente Arten enthalten, sind bei drei Familien der Caryophyllales (fast) alle Vertreter sukkulent und wasserspeichernd. Das sind natürlich zum einen die Cactaceae selbst, und dann die Didieraceae, die man auch als Kakteen Madagaskars bezeichnet hat, und die Aizoaceae, viel besser bekannt unter dem alten Namen Mesembryanthemaceae oder Mittagsblumengewächse. Die Didieraceae, von denen mit *Alluaudia ascendens* und *Didierea trollii* hier zwei Vertreter abgebildet sind (Bild 122) und die in den Trockenwäldern des südwestlichen Madagaskar vorkommen, zeigen in der Tat auf den ersten Blick eine gewisse Ähnlichkeit zu säulenförmigen Kakteen; sie unterscheiden sich jedoch von diesen durch den Besitz von Blättern, die in der Trockenzeit abgeworfen werden. Sogar Dornen haben sie, aber es handelt sich nicht um umgewandelte Blätter wie bei den Areolen der Kakteen, sondern um verholzte Kurztriebe.

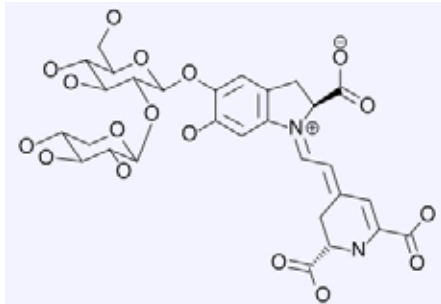
Im Gegensatz zu den Didieraceen aus Madagaskar dürften die Mittagsblumengewächse den meisten Kakteenfreunden gut bekannt sein, denn sie beinhalten ausschließlich sukkulente Formen, darunter die beliebten *Lithops* (Bild 121) oder andere mimetische Formen wie *Pleiospilos*, *Gibbaeum* und *Argyroderma*. Die Sukkulenz wurde hier anders verwirklicht als bei den Kakteen, denn während es sich bei diesen (sofern sie sukkulent sind) in der Regel um Stamm-Sukkulenten handelt, sind die Aizoaceae durch die Bank Blatt-Sukkulenten. Bei den abgeleiteten, hochsukkulenten Formen wie *Lithops*, *Conophytum* und *Ophtalmophyllum* ist immer nur ein einziges Paar (verwachsener) Blätter ausgebildet. Das nächste Blattpaar wird erst dann gebildet, wenn die alten Blätter eingezogen werden. Auch bei den Aizoaceae gibt es eine Art, die Eingang in die Kulinarik gefunden hat, es ist *Tetragonia tetragonoides*, der Neuseeländische Spinat, den man zum Beispiel in der Feinkostabteilung des Berliner KaDeWe erstehen, sich aber auch leicht selbst ziehen kann.

Jetzt noch kurz ein paar Worte zu den übrigen drei Familien der Caryophyllales. Von den Nyctaginaceae ist die *Bougainvillea glabra* wichtig, die oft in Schauhäusern zusammen mit Kakteen angepflanzt wird, ihrer schönen violetten Blüten wegen, deren Schauapparat nicht von Blütenblättern, sondern von Hochblättern gebildet wird, und die Wunderblume (*Mirabilis jalapa*). Mit Hilfe der Wunderblume hat Carl Correns um 1900 die Mendel'schen Gesetze der Vererbung (Genetik) wiederentdeckt, die ungefähr 50 Jahre lang unbeachtet geblieben waren. (Kein Biologe hatte die – heute weltberühmte – Arbeit des Augustinermonchs Gregor Mendel ernst genommen.) Die Familien Basellaceae und Phytolaccaceae stehen an der Basis der Ordnung der Caryophyllales. Bei den Basellaceae finden wir lustigerweise wieder einen ‚Spinat‘, nämlich den Indischen Spinat oder *Basella alba*. Die namensgebende Gattung der Phytolaccaceae, die *Phytolacca americana* oder Kermesbeere (Bild 118), wurde früher zum Färben und Aufwerten von schwachen Rotweinen verwendet, was aber nicht so gut war, weil *Phytolacca* in allen ihren Teilen leicht giftig ist. Für uns hat *Phytolacca* noch eine besondere Bedeutung, weil Prof. Franz Buxbaum glaubte, eine nahe Verwandtschaft zwischen *Phytolacca* und *Pereskia* erkennen zu können, da Blüten- und Samenbau sehr ähnlich sind. Die nächsten Verwandten der Kakteen ist jedoch nicht die Familie der Phytolaccaceae, sondern eine andere. Auch nicht die Didieraceae oder die Aizoaceae, wie man es sich vorstellen oder sogar wünschen könnte. Es sind – die Portulakgewächse. Man hat das durch molekularbiologische Untersuchungen feststellen können.

Das also ist die Mannigfaltigkeit der Ordnung Caryophyllales: sie stellen ‚Unkräuter‘, die am Wegesrand, in Baumscheiben und auf leeren Plätzen wachsen, wunderschöne Blumen (Nelken), Zierpflanzen (Kakteen und andere), Grundnahrungsmittel (Zucker aus der Zuckerrübe), Gemüse und sogar Delikatessen, wie den Neuseeländischen Spinat. Wirklich eine beeindruckende Verwandtschaft!

Merkmale der Caryophyllales

1. Merkmal: Die Blütenfarbstoffe sind Betalaine



Ein Betalain (Amaranthin)

Betalaine und Anthocyane sind zwei Varianten zum selben Thema. Pflanzen der Ordnung Caryophyllales besitzen Betalaine als Blütenfarbstoffe (mit Ausnahme der Caryophyllaceae oder Nelkengewächse), andere Bedecktsamer haben Anthocyane. Die Caryophyllales stammen möglicherweise von windblütigen Vorfahren ab, denen die Bildung von Anthocyanen verloren ging. Als sie wieder tierblütig (vermutlich: insektenblütig) wurden, musste ein neuer Blütenfarbstoff ‚erfunden‘ werden. Die Betalaine gehen, chemisch gesehen, auf die Aminosäure Tyrosin zurück, aus der sie aufgebaut werden, und sie können gelbe, rote und violette Töne aufweisen. Bei den Kakteen reicht die Palette der Farben sogar bis zum Blau, wie wir an *Disocactus (Wittia) amazonicus* sehen können. Dieses geht allerdings nicht auf einen blauen Farbstoff zurück, sondern auf physikalische Interferenzen des Lichts. Der Grundbaustein für die Anthocyane ist ebenfalls eine Aminosäure, das Phenylalanin, aber die Endprodukte sehen deutlich verschieden aus. Beide Gruppen von Farbstoffen enthalten Ringe aus Kohlenstoff-Atomen, aber in denen der Betalaine kommt zusätzlich noch Stickstoff vor (sogenannte heterozyklische Ringe), etwas, was die Anthocyane nicht haben. Anthocyane sind orange und rot bis blau; wenn bei den Anthocyan-Trägern eine gelbe Blütenfarbe vorkommt, dann wird diese von einer anderen Farbstoffgruppe verursacht: von den Carotinoiden. Anders als die Betalaine können die Anthocyane ihre Farbe wechseln – saurer Zellsaft gibt rot und basischer Zellsaft gibt blau⁶.

2. Merkmal: Nährgewebe ist Perisperm statt Endosperm

Ein Samenkorn der Blütenpflanzen besteht aus den Teilen Embryo, Nährgewebe und Samenschale. Das Nährgewebe enthält energiereiche Speicherstoffe wie Fette oder Öle, Stärke oder Eiweiß und hat die Funktion, den jungen Sämling nach der Keimung zu ernähren, bis er groß genug ist, um sich mit Hilfe der Photosynthese selbst zu versorgen. Das Nährgewebe kann im Embryo selbst liegen – in den Keimblättern oder im Hypocotyl – oder es liegt außerhalb des Embryos als Endosperm oder Perisperm vor. Die meisten Blütenpflanzen besitzen Endosperm, aber bei den Caryophyllales haben wir es mit Perisperm zu tun. Beide unterscheiden sich grundlegend in ihrer Bildung. In der jungen Samenanlage liegt der Embryosack, umhüllt von den drei Schichten des Nucellus, des inneren Integuments und des äußeren Integuments. Aus den beiden letztgenannten entwickelt sich die Samenschale, aber aus dem Nucellus geht das Perisperm hervor. Ganz anders das Endosperm. Der Embryosack ist zunächst einzellig – nach drei aufeinanderfolgenden Kernteilungen ohne anschließende Zellteilung verfügt er über acht Zellkerne. Davon wandern drei zur Mikropyle der Samenanlage (diese ist die Eizelle selbst mit ihren beiden Synergiden oder ‚Gehilfinnen‘). Weitere drei Zellkerne wandern zum entgegengesetzten Pol (das sind die ‚Antipoden‘) und zwei bleiben in der Mitte: die beiden Polkerne, sie sind für das Endosperm von buchstäblich zentraler Bedeutung. Durch die Mikropyle dringt ein wachsender Pollenschlauch ein und entsendet zwei männliche Zellkerne. Einer der männlichen Zellkerne verschmilzt mit der Eizelle, woraus sich der zukünftige Embryo entwickelt, aber der zweite männliche Zellkern vereinigt sich mit den beiden Polkernen in der Mitte zu einer triploiden Zelle – mit dreifachem Chromosomensatz also, die zum Endosperm auswächst. Perisperm geht also immer aus den Zellen der Mutterpflanze hervor und ist diploid, Endosperm aus Zellen bzw. Zellkernen von der Mutter- und der Vaterpflanze. Sie enthalten damit unterschiedliche genetische Informationen. (Siehe zu diesen Ausführungen auch Bild 301 auf Seite 220 und Bild 310 auf Seite 225)

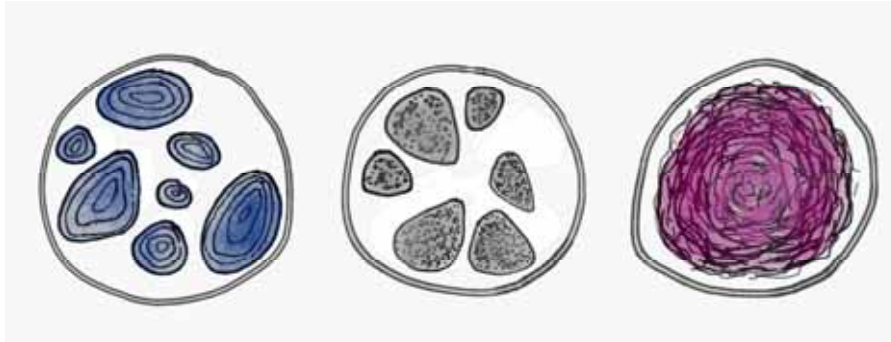
Da Perisperm und Endosperm aus verschiedenen Vorläuferzellen hervorgehen, ist es auch logisch, dass es Samen geben könnte, die beide Typen von Nährgewebe enthalten. Das ist auch tatsächlich der Fall und zwar bei *Peperomia*. Die Vertreter der Caryophyllaceae enthalten dagegen ausschließlich ein stärkehaltiges Perisperm, und damit natürlich auch die Kakteen. Nur gibt es hier noch eine kleine Besonderheit. In einigen Entwicklungslinien der Kakteen kommt es zu einer fortlaufenden Reduzierung des Perisperms, während gleichzeitig der Embryo immer runder und kugelig wird. Zudem werden gleichzeitig die Keimblätter zurückgebildet. Wir sehen das sehr gut an den fast kugelrunden Embryonen von *Astrophytum*, die nur noch winzige zipfelförmige Reste der Keimblätter tragen. Das Perisperm ist vollständig zurückgebildet und seine Speicherfunktion wurde vom Hypocotyl übernommen, jenem Bereich zwischen den Keimblättern und der Wurzel, der dadurch mächtig anschwillt.

⁶ Einen scheinbaren Widerspruch gibt es hier bei den Hortensien (*Hydrangea*), bei denen die Blüten bei saurem pH-Wert blau werden. Die Erklärung: Bei saurem pH wird Aluminium im Boden freigesetzt und von der Pflanze aufgenommen und das Aluminium bildet mit zwei Anthocyan-Molekülen einen Komplex, der blau wirkt. Statt den Boden anzusäuern spritzen die Gärtner auch ‚Blaumittel‘, die Aluminium enthalten.

Merkmale der Caryophyllales

3. Merkmal: Siebröhren-Plastiden vom P(III)-Typ

In den Siebröhren der Gefäßbündel finden sich Plastiden, chlorophyllfreie Abkömmlinge der grünen Chloroplasten. Diese Siebröhren-Plastiden enthalten Reservestoffe für die Ernährung der Siebröhrenzellen; je nach Reservestoff unterscheidet man verschiedene Typen. Plastiden vom S-Typ enthalten Stärke, Plastiden vom P-Typ enthalten Protein und manchmal auch Stärke. Innerhalb des S-Typs wird noch weiter unterschieden nach der Form und Anordnung der Proteinkörper. Beim P(III)-Typ, den es exklusiv nur bei den Caryophyllales gibt, sind die Proteine fadenförmig angeordnet. Der P(II)-Typ enthält keilförmige Proteinkristalle und kommt bei den Liliidae (Einkeimblättrige) vor.

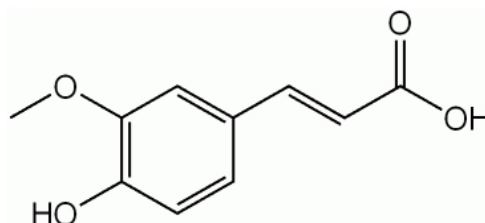


Rechts: P(III)-Typ, links: S-Typ, Mitte: P(II)-Typ
(schematisch; nach v. Sengbusch)

4. Merkmal: Verlust des *rpl2*-Introns

Um dieses Merkmal zu verstehen, müssen wir ein bisschen in die Molekularbiologie einsteigen. Die Erbeigenschaften der Pflanzen sind als Gene in der DNA verschlüsselt. Die meisten Gene enthalten einen Bauplan für ein Protein und dieses Protein herzustellen, muss das Gen abgelesen werden. Jedes Gen hat zwei Sorten von Abschnitten: die Introns, die auf dem Weg zum Protein herausgeschnitten werden und die Exons, die bestehen bleiben. (Ich hätte das ja anders genannt; aber so ist nun mal: ein Exon ist das, was drin bleibt und ein Intron, das was raus geht.) Und nun fehlt allen Vertretern der Caryophyllales, bei denen man bisher danach gesucht hat, in einem bestimmten Gen ein Intron, während (vermutlich) alle anderen Blütenpflanzen es noch haben. Das Gen, um das es sich hier handelt, ist das *rpl2*-Gen; dabei bedeutet die Abkürzung *rpl*: ribosomales Protein, large (groß), Nummer 2, was uns zunächst überhaupt nichts sagt. Da müssen wir einen Schritt zurückgehen. In jeder Zelle gibt es Organelle, die Ribosomen genannt werden, kleine kugelige Gebilde, die für die Bildung von Proteinen zuständig sind. Diese Ribosomen bestehen selbst wieder aus Proteinen (und RNA), wobei es bei den Proteinen große und kleine gibt, und der Einfachheit halber wurden sie durchnummeriert. Also: Beim großen Ribosomen-Protein Nummer 2 fehlt (vermutlich) allen Arten der Caryophyllales dieses gewisse Intron.

5. Merkmal: Ferulasäure



Diese Säure tritt außerhalb der Caryophyllales bei Pflanzen als Vorstufe bei der Bildung von Holzstoff (Lignin) und als Bestandteil von Harzen auf. Chemisch gesehen ist Ferulasäure eine Zimtsäure, genauer gesagt: 4-Hydroxy-3-methoxy-Zimtsäure. Eigenartig ist deswegen das Vorkommen der Ferulasäure in den (unverholzten) Zellwänden der Caryophyllales, also auch der Kakteen. Japanische Wissenschaftler glauben nachgewiesen zu haben, dass eine Ernährung mit ferulasäure-haltiger Diät bei Mäusen mit künstlicher erzeugtem Insulin-pflichtigem Diabetes zur Senkung des Blutzuckerspiegels geführt hat. Die verabreichte Nahrung enthielt 0,1% Ferulasäure. Ob dieses Ergebnis ein indirekter Beweis für die angeblich blutzucker-senkende Wirkung von *Opuntia*-Präparaten ist, die genau für diesen Zweck in Mexiko (und mittlerweile auch bei uns) produziert und angepriesen werden, sei dahingestellt.

Alkaloide: Sekundäre Pflanzenstoffe

Kein Exklusiv-Merkmal der Caryophyllales ist der Besitz von Alkaloiden, denn das haben andere Blütenpflanzen auch. Ich erwähne sie hier trotzdem, weil sie eine Bedeutung haben für die Einordnung der Caryophyllales im System der Pflanzen. Alle Pflanzen bilden Substanzen, die nicht unbedingt lebensnotwendig zu sein scheinen, zum Beispiel Alkaloide, Glykoside und Terpene. Man hat lange nicht gewusst, was man von diesen Stoffen halten soll und hat sie – mehr aus Verlegenheit denn aus Weisheit – als sekundäre Pflanzenstoffe oder sekundäre Metabolite zusammengefasst.

Merkmale der Caryophyllales

Eine Deutung war, dass die Pflanzen, die ja keine Nieren besitzen, diese Stoffe als Ersatz für ihr fehlendes Ausscheidungsorgan benutzen, und sie in der Vakuole ablegen wie auf einer Müllhalde. Heute gilt als wahrscheinlicher, dass die Pflanzen diese Stoffe bilden, um Fressfeinde zu vergällen. Etliche sekundäre Pflanzenstoffe schmecken tatsächlich nicht sehr gut oder sie erregen Übelkeit bei den Konsumenten. Nach Meinung der Chemotaxonomien sind die Caryophyllales wegen ihrer sekundären Pflanzenstoffe einer der ursprünglicheren Linien der Eudikotyledonen („Echte Zweikeimblättrige“) zuzurechnen. Höher entwickelte Formen bilden Indolalkaloide, Steroidalkaloide oder Sesquiterpenlactone.

Die Alkaloide der Caryophyllales sind Benzyl-Isochinolalkaloide, die sich (genau wie die Betalaine) von der Aminosäure Tyrosin herleiten und, bei den Kakteen, zusätzlich auch Protoalkaloide, zum Beispiel das Meskalin, das wir als wirksamen Inhaltsstoff von *Echinopsis pachanoi* und *Lophophora williamsii* kennen. Wenn die Theorie stimmt, dass Alkaloide und andere sekundäre Metaboliten den Fressfeinden der Pflanzen den Appetit vergällen sollen, dann hat es hier jedenfalls nicht funktioniert.

Wie kommen nun die Botaniker dazu, dermaßen verschiedene Pflanzenfamilien zu einer Ordnung zusammenzufassen? Es gibt insgesamt fünf Merkmale, die wir in dieser Ordnung finden und die in anderen Ordnungen fehlen. Ein Merkmal der Blüten – deren Pigmente sind Betalaine und nicht Anthocyane; ein embryonales Merkmal – stark gekrümmter Embryo mit Perisperm als Nährgewebe statt Endosperm; ein anatomisches Merkmal, das die Feinstruktur der Gefäße betrifft (P(III)-Plastiden) und ein biochemisches Merkmal (Ferulasäure in der Zellwand). Dazu kommt noch ein molekularbiologisches Merkmal, das erst in jüngster Zeit entdeckt wurde. Allen Caryophyllales, die in dieser Hinsicht bisher untersucht wurden, fehlt das sogenannte *rpl2*-Intron in der DNA. Das wollen wir jetzt einfach so mal stehen lassen. Eine detaillierte Beschreibung aller Merkmale wird im Experten-Kasten Merkmale der Caryophyllales ab Seite 84 gegeben.

Die genannten Merkmale sind typisch für die Caryophyllales. Jedes dieser Merkmale könnte natürlich zufällig und unabhängig voneinander bei allen genannten Familien entstanden sein; die Wahrscheinlichkeit dafür ist aber ungefähr so gering wie sieben Richtige im Lotto, wenn man nur sechs ankreuzen darf. In der Botanik gelten die Caryophyllales deswegen (im Gegensatz zu vielen anderen) als eine sehr gut definierte Ordnung. Der gemeinsame Besitz von typischen Merkmalen wird als Beweis dafür gewertet, dass die Caryophyllales, so unterschiedlich sie auch heute aussehen mögen, eine gemeinsame Wurzel haben, also von einer gemeinsamen Vorfahren-Gruppe abstammen. Der Ordnung gehören etwa 8 Prozent aller bekannten Arten von Bedecktsamern an, wobei die drei größten Familien die Nelkengewächse, die Aizoaceae und die Kakteen zusammen etwa Zweidrittel der Caryophyllales stellen.

Wenn die Kakteen ein Teil der Caryophyllales sind, dann folgt daraus natürlich, dass die Ordnung älter sein muss als die Kakteen selbst, mit ihren 26–30 Millionen Jahren. Und so ist es auch. Die ältesten Fossilien der Caryophyllales stammen aus dem Maastrichtium der Oberkreide (65–73 Millionen Jahre vor heute) und wahrscheinlich sind sie sogar noch etwas älter. Sie müssen entstanden sein, als Südamerika, Afrika (mit Madagaskar), Indien, Arabien, Antarktis, Neuseeland und Australien noch einen großen zusammenhängenden Südkontinent bildeten. Europa war damals eine Insel im Flachmeer zwischen Nordamerika und Asien. Damit erklärt sich auch weitgehend das heutige Verbreitungsmuster der einzelnen Familien, deren Schwerpunkte in den Teilen des alten Südkontinents liegen. Die Kakteen entstanden in Südamerika und sind erst später nach Mittel- und Nordamerika vorgedrungen. Die Didieraceae kommen nur auf Madagaskar vor; die Aizoaceae sind eine überwiegend afrikanische Familie. *Basella* wächst in Indien. Portulakgewächse gibt es in Afrika und Europa. Phytolaccaceae und Nyctaginaceae sind in Südamerika und Südafrika zuhause. Die Gänsefuß- und Amaranthgewächse sind heute weltweit verbreitet, hatten ihren Ursprung aber ebenfalls im Südkontinent. Nur die Familie der Nelkengewächse – die Caryophyllales, nach denen die gesamte Ordnung benannt wurde – machen eine Ausnahme. Ihr Ursprung lag vermutlich im Mittelmeerraum; auch bei den Blütenfarbstoffen fallen sie heraus, denn sie enthalten tatsächlich Anthocyane und keine Betalaine. Es gibt deswegen Bestreben, die Nelkengewächse herauszunehmen und die Ordnung in Chenopodiales umzubenennen.

Noch ein Wort zu den Betalainen. Man hat sich früher sehr gewundert, warum einige Familien der Blütenpflanzen einen ganz anderen Farbstoff besitzen als alle übrigen. Die beste Erklärung ist die, dass die Vorfahren der Caryophyllales nicht tierblütig waren, sondern windblütig und wenn der Wind die Bestäubung übernimmt, sind Farbstoffe eben überflüssig und können abgeschafft werden. Die Fähigkeit, Anthocyane zu bilden, ging verloren. Windblütigkeit macht Sinn, wenn Land besiedelt wird, in dem es noch keine Insekten gibt, welche die Bestäubung übernehmen könnten oder wenn die Pflanzen zu weit entfernt voneinander stehen, um von den Insekten erreicht zu werden. Eine typische Pionier-Situation. Als die Caryophyllales dann irgendwann später von der Windblütigkeit wieder zur Insektenblütigkeit wechselten, musste ein neuer Blütenfarbstoff erfunden werden, denn die Natur erfindet niemals dasselbe zweimal nacheinander. Das liegt daran, weil es völlig unmöglich ist, die einzelnen Schritte der Veränderung vom Anthocyan-Besitz zur Anthocyan-Losigkeit in genau derselben Reihenfolge, nur in umgekehrter Richtung, ablaufen zu lassen. Das wäre quasi Evolution rückwärts abgespult. Mit Videos kann man das machen, aber in der Biologie geht das nicht. Die Natur erfindet also etwas Neues, das in der Funktion dem alten entspricht, jedoch eine andere Struktur hat. Es gibt sogar einen Namen für dieses Naturgesetz – man nennt es die Dollo'sche Regel, nach dem belgischen Paläontologen Louis Dollo (1857–1931), der es als erster entdeckte.

Im System der Pflanzen stehen die Caryophyllales bei den Angiospermen (Bedecktsamer) in der Unterklasse der Rosidae (,Eudikotyledonen') und dort bei den ,Kerneudikotyledonen', einer ziemlich ursprünglichen Gruppe. Darauf weisen auch die sekundären Inhaltsstoffe der Caryophyllales es sind Alkaloide vom Tyrosin-Typ oder Protoalkaloide. Auch hierauf wird näher im Experten-Kasten Merkmale der Caryophyllales ab Seite 84 eingegangen.

Von der ökologischen Seite fällt auf, dass unter den Caryophyllales viele Besiedler trockener oder sonstwie extremer Standorte sind, zum Beispiel Sukkulente und Salzpflanzen. Sukkulente Vertreter finden wir bei den Portulacaceae, den Kakteen, den Aizoaceae und den Didieraceae, das ist ein erstaunlich hoher Anteil im Vergleich zu anderen Pflanzen-Ordnungen. Sehr viele Vertreter sind typische Pionierpflanzen, die fähig sind, neu entstandene Lebensräume rasch in Besitz zu nehmen. Das gilt auch für das ,Unkraut' vor unserer Haustür. Wenn Sie auf den Bewuchs am Wegesrand achten, auf ,kahle' Baumscheiben achten oder auf Hügel aus Erdaushub, auf Brachflächen, dann sind unter den ersten Besiedlern immer wieder Gänsefuß-Arten und Melden. Wir müssen uns vorstellen, dass die Kakteen im Spättertiär und im Quartär die neu entstandenen Trockengebiete auf ganz ähnliche Art und Weise besiedelt haben.

Kladistik – eine Anleihe bei den Zoologen

„Die große Familie der Kakteen zerfällt nach der neuesten Einteilung von Vaupel in zwei Unterfamilien, nämlich Malacospermae, Kakteen mit weichen Samenschalen, und Sclerospermae, Kakteen mit harten Samenschalen und Areolen mit Glochiden.“ F. Thomas, Kurze Anleitung zur Zimmerkultur der Kakteen, 1928

Schon seit langem verwenden Zoologen mit Erfolg eine Methode für das Aufspüren von phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen, die Kladistik, die von dem deutschen Insektenkundler Willi Hennig (1903–1976) entwickelt wurde und die zunehmend auch Anwendung in der botanischen Systematik findet. Kladistik erkennt Gruppen von Organismen, die auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen am Besitz eines oder mehrerer gemeinsamer abgeleiteter Merkmale. Ein Merkmal ist abgeleitet gegenüber anderen Merkmalen, wenn es in einer Abstammungslinie spät auftritt. Der Fachausdruck für solche Merkmale ist apomorph; es handelt sich um Apomorphien. Wenn eine Apomorphie von allen Mitgliedern der selben Abstammungsgruppe geteilt wird, dann ist es eine Synapomorphie. Das Gegenteil der Apomorphie, das ursprüngliche, ältere Merkmal, ist die Plesiomorphie. Gemeinsame ursprüngliche Merkmale heißen Sympleiomorphien. Nützlich für das Erkennen von phylogenetischen Gruppen sind ausschließlich und allein die Synapomorphien. Eine Gruppe, deren sämtliche Vertreter Abkömmlinge des selben einzigen Vorfahrens sind, bilden eine monophyletische Gruppe.

Der Besitz von Blüten ist eine Sympleisiomorphie für die Spermatophyten oder Samenpflanzen, weil alle Samenpflanzen Blüten haben. Doch die Bildung von Blüten mit Schauapparat ist eine gemeinsame, abgeleitete Eigenschaft der Magnoliopsida oder Bedecktsamer (die Nacktsamer haben unauffällige Blüten ohne Schauapparat) – es ist also eine Synapomorphie für die Angiospermen.

Im Vergleich zu anderen Kakteen ist der Besitz von Flöckchen für Astrophyten eine Synapomorphie – etwas Neues, das alle Astrophyten haben, aber die anderen nicht. Innerhalb der Gattung *Astrophytum* jedoch ist der Flöckchenbesitz eine Sympleisomorphie, ein ‚altes‘ Merkmal, weil alle Astrophyten Flöckchen tragen. Um innerhalb der Gattung *Astrophytum* Abstammungsgruppen definieren zu können, brauchen wir Merkmale, die in der Gattung neu entstanden sind, also innerhalb der Astrophyten apomorph sind.

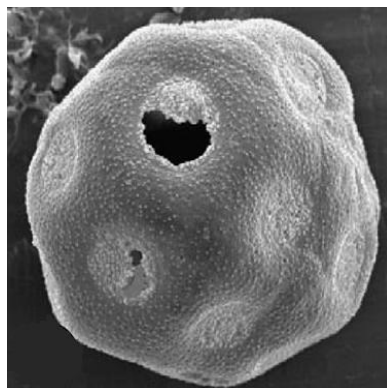
Die Begriffe plesiomorph und apomorph werden auch gebraucht anstelle von ‚primitiv‘ und ‚höher entwickelt‘, um eine Bewertung zu vermeiden, denn beides kann unter unterschiedlichen Umweltbedingungen vorteilhaft sein. Eine stärker abgeleitete Gattung wie *Mammillaria* ist schließlich nicht ‚mehr wert‘ als die scheinbar ‚primitive‘ *Pereskia*. Beide sind gegenwärtige Endpunkte der Evolution und beide haben erfolgreich ihre ökologische Nische gefunden.

Das Ergebnis einer kladistischen Klassifizierung ist die baumförmige Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen, das Kladogramm. Jedes Kladogramm besteht aus Zweigen (den Kladen), die durch Knoten miteinander verbunden sind. Die beiden Zweige, die von einem Knoten ausgehen, werden auch ‚Schwestergruppen‘ genannt.

Wir wollen das am Beispiel der Caryophyllales betrachten. Die typischen Merkmale dieser Ordnung haben wir bereits kennengelernt. Doch welche davon sind Synapomorphien in dem besprochenen Sinne, dass sie nur und ausschließlich bei den Caryophyllales vorkommen und nicht in anderen Gruppen der Blütenpflanzen? Die besonderen Blütenfarbstoffe, die Betalaine kommen nicht in Frage, weil es sie in einer Familie der Caryophyllales, nämlich den Nelkengewächsen oder Caryophyllaceae, nicht gibt. Nährgewebe des Samens in Form von Perisperm finden wir auch in anderen Gruppen wie zum Beispiel beim Pfeffer (*Piper nigrum*, Piperaceae). Damit bleiben uns die speziellen Plastiden der Siebröhren vom Typ P(III), der Verlust des *rpl2*-Introns und das Vorkommen von Ferulasäure in unverholzten Zellwänden. Diese drei Synapomorphien definieren die Caryophyllales als eine monophyletische Gruppe (einschließlich der Familie Cactaceae), die von einem gemeinsamen Vorfahren abstammt. Bereits dieser Vorfahr muss jene drei Eigenschaften besessen haben.

Als nächstes wollen wir nach Synapomorphien für die Kakteen suchen. Das müssen Merkmale sein, die wir bei allen Kakteen finden, die aber allen anderen Familien der Caryophyllales fehlen. Sukkulenz kommt nicht infrage weil es auch andere Familien mit sukkulenten Vertretern gibt (Aizoaceae, Didiereaceae, Portulacaceae) und außerdem sind nicht alle Kakteen sukkulent (wie *Pereskia aculeata*). Deswegen ist Sukkulenz kein synapomorphes Merkmal für die Kakteen. Anders ist es mit den speziellen Areolen – das sind Achselknospen, deren Knospenschuppen zu Dornen umgewandelt wurden. Wir finden sie nur bei den Kakteen, womit sie für diese einzigartig sind und daher ein synapomorphes Merkmal darstellen.

Bild 124: Polyporater Pollen von *Tephrocactus alexanderi* (Aufnahme aus Garralla und Cuadrado, 2007©)



Im allgemeinen gelten die Pereskioideae als die ursprünglichsten der Kakteen. Alle anderen Kakteen unterscheiden sich von ihnen durch einige abgeleitete Merkmale: grünes Gewebe für die Photosynthese im Spross, verzögerte Borkenbildung und sukkulentes, wasserspeicherndes Gewebe. Weil diese Merkmale in allen anderen Unterfamilien auftreten, nicht jedoch in den Pereskioideae, sind es Synapomorphien für die Unterfamilien Maihuenioideae, Opuntioideae und Cactoideae. Das war ein wichtiger Schritt in der Evolution der Kakteen. Zusätzlich zur Stammsukkulenz wurde Blattsukkulenz entwickelt, zweimal unabhängig voneinander und auf verschiedene Weise. Bei einer Entwicklungslinie wurde der obere Teil, die flächige Blattspreite, zum Wasserspeicher umgebildet, doch bei einer anderen Entwicklungslinie geschah dies mit der Blattbasis (dem Podarium). Die erste Entwicklungslinie führte zu den Unterfamilien Maihuenioideae und Opuntioideae, die zweite zu den Cactoideae. Mit ihren charakteristischen Glochiden, den polyporaten (= mit vielen Öffnungen versehenen) Pollenkörnern (siehe Bild 124) und den Samen mit Arillus (eine harte gürtelförmige Samenhülle, die auf der Samenschale aufsitzt und die aus dem Funikulus hervorgeht) lassen sich die Opuntioideae gut von den Maihuenioideae abgrenzen. Im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung wurde bei den Opuntioideae das sukkulente Oberblatt bis auf einen kleinen Rest zurückgebildet, der meistens rasch abgeworfen wird. Nur bei *Quiabentia* und *Peresklopsis* sind die sukkulenten Blätter noch stark ausgebildet und haben eine Lebensdauer von einem Jahr und länger. Diese Apomorphie (ursprüngliches Merkmal) trennt *Peresklopsis* und *Quiabentia* von den restlichen Opuntioideae. Bei den Cactoideae entwickeln sich die sukkulenten Blattbasen oder Podarien zu den Warzen und Rippen, die so typisch sind für diese Unterfamilie. Das sukkulente Oberblatt ist in der Regel mikroskopisch klein und nur bei ganz wenigen Arten noch mit bloßem Auge zu erkennen (vergl. *Selenicereus wercklei*; siehe Bild 169 auf Seite 164). Eine weitere Apomorphie der Cactoideae ist der Verlust eines Introns im Plastiden-Gen *rpoCl*. Alle Cactoideae, die bisher in dieser Hinsicht untersucht worden sind, zeigen diesen Verlust.

Mit Hilfe dieser Synapomorphien können wir das Kladogramm zeichnen, das in Bild 125 auf Seite 90 dargestellt ist. (Den Photosynthese-Modus haben wir dabei nicht berücksichtigt; der Modus nach dem CAM-Typ ist zwar ein abgeleitetes, apomorphes Merkmal, aber wir finden es bei Vertretern der Pereskioideae, Opuntioideae und Cactoideae, wo es unabhängig voneinander mehrfach entstanden ist. CAM-Photosynthese ist eine Anpassung an heiße und trockene Standorte und daher ist es keine Überraschung, dass die Unterfamilie der Maihuenioideae keinen Gebrauch davon macht.)

Doch zurück zu unserem Kladogramm. Jeder Knoten steht für den gemeinsamen Vorfahr der Linien, die von diesem abstammen und jede Linie steht für eine Verwandtschaftsgruppe, die hier ihren Ausgangspunkt nimmt. Die Vorfahren kennen wir nicht, denn sie sind ausgestorben und von den Linien kennen wir nur die rezenten, also heute lebenden Formen: die gegenwärtigen Endglieder der Evolution dieser Linien. Am ersten Verzweigungspunkt trennen wir die Kakteen wegen ihres Merkmals „Areolenbesitz“ von allen anderen Caryophyllales. (Obwohl es bei anderen Pflanzenfamilien ähnlich aussehende Gebilde gibt, ist die Kakteenareole in der Tat absolut einmalig: eine eingesenkt sitzende Achselknospe, deren Schuppenblätter zu Dornen umgebildet wurden.) In der Sprache der Kladistik sagen wir: die Kakteen sind die Schwestergruppe zu allen anderen Caryophyllales. Der nächste Knoten trennt die Kakteen in Pereskioideae und alle anderen Kakteen; die Synapomorphien dieses Knotens sind Photosynthese im Stamm, verzögerte Borkenbildung und Stammsukkulenz (wasserspeicherndes Gewebe im Spross). Das sind Eigenschaften aller anderen Kakteen, die es bei den Pereskioideae noch nicht gibt. Das bedeutet, die Unterfamilie der Pereskioideae ist nicht durch Apomorphien definiert, sondern durch deren Fehlen. Sie ist ausgezeichnet durch eine Reihe von ursprünglichen Merkmalen – Plesiomorphien – wie echte Laubblätter. Am nächsten Knoten spaltet sich der Zweig der Nicht-Pereskioideae auf in die Cactoideae und den Rest der übrigen Kakteen. Die Unterfamilie der Cactoideae ist charakterisiert durch die Entwicklung der Podarien (Blattbasen) und den Verlust des *rpoCl*-Introns. Die Schwestergruppe der Cactoideae teilt sich auf in die Maihuenioideae und Opuntioideae; für letztere sind als Synapomorphien der polyporate Pollen, Samenarillus und die typischen Glochiden zu nennen. Beide Schwestern – Maihuenioideae und Opuntioideae – haben makroskopisch große, ausdauernde sukkulente Oberblätter, die damit das symplesiomorphe Merkmal für diese Gruppen sind. Am letzten

Knoten schließlich spaltet sich die Unterfamilie Opuntioideae auf in eine Gruppe, die *Quiabentia* und *Pereskioipsis* umfasst und in eine zweite, die alle anderen Opuntioideae einschließt. Die *Quiabentia-Pereskioipsis*-Gruppe ist Schwester zu den anderen Opuntioideae, bei denen Größe und Lebensdauer der sukkulenten Oberblätter reduziert wurden. Diese sind bei den meisten Opuntioideae sehr klein und dauern meist nur wenige Wochen aus.

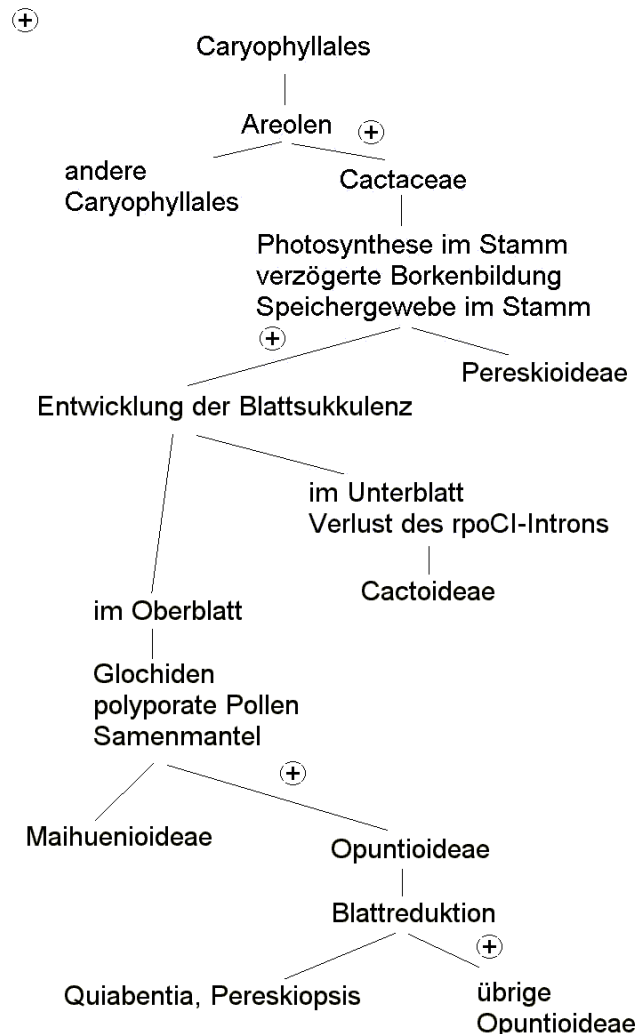


Bild 125: Kladogramm der Kakteen

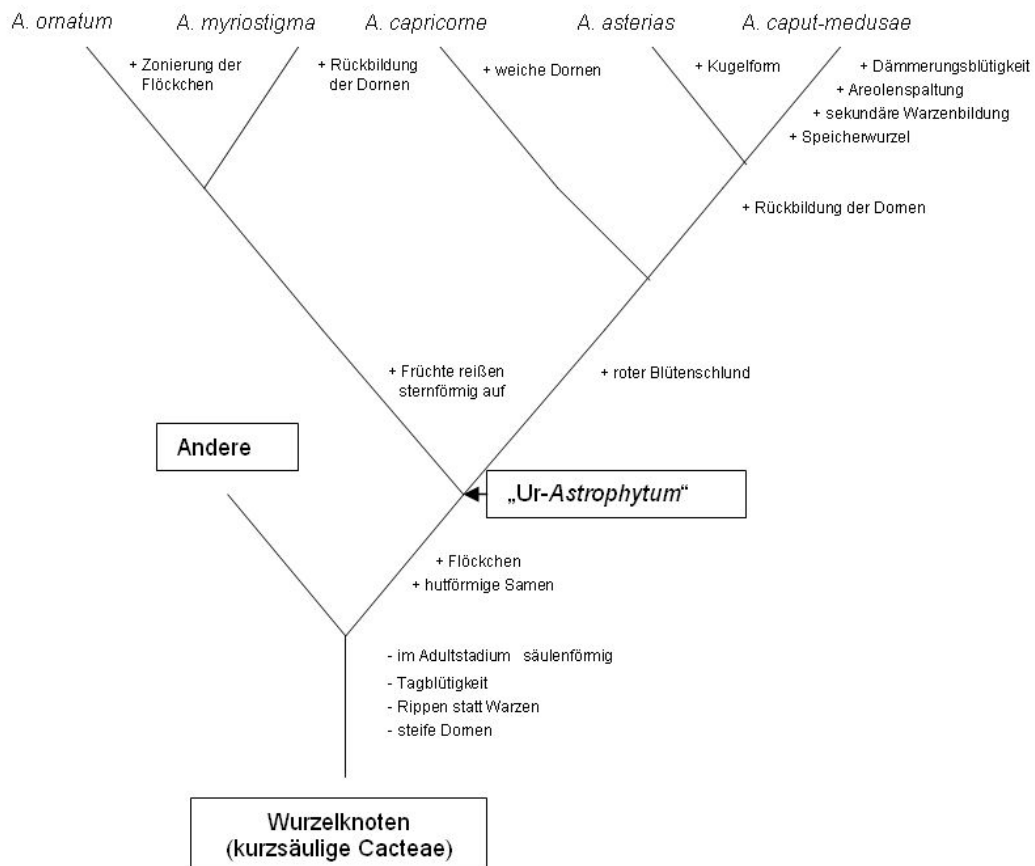
Nach diesem Kladogramm sind die Kakteen eine gut definierte monophyletische Gruppe, ebenso wie die Unterfamilien Opuntioideae und Cactoideae, nicht jedoch die Unterfamilien Pereskioideae und Maihuenioideae. Wie bereits erwähnt wurde, sind die Pereskioideae durch eine Sympletiomorphie definiert: der Besitz von Laubblättern – ein Merkmal, das sie mit vielen anderen Angiospermen teilen. Es ist durchaus möglich (und neuere Ergebnisse weisen auch darauf hin), dass die Pereskioideae keine monophyletische Gruppe sind. Und was ist mit den Maihuenioideae? Auch diese Unterfamilie ist nicht durch eine gemeinsame Apomorphie definiert; es sei denn, man bewerte die spindelförmigen, ausdauernden Blätter als solche – ein Merkmal, das bei anderen Kakteen nicht auftritt.

Wenn wir das Kladogramm als phylogenetischen Baum betrachten (was streng genommen nicht erlaubt ist, wie wir gleich sehen werden), dann können wir die Pereskioideae als ursprünglichste Gruppe erkennen. Von den Pereskioideae hätte sich eine Gruppe abgespalten, aus der später die Cactoideae hervorgingen sowie eine zweite Gruppe, welche die Maihuenioideae und Opuntioideae hervorgebracht hat. Wegen ihrer frühen Abspaltung wären die Cactoideae älter als die Opuntioideae, was eine Erklärung für ihre weitaus größere Formenvielfalt sein könnte. Allerdings muss ein

Kladogramm nicht notwendigerweise den zeitlichen Ablauf der Evolution wiedergeben. Es sind zwar, idealerweise, sämtliche Schritte der Evolution erfasst und abgebildet, aber nicht unbedingt in der richtigen zeitlichen Reihenfolge. Im nächsten Kapitel werden wir sehen, wie ein phylogenetischer Baum, ein Phylogramm, mit Hilfe der DNA konstruiert wird.

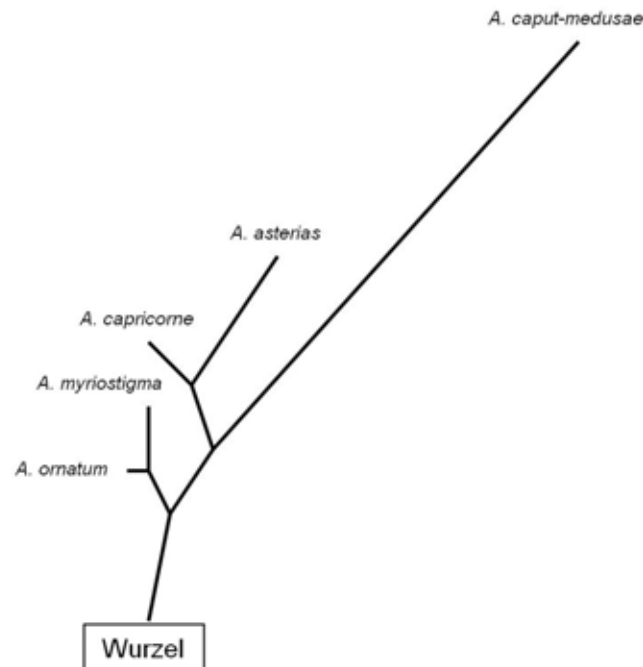
Kladogramm und Phylogramm der Gattung *Astrophytum*

Die folgenden Ausführungen sind nicht strenge Wissenschaft, sondern nur ein (zum Teil hypothetisches) Beispiel, um das Wesen von und die Unterschiede zwischen Kladogramm und Phylogramm anhand der sehr beliebten (und dank geringer Artenzahl sehr übersichtlichen) Gattung *Astrophytum* zu verdeutlichen.



Kladogramm: Die Wurzel bildet ein (hypothetischer) Vorfahr, ein Vertreter des Tribus Cactaceae, der (wie viele andere kurzstämmige Cactaceae) durch die Symplesiomorphien Ausbildung von Rippen, säulenförmiger Wuchs im Adultstadium, steife, stehende Dornen und Tagblütigkeit gekennzeichnet ist. (Symplesiomorphien sind mit einem „-“ markiert, Apomorphien mit einem „+“.) Von dieser Wurzel führt eine Linie zu *Astrophytum* mit den Synapomorphien Wollflöckchen und hutförmiger Samen. Diese beiden Merkmale finden wir bei allen *Astrophyten*, nicht jedoch bei den anderen Cactaceae. Die erste Aufspaltung innerhalb von *Astrophytum* führt zu den rein gelb blühenden Formen auf der einen Seite und den Arten mit rotem Schlund auf der anderen. Das apomorphe Merkmal für die Gelbblüher ist „sternförmig aufreißende Frucht“. Innerhalb der gelb blühenden Arten spaltet sich *A. myriostigma* ab mit der Apomorphie „Rückbildung der Dornen“. Bei *A. ornatum* können wir als abgeleitetes Merkmal die „Aufteilung der Flöckchen in Zonen“ festhalten. Der Zweig mit rotschlundrigen Blüten umfasst die Arten *A. capricorne*, *A. asterias* und *A. caput-medusae*. Das apomorphe Merkmal für *A. capricorne* sind die weichen, biegsamen Dornen, das für die Gruppe *A. asterias/A. caput-medusae* wiederum die „Rückbildung der Dornen“ (wir vermuten also, dass dieses Merkmal zweimal unabhängig voneinander entstanden ist). Als weitere Apomorphien der Arten kommen hinzu: „kugelförmiger Wuchs im Adultalter“ für *A. asterias* sowie „Umbildung der Rippen in Dornen“, „Dämmerungsblütigkeit“, (sichtbare) „Aufspaltung der Areole in eine sterile und eine fertile Areole“ und „Speicherfunktion der Wurzel“ bei *A. caput-medusae*. Demzufolge ist diese Art am stärksten abgeleitet – mit nicht weniger als sechs Apomorphien (gezählt ab der Entstehung des „Ur-Astrophytums“).

Kladogramm und Phylogramm der Gattung *Astrophytum*



Für das Phylogramm müssen wir ein wenig unsere Phantasie bemühen, weil leider noch keine umfangreichen DNA-Analysen für die Gattung *Astrophytum* verfügbar sind. Anders als beim Kladogramm, wo die Länge der Zweige bedeutungslos und nur rein zeichentechnisch bedingt war, enthält sie jetzt eine wichtige Information, denn sie entspricht der Anzahl der Austausche, die in der DNA stattgefunden haben.

Von der Wurzel führt eine Linie zum ersten Knoten. Von dort gibt es zwei Abzweigungen; eine führt zur *A. ornatum* / *A. myriostigma*-Gruppe und die andere zu *A. capricorne*, *A. asterias* und *A. caput-medusae*. Innerhalb der ersten Gruppe liegt *A. ornatum* näher am Verzweigungsknoten, weil bei dieser Art weniger Austausche stattgefunden haben. *A. myriostigma* ist etwas weiter vom Verzweigungspunkt entfernt. Vom ersten Knoten führt eine zweite Linie, hier rechts eingezeichnet, zu einem neuen Verzweigungspunkt, der zwischen *A. capricorne* / *A. asterias* und *A. caput-medusae* aufteilt. *A. asterias* ist deutlich weiter vom gemeinsamen Knoten entfernt als *A. capricorne*, die hier, anders als im Kladogramm, als ihre Schwesterart zu erkennen ist. Eine sehr lange Linie führt zu *A. caput-medusae*, das damit sehr exponiert steht, was der Zahl der Austausche entspricht, die zu dieser Art geführt haben.

Wie gesagt: das ist ein hypothetisches Beispiel. Wichtig sind zwei Punkte: Das Phylogramm kann andere Aufspaltungen enthalten als das Kladogramm, und bei diesem ist die Länge der Linien bedeutungslos, während sie im Phylogramm die Anzahl der Austausche in der DNA und damit den Zeitpunkt der Trennung von Taxa repräsentiert.

Molekularbiologische Ergebnisse

„Zu den zu beobachtenden Erbeigenschaften einer jeden Pflanze rechne ich alle Merkmale, die dem Erbkeim entspringen, also vom Gen gesteuert werden und somit unbedingt als erbbedingt anzusehen sind, im vollen Sinne des Wortes.“

Fred H. Brandt, Stachelpost, 1971

In den letzten Jahren haben Ergebnisse der Molekularbiologie ständig an Einfluss auf die Taxonomie gewonnen. Auch die Arbeit der International Cactaceae Systematics Group schließt solche Ergebnisse ein. Wie alle anderen grünen Pflanzen besitzen die Kakteen drei Genome: eines im Zellkern, eines in den Chloroplasten und eines in den Mitochondrien (die beiden letzten umfassen jeweils nur ein einzelnes, ringförmiges Chromosom, was auf ihre Abstammung von Bakterien hinweist; Mitochondrien von den α Proteobakterien; Chloroplasten von den blaugrünen Bakterien). Diese Bakterien-Vorfahren gingen mit der Pflanzenzelle eine Endosymbiose ein, verloren ihre Eigenständigkeit und lebten von nun an als Zellorganelle. Die drei verschiedenen Genome der Pflanzenzelle tragen nicht nur unterschiedliche Informationen, sondern haben auch unterschiedliche

Evolutionsgeschwindigkeiten. Für das Genom im Zellkern ist die Evolutionsrate am höchsten, für das Chloroplasten-Genom am niedrigsten und die Mitochondrien liegen irgendwo dazwischen, allerdings näher bei den Chloroplasten als beim Kern. Daher können wir die Chloroplasten-Gene als 'konservativ' bezeichnen und die Gene im Zellkern als 'adaptiv'. Betrachten wir als Beispiel die Gene im Zellkern, die für Strukturen der Blüte, der Dornen oder der Warzen bzw. Rippen codieren. Diese Merkmale können sich wegen der hohen Evolutionsgeschwindigkeit sehr rasch ändern und an veränderte Umweltbedingungen anpassen. Biologen nennen sie aus diesem Grund 'adaptiv', denn sie ermöglichen eine rasche Anpassung (Adaption). Im Gegensatz dazu sind die Gene der Chloroplasten und Mitochondrien eher 'konservativ', weil sie sich nur langsam verändern. Um das zu verstehen, müssen wir uns zwei Dinge merken. Erstens sind alle Gene im Kern in doppelter Ausführung vorhanden (bei den nicht seltenen polyploiden Arten, wie etliche *Opuntia*, sogar in noch größerer Zahl), während die Gene von Mitochondrien und Chloroplasten immer nur in Einzahl vorliegen. Wenn ein nur in Einzahl vorliegendes Gen mutiert, dann wirkt sich diese Mutation sofort aus. Ist ein Gen jedoch in doppelter bzw. mehrfacher Ausführung vorhanden, dann kann das andere (die anderen) eine Mutation unter Umständen kompensieren. Sie wirkt sich also nicht unbedingt aus. Zweitens ist das einwandfreie Funktionieren von Mitochondrien und Chloroplasten für die Pflanze vom ersten Tag an buchstäblich lebenswichtig, was für etliche Strukturmerkmale nicht unbedingt zutrifft.

Jetzt endlich ein Beispiel: Wir betrachten zwei Kakteensämlinge, von denen jeder ein mutiertes Gen trägt, und beide sind – zunächst – nachteilige Mutationen. Die erste Mutation betrifft die Photosynthese in den Chloroplasten, die mit nur 50% der ursprünglichen Effektivität abläuft. Bei dem anderen Sämling ist das zuständige Gen für die Blütenfarbe ‚rot‘ im Zellkern defekt. Was passiert mit den beiden Sämlingen? Gleich nach der Keimung wird der erste Sämling arg im Wachstum zurückbleiben, weil seine Photosynthese gestört ist. Die Wahrscheinlichkeit, dass er bald abstirbt, ist groß, es sei denn, ein Kakteenfreund kommt des Weges und pfropft ihn auf eine Unterlage mit normaler Photosynthese, wie man es mit den chlorophyllfreien Formen macht. Der andere Sämling wächst dagegen ungestört heran, denn sein Defekt – der fehlende Farbstoff – fällt in den ersten Jahren noch gar nicht ins Gewicht. Er muss ja zunächst bloß wachsen. Erst wenn dieser Kaktus blühreif geworden ist, wirkt sich die Mutation aus: anstelle der satten roten Farbe sind die Blüten rosa oder blassrot gefärbt und werden deswegen von den Bestäubern (hier: Kolibris) weniger häufig angeflogen. Ein geringerer Samenansatz ist die Folge, aber diese Pflanze hat im Gegensatz zu ihrer Schwester überlebt und konnte sich sogar fortpflanzen. Und noch mehr. Diese Mutation könnte der erste Schritt in einer Kette weiterer Ereignisse sein, die von der roten Kolibri-Blüte zu einer weißen Nachtfalter-Blüte führen. In diesem Fall würde sich die zunächst nachteilige Mutation im weiteren Verlauf der Geschichte zu einem Vorteil wandeln.

Bioinformatik, Ähnlichkeiten und phylogenetische Bäume

Bioinformatik, eine ziemlich junge Disziplin innerhalb der Biologie, ist die Verwendung von angewandter Mathematik, Informatik und Statistik für die Analyse von molekularbiologischen Daten. Es geht um den Vergleich von Sequenzen, die Betrachtung einzelner Gene oder kompletter Genome, die Vorhersage von Proteinstrukturen und um die Analyse von Protein-Protein-Interaktionen. Oder, auf einen kurzen Nenner gebracht, Bioinformatik bedeutet die Entwicklung und Anwendung von Algorithmen auf die Analyse und Untersuchung von DNA-, RNA- und Protein-Sequenzen.

Seit 1977 die DNA eines Bakteriophagen entschlüsselt wurde, wurden die Genome von hunderten von Arten sequenziert und in Datenbanken gespeichert. Ein Vergleich der Gene einer Art oder von verschiedenen Arten ermöglicht es, Ähnlichkeiten von Proteinen oder, was uns natürlich mehr interessiert, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Arten zu ermitteln. Das Ergebnis eines solchen Vergleiches ist ein phylogenetischer Baum, der auch Phylogramm genannt wird.

Um ein Phylogramm konstruieren zu können, benötigt der Systematiker eine Matrix von Distanz- oder Ähnlichkeitswerten. Für DNA (oder RNA) ist die Distanz zwischen zwei Arten definiert als die Zahl der Unterschiede zwischen zwei Sequenzen, die durch Sequenzvergleich ermittelt wird. Dieser Vergleich kann sehr einfach sein, wenn nur Wechsel von Nukleotiden (Austausche) stattgefunden haben. Komplizierter wird es, wenn ganze Bereiche entfallen sind (Deletionen) oder neue eingeschoben wurden (Insertionen). In diesem Fall müssen die Positionen und Längen der entstandenen Lücken identifiziert und bewertet werden. Die folgenden Beispiele stammen von Butterworth, Cota Sanchez und Wallace (2002) und wurden von den Autoren in einer Genbank hinterlegt.

Bioinformatik, Ähnlichkeiten und phylogenetische Bäume

Hier eine Teilsequenz mit einem Austausch:

```

AAACTGAAATAGAT (Ausschnitt aus dem rpl16-Gen von A. myr.)
AAACTGAAATGGAT (Ausschnitt aus dem rpl16-Gen von A. cap.)
***** **

```

Und hier eine mit einer Lücke:

```

ACCTTA-----AGG (Ausschnitt aus dem rpl16-Gen von A. myr.)
ACCTTAGAAGAAGG (Ausschnitt aus dem rpl16-Gen von A. cap.)
***** **

```

Ein geeignetes Distanzmaß berücksichtigt die Austausche und die Lücken gleichermaßen. Doch um die Dinge zu vereinfachen, werden Lücken oft als 'fehlende Werte' behandelt. Sogenannte stille Austausche (die nicht zu einer anderen Aminosäure führen) müssen weniger stark gewichtet werden als solche, die eine andere Aminosäure zur Folge haben, was Auswirkungen auf Struktur und Funktion des Proteins haben kann.

Beim ersten Beispiel wurde durch Austausch aus dem Triplet ATA bei *A. myriostigma* das Triplet ATG bei *A. capricorne*. Diese Änderung führt zur Aminosäure Methionin anstelle von Isoleucin an der entsprechenden Position des Proteins, was dessen Eigenschaften nur gering verändert, da beides hydrophobe, unpolare Aminosäuren sind.

Beim zweiten Beispiel wird bei *A. capricorne* ein Teilstück von sechs Basen eingeschoben. Da es sich um eine durch 3 ganzzahlig teilbare Zahl handelt, wird der Leserahmen der DNA nicht zerstört. Das Einfügen der sechs Basen hat den zusätzlichen Einbau der Aminosäuren Glutaminsäure und Arginin zur Folge, was die Eigenschaften des Gen-Produkts *rpl16* deutlich verändert. Zum einen ist es um zwei Aminosäuren länger, zum anderen wird es an dieser Stelle stärker hydrophil werden.

Sequenzvergleiche und die Konstruktion von Phylogrammen werden heute in der Regeln von Computerprogrammen erledigt, die dafür unterschiedliche Algorithmen anbieten. Von der Wahl dieser Algorithmen hängt es ab, wie das Phylogramm am Ende aussieht. Einer der am häufigsten verwendete Algorithmen ist Maximum Parsimony (MP, d.h. größte Sparsamkeit); er konstruiert alle möglichen Phylogramme und wählt dann dasjenige aus, das mit der geringsten Anzahl evolutionärer Schritte (Austausche, Insertionen, Deletionen) auskommt (daher 'Sparsamkeit'). Eine Variante von MP berücksichtigt zusätzlich noch die Kosten für jeden evolutionären Schritt und ermittelt den Baum mit den geringsten Kosten. Die Maximum Likelihood-Methode ähnelt der MP, aber sie erlaubt die Annahme von unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeiten für einzelne Äste des Baums (was eine sehr realistische Annahme ist, denn die Evolution von Lebewesen verläuft nun mal nicht im selben Tempo). Die Mutationswahrscheinlichkeit für bestimmte Basen ist bekannt und wird bei dieser Methode berücksichtigt. Ein Baum, der viele Mutationen erfordert, ist unwahrscheinlicher als einer, der mit einer geringeren Anzahl von Mutationen auskommt. Zwei andere Methoden sind Neighbor Joining und UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean); sie stammen aus der Statistik (Clusteranalyse) und benötigen eine Distanzmatrix als Eingabe. Der Baum wird konstruiert, indem bei jedem Schritt die am ähnlichsten Taxone bzw. Zweige fusioniert werden. Während UPGMA von einer konstanten Mutationsrate ausgeht, kann diese bei der Neighbor Joining-Methode variiert werden.

In einem Phylogramm befindet sich an jedem Knoten der gemeinsame Vorfahr der Linien, die von diesem Knoten ausgehen, und die Länge der Linien von Knoten zu Knoten entspricht der evolutionären Wegstrecke zwischen ihnen. Anders als im Kladogramm hat die Länge der Linien also tatsächlich eine Bedeutung, denn sie ist ja proportional der Anzahl der Austausche, Insertionen und Deletionen und damit auch der Zeit. Weil unterschiedliche Methoden unterschiedliche Bäume konstruieren, hängt das Ergebnis – der phylogenetische Baum – von der Wahl der Methode ab. Selbstverständlich hat auch die Wahl der Gene bzw. der DNA-Abschnitte, die untersucht werden, einen großen Einfluss auf das Ergebnis. Idealerweise würde man das komplette Genom sämtlicher Lebewesen betrachten und käme zu einem perfekten phylogenetischen Baum. Doch obwohl die Techniken für die Sequenzierung von DNA, RNA und Proteinen immer billiger und schneller werden, sind längst noch nicht alle Arten sequenziert und das gilt ganz besonders für die Kakteen. Im Moment ist es am besten, so viel Informationen wie möglich zu nehmen und damit unterschiedliche Bäume mit unterschiedlichen Methoden zu konstruieren. Gruppierungen, die sich dann gleichermaßen in allen Bäumen finden, können mit einer gewissen Rechtfertigung als 'wahre' Gruppierungen angesehen werden. Man nennt einen Baum, der aus solchen Übereinstimmungen gebaut wird, einen 'Consensus Tree'. Da immer wieder neue Arten sequenziert werden, haben wir irgendwann einmal einen größeren 'Consensus Tree' für die Kakteen. Was uns fehlt, ist ein zweiter Andrew Carnegie, ein Mäzen im Zeitalter der Molekularbiologie, der umfangreichere Sequenzierungsarbeiten finanzieren würde, doch leider stecken die heutigen Sponsoren ihr Geld nicht in die Wissenschaft, sondern in Fußballmannschaften.

Aber nun zur eigentlichen Frage. Was sind molekularbiologische Untersuchungen und wie können sie für die Kakteen-Systematik verwendet werden? Die Molekularbiologen untersuchen die Erbinformationen verschiedener Kakteen und vergleichen sie Stück für Stück miteinander. Aus der Anzahl der Unterschiede, ihrer Lage und ihrer Bedeutsamkeit können wir Schlüsse darüber ziehen, wie stark zwei Kakteen miteinander verwandt sind und wann sich ihre Entwicklungswege getrennt haben. (In Wahrheit ist das alles natürlich ein bisschen komplizierter; es hat sich sogar eine eigene

Teildisziplin entwickelt – die Bioinformatik – die nichts anderes tut, als Methoden und Computerprogramme für diese Vergleiche zu entwickeln. Einiges dazu im Kasten auf Seite 93.)

Der Kakteensystematiker kann mit Hilfe der molekularbiologischen Informationen ‚molekulare Stammbäume‘ entwerfen. Dabei kann er verschiedene Werkzeuge einsetzen. Die Gene der Chloroplasten verändern sich nur sehr langsam, sie sind deswegen gut geeignet, die Verwandtschaft auf Familien-, Unterfamilien- oder Tribus-Ebene zu betrachten. Gene des Zellkerns ändern sich dagegen rasch; sie sind eher dafür geeignet, verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der einzelnen Tribus zu untersuchen. Mit den molekularen Methoden kann man strukturelle Konvergenzen sehr gut erkennen. Denn ein äußerlich ähnlicher Blütenbau, wie zum Beispiel bei *Schlumbergera* und *Mammillaria* (*Cochemiea*) *poselgeri*, geht auf unterschiedliche molekularbiologische Informationen zurück.

Der Kakteensystematiker Reto Nyffeler von der Universität Zürich untersuchte einige Abschnitte der Erbinformation der Chloroplasten bei 70 Arten von Kakteen. Verglichen wurden hauptsächlich die Informationen des *trnK*-Introns einschließlich des *matK*-Gens (das für ein Maturase-ähnliches Protein kodiert), und zusätzlich, um die Auflösung der Hauptgruppen der Cactoideae zu steigern, noch der *trnL-trnF*-Bereich. Wir wollen uns jetzt nicht damit befassen, welche Bedeutung die untersuchten Abschnitte haben, sondern uns auf die Ergebnisse konzentrieren.

Die drei *Pereskia*-Arten, die in der Untersuchung enthalten waren, wurden zwar basal angeordnet, aber sie bildeten keine monophyletische Gruppe, sondern *Pereskia stenantha* war deutlich von den beiden anderen, *Pereskia guamacho* und *Pereskia zinniiflora* getrennt, die aus einem gemeinsamen Knoten entspringen (siehe Bild 126). Den *Pereskien* standen die *Maihuenioideae*, die *Opuntioideae* und die *Cactoideae* gegenüber. Vor kurzem haben andere Autoren *Pereskia* als polyphyletische Gruppe bestätigt. Schwester zu *P. stenantha* ist ein Zweig, der alle anderen Kakteen enthält.

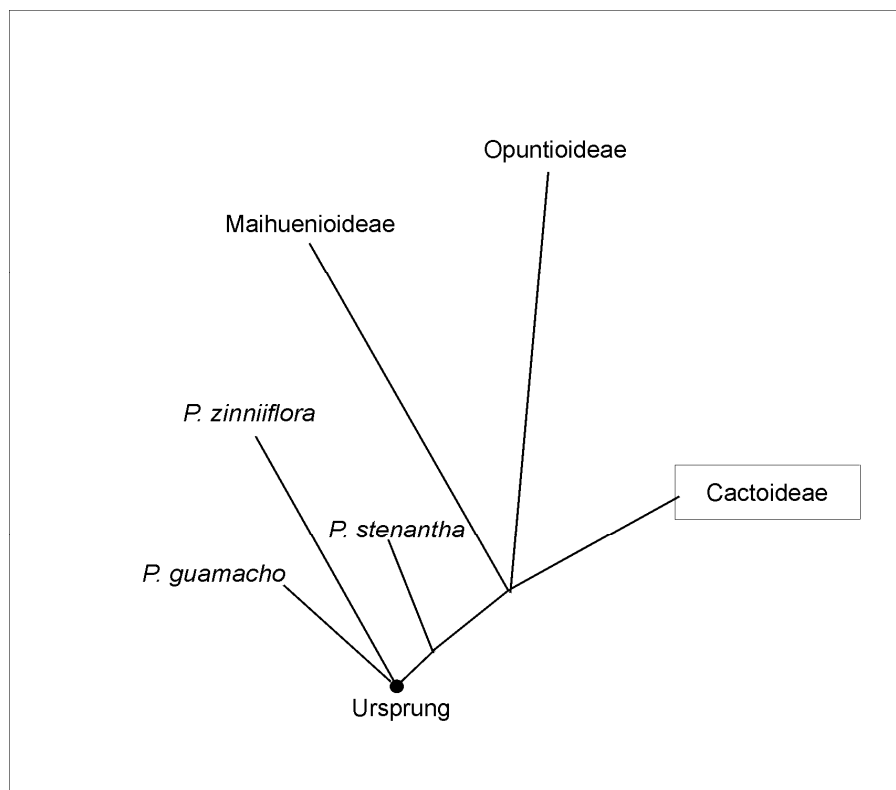


Bild 126: Phylogramm der Kakteen (nach Nyffeler, verändert)

Auch die weitere Aufteilung der Cactoideae (Bild 127) brachte einige Überraschungen. Die Gattung *Blossfeldia* (vertreten durch zwei Exemplare von *Blossfeldia liliputana*) bildete die Schwestergruppe zu allen übrigen Vertretern der Cactoideae! Trotz der bekannten ökologischen und morphologischen

Besonderheiten der kleinsten aller Kakteen (zum Beispiel Poikilohydrie, siehe auch den Abschnitt über Lebensformtypen auf Seite 139) hatte man die Gattung *Blossfeldia* eigentlich mehr in der Nähe von *Parodia* und *Frailea* gesehen.

Die übrigen Einteilungen bestätigen zum Teil die Existenz der bekannten Tribus, aber sie bringen auch einige weitere Überraschungen. Die Gattungen *Frailea*, *Calymmanthium* und *Copiapoa* stehen isoliert wie einsame Waisenkinder abseits. Bei *Calymmanthium* (Bild 40, Seite 49), für das Wallace schon 2001 ein eigenes Tribus eingerichtet hatte, kam dieser Befund nicht ganz unerwartet, aber *Frailea* (vertreten durch *F. gracillima* und *F. phaeodisca*) und *Copiapoa* (vertreten durch *C. laui*, *C. bridgesii* und *C. solaris*) waren bisher dem Tribus Notocactaceae zugerechnet worden. Ökologisch gesehen nehmen beide Gattungen aber tatsächlich eine gewisse Sonderstellung ein.

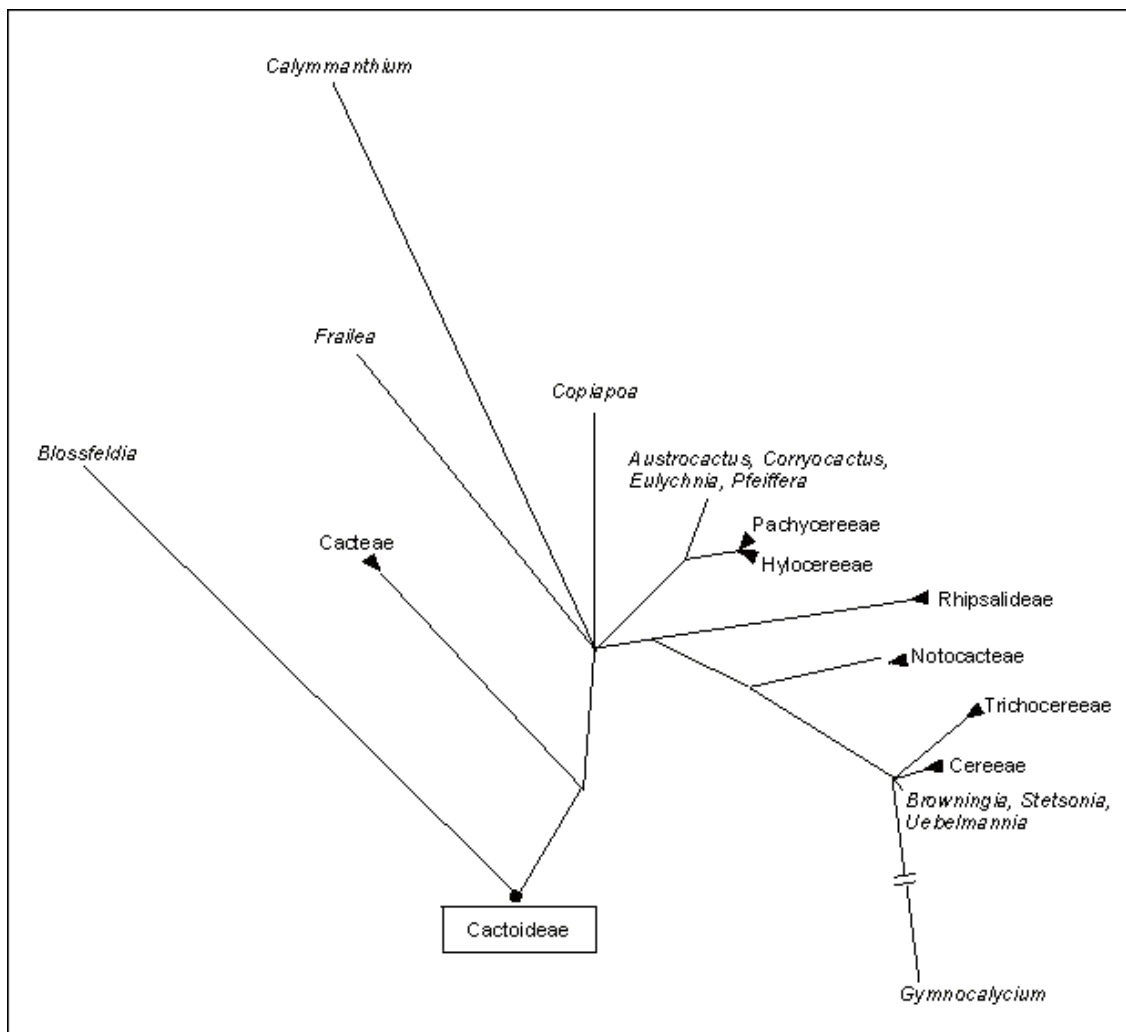


Bild 127: Phylogramm der Cactoideae (nach Nyffeler, verändert)

Eindeutig definiert und als monophyletische Gruppe erkennbar ist das Tribus Cacteae, von dem *Echinocactus*, *Astrophytum*, *Mammillaria* und *Aztekium* untersucht wurden. Interessanterweise nimmt letzteres innerhalb des Tribus eine basale Stellung ein, ist also nicht weit vom gemeinsamen Ursprung entfernt. Neben den Cacteae und den genannten Waisenkindern finden sich zwei große, gut abgesetzte Äste. Der erste dieser Äste enthält die Tribus Hylocereeae, Pachycereeae (einschl. *Echinocereus*), sowie *Pfeiffera* (Rhipsalideae), Säulenformen der Notocactaceae (*Austrocactus*, *Eulychnia*) und verschiedene Gattungen der Browningieae (*Armatocactus*, *Castellanosia* und *Neoraimondia*; diese sind in der Abbildung nicht gesondert ausgewiesen). Es handelt sich also um eine ziemlich gemischte Gruppe.

Im zweiten Ast finden sich die Tribus Rhipsalideae (ohne *Pfeiffera*), Notocactaceae (ohne *Fraila*, *Copiapoa*, *Austrocactus*, *Eulychnia*, *Gymnocalycium*), Trichocereaceae (vertreten durch *Echinopsis*, *Haageocereus*, *Harrisia*, *Matucana*, *Oreocereus*, *Rauhocereus*, *Samaipaticereus*) und Cereeae (mit *Cereus*, *Coleocephalocereus*, *Micranthocereus*). Daneben gibt es wieder eine gemischte Gruppe mit *Browningia*, *Stetsonia* und *Uebelmannia*. Die Gattung *Gymnocalycium* (vertreten durch die Typart *G. denudatum*) ragt als isolierter Zweig weit aus dieser Mischgruppe heraus.

Der erste der beiden Äste besteht überwiegend aus Formen der Karibik und Mittel-/Nordamerika, während der zweite große Ast hauptsächlich südamerikanische Formen umfasst. Im Endergebnis werden die Tribus Cactaceae und Trichocereaceae in ihrer bisherigen Form exzellent bestätigt. Mit Einschränkungen bestätigt werden Rhipsalideae (verliert *Pfeiffera*), Hylocereae (erhält *Acanthocereus* dazu) und Cereeae (verliert *Uebelmannia*). Regelrecht zerrissen werden die Tribus Notocactaceae und Browningiaceae, denn ihre Gattungen finden sich in unterschiedlichen Gruppen wieder. Vom Tribus Notocactaceae bleibt ein Kern mit *Parodia*, *Eriosyce* und *Neowerdermannia*, wobei die Parodien (im weiteren Sinne, also einschließlich *Notocactus* und *Eriocactus*) eine monophyletische Gruppierung bilden. Wir müssen allerdings im Auge behalten, dass diese Ergebnisse nur auf der Untersuchung von kleinen Abschnitten der Chloroplasten-DNA basieren. Um eine vollständige und belastbare Klassifizierung der Kakteen zu erhalten, müssten weitere DNA-Abschnitte untersucht und zusätzlich noch morphologische und ökophysiologische Merkmale mit herangezogen werden.

In ihrer Doktorarbeit an der Universität Aston (Texas) hat die Architektin Bonnie Sue Crozier (B.A., M.Arch.) Chloroplasten-DNA (cpDNA) von 122 Taxa der Cactaceae untersucht und mit ihren Ergebnissen ein neues System erstellt. Sie verwendete drei funktionell unterschiedliche Bereiche, die für Proteine codieren: das *rbcL*-Gen (es codiert die große Untereinheit des wichtigen Photosynthese-Enzyms RuBisCo, Ribulose-bisphosphatcarboxylase); das *rpoB*-Gen (es codiert die β -Untereinheit der RNA-Polymerase); und das *matK*-Gen, das auch Nyffeler verwendete (es codiert, wie bereits erwähnt, für ein Maturase-ähnliches Protein). Insgesamt verwendete Crozier jedoch ziemlich andere Informationen und daher ist es nicht sehr überraschend, dass sie andere Phylogramme erhielt. Unter anderem kam sie zum Schluss, *Blossfeldia* müsse eine eigene Unterfamilie erhalten (die Blossfeldioideae) und sie erweckte die seit langem erloschene Unterfamilie Rhipsalidoideae Burnett 1835 zu neuem Leben, wodurch sie auf insgesamt sechs Kakteen-Unterfamilien kommt. Wir wollen ihr System im übernächsten Abschnitt etwas näher betrachten.

Wie konnte das Chaos entstehen?

„Bei der Fassung der taxonomischen Kategorien zeichnet sich die Kakteen-Systematik durch eines der extremsten Splitting-Konzepte aus. Infolge des hohen Anteils an Amateur-Taxonomen sind in der Familie etwa 14.000 Arten beschrieben worden.“ Wilhelm Barthlott und Gisela Voit, Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: Ein raster-elektronenmikroskopischer Überblick, 1979

„Chaos“ klingt vielleicht ein bisschen hart, ist aber sicher der treffende Ausdruck für den Zustand, in dem sich das System der Kakteen befand und zum Teil auch heute noch befindet. Insgesamt sind über die Jahre hinweg ungefähr 15.000 Kakteen-„Arten“ beschrieben und veröffentlicht worden, das sind ebenso viele Namen, von denen heute nur noch ein Zehntel Gültigkeit besitzt. Allein für die sehr variable *Parodia microsperma* gibt es noch 66 andere Artnamen, von *Parodia aureispina* (1934) bis *Parodia cabracorralensis* (1994). Unter den vielen ungültigen Synonymen ist *Parodia mutabilis* sicher das beste, denn es bedeutet: die Veränderliche. Wir haben hier schon den ersten Grund für die Entstehung des Chaos: Die enorme Variabilität vieler Arten. Sie wurde von den Autoren zunächst nicht erkannt und konnte auch gar nicht erkannt werden, denn Kakteen wachsen häufig an (für uns) unwirtlichen und schwer zugänglichen Standorten, die nur selten und unter beträchtlichen Mühen von den in früheren Zeiten fast ausschließlich europäischen Sammlern und Forschern erreicht und untersucht werden konnten. Curt Backeberg, Friedrich Ritter, Leopold Horst und andere haben in oft bewegenden Darstellungen die Beschwerden und auch Gefahren (!) der damaligen Kakteenjäger eindrucksvoll geschildert. Niemand von ihnen hatte die Möglichkeit, sich mit dem gesamten

Verbreitungsgebiet einer Art und deren Variabilität gründlich vertraut zu machen, die Zeit drängte, es musste rasch gesammelt und weitergereist werden. Es ist deswegen kein Wunder, dass etliche Arten gleich mehrfach gesammelt und beschrieben wurden. Natürlich hat auch der Wunsch ‚Neues‘ zu finden, hier ebenfalls eine Rolle gespielt.



Bild 128: Sehr variable Art: *Parodia microsperma*

Ein sehr bekannter deutscher Kakteenjäger und Vielschreiber hat einmal im Laufe eines einzigen Tages in einem Andental nicht weniger als fünf neue „Arten“ von *Lobivia* entdeckt. Gleich fünf Stück! Und alle auf einem Haufen. Dieser Mann war bekannt dafür, dass er gezielt einzelne Exemplare mit etwas abweichender Bedornung oder abweichender Blüte ausgesucht und als neue „Art“ oder „Varietät“ beschrieben hat. Das ist so, als würde man sich in einem beliebigen Land (außer Irland natürlich) einen der seltenen Rothhaarigen herauspicken und ihn zu einer eigenen, neuen Menschenart erklären: *Homo erythrocephalus*. Und ein Rothhaariger mit schwarzem Bart (auch das gibt es schließlich) wäre *Homo erythrocephalus* var. *nigrobarbus*.



Bild 129: *Astrophytum ornatum*



Bild 130: *Astrophytum ornatum* 'glabrescens'

Fehlende Kommunikation zwischen den Kakteen-Autoren kam noch hinzu. Nicht wenige Arten wurden gleich doppelt oder mehrfach beschrieben, weil die Bearbeiter nichts voneinander wussten. Ein gutes Beispiel dafür ist *Ariocarpus retusus* (siehe dazu auch Kasten Der Mehlbeerfrüchtige auf Seite 110), der von Scheidweiler und Lemaire gleichzeitig bearbeitet wurde und die deswegen um die Autorenschaft der neuen aufregenden Art rivalisierten. Oft genug waren die Erstbeschreibungen auch äußerst mangelhaft, so dass spätere Funde schwer einzuordnen waren. Gehörten sie zu den bereits beschriebenen Arten oder nicht? Gar nicht so selten war kein Herbarmaterial hinterlegt worden, so dass eine Überprüfung gar nicht möglich war. Im Zweifelsfall wurden gleich ‚neue Spezies‘ beschrieben. Oder wenigstens Varietäten. Cels, ein Pariser Kakteenhändler, führte dünnemals in seinen Listen nicht weniger als 50 Varietäten der *Lobivia pentlandii* (heute *Echinopsis*). Von Backeberg gibt es die Anekdote, er habe *Oreocereus crassiniveus* beschrieben, den er nicht näher kennengelernt hatte als durch einen Blick aus dem Fenster eines (langsam fahrenden) Zuges. Logisch, dass es auch von dieser Spezies keine Herbarexemplare gibt.

Erstbeschreibung von *Echinocactus ornatus*

Die Erstbeschreibung für *Echinocactus ornatus* (heute *Astrophytum ornatum*) wurde 1828 von A.P. de Candolle verfasst und erschien unter dem Titel *Echinocactus ornatus* in den Memoires du Museum d'Hist. Naturelle (Revue de la Famille des Cactees) 17: 114.

Lateinische Beschreibung: *E. ornatus*, subglobosus, costis 8 profundis compressis verticalibus, floccis albis seriatis transverse ornatis, fasciculis cujusque costae 3, aculeis 7 rectis flavidis et 1 centrali. Crescit in Mexico. Coulter, no 40. Pl. diam. 5 poll. An flocci constantes, an morbidi? Fasciculi intervallo 1.5–2 poll. Aculei 10–12 lin.

Das war schon alles, in der deutschen Übersetzung: *E. ornatus*, halbkugelig, mit 8 hohen, senkrechten Rippen, geschmückt mit weißen Flocken, die in Bögen angeordnet sind; auf jeder Rippe 3 Dornenbündel mit 7 geraden gelben Dornen und einem Mitteldorn. Heimat Mexiko. Coulter No 40. Pflanzendurchmesser 5 Zoll. Sind die Flocken ausdauernd oder sterben sie ab? Die Dornenbündel sind zwischen 1 ½ und 2 Zoll voneinander entfernt. Dornen sind 10–12 Linien lang.

Eine wirklich *sehr kurze* Beschreibung, die zudem noch eine Frage enthielt, da de Candolle nicht wusste, ob die Flocken an der Pflanze bleiben oder abfallen. Er hatte einfach nicht die Gelegenheit, eine lebende Pflanze zu beobachten oder mehrere Exemplare zu untersuchen. Keinerlei Angaben zu Blüte und Frucht. Hätte die Pflanze nicht diese charakteristischen Wollflöckchen (von denen de Candolle noch nicht wissen konnte, dass sie einzigartig sind), dann wüsste man möglicherweise heute nicht, dass hier ein *Astrophytum* beschrieben wurde. Und ältere Stücke sind selbstverständlich nicht halbkugelig, sondern säulenförmig, und ganz bestimmt tragen sie dann mehr als nur 3 bedornete Areolen pro Rippe.

(Bitte beachten: Ein französischer Zoll maß 2,7 cm, eine Linie war 2,25 mm lang.)

In den glücklicherweise längst vergangenen Zeiten, in denen mexikanische Kakteen buchstäblich in Millionenzahl für europäische Sammler eingeführt wurden, gelangte einmal eine größere Zahl von *Astrophytum asterias* nach Deutschland. Die meisten Exemplare waren 8-rippig, es kamen aber auch Pflanzen mit 7 oder 9 Rippen vor und als ganz große Ausnahme einige mit 6 Rippen. Noch auffälliger waren die verschiedenen Wuchsformen, die in großer Zahl vorkamen und natürlich sorgfältig erfasst und katalogisiert wurden (Bild 131). Neben der Typform gab es kugelige Exemplare (,globosa'), langgestreckte (,columnare'), flachgedrückte (,depressa'), die konische Form (,conoidea') und die umgekehrt konische Form (,obconica'). Nachdem alle diese „Varietäten“ mit eindrucksvollen Namen versehen waren, versuchten W. Simon und andere Kakteenfreunde diese in reiner Form nachzuzüchten. Die Pflanzen wurden geköpft und damit zum Sprossen gezwungen; und bei der Bestäubung der Blüten wurde nur innerhalb der ‚reinen‘ Formen bestäubt. Was war das Ergebnis? Weder die Seitensprosse noch die Sämlinge zeigten die Form der Eltern, sondern waren allesamt halbkugelig wie die Typform. Die Unterschiede, nach denen die Importpflanzen ausgewählt wurden, waren rein zufällig, keineswegs erbtreu und sie begründeten weder die Aufstellung von neuen Arten oder Varietäten und noch nicht einmal die von Formen, denn auch eine Form muss – wenigstens in ihren ungeschlechtlichen Nachkommen – konstant sein.

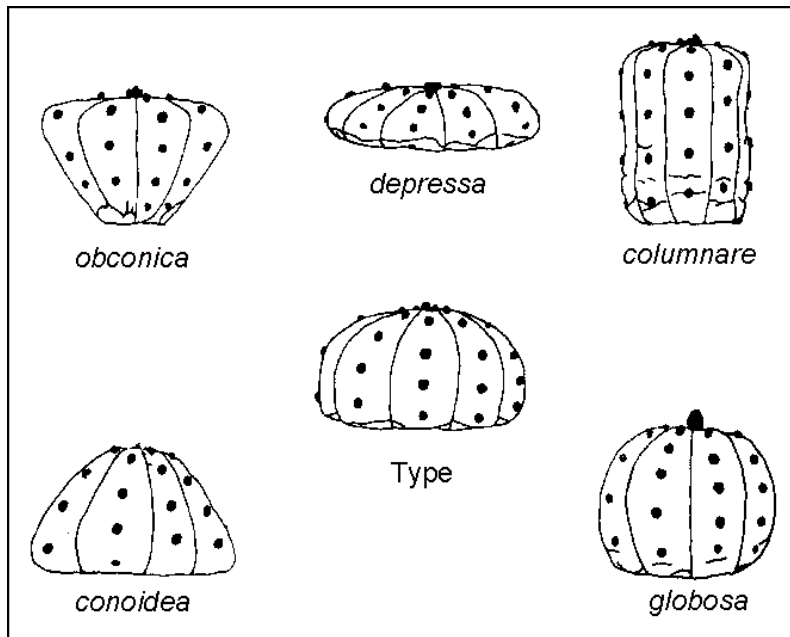


Bild 131: Verschiedene ‚Varietäten‘ von *Astrophytum asterias* (nach W. Simon, verändert)

Noch ein Beispiel zur Variabilität mancher Arten. Ein Kakteenfreund machte sich einmal die Mühe, alle bekannten Varietäten der *Rebutia marsoneri* deren er habhaft werden konnte zusammenzutragen. Da gab es welche mit weißen Dornen, andere mit braunen Dornen und solche mit gelben oder sogar goldenen. Und die Blütenfarbe ging von goldgelb bis orange mit etlichen Zwischentönen. Irgendwann war sein kleines Gewächshaus voll und er sah, dass es zwischen den vermeintlichen ‚Varietäten‘ alle möglichen Übergänge gab, und bei Licht betrachtet war alles ein einziges Kontinuum.

Seit Britton und Rose herrschte in der Kakteenkunde ein sehr enger Art- und Gattungsbegriff vor – eine Tradition die von Backeberg fortgeführt wurde. Zu eng war dieser Art- und Gattungsbegriff gefasst, wenn man ihn mit dem in der ‚übrigen‘ Botanik üblichen vergleicht. Die Lobivien wurden von *Echinopsis* abgetrennt wegen der unterschiedlichen Öffnungszeiten der Blüten; *Echinopsis* haben große, meist weiße Blüten und sie sind dämmerungs- und nachtblütig, *Lobivia* ist Tagblüher mit kleineren buntfarbigen Blüten. Als Arten entdeckt wurden, die dazwischen lagen, wurde die Gattung *Pseudolobivia* erschaffen, mit ihren großen buntfarbigen Tagblüten, und für Arten mit ungewöhnlich starken Dornen wurde *Acantholobivia* eingerichtet und so weiter und so fort. Zum Schluss umfasste das System von Backeberg mehr als 3.000 Arten in 233 Gattungen.

Mammillaria (Cochemiea) poselgeri wurde wegen ihrer Vogelblüten von den anderen Mammillarien abgetrennt, denn diese werden von Bienen bestäubt. In der ‚anderen‘ Botanik wären diese Abspaltungen nicht haltbar gewesen. Unter den einheimischen Leimkräutern finden wir die nachts blühende *Silene noctiflora* und die tags blühend *Silene dioica* in der selben Gattung. Und bei den kalifornischen Gauklerblumen sind die Kolibriblütigkeit von *Mimulus cardinalis* und die Hummelblütigkeit von *Mimulus lewisii* ebenfalls kein Trennungsgrund. Solche ökologischen Anpassungen können sehr rasch vonstatten gehen; es sind keine konservativen Merkmale, auf denen sich eine Gattungsdefinition gründen kann. Bei *Notocactus* bricht der Samenstrang am Hilum ab, wobei nur kleine Reste am Samen verbleiben. Samen von *Parodia* tragen dagegen eine gut ausgebildete Strophiole, die aus dem Samenstrang hervorgeht. Auch dieser Unterschied, der früher als wichtiges, gattungstrennendes Merkmal gedeutet wurde, ist nur eine ökologische Anpassung an verschiedene Modi der Samenverbreitung. Die Samen von *Parodia* werden durch Ameisen verschleppt, wobei die Strophiole als Anreiz für die Ameisen eine wichtige Rolle spielt.

Ein weiterer, ganz wichtiger Punkt sind die konvergenten Bildungen (siehe auch Kasten Parallel-Entwicklungen bei Kakteen auf Seite 101), die zu etlichen Irrtümern in der Kakteen-Systematik geführt hatten. In der Frühzeit dachte man, alle Cephalienträger wären miteinander verwandt, während

es sich später herausstellte, dass diese Gattungen zu ganz unterschiedlichen Abstammungslinien gehören. Andererseits können ähnliche Bildungen, wie die Vogelblüten bei *Oreocereus*, *Matucana* und *Cleistocactus*, auch auf eine tatsächliche Verwandtschaft hindeuten. Um solche Verwandtschaften zu erkennen, müssen neben dem vermeintlich oder tatsächlich konvergenten Merkmal noch zusätzlich andere Merkmale untersucht werden. Von den Kugelformen entwickeln *Melocactus* und *Discocactus* bei Blühreife Cephalien, aber sie unterscheiden sich deutlich in Bezug auf den Blütenbau. Ein ausgezeichnetes Mittel, Konvergenzen zu erkennen und von Verwandtschaftslinien abzugrenzen, bieten die molekulargenetischen Methoden.

Fassen wir die wichtigsten Chaos-Gründe zusammen:

Unzugänglichkeit der Standorte

Fehlende Kommunikation

Variabilität

Zu enger Art- und Gattungs-Begriff

Konvergenzen

Autoreneitelkeit (und Eifersucht!)

Die Unzugänglichkeit der Standorte bleibt natürlich bestehen, aber die Reisemöglichkeiten sind heute wesentlich besser und komfortabler. Wir fahren quasi im Schlafwagen quer durch Niederkalifornien und haben die Segnungen der modernen Zivilisation (z.B. eisgekühltes Coca-Cola und feuchtes Klo-Papier) immer in Griffweite. Kommunikation dürfte im Zeitalter von Internet, E-Mail und händiger Telefonie auch kein Problem mehr sein. Die hohe Variabilität der Arten und konvergente Bildungen sind schon längst erkannt worden. Im neuen System der International Cactaceae Systematics Group wird ein Art- und Gattungsbegriff verwendet, der denjenigen der ‚übrigen‘ Botanik entspricht. Es bleibt, als letzter Punkt, die Autoreneitelkeit. Jeder Autor hat immer noch die Möglichkeit, einen anderen durch eine Neubearbeitung ‚in die Klammer‘ zu verbannen und damit vom Sockel zu stoßen. Sofern seine Revision formal den Regeln des Codes entspricht, ist der neue Name gültig und trägt die Signatur des neuen Autors. Wenigstens bis zur nächsten Revision. So wurde *Mammillaria armillata* erst zu einer *Neomammillaria*, dann zu einer *Chilita*, bevor sie eine *Ebnerella* wurde, um anschließend wieder eine *Mammillaria* zu sein. Sicher hätte man das einfacher haben können, aber so wurden gleich vier Autoren glücklich und für kurze Zeit unsterblich. Das genannte Beispiel beruhte nicht auf Böswilligkeit, aber es soll schon vorgekommen sein, dass ein Autor mit seiner Revision einem anderen eins auswischen wollte. Diese Zeiten sind (hoffentlich) vorbei. Es wurde trotzdem ein Vorschlag gemacht, um die Qualität der eingereichten Erstbeschreibungen oder Neukombinationen zu verbessern. Jede dieser Arbeiten müsste vor der Veröffentlichung von mindestens zwei unabhängigen Gutachtern, die Kenner des behandelten Taxons sind, auf ihre Qualität geprüft werden. Dabei liegt die Betonung auf ‚unabhängig‘. Ein unabhängiger Gutachter kann nur jemand sein, der weder an der Veröffentlichung noch an der Nicht-Veröffentlichung der eingereichten Arbeit ein persönliches Interesse hat. Herr Meyer ist bestimmt kein unabhängiger Gutachter, wenn Herr Müller eine von ihm aufgestellte Art revidieren möchte.

Parallel-Entwicklungen bei Kakteen

Beispiele für die parallele Entwicklung von Formen bei Kakteen unterschiedlicher Abstammungslinien, auch als Konvergenzen bekannt. Buxbaum vermutete eine nahe Verwandtschaft zwischen *Frailea* und *Astrophytum* wegen der Ähnlichkeit ihrer hutförmigen Samen. Konvergente Evolution ist ein Prozess, bei dem Organismen, die nicht nah verwandt sind (keiner jungen monophyletischen Gruppe angehören), unabhängig voneinander ähnliche Strukturen entwickeln als Folge einer Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen. Gegensatz der konvergenten Evolution ist die Divergenz, bei der genetisch nah verwandte Organismen unterschiedliche Evolutionswege bestreiten. Viele Euphorbien und Kakteen leben in heißen, trockenen Gegenden und haben deswegen ähnliche evolutionäre Anpassungen vollzogen. Das Paradebeispiel für Konvergenz sind *Astrophytum asterias* und *Euphorbia obesa*. Divergente Entwicklung hat zu der ungeheueren Mannigfaltigkeit des Tribus Cactaceae, hauptsächlich in Mexiko, geführt.

Parallel-Entwicklungen bei Kakteen

In der folgenden Liste sind konvergente Bildungen innerhalb der Familie Cactaceae zusammengestellt. Recht eindrucksvoll ist, dass die meisten Konvergenzen beiderseits des Äquators zu finden sind. Die mittlere Spalte enthält nur südamerikanische, die rechte Spalte – bis auf *Discocactus* – nur mittel- und nordamerikanische Arten.

<u>Typ</u>	<u>Südamerika</u>	<u>Mittel- und Nordamerika</u>
baumförmige Opuntien	<i>Brasiliopuntia</i>	<i>Consolea</i>
zylindrische Opuntien	<i>Austrocylindropuntia</i>	<i>Cylindropuntia</i>
Opuntioideae mit Blättern	<i>Quiabentia</i>	<i>Pereskiaopsis</i>
behaarte Säulen	<i>Oreocereus</i>	<i>Cephalocereus</i>
Kandelaber-Säulen	<i>Browningia</i>	<i>Carnegiea</i>
kriechende Säulen	<i>Haageocereus chalaensis</i>	<i>Stenocereus eruca</i>
Säulen mit Cephalium	<i>Epostoa</i>	<i>Cephalocereus</i>
Zwergsäulen	<i>Austrocactus, Pygmaeocereus</i>	<i>Echinocereus</i>
blaue Säulen	<i>Browningia hertlingiana</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>
Kugeln mit Cephalium	<i>Melocactus</i>	(<i>Discocactus</i> , Südamerika)
Riesenkugeln	<i>Echinopsis (Soehrensia)</i>	<i>Echinocactus, Ferocactus</i>
Zwergkugeln	<i>Blossfeldia, Frailea, Rebutia</i>	<i>Mammillaria, Turbinicarpus</i>
Kleinwarzenkugeln	<i>Parodia</i>	<i>Mammillaria</i>
Großwarzenkugeln	<i>Copiapoa, Cintia</i>	<i>Coryphantha</i>
Nacktkugeln	<i>Matucana madisoniorum</i>	<i>Lophophora williamsii</i>
Seeigelskelett-Formen	<i>Frailea castanea</i>	<i>Astrophytum asterias</i>
weiße Kugelformen	<i>Copiapoa, Uebelmannia</i>	<i>Astrophytum</i>
Geophyten	<i>Pterocactus</i>	<i>Peniocereus</i>
Epiphyten	<i>Rhipsalis</i>	<i>Disocactus</i>
Ranker	<i>Harrisia</i>	<i>Selenicereus, Hylocereus</i>
Vogelblütigkeit	<i>Schlumbergera, Cleistocactus</i>	<i>Mammillaria (Cochemiea) poselgeri</i>
Nachtfalterblütigkeit	<i>Epiphyllum</i>	<i>Selenicereus</i>
Fledermausblütigkeit	<i>Epostoa</i>	<i>Carnegiea</i>
hutförmige Samen	<i>Frailea</i>	<i>Astrophytum</i>
Meskalin-Bildung	<i>Echinopsis pachanoi</i>	<i>Lophophora</i>

Eine andere Erscheinung, der Parallelismus, muss jedoch streng von der Konvergenz unterschieden werden

Anders als bei der Konvergenz, die zu ähnlichen Anpassungen bei nicht näher verwandten Arten führt (wo also ähnliche Strukturen durch unterschiedliche Gene codiert werden), handelt es sich beim Parallelismus, wie er vom großen Evolutionsbiologen Ernst Mayr definiert wurde, um die Entwicklung ähnlicher Strukturen, die auf den gemeinsamen Besitz von Genfamilien zurückgeht. Das heißt: diese Genfamilien (mit ihrer Potenz, ein bestimmtes Strukturmerkmal auszubilden) werden vom gemeinsamen Vorfahren geerbt, nicht aber das Merkmal selbst.

Gerade die mexikanischen Kakteen demonstrieren uns eine eindrucksvolle Palette von Parallelismen in einigen Gruppen. Wie zum Beispiel die Tannenzapfenkakteen, *Pelecypora strobiliformis* und *Strombocactus disciformis*, die wie Kiefern- oder Fichtenzapfen aussehen. Oder die Asselkakteen, deren Areolen Asseln gleichen: *Pelecypora asseliformis*, *Turbinicarpus pseudopectinatus* und *Mammillaria pectinata*. Die 'Agavenformen' mit extrem langen Warzen, die an die Form der langen und steifen Blätter von Agaven erinnern: *Leuchtenbergia principis*, *Ariocarpus agavoides* und *Astrophytum caput-medusae*. Zum Schluss die Peyottl-Formen wie *Lophophora williamsii* und *Turbinicarpus lophophoroides*.

Beispiele für Parallelismus bei nicht-mexikanischen Arten: Die Weihnachtskaktusform mit den gestutzten Gliedsegmenten bei *Schlumbergera truncata* und *Hattiora gaertneri*, die tief eingekerbten Flachspitze bei *Selenicereus chrysocardium*, *Werckleocereus imitans*, *Epiphyllum anguliger* und *Pseudorhipsalis lankesteri*.

Der Weg aus dem Chaos: Die International Cactaceae Systematics Group

„Das ist eine Arbeit, die für einen einzelnen einfach zu viel ist.“ Walter Simon, Stachelpost, 1979, über Backeberg's *Cactaceae*

„Die 1950 in Zürich gegründete ‚Internationale Organisation für Sukkulantenforschung‘ (IOS) hat es sich zur Aufgabe gemacht, in internationaler Zusammenarbeit allmählich die Grundlagen zu schaffen und Schritt für Schritt die Aufräumungsarbeiten durchzuführen.“ Franz Buxbaum, Kakteen-Pflege biologisch richtig, 1959

Im Jahr 1984 schlossen sich während der Tagung der IOS (International Organization for Succulent Plant Study; auf deutsch: Internationale Organisation für Sukkulantenforschung) in Frankfurt am Main Fachbotaniker aus mehreren Ländern zusammen, um die International Cactaceae Systematics Group (ICSG) zu gründen; auf deutsch etwa: Internationale Gruppe für Kakteensystematik. Ihr Ziel war, ein neues und international gültiges System für die Cactaceae zu erarbeiten. Es ging nicht in erster Linie darum, wie es häufig dargestellt wird, die Anzahl der Arten und Gattungen zu reduzieren, weil es davon „zu viele“ gegeben hätte. Nach der Auffassung von Curt Backeberg hatten die Cactaceae etwa 220 Gattungen mit mehr als 3.000 Spezies. Aber nicht die schiere Anzahl war das Problem, sondern die Auffassung von dem, was eine Art und was eine Gattung sein sollte. Diese Auffassungen wichen stark von denen der übrigen Botanik ab. Pauschal gesagt: manche Kakteen-Gattung hätte in einer anderen Pflanzenfamilie höchstens Subgenus-Rang gehabt und viele Arten waren nichts anderes als lokale Standortformen oder Varietäten. Seit den Zeiten von Britton und Rose waren in der Kakteenkunde sehr enge Auffassungen üblich von dem, was eine Spezies und was eine Gattung sein sollte. Britton und Rose waren typische Vertreter der „splitter“ (Aufspalter), jener Vertreter der Systematik, die dazu neigen, bei kleinsten Abweichungen gleich ein neues Taxon zu definieren. Das Gegenteil der „splitter“ sind die „lumper“ (Klumper), die dazu neigen, alles in einen Topf zu werfen. (Man könnte sagen, dass Linné der erste *lumper* der Kakteenkunde war, da er – wie wir schon gesehen haben – alle damals bekannten Formen in die eine Gattung *Cactus* stellte.) Vereinfacht ausgedrückt ist ein *splitter* jemand, der hauptsächlich auf die Unterschiede achtet, während der *lumper* nach Gemeinsamkeiten sucht. Britton und Rose waren also *splitter* und Backeberg tat es ihnen gleich und schuf unzählige neue Gattungen, Untergattungen, Arten und Varietäten, von denen die meisten heute keinen Bestand mehr haben.

Ein Beispiel, um die unterschiedlichen Auffassungen zu veranschaulichen. Als ich neulich mit einer lieben Freundin, von Beruf Chemikerin, im Botanischen Garten spazieren ging, fragte sie mich erstaunt, wieso der Körnchen-Steinbrech (*Saxifraga granulata*) und der Trauben-Steinbrech (*Saxifraga paniculata*) zur gleichen Gattung gehören können, wo doch beide so verschieden aussehen. Der Körnchen-Steinbrech ist ein etwas unscheinbares Wiesenkräutlein mit nierenförmigen, lappig gekerbten Blättchen an langen dünnen Stielen. Dagegen ist der Trauben-Steinbrech eine Hochgebirgspflanze, die in den Alpen auf Felsen und Schutthalden wächst, mit kompakter, gedrungener Rosette, die in nichtblühendem Zustand aussieht wie ein *Sempervivum*. Die krassen Unterschiede im Aussehen kommen von der Anpassung an sehr unterschiedliche Standorte, Tieflandwiese und Hochgebirge, aber an den Blüten und Früchten kann man erkennen, dass beides Saxifragen sind. Ein Kakteen-Systematiker der *splitter*-Gruppe hätte die beiden Arten mit Sicherheit verschiedenen Gattungen zugeordnet und obendrein aus dem Trauben-Steinbrech, weil dieser sehr variabel ist, gleich etliche Arten gemacht. Eigenschaften der Sprossachse und der Blätter können sich sehr rasch an veränderte Umweltbedingungen anpassen, bei der Blüte, bei Samen und Früchten dauert das schon etwas länger und noch konservativer sind Merkmale, die bei der Photosynthese und der Atmungskette, also beim inneren Stoffwechsel, eine Rolle spielen.

Bis zur Gründung der International Cactaceae Systematics Group waren die verschiedenen Kakteensysteme immer das Werk von Einzelpersonen (wie Berger, Schumann, Backeberg, Buxbaum) oder, ausnahmsweise, das eines Zweier-Teams (Britton und Rose). Die Thematik ist aber viel zu komplex, um von einem oder zwei Botanikern überschaut zu werden. Ganz folgerichtig ist das neue System der ICSG das Resultat der Arbeit von vielen Experten und Expertengruppen, in das nicht nur

umfangreiche Feldstudien, sondern auch die Ergebnisse von molekulargenetischen Untersuchungen eingeflossen sind. Durch die Arbeit der ICSG wurde eine alte Forderung von Prof. Rauh erfüllt, der schon 1979 schrieb: „*Ein System der Kakteen, einer botanisch zweifellos sehr schwierigen Pflanzengruppe, kann nicht von einem einzelnen, sondern nur von einem Team gründlichst ausgebildeter Systematiker mit Hilfe der verschiedensten Arbeitsrichtungen und Methoden geschaffen werden. Baustein um Baustein muß zusammengetragen werden, um letztlich ein natürliches, d.h. stammesgeschichtlich vertretbares System zu schaffen.*“

Hier noch eine Anekdote zur oftmals mangelhaften Kommunikation zwischen Kakteenforschern. Sie zeigt, wie wichtig eine bessere Zusammenarbeit wäre. *Consolea corallicola* ist eine seltene baumförmige Opuntie der Keys von Florida (USA). Edward Anderson erwähnt 2001 in seinem Werk ‚The Cactus Family‘, dass *Consolea corallicola* vermutlich erloschen sei. Zur gleichen Zeit als Anderson in Arizona diese Vermutung niederschreibt, entdecken in Florida Kollegen von ihm zu den zwei ihnen schon bekannten Vorkommen noch ein drittes; sie ziehen im Botanischen Garten ihrer Universität größere Mengen Jungpflanzen heran und führen Freisetzungsversuche durch. Anderson wusste von alledem nichts, weil kein Austausch, keine Zusammenarbeit, gepflegt wurde!

Ist das neue System jetzt ein endgültiges – quasi der Wahrheit letzter Schluss? Eindeutige Antwort: Nein. Jede Wissenschaft und so auch die Systematik der Kakteen ist wie ein Mosaik, das mit jedem Steinchen der Wahrheit ein bisschen näher kommt. Wilhelm Barthlott hat einmal gesagt, dass wir die Evolution der Kakteen nicht kennen können, weil wir nicht dabei waren, als sie sich ereignete. Das ist sicher richtig, aber wir können einem System, das die Verwandtschaftsbeziehungen der Kakteen und damit ihre Evolution abbildet, immer näher kommen. Mit jedem Mosaikstückchen kommen wir ein bisschen näher ran an dieses echte System, wenn es vielleicht auch nie erreicht werden kann. Um mitzuverfolgen, wie die Kakteen sich entwickelt haben und wie die heutigen Arten sich aus früheren herausbildeten, wäre eine Zeitmaschine nötig, aber die gibt es bisher leider nur in der Science Fiction.

Manche Änderungen, die kommen werden, sind jetzt schon absehbar. Die beiden nur auf den Galapagos-Inseln vorkommenden Gattungen *Brachycereus* und *Jasminocereus* wurden in zwei verschiedene Tribus gestellt (Trichocereae bzw. Browningiae), aber nach der Untersuchung der DNA sind beide nah verwandt miteinander und stehen in enger Beziehung zu *Armatocereus*, der an den Westküsten von Peru und Ekuador wächst. Die Gattung *Harrisia*, die gegenwärtig der Tribus Trichocereae zugerechnet wird, gehört nach Meinung mancher Fachleute in die Tribus Hylocereae. *Pereskia*, die einzige Gattung der Unterfamilie Pereskioideae, ist vermutlich eine paraphyletische Gruppe, die in nächster Zukunft wahrscheinlich in zwei aufgespalten wird, wobei in einer Gattung die karibisch-mittelamerikanischen Arten (*Rhodocactus*) und in einer zweiten Gattung die südamerikanischen Arten enthalten sein werden (*Pereskia* im engeren Sinne). Die bereits bekannte morphologische und ökophysiologische Außenseiterposition von *Blossfeldia* wurde durch molekulargenetische Befunde weiter gestützt. Wir haben im Phylogramm nach Nyffeler gesehen, dass *Blossfeldia* an der Basis der Cactoideae steht. Diese Zwergart – der kleinste Kaktus überhaupt – hat einige Merkmale, durch die er sehr isoliert erscheint: behaarte Samen, der Körper ist frei von Spaltöffnungen (nur in den Gruben der Areolen finden sich welche) und er ist poikilohydr, das heißt, er kann bei Trockenheit vollständig eintrocknen, ohne abzusterben. C.A. Butterworth hat für *Blossfeldia* im Jahr 2006 eine eigene Tribus, die Blossfeldieae, eingerichtet. Vor kurzem hat Bonnie Sue Crozier für *Blossfeldia* sogar eine eigene Unterfamilie, die Blossfeldioideae eingerichtet, bestehend aus nur einer Gattung und einer Art (*Blossfeldia liliputana*), was aber bisher nicht akzeptiert wurde.

Die folgende Aufzählung der wichtigsten Ergebnisse der International Cactaceae Systematics Group vermittelt einen Eindruck, wie tiefgreifend manche der Änderungen sind.

Cipocereus. Die brasilianische Gattung *Cipocereus* wurde von Nigel Taylor und Daniella Zappi überarbeitet; sie umfasst jetzt auch die früheren *Pseudopilocereus bradei*, *Piptanthocereus crassisepalus* und *Pilosocereus pusilliflorus*.

Cleistocactus erhält *Akersia*, *Binghamia* (teilweise), *Bolivocereus*, *Borzicactella*, *Borzicactus* (teilweise), *Clistanthocereus* (teilweise), *Hildewintera*, *Loxanthocereus* (teilweise), *Maritimocereus*,

Seticereus (teilweise), *Seticleistocactus*, *Wintera* und *Winterocereus*. Die Gattung wurde überarbeitet von D.R. Hunt (1987) sowie von N.P. Taylor und Ostolaza (1998).

Copiapoa. Durch die Revision von Fred Kattermann und Graham Charles (1998) reduzierte sich die Artenzahl auf 26, wobei etliche der von Friedrich Ritter beschriebenen Arten in der Synonymie verschwanden.

Corryocactus. Auch hier führte eine Revision (D. R. Hunt) zu einer verminderten Zahl anerkannter Arten. Etliche von Rauh, Ritter und Backeberg eingeführten Formen sind erloschen.

Coryphantha. Nach der Revision von Reto Dicht und Adrian Lüthy (2005) umfasst die Gattung jetzt 43 Arten mit 11 Unterarten., statt vorher 55 Arten.

Discocactus. Nach der Auffassung von Pierre Braun und Eddie Esteves Pereira von 1993 waren es noch mehr als 24 Arten. Die ICSG hat sich jedoch die Revision von N. Taylor und D. Zappi (1991) zu eigen gemacht, der zufolge es nur noch 7 Arten gibt, was die Sammler dieser Gattung enttäuschen dürfte. Als Folge der Raffung der Arten hat *Discocactus heptacanthus* jetzt eine Liste von 33 Synonymen.

Disocactus wurde 1991 von Wilhelm Barthlott bearbeitet. Jetzt 16 Arten. Es erfolgte der Einschluss von *Aporocactus*, *Wittia*, *Heliocereus*, *Chiapasia* und *Nopalxochia*.

Echinocereus. Wurde von Nigel Taylor (1985-1999) bearbeitet. Das Genus schließt jetzt auch *Wilcoxia* mit ein. Die Sicht der Liebhaber wurde von Blum et al. (1988) dargestellt.

Echinopsis. Nach den Revisionen von Heimo Friedrich und Wolfgang Glaetzle von 1983 entstand durch den Einschluss von anderen Gattungen, die damit aufgelöst worden sind, eine Großgattung mit 128 Arten. Ob diese Großgattung Bestand hat, wird die Zukunft zeigen, auf alle Fälle ist sie das Rohmaterial für die Neuordnung einer großen Gruppe innerhalb des Tribus Trichocereae. Eingeschlossen in *Echinopsis* sind jetzt *Lobivia*, *Chamaecereus*, *Hymenorebutia*, *Soehrensia*, *Helianthocereus*, *Trichocereus*, *Leucosteles*, *Pseudolobivia* und *Acantholobivia*. Der Einschluss von *Rebutia* und *Acanthocalycium* wurde diskutiert, aber bis zum Vorliegen neuer Ergebnisse der DNA-Analysen zurückgestellt. Die Großgattung erhielt nach der Prioritätsregel den Namen *Echinopsis*, wodurch das Kuriosum entstand, dass unter dem Namen „See-Igel-Ähnliche“ auch mächtige, bis zu zehn Meter hohe Säulenformen wie *Echinopsis (Trichocereus) atacamensis* subsp. *pasacana* einbezogen sind. Ein nomenklatorisches Problem entstand durch den Einschluss von *Chamaecereus silvestrii*, weil es bereits eine *Echinopsis silvestrii* gab. Der frühere *Chamaecereus silvestrii* firmiert jetzt deswegen unter *Echinopsis chamaecereus*. Anlässlich der Revision wurden nicht nur etliche Gattungen zu *Echinopsis* gestellt, sondern auch einige sehr variable Arten-Komplexe gestrafft. Infolgedessen hat *Echinopsis ferox* jetzt 12 Synonyme und *Echinopsis pentlandii* 20. Im Gegensatz zur Revision von *Parodia* und dieser nahestehende Gattungen löste die Umwandlung von *Echinopsis* in eine große Sammelgattung relativ wenige Proteste unter den Kakteenfreunden aus. Beifallsstürme hat es allerdings auch nicht gegeben. Das geringe Protestpotential hängt sicher damit zusammen, dass die Lobivien (deren Gattung aufgelöst wurde!) im Gegensatz zu früher, wo sie bei den Sammlern sehr beliebt waren, ein bisschen aus der Mode gekommen sind.

Eriosyce. Hier gab es große Veränderungen. Die aktuelle Fassung dieser Gattung folgt der Arbeit von Fred Kattermann von 1994, die durch die Ergebnisse von Reto Nyffeler und Urs Eggli (1993) gestützt werden, wobei diese allerdings, anders als Kattermann, *Islaya* als eigene Gattung ansehen. Nach der Revision umfasst *Eriosyce* 35 Arten. Eingeschlossen wurden *Neoporteria*, *Pyrrhocactus*, *Islaya*, *Chileniopsis*, *Chilenia*, *Horridocactus*, *Neochilenia*, *Reicheocactus*, *Thelocephala*, *Chileorebutia*, *Rodentiophila*. Zusätzlich zum Einschluss dieser Gattungen verschwanden etliche frühere Arten in der Synonymie der jetzt akzeptierten. Von den Liebhabern wurde die Revision bisher weitgehend ignoriert.

Eulychnia. Die Artenzahl ging von 14 auf 5 zurück. Taxonomisch bearbeitet wurde *Eulychnia* von Beat Leuenberger und Urs Eggli (2000). Einzigartig für *Eulychnia* sind die Sklereiden, dickwandige Stützzellen, die in das umgebende Gewebe eingebettet sind.

Frailea. Von dieser Gattung wurden über 50 Arten beschrieben, von welchen die ICSG nur 17 akzeptiert. Basis der Neufassung von *Frailea* sind die Arbeiten von Detlev Metzinger und Andreas Hofacker.

Grusonia. E. F. Anderson hat 1999 einige Spezies von *Corynoptuntia*, *Opuntia* und *Marenopuntia* zu *Grusonia* gestellt.

Hattiora. Revision durch Wilhelm Barthlott (1987) und Nigel Taylor (1998).

Lepismium. Revision durch Wilhelm Barthlott (1987) und Nigel Taylor (1998).

Maihueniopsis. Einige Arten von *Opuntia* und *Puna* wurden hierher gestellt. Steven Dickie und Robert Wallace, James Iliff, Wolfgang Stuppy (alle 2001).

Mammillaria. Nach der Revision umfasst *Mammillaria* nun 171 Spezies. Bearbeitet wurde die Gattung von D. R. Hunt, Jonas Lüthy und John Pilbeam. In der jetzigen Fassung sind eingeschlossen: *Bartschella*, *Dolichothele*, *Mammillopsis*, *Phyllosperma*, *Solisia*, *Chilita*, *Porfiria*, *Krainzia*, *Esnerella*, *Oehmea*, *Leptocladodia*, *Pseudomammillaria*. Über *Cochemiea* wird debattiert.

Melocactus jetzt mit 33 Arten. Nigel Taylor hat die Taxonomie der Gattung überarbeitet.

Oreocereus. Nach der Auffassung von D. R. Hunt umfasst *Oreocereus* 9 Spezies. Neu hinzu gekommen sind Arten, die vorher zu *Arequipa* und *Marowetzia* gerechnet wurden.

Pachycereus. D. R. Hunt stellte 1991 *Cephalocereus fulviceps*, *Lophocereus gartesii*, *Backebergia militaris* und *Lophocereus schottii* zu *Pachycereus*.

Parodia. Die Revision der Formenkreise um *Parodia* provozierte erbitterten Protest auf Seiten der Kakteenfreunde, vor allem der Liebhaber von *Notocactus*, denn diese Gattung wurde aufgelöst. Dadurch entstand die Situation, dass es zwar ein Tribus Notocactaceae gibt, aber im Tribus keine namengebende Gattung mehr (dies ist auch bei dem Tribus Trichocereaceae der Fall – ohne *Trichocereus* – und bei dem Tribus Cactaceae – ohne *Cactus*, denn die von Linné geschaffene Gattung *Cactus* existiert schon lange nicht mehr). Nach der Auffassung der Revisoren Nigel Taylor (1989), Urs Eggli und Reto Nyffeler (1998) war *Parodia* wegen Unterschieden im Samenbau in verschiedene Linien (die als eigene Gattungen angesehen wurden) aufgesplittert worden, diese Unterschiede sollen aber keinen Gattungsrang begründen, da es sich lediglich um umweltbedingte Anpassungen an verschiedene Modi der Samenausbreitung handelt. Nach der Revision umfasst *Parodia* auch *Malacocarpus*, *Notocactus*, *Brasilicactus*, *Eriocactus*, *Wigginsia* und *Brasiliparodia*, die damit aufgelöst wurden. Eggli und Nyffeler erwogen auch den Einschluss von *Frailea* und *Blossfeldia*. Das hätte zur Folge, dass die ganze Sammelgattung nach der Prioritätsregel dann *Frailea* heißen müsste, weil *Frailea* (1922) der ältere Name ist (*Parodia* – 1923, *Blossfeldia* – 1937). Weil dies vermutlich niemand will, müsste bei der Taxonomie-Kommission beantragt werden, den Namen *Parodia* zu konservieren (nomen conservandum). Insgesamt umfasst *Parodia* jetzt 66 Arten; im Zuge der Revision wurden allerdings etliche Arten zu Synonymen erklärt. Allein die sehr variable *Parodia microsperma* hat jetzt 66 Synonyme, darunter fallen 18 Artbeschreibungen von Walter Weskamp, 18 von Curt Backeberg, 17 von Fred H. Brandt und 5 von Friedrich Ritter.

Pilosocereus. Neuordnung durch die Doktorarbeit von Daniela Zappi (1994). Die Artenzahl wurde von 58 auf 36 verringert.

Pseudorhipsalis. Von Wilhelm Barthlott überarbeitet.

Rebutia. Die Arbeiten von C. Marsden und H. S. Jackson (1968) sowie von John Pilbeam (1985) prägten die heutige Auffassung vom Genus *Rebutia*, das jetzt 41 Spezies umfasst und die früheren

Gattungen *Aylostera*, *Spegazzinia*, *Medioblobivia*, *Weingartia*, *Digitorebutia* und *Sulcorebutia* einschließt. Die *Rebutia neocumingii* hat 23 Synonyme.

Rhipsalis. Die Klassifikation von Wilhelm Barthlott und Nigel Taylor von 1995 erkennt 35 Spezies an. *Erythrorhipsalis* ist erloschen.

Sclerocactus. Die ICSG hat einige Kombinationen von Fritz Hochstätter (1990, 1997) übernommen. Die Gattung hat jetzt 14 Arten. *Toumeyia*, *Ancistrocactus*, *Glandulicactus* und *Coloradoa* wurden eingeschlossen. *Echinomastus* blieb als separate Gattung erhalten.

Tacinga. Wolfgang Stüppy und Nigel Taylor haben diese Gattung 2001 überarbeitet, wobei einige frühere *Opuntia*-Arten zu *Tacinga* gestellt wurden.

Im Überblick stellt sich das Kakteen-System der ICSG wie folgt dar:

Familie Cactaceae A. L. de Jussieu 1789

Unterfamilie Pereskioideae K. Schumann 1898

Gattung: *Pereskia*

Unterfamilie Maihuenioideae P. Fearn 1996

Gattung: *Maihuenia*

Unterfamilie Opuntioideae K. Schumann 1898

Gattungen: *Austrocylindropuntia*, *Brasiliopuntia*, *Consolea*, *Cumulopuntia*, *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Maihueniopsis*, *Miqueliopuntia*, *Opuntia*, *Pereskioipsis*, *Pterocactus*, *Quiabentia*, *Tacinga*, *Tephrocactus*, *Tunilla*

Unterfamilie Cactoideae

Tribus Calymmantheae R. S. Wallace 2001

Gattung: *Calymmanthium*, nur eine Art: *C. substerile*

Tribus Hylocereeae F. Buxbaum 1958

Gattungen: *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Pseudorhipsalis*, *Selenicereus*, *Weberocereus*

Tribus Cereeae Salm-Dyck 1845

Gattungen: *Arrojadoa*, *Brasilicereus*, *Cereus*, *Cipocereus*, *Coleocephalocereus*, *Melocactus*, *Micranthocereus*, *Pierrebraunia*, *Pilosocereus*, *Praecereus*, *Stephanocereus*, *Uebelmannia*

Tribus Trichocereae F. Buxbaum 1958

Gattungen: *Acanthocalycium*, *Arthrocerus*, *Brachycereus*, *Cephalocleistocactus*, *Cleistocactus*, *Denmoza*, *Discocactus*, *Echinopsis*, *Espostoa*, *Espostoopsis*, *Facheiroa*, *Gymnocalycium*, *Haageocereus*, *XHaagespostoa* (*Haggeocereus* X *Espostoa*), *Harrisia*, *Lasiocereus*, *Leocereus*, *Matucana*, *Mila*, *Oreocereus*, *Pygmaeocereus*, *Rauhocereus*, *Rebutia*, *Samaipaticereus*, *Weberbauerocereus*, *Yungasocereus*

Tribus Notocacteae F. Buxbaum 1958

Gattungen: *Austrocactus*, *Cintia*, *Copiapoa*, *Eriogyne*, *Eulychnia*, *Frailea*, *Neowerdermannia*, *Parodia*

Tribus Blossfeldieae C.A. Butterworth 2006

Gattung: *Blossfeldia*

Tribus Rhipsalideae A. P. de Candolle 1828

Gattungen: *Hattoria*, *Lepismium*, *Rhipsalis*, *Schlumbergera*

Tribus Browningieae F. Buxbaum 1966

Gattungen: *Armatocereus*, *Browningia*, *Jasminocereus*, *Neoraimondia*, *Stetsonia*

Tribus Pachycereeae F. Buxbaum 1958

Gattungen: *Acanthocereus*, *Bergerocactus*, *Carnegiea*, *Cephalocereus*, *Corryocactus*, *Dendrocereus*, *Echinocereus*, *Escontria*, *Isolatocereus*, *Leptocereus*, *XMyrtgerocactus* (*Myrtillocactus* X *Bergerocactus*), *Myrtillocactus*, *XPacherocactus* (*Pachycereus* X *Bergerocactus*), *Pachycereus*, *Peniocereus*, *Polaskia*, *Pseudoacanthocereus*, *Stenocereus*

Tribus Cactaceae

Gattungen: *Acharagma*, *Ariocarpus*, *Astrophytum*, *Aztekium*, *Coryphantha*, *Echinocactus*, *Echinomastus*, *Epithelantha*, *Escobaria*, *Ferocactus*, *Geohintonia*, *Leuchtenbergia*, *Lophophora*, *Mammillaria*, *Mammilloidia*, *Neolloydia*, *Obregonia*, *Ortegocactus*, *Pediocactus*, *Pelecypora*, *Sclerocactus*, *Stenocactus*, *Strombocactus*, *Thelocactus*, *Turbincarpus*

Um es noch einmal zu wiederholen: Das System der ICSG ist das Ergebnis der jahrelangen Arbeit von vielen Männern und Frauen; eingeflossen sind Ergebnisse von umfangreichen Feldarbeiten, morphologische Studien und molekularbiologische Befunde.

Das System von Bonnie Sue Crozier dagegen ist das Werk einer Einzelnen, das sich nur auf die Resultate ihrer molekularbiologischen Dissertation stützt, die von der Architektin 2005 im Fach Biologie vorgelegt wurde. Ihr System umfasst sechs Unterfamilien statt vier (d.i. plus Blossfeldioideae Crozier 2004 und Rhipsalidoideae Burnett 1835) und es akzeptiert einige der kleinen Splittergattungen (wie *Cumarinia* und *Oehmea*), die von der International Cactaceae Systematics Group verworfen wurden.

Familie Cactaceae A. L. de Jussieu 1789

Unterfamilie Pereskioideae Engelman 1876

Gattung: *Pereskia*

Unterfamilie Maihuenioideae Fearn 1996

Gattung: *Maihuenia*

Unterfamilie Opuntioideae Burnett 1835

Tribus Austrocylindropuntieae Wallace & Dickie 2002

Gattungen: *Austrocylindropuntia*, *Cumulopuntia*, *Maihueniopsis*

Tribus Cylindropuntieae Doweld 1999

Gattungen: *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Pereskioipsis*, *Quiabentia*

Tribus Opuntieae

Gattungen: *Brasiliopuntia*, *Consolea*, *Miqueliopuntia*, *Opuntia*, *Tacinga*, *Tunilla*, *Nopalea*

Tribus Pterocactaeae Doweld 1999

Gattung: *Pterocactus*

Tribus Tephrocactaeae Doweld 1999

Gattung: *Tephrocactus*

Unterfamilie Blossfeldioideae Crozier 2004

Gattung: *Blossfeldia*

Unterfamilie Rhipsalidoideae Burnett 1835

Tribus Calymmanthieae Wallace 2001

Gattung: *Calymmanthium*

Tribus Copiapoeae Doweld 2002

Gattung: *Copiapoa*

Austrocactus-Zweig mit den Gattungen *Austrocactus*, *Eulychnia*, *Pfeiffera*

Corryocactus-Zweig mit der Gattung *Corryocactus*

Neoraimondia-Zweig mit der Gattung *Neoraimondia*

Tribus Leptocereae F. Buxbaum 1958

Gattung: *Leptocereus*

Tribus Hylocereae (Britton & Rose) F. Buxb. 1958

Gattung: *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Pseudorhipsalis*, *Selenicereus*, *Weberocereus*

Tribus Pachycereae F. Buxbaum 1958

Gattungen: *Acanthocereus*, *Carnegiea*, *Cephalocereus*, *Echinocereus*, *Escontria*, *Harrisia*, *Pachycereus*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Peniocereus*, *Stenocereus*

Frailea-Zweig (unbenamt) mit der Gattung *Frailea*

Tribus Rhipsalideae DC. 1828

Gattungen: *Rhipsalis*, *Hattoria*

Tribus Notocacteae F. Buxbaum 1958

Gattungen: *Eriosyce*, *Parodia*, *Neowerdermannia*, *Yavia*

Rebutia-Zweig mit *Rebutia*

Uebelmannia-Zweig mit der Gattung *Uebelmannia*

Tribus Browningieae F. Buxbaum 1966

Gattungen: *Browningia*, *Cintia*

Tribus Cereae Salm-Dyck 1840

Gattungen: *Arrojadoa*, *Brasilicereus*, *Cereus*, *Cipocereus*, *Coleocephalocereus*, *Discocactus*, *Gymnocalycium*, *Melocactus*, *Micranthocereus*, *Pilosocereus*, *Stetsonia*, *Stephanocereus*

Tribus Trichocereae F. Buxbaum 1958

Gattungen: *Arequipa*, *Arthrocereus*, *Brachycereus*, *Cleistocactus*, *Denmoza*, *Echinopsis*, *Espostoa*, *Espostoopsis*, *Facheiroa*, *Haageocereus*, *Lasiocereus*, *Leocereus*, *Matucana*, *Mila*, *Oroya*, *Oreocereus*, *Samaipaticereus*, *Weberbauerocereus*

Unterfamilie Cactoideae Eaton 1836

Geohintonia-Zweig mit den Gattungen *Aztekium* and *Geohintonia*

Tribus Echinocacteae K. Schum. 1898

Gattungen: *Astrophytum*, *Digitostigma*, *Echinocactus*

Tribus Cacteae

Gattungen: *Acharagma*, *Ariocarpus*, *Cochemiea*, *Coryphantha*, *Cumarinia*, *Epithelantha*, *Escobaria*, *Escobariopsis*, *Ferocactus*, *Glandulicactus*, *Lepidocoryphantha*, *Leuchtenbergia*, *Lophophora*, *Mammillaria*, *Mammilloidia*, *Neobesseyia*, *Neolloydia*, *Obregonia*, *Oehmea*, *Ortegocactus*, *Pediocactus*, *Pelecypora*, *Sclerocactus*, *Strombocactus*, *Thelocactus*, *Turbinicarpus*, *Stenocactus*

Der Mehlbeerfrüchtige

Henry Galeotti fand um 1838 in Mexiko eine sehr merkwürdige Pflanze, die aussah wie eine aus Stein geschnittene Rosette, und schickte einige Exemplare an europäische Botaniker. Anschließend arbeiteten Michel Scheidweiler, aus Köln stammender Professor an der Gartenbauschule in Gentbrügge, Belgien, und Charles Lemaire, Botanik-Professor in Paris fast zeitgleich an der Erstbeschreibung dieses seltsamen Geschöpfs, doch der relativ unbekanntere Scheidweiler war schneller und veröffentlichte noch im selben Jahr seine Art als *Ariocarpus retusus*. Deren Früchte erinnerten Scheidweiler an die der einheimischen Mehlbeere (*Sorbus aria*), einem strauchförmigen Baum aus der Familie der Rosengewächse, der in lichten, trockenen Bergwäldern Mitteleuropas nicht selten ist. Darum nannte er die Gattung, die er für die neue Art schuf, *Ariocarpus*, d.h. der Mehlbeerfrüchtige – nach Aria für die Mehlbeere und carpos (gr.: Frucht), ohne viel darüber nachzudenken, ob diese Anspielung auf ein europäisches Gehölz im Heimatland dieser Kakteen, wo keine Mehlbeeren wachsen, verstanden werden würde. Die Artbezeichnung *retusus* (abgestumpft) bezieht sich auf die Form der Warzen. Tatsächlich wird „*Ariocarpus*“ von mexikanischen und US-amerikanischen Biologen nicht ohne weiteres verstanden. E. F. Anderson mutmaßt in der englischen Originalausgabe seines Kakteen-Lexikons (*The Cactus Family*), eine Aria sei so etwas ähnliches wie eine Eiche.



Ariocarpus retusus Scheidweiler 1838

In der Zwischenzeit arbeitete Lemaire weiter an seiner Erstbeschreibung, aber es sollte noch ungefähr ein Jahr dauern, bis sein Buch, in der diese enthalten war, herauskommen würde. Als er von Scheidweilers *Ariocarpus* erfuhr, fügte er seinem Text noch rasch eine heftige Kritik an, in dem er Scheidweiler – zu Unrecht – vorwarf, grobe Fehler gemacht zu haben. Seine Spezies nannte er *Anhalonium prismaticum* wegen der fehlenden Dornenbündel (an-halonium = ohne Höfe = ohne Areolen) und der prismatischen Warzen – bestimmt die bessere Bezeichnung und jedenfalls frei von Eurozentrismus. Da jedoch Lemaire damals der große Star der Kakteenwelt war, ignorierte diese den *Ariocarpus* des kleinen unbekannteren Scheidweiler und übernahm die Bezeichnung von Lemaire für den interessanten neuen Kaktus. Erst mehr als 60 Jahre später, als die Prioritätsregel in den Code (ICBN) eingefügt wurde, kam der mehlbeerfrüchtige *Ariocarpus* zu seinem Recht, denn Scheidweiler hatte seinen Namen als erster veröffentlicht und damit hatte die von ihm gewählte Bezeichnung Vorrang. Gäbe es diese Regel nicht, dann hätten wir heute noch *Anhalonium* und Anderson hätte nicht rätseln müssen, was denn eigentlich eine Aria ist.



Mehlbeere mit Früchten

Interessanterweise lebt die Bezeichnung *Anhalonium* in der Medizin fort, um genauer zu sein: in der Apotheke der Homöopathen. Und zwar als Tropfen in der D 30-Verdünnung und als Tabletten in der D 4-Verdünnung (siehe auch Kapitel Kakteen als Nutzpflanzen, Seite 254). Gemeint ist hier aber das *Anhalonium lewinii*, das bei Botanikern und Kakteenfreunde heute *Lophophora williamsii* heißt.

Zur Paraphylie von *Pereskia*

Erika J. Edwards, Reto Nyffeler and Michael J. Donoghue. American Journal of Botany 92(7): 1177–1188. 2005. Copyright 2005 Botanical Society of America, Inc.

Die Autoren untersuchten Genabschnitte aus allen drei Genomen der Pflanzen (Zellkern, Chloroplasten, Mitochondrien), um die phylogenetischen Verhältnisse an der Basis der Kakteenentwicklung aufzuklären, in erster Linie bezüglich der Gattung *Pereskia*. Nach ihren Befunden erfolgte eine basale Aufspaltung in einen Zweig mit acht *Pereskia*-Arten (überwiegend aus dem karibischen Becken) und einen zweiten Zweig, der alle anderen Kakteen enthält. Dieser zweite Zweig spaltet sich erneut in eine Linie, die *Pereskia*-Arten aus den trockenen Inner-Andentälern von Peru und Bolivien sowie solche aus den Trockenwäldern des südlichen Südamerikas enthält und eine zweite Linie mit den Unterfamilien Opuntioideae, Maihuenioideae and Cactoideae. Innerhalb der *Pereskia*-Linie sind zusätzlich die Arten aus den Inner-Andentälern von denen der Trockenwälder deutlich getrennt. *Blossfeldia* steht an der Basis der Cactoideae (in der untenstehenden Abbildung nicht eingezeichnet).

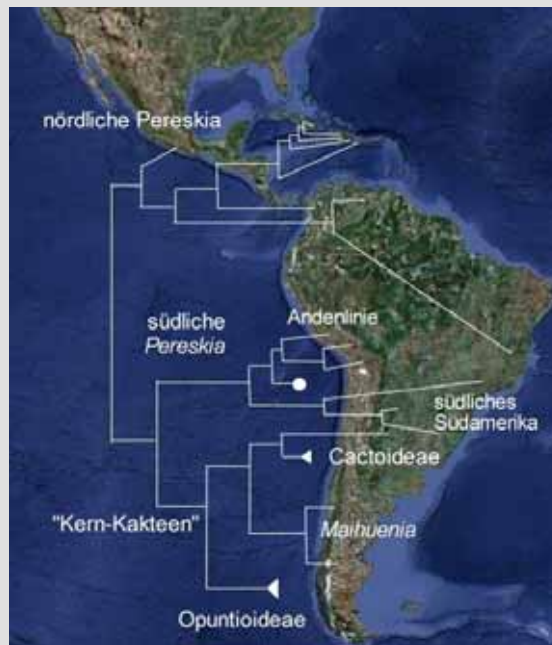


Abbildung nach Edwards, Nyffeler und Donoghue

Damit ist erwiesen, dass es sich bei *Pereskia* um eine paraphyletische Gruppe handelt. Auf die Gattung *Pereskia* kommt also in näherer Zukunft eine Aufteilung zu (vermutlich in *Rhodocactus* und *Pereskia*). Allerdings sind weitere Gen-Analysen notwendig, bevor taxonomische Konsequenzen gezogen werden. Trotzdem stimmen die beiden gefundenen *Pereskia*-Linien gut mit Bergers altem Schema aus den 1920er Jahren überein, das auf der Ober- bzw. Unterständigkeit der Fruchtknoten sowie dem Modus der Plazentation beruhte (basal/parietal). Sein *Rhodocactus* entspricht der karibischen Linie und seine *Eupereskia* der Linie der südamerikanischen Arten. Doch Stellung der Fruchtknoten (oberständig/unterständig) und Plazentation sind bei *Pereskia* sehr variabel, so dass man bei Exemplaren der gleichen Art oberständige und halb-unterständige Ovarien findet.

Entstehung und Verbreitung

„Aufgrund der heutigen Verbreitung hat Rhipsalis mindestens genau so viele Rechte um als ‚primitiv‘ zu gelten wie Pereskia. Zusätzlich war Opuntia bereits im Eozän vollständig entwickelt, was beweist, worauf ich schon hingewiesen habe, daß die Wurzeln der Cacteaceae weit in die Kreidezeit hineinreichen.“
León Croizat, On the Cactaceae, 1949

Ein wenig Erdgeschichte

„Die Annahme, daß die Kakteen eine uralte Pflanzenfamilie sei, ist eine ganz irrige. Wahrscheinlich fällt ihre Entwicklungsperiode in die jüngste Tertiärformation (Pliocaen).“ J.A. Purpus, Freiland-Kakteen, 1925

Wie alt sind die Kakteen eigentlich? Das ist eine Frage, die immer wieder gestellt wird und oft wird die Antwort auf diese Frage von den eigenen Wünschen und Vorstellungen bestimmt. Mancher hätte sie gerne uralte, weil das zu ihrem skurrilen Aussehen passt und zur Tatsache, dass sie scheinbar so ganz anders sind als alle anderen Pflanzen – als wären es Wesen vom Mond. Andere behaupten das Gegenteil und meinen, die Kakteen müssten sehr jung sein. Vielleicht haben beide Seiten recht? Um das zu klären, müssen wir einen Blick in die Erdgeschichte werfen.

Die Erde ist nach heutiger Schätzung etwa 4,6 Milliarden Jahre alt – eine für uns unvorstellbare lange Zeit! Schon vor ungefähr 4 Milliarden Jahren entstanden die ersten Lebewesen; die Erde war also den größten Teil ihrer Geschichte von Leben besiedelt. Das waren natürlich einfache Formen, nämlich Bakterien, und von den Kakteen noch sehr weit entfernt. Trotzdem liegt hier schon der Ursprung der Kakteen, denn diese Bakterien erfanden ziemlich rasch die Photosynthese und die Nachkommen dieser Bakterien, die auch Blaualgen genannt werden, finden wir heute noch in jedem Kaktus – es sind nämlich die Chloroplasten. Weil die Bakterien mehr Sauerstoff erzeugten als durch chemische Prozesse verbraucht wurde, stieg dessen Gehalt in der Atmosphäre langsam an, bis er hoch genug war, damit atmende Organismen, wie zum Beispiel Tiere, existieren konnten. Pflanzen sind also älter als Tiere, sie waren vor ihnen da und sie erzeugen den Sauerstoff, den die Tiere brauchen.

Wir machen jetzt einen riesigen Zeitsprung und betrachten den Moment, zu dem die ersten Pflanzen aus dem Meer, in dem sie bis dahin gelebt hatten, an Land gingen. Das geschah in einem Erdabschnitt, den die Geologen das Silur nennen, oder – um genauer zu sein – es geschah am Ende des Silurs, vor ca. 420 Millionen Jahren. Um an Land bestehen zu können, mussten die Pflanzen Festigungsgewebe und Gefäße für die Wasserleitung entwickeln; eine Einrichtung, die im Meer entbehrlich war, weil sie dort ständig vom Seewasser umspült wurden. Dieser Landgang ist ein weiterer Schritt in Richtung Kaktus. Die ersten Landpflanzen werden Psilophytales genannt – Nacktpflanzen –, weil die Sprosse noch keine Blätter trugen, also quasi ‚nackt‘ waren. Wurzeln hatten sie auch noch nicht. Diese frühen Formen sahen den Algen, von denen sie abstammten, noch sehr ähnlich und ebenso wie diese teilten sich die Sprosse an Spitze gabelförmig. Diese Zweiteilung oder dichotome Teilung, um einen Fachbegriff zu benutzen, finden wir bei manchen Kakteen heute noch – sie ist also uralte, genau wie die Erfindung der Gefäßbündel.

Bild 132: Eine der ersten Landpflanzen: *Rhynia*

Aus den Psilophytales entstanden die Farne, Schachtelhalme und Bärlappgewächse, die als Neuerung Wurzeln ‚erfanden‘ und schließlich gingen aus den Schachtelhalmen die Blütenpflanzen hervor: zunächst die ‚Nacktsamer‘ mit unbedeckten Samenanlagen (Gymnospermen) und dann die ‚Bedecktsamer‘ – die Angiospermen – und damit kommen wir dem Thema Kaktus schon ein wenig näher. Der Zeitpunkt der Entstehung von nacktsamigen Blütenpflanzen liegt am Beginn des Karbons, vor ungefähr 350 Millionen Jahren. Diese Pflanzen waren Samenfarne, später kamen Nadelhölzer hinzu, die in den anschließenden Erdabschnitten Perm und Trias ihre große Zeit hatten. Im mittleren Perm traten dann auch die ersten Bedecktsamer auf und hier sind wir endlich beim Thema, denn zu den Bedecktsamern gehören auch unsere Kakteen. Im Zeitalter der Kreide (ca. 135–65 Millionen Jahre vor heute) erfuhren die Bedecktsamer eine große Entfaltung und verdrängten die bis dahin vorherrschenden Nadelhölzer, aber gegen Ende der Kreidezeit führte eine weltweite Katastrophe zu einem Massenaussterben der damaligen Arten. Vermutlich wurde die Erde vor 65 Millionen Jahren von einem Asteroiden getroffen: Es kam zunächst zu einem schockartigen Temperaturanstieg; Seebeben zerstörten die küstennahen Lebensräume und durch das Aufwirbeln von gewaltigen Staubmengen kam es zu einer mehrjährigen Verdunkelung und Abkühlung, weil die wärmenden Strahlen der Sonne die Erde nicht mehr erreichen konnten. Damals kam es auch zu dem berühmten Aussterben der Dinosaurier. Von der Katastrophe waren Tiere stärker betroffen als Pflanzen, weil diese mit ihren Dauerformen – Sporen oder Samen – die dunkle und kalte Zeit leichter überstehen konnten.

Die anschließende Epoche des Tertiärs (ca. 65–2 Millionen Jahre vor heute) ist gekennzeichnet durch die Entfaltung der Säugetiere und Blütenpflanzen. Wann sind also die Kakteen entstanden: In der Kreidezeit oder erst im Tertiär? Oder sogar schon im Jura, zusammen mit den ersten Bedecktsamern?

Wir müssen jetzt ein wenig Geologie betreiben, um hier weiterzukommen. Bis auf zwei Ausnahmen kommen die Kakteen nur auf dem amerikanischen Doppelkontinent vor. Diese Ausnahmen betreffen die Gattungen *Opuntia* und *Rhipsalis*.

Die Opuntien im Mittelmeerraum und anderswo (Australien, Indien, Südafrika, sogar Hawaii) wurden vom Menschen eingeführt. Sie sind also nicht ‚endemisch‘ – nicht ursprünglich dort zuhause. Bei der Gattung *Rhipsalis* war es lange ein Rätsel, wie diese Pflanzen nach Afrika, Madagaskar, auf die Seychellen und nach Sri Lanka gekommen sind – heute ist gemeinhin akzeptiert, dass Zugvögel ihre Samen über den Atlantik getragen haben (siehe auch Abschnitt *Das Rhipsalis-Rätsel* auf Seite 123). Da weder die *Opuntia* noch *Rhipsalis* ursprünglich in der Alten Welt beheimatet waren, sind die Kakteen also eine rein amerikanische Gruppe. Sie sind nach heutigem Wissen in Südamerika entstanden und zwar erst nachdem sich der südamerikanische Kontinent aus dem gigantischen Verbund des Südkontinents Gondwana gelöst hatte und nach Westen driftete. Gondwana bestand aus Südamerika, Afrika, Indien, Australien (einschließlich Neuseeland) und der Antarktis. Wären die Kakteen vor der Ablösung Südamerikas entstanden, dann müssten sie natürlicherweise (und nicht eingeschleppt) auch in anderen Teilen von Gondwana zu finden sein, zum Beispiel in Australien. Oder

Indien. (Es gibt natürlich noch die Möglichkeit, dass sie früher auch anderswo vorkamen, dann aber ausgestorben sind. Für diese Theorie gibt es aber keine Anhaltspunkte, wie wir gleich sehen werden.)

Zeittafel der Erdgeschichte

Epoche	Zeit in Jahren	Ereignis
Präkambrium	Beginn vor 4,6 Milliarden	Entstehung der Erde
Hadean	4,6 – 3,8 Milliarden	Erste Lebewesen, Blaualgen
Archaean	3,8 – 2,5 Milliarden	
Protozoikum	2.500 bis 570 Millionen	
Phanerozoikum	570 Millionen bis heute	
Paläozoikum		
Kambrium	570 – 510 Millionen	
Ordovizium	510 – 438 Millionen	
Silur	438 – 410 Millionen	Erste Pflanzen gehen an Land
Devon	410 – 355 Millionen	
Karbon	355 – 290 Millionen	
Perm	290 – 250 Millionen	
Mesozoikum		
Trias	250 – 205 Millionen	
Jura	205 – 135 Millionen	
Kreide	135 – 65 Millionen	Die Bedecktsamer entfalten sich Trennung Südamerikas von Afrika
Känozoikum		
Tertiär		
Paläozän	65 – 55 Millionen	Die beiden Amerikas stoßen zusammen
Eozän	55 – 34 Millionen	und trennen sich wieder
Oligozän	34 – 24 Millionen	Die ersten Kakteen entstehen
Miozän	24 – 5 Millionen	
Pliozän	5 – 2 Millionen	Panama-Brücke
Quartär		
Pleistozän	2 Millionen – 11.000	
Holozän	11.000 bis heute	Entstehung der Kakteenkunde

Wie und warum kam es zur Auflösung von Gondwana? Die Erde ist im Inneren eine glühende Kugel aus heißer, zähflüssiger Gesteins-Magma, auf der 12 unterschiedlich große, feste Platten schwimmen, wobei die Platten der Kontinente etwa 30–60 km dick sind, die ozeanischen Meeres-Platten aber nur 7 km. Durch aufsteigende Ströme der Magma sind diese Platten in ständiger Bewegung, sie wandern aufeinander zu, stoßen zusammen, schieben sich übereinander oder werden wieder getrennt. Angetrieben wird das Ganze von den Strömungen der heißen, unterirdischen Magma.

Vor etwa 90 Millionen Jahren verlor das heutige Südamerika die Verbindung zu seinem Gondwana-Nachbar Afrika, blieb aber bis vor 40 Millionen Jahren noch mit anderen Teilen von Gondwana (Antarktis, Australien und Neuseeland) verbunden. Damit haben wir das höchstmögliche Alter für die Pflanzenfamilie der Kakteen – 90 Millionen Jahre – wobei man noch einen Abschlag hinzurechnen

muss, weil die Kontinente sich erst allmählich voneinander entfernten und nicht so weit getrennt waren wie heute. Bis zu einer Entfernung von 1.000 Kilometern, so schätzen die Biogeographen, ist ein Austausch über Meeresdrift, Wind oder Zugvögel noch ziemlich leicht möglich. Wären die Kakteen entstanden, bevor der Abstand zwischen den beiden Kontinenten die 1.000-Kilometer-Grenze überschritten hatte, dann wären die Kakteen auch in Afrika zu Hause.

Den unteren Schätzwert für das Alter der Kakteen liefern uns molekularbiologische Untersuchungen. Demzufolge entstanden die Kakteen erst vor 30 Millionen Jahren. Wie kommen die Molekularbiologen zu dieser Zahl? Je früher sich zwei Taxa voneinander getrennt haben, desto größer sind die Unterschiede zwischen ihrem Erbgut. Wenn ich die Anzahl dieser Unterschiede durch die Evolutionsrate teile, dann erhalte ich den Zeitpunkt der Trennung der beiden Taxa. Die Evolutionsrate leiten wir ab von der Zahl der genetischen Veränderungen von Linien, deren Trennungszeitpunkt durch Fossilien sehr gut belegt ist.

Im Falle der Cactaceae wurde die Erbsubstanz von ursprünglichen Arten, wie *Pereskia* und *Maihuenia*, mit der ihrer nächsten Verwandten aus der Familie der *Portulacaceae* – *Talinium*, *Portulaca* und *Anacampseros* – verglichen. Die Anzahl der beobachteten Veränderungen, geteilt durch die Rate der Veränderungen pro einer Million Jahre, ergab den Zeitpunkt, zu dem sich die beiden Linien – *Cactaceae* und *Portulacaceae* – getrennt haben und das war die Zahl von 30 Millionen Jahren.



Bild 133: „*Eopuntia douglassii*“ aus dem Tertiär (Aufnahme: Ralph W. Chaney, 1944 ©)

Damit ist ein gewaltiger Zeitrahmen aufgespannt: Irgendwann, zwischen 90 und 30 Millionen Jahren vor heute, entstanden die ersten Kakteen. Um den Zeitpunkt genauer eingrenzen zu können, wären Fossilfunde hilfreich – aber es gibt keine fossilen Kakteen, oder, um genauer zu sein: fast keine. Die *Eopuntia douglassii* (Bild 133) aus dem mittleren Eozän (ein Abschnitt des Tertiärs), die in Utah im Sediment eines Binnensees gefunden wurde und deren Alter bei etwa 40 Millionen Jahren liegt, entpuppte sich später als ein Vertreter der Gattung *Cyperacites*, frühen Verwandten des Zyperngrases. Was als runde Spross-Stücke einer opuntienähnlichen Pflanze gedeutet wurde, waren in Wirklichkeit Bruchflächen von unterirdischen Sprossachsen (Rhizome) und deren Verzweigungen. Solche Riedgräser waren im Tertiär durchaus häufig. Dann gibt es noch eine fossile *Mammillaria* (*M. desnoyeri*, heute *Brachyphyllum desnoyersi*) aus dem Jura, bei der es sich aber wieder nicht um einen Kaktus handelt, sondern um den versteinerten Stamm oder die Frucht einer Konifere mit warzenartigen Höckern, die von ihrem Erstautor Brongniart 1825 beschrieben wurde – offenbar in Unkenntnis der Tatsache, dass der Gattungsbegriff *Mammillaria* bereits 1812 von Haworth für einen Kaktus belegt worden war (siehe Seite 116). Nur mit viel Phantasie erinnert dieses Fossil an eine *Mammillaria*. Dennoch irrtlichtert dieser fossile Kaktus immer wieder in der Literatur herum.

Die einzigen vermutlich echten Kakteenfossilien sind wenig appetitlich, denn es handelt sich um Reste einer Kakteenmahlzeit eines (heute ausgestorbenen) Faultiers – fossile Kötel also. Für unser Datierungsproblem ist dieser Fund wenig hilfreich, denn besagtes Faultier (*Nothrotheriops shastense*), das übrigens ganz faultieruntypisch ein Bodenbewohner war, lebte vor etwa 5 Millionen Jahren, also

weit außerhalb unseres Zeitrahmens. Dass es praktisch keine Fossilien von Kakteen gibt, liegt daran, dass Kakteen meistens halbtrockene oder trockene Lebensräume besiedeln, in denen die Bedingungen für eine Fossilierung sehr ungünstig sind. Fossilien entstehen bevorzugt dann, wenn abgestorbene Pflanzenteile nach dem Tod rasch in ein feuchtes Sediment eingebettet werden, wobei der Ausschluss von Sauerstoff eine Verwesung verhindert. Das ist zum Beispiel dann der Fall, wenn Blätter einer Buche in einen See fallen und in den Uferschlamm eingebettet werden. In den meisten Lebensräumen der Kakteen ist feuchte Sedimentierung nun nicht gerade häufig. Es ist allerdings auch möglich, dass bisher einfach an den falschen Stellen gesucht wurde. Bei Kakteen, die in der Brandungszone der Ozeane leben oder im Chaco Boreal von Paraguay, wo sie nach Regenfällen tagelang unter Wasser stehen, ist eine Fossilisierung nicht ausgeschlossen. Auch das könnte passieren: Kakteen trockener Standorte mumifizieren nach dem Absterben und ihre Leichen geraten erst später in ein sauerstoffarmes Milieu, etwa infolge von Überschwemmungen.

Kein Kaktus: *Mammillaria desnoyerei*

*** Früchte.

***Mammillaria* AD. BRONGN. 1825, Zitzen-Stamm,**

ist ein völlig zweifelhaftes Geschlecht fossiler Pflanzen, dessen Stelle im Systeme BRONGNIART selbst nicht näher zu bezeichnen wagt, ob-
schon er bemerkt, dass es im Äusseren einige Ähnlichkeit mit den
baumartigen Euphorbiaceen verrathe. Spätre Schriftsteller haben es
zu den Cycadeen gebracht und bald als Stamm, bald als Frucht
derselben betrachtet. Erstes ist wahrscheinlicher.

Arten: eine einzige aus den Oolithen (Forest marble) von
Mamers im *Sarthe*-Dept.

1. ***Mammillaria Desnoyersi*** (a, 232). Tf. XIV, Fg. 12 a, b
(nach BRONGN.).

Mammillaria Desnoyersii AD. BRONGN. *Ann. scienc. nat.* 1825, IV,
423, pl. 19, f. 9—11; — *Prodrome* 163, 200; — *Ung. Plant. foss.* 308.

Der Stengel nicht sehr dick (0^m,01—0^m,03), mit dicht gedrängt
aneinanderliegenden, schwach spiral-ständigen, regelmässig sechsseitig
pyramidalen, etwas abgestumpften Höckern ganz bedeckt. Fg. a gibt
den Hohlabdruk eines längeren Stückes. Die grösseren Exemplare
haben deutlicher kantige Pyramidal-Höcker, als die dünneren, und
mit einer konkaven Narbe im Scheitel; so dass beiderlei Individuen
vielleicht zwei Arten angehören, — wenn es nicht verschiedene
Alters-Zustände sind.

Faksimile aus Bronn (1851 – 1852)

Es gibt ein wichtiges Indiz, das gegen eine frühe Entstehung der Kakteen spricht, und das ist das Klima. Fast das gesamte Tertiär hindurch herrschte auf der Erde ein überwiegend feucht-warmes Klima – Palmen waren weit verbreitet und reichten bis nach Grönland und Alaska; Kakteen sind aber typischerweise angepasst an Trockenheit und trockene Standorte. Das gilt sogar für die *Rhipsalis* des tropischen Regenwaldes und andere Epiphyten wie *Epiphyllum*, denn in den Baumkronen läuft das Regenwasser rasch ab und die geringen Mengen Humus, in denen die Epiphyten wurzeln, können die Feuchtigkeit nicht lange festhalten. Erst im Jungtertiär, etwa 26–2 Millionen Jahre vor heute, setzte ein kühleres und trockeneres Klima ein, das den Kakteen zuträglicher war. Wenn wir akzeptieren, dass

diese Zeitabgaben immer mit einem gewissen Schätzfehler behaftet sind, dann haben wir mit den 26 Millionen Jahren des Klimawechsels und den 30 Millionen Jahren der Molekularbiologen eine ziemlich gute Übereinstimmung! Wir können also festhalten, dass die ersten Kakteen vor ungefähr 26 bis 30 Millionen Jahren entstanden sind. Das ist zwar deutlich weniger als 90 Millionen Jahre, aber immer noch ein gewaltiges Alter!

Die beiden Amerikas: Vereint und wieder getrennt!

„Dagegen ist bloß dem Neuen Continent eigenthümlich die Cactus Form.“
Alexander von Humboldt, Ansichten der Natur, 1807

Nachdem das Alter der Kakteen geklärt ist, stellt sich die Frage, *wo* sie entstanden sind. Wir kennen heute drei Mannigfaltigkeitszentren – Orte, an denen die Kakteen in mannigfacher Artenfülle vorkommen: Mexiko, die ostbrasilianische Caatinga und der Nordwesten von Südamerika (Peru). Es liegt nahe zu vermuten, dass an einem dieser Zentren auch die Wiege der Kakteen stand. Die Fachleute sind sich heute weitgehend darüber einig, dass dies im nordwestlichen Südamerika der Fall war. Dort finden wir heute noch Vertreter fast aller Unterfamilien der Cactaceae und manche Tribus sind durch ursprünglich wirkende Arten repräsentiert. Von hier aus sind die Kakteen dann nach Süden, Osten und Norden gewandert und irgendwann haben sie auch Mittel- und Nordamerika erreicht. Aber wann? Fast das ganze Tertiär (ca. 65–2 Millionen Jahre vor heute) über waren Süd- und Nordamerika durch die Straße von Panama voneinander getrennt. Nur für kurze Zeit gab es vor etwa 60 Millionen Jahren eine Verbindung. Im Paläozän stießen die beiden Kontinente aneinander, trennten sich jedoch im Eozän (vor 55–34 Millionen Jahren) wieder, wobei das heutige Mittelamerika an der nordamerikanischen Landmasse hängen blieb. Dieser Zustand hielt an bis zum Pliozän. Erst vor 3 Millionen kam es wieder zu einer Landverbindung über die Panamabrücke und es entstand die Situation, die wir heute kennen. Über die alte Landbrücke können die Kakteen nicht nach Norden gewandert sein, weil es sie damals, also vor etwa 60 Millionen Jahren, noch gar nicht gegeben hat!



Bild 134: Die beiden Amerikas vor ca. 50 Millionen Jahren: getrennt
(Abb. erstellt mit einer Simulation der University Berkeley)

So könnte es gewesen sein: Vor etwa 30 Millionen Jahren entstanden im Nordwesten von Südamerika (etwa dort, wo heute der Staat Peru liegt) die ersten Kakteen. Hier liegt eines der drei Mannigfaltigkeitszentren der Kakteen, und das heutige Vorkommen von vielen Formen, die als ursprüngliche Vertreter ihrer Linien gedeutet werden – *Pereskia*, *Quiabentia*, *Austrocylindropuntia*, *Calymmanthium*, *Blossfeldia* –, weist darauf hin, dass hier die Wiege der Familie gestanden haben könnte. Etwa zeitgleich begann die Gebirgsbildung der Anden, in deren Regenschatten neue Trockengebiete entstanden, die von den Kakteen besiedelt wurden. Die Anden, die dadurch entstanden, indem sich die pazifische Meeresplatte unter die südamerikanische Kontinentalplatte schob und das Land anhob, waren damals noch flach und bildeten kein Hindernis für die Ausbreitung der Kakteen. (Wie aktiv dieser Platten noch sind, demonstrierte uns das Erdbeben in Chile im Februar 2010.) Schon bald entstanden die vier heute bekannten Unterfamilien, von denen drei weit verbreitet wurden. Die vierte Unterfamilie, die Maihuenioideae, existiert heute nur noch mit zwei Arten in einem Restvorkommen in den südlichen Anden. Die weniger gut an Trockenheit angepassten Pereskioideae drangen nicht in diese neuen Trockengebiete vor und blieben auf die Bereiche östlich der Anden beschränkt. Vom Nordwesten aus wanderten die Kakteen nach Süden und nach Osten, wo sie in der

brasilianischen Caatinga ein zweites Mannigfaltigkeitszentrum bildeten. Die Caatinga und die innerbrasilianischen Trockengebiete wurden wahrscheinlich über den Umweg des südlicher gelegenen Chaco erreicht, weil der brasilianische Regenwald für die Kakteen der Trockengebiete ein unüberwindliches Hindernis darstellte. Statt dessen entstanden im Regenwald die epiphytischen Formen der Tribus Rhipsalideae. Nachdem die Anden ihre größte Höhe erreicht hatten (was aber erst im Pleistozän der Fall war), konnten sie von den Kakteen nicht mehr überschritten werden – west- und ostantine Formen sind seither getrennt. Auf der Westseite entwickelten sich isolierte Formen wie zum Beispiel die *Copiapoa* der Küstenwüste. Von der Caatinga aus besiedelten die Kakteen die Antillen, die damals weiter westlich lagen als heute und über diese Inselkette erreichten trotz der trennenden Panamastraße einzelne Pionierpflanzen Mittelamerika und begründeten dort die Hylocereeae in den Regenwäldern, sowie die Tribus Pachycereeae und Cactaceae, die in den hier entstehenden Trockengebieten rasch eine Fülle verschiedener Arten ausbildeten. Die Inselwelt der Antillen wurde bereits im Jungtertiär aus dem Meer gehoben und ist damit um einiges älter als die Panamastraße. Die Antillen bilden heute noch einen Bogen, der das nordöstliche Südamerika mit Mittelamerika verbindet. Erst gegen Ende des Tertiärs, vor etwa 3 Millionen Jahren entstand die bekannte Landverbindung zwischen Süd- und Mittel/Nordamerika und die bis dahin rein südamerikanischen Tribus breiteten sich nach Norden aus. Auch hier war für die Kakteen der Trockengebiete der feuchte Regenwald eine natürliche Barriere, sie müssen über die costaricanischen und guatemalischen Trockeninseln nach Norden ‚gesprungen‘ sein, während Vertreter der tropischen Tribus Rhipsalideae leicht in den mittelamerikanischen Regenwäldern Fuß fassen konnten. Die Ausbreitung geschah über den Transport der Früchte durch beeren-verzehrende Vögel, beim ‚Insel-Hüpfen‘ in der Karibik muss auch die Verfrachtung als Treibgut eine Rolle gespielt haben.

Das Ende des Tertiärs und der Übergang in die Jetztzeit – Quartär genannt – ist durch den Beginn einer Reihe von abwechselnden Kalt- und Warmzeiten bestimmt, von denen die letzte Eiszeit erst vor etwa 11.000 Jahren zu Ende ging. Während den Eiszeiten bildeten sich Eiskuppen auf den Hochgebirgen und vom Nordpol aus wuchsen gewaltige Gletschermassen weit landeinwärts. Weil soviel Wasser in den Eismassen gebunden wurde, lag der Meeresspiegel teilweise bis zu 200 Meter tiefer als heute! (Also gerade das Gegenteil von dem, was gegenwärtig geschieht – schmelzende Gletscher und Meeresspiegelanstieg.) Dieser Wechsel von Kalt- und Warmzeiten hatte einen ganz entscheidenden Einfluss auf die Kakteen und andere Pflanzen, weil sich die wärmeliebenden Formen während der Kaltzeiten nach Süden zurückziehen mussten. In Mitteleuropa ist ihnen das nur selten gelungen, weil das Eis von zwei Richtungen her, von den Alpen und von Skandinavien, hereinwuchs. Es blieb nur ein ganz kleiner eisfreier Bereich in Mitteleuropa übrig; besonders wärmeliebende Pflanzen konnten die Alpen nicht überqueren und starben aus. Hierzu ein Beispiel: Die Rosskastanie war früher in Mitteleuropa heimisch, starb aber in einer der Eiszeiten bei uns aus und ist seit dem Ende der letzten Eiszeit dabei, vom Balkan her langsam zurück zu wandern. Wir kennen sie jetzt als Allee- und Parkbaum; aber das sind künstliche Anpflanzungen der Gärtner – auf ‚natürlichem‘ Wege hat die Rosskastanie Mitteleuropa noch nicht wieder erreicht. Anders als in Europa verlaufen die Gebirgszüge Nordamerikas nicht in Ost-West-Richtung, sondern von Norden nach Süden, weshalb sie in den Eiszeiten den Pflanzen ihren Weg in den wärmeren Süden nicht abriegelten. Aus diesem Grund ist die Pflanzen- (und auch die Tierwelt) Nordamerikas so sehr viel artenreicher als die europäische. Aber zurück zu den Kakteen. Auch für sie hatten die Eiszeiten ganz gewaltige Folgen. Die Rocky Mountains waren vergletschert und das Eis, das von Norden kam, reichte bis in das Gebiet von Missouri und Ohio. Der Süden Kanadas, wo heute die Kakteen ihre nördlichste Verbreitungsgrenze haben, und wo im Alttertiär Palmen gediehen, lag unter einer dicken Eisschicht. Die Kakteen mussten nach Süden ausweichen, wo Arten zusammentrafen und sich vermischen konnten, deren Ausbreitungsgebiete vorher weit voneinander getrennt waren. Wenn es gegen Ende einer Eiszeit wärmer wurde, zogen sich die Gletscher wieder zurück und hinterließen nacktes Land, das von Pionierpflanzen rasch besiedelt wurde. Wenn diese Gebiete warm und trocken genug waren, konnten sie von den Kakteen in Besitz genommen werden. Weil es eine Reihe von Eiszeiten gegeben hat, muss es etliche Male derart ‚hin und her‘ gegangen sein. Schwankende Umweltbedingungen und immer wieder neue ‚Pionier‘-Situationen sind aber sehr günstig für die Ausbildung von neuen Arten. Wir können in den Eiszeiten des Quartärs den entscheidenden Motor für die Ausbildung der amerikanischen Trockengebiete sehen sowie für die Artenfülle, die wir heute kennen. Auch die

Kakteen von Südamerika waren von dem Wechsel der Kalt- und Eiszeiten betroffen. Genau wie die Berge der Rocky Mountains waren auch die Gipfel der südamerikanischen Anden vereist. In der Gegend des heutigen Zentralperus war die Vergletscherung so massiv, dass eine Wanderung von Pflanzenarten und ein Austausch zwischen der südlichen und nördlichen Puna, der Hochebene zwischen den beiden Gebirgszügen der Anden, nicht möglich war.

Wir sehen also, dass die heutigen Kakteen sehr jung sind, obwohl ihre Ursprünge vor 26–30 Millionen Jahren lagen. Die Eiszeiten des Quartärs haben die Lebensräume der Kakteen, wie wir sie heute kennen, erst herausgeformt, deren ständige Veränderungen, der Rückzug in wärmere Gebiete während der Eiszeiten, die Ausbreitung nach Norden und Süden in den warmen Zwischeneiszeiten; kurz: der ständige Wechsel der Lebensbedingungen, plus unstabile ökologische Verhältnisse und Eroberung neu entstandener Lebensräume förderten die Artbildung, es muss eine sehr rasche adaptive Radiation stattgefunden haben, die bis heute andauert – in beiden Teilen Amerikas. Die letzte Eiszeit endete erst vor ungefähr 11.000 Jahren. Das zeigt, wie rasch das alles gegangen sein muss. Wir sind fast Zeitzeugen der Evolution der Kakteen. Deshalb kann mit Fug und Recht behauptet werden: die Kakteen sind uralt und gleichzeitig noch sehr jung.

Um zu illustrieren, welche drastischen Veränderungen die Verbindung der beiden amerikanischen Kontinente für die gesamte Lebenswelt – nicht nur für die Kakteen! – hatte, hier noch einige Beispiele. Außer der Cactaceae ist noch eine zweite, zuvor rein südamerikanische Pflanzenfamilie nach Norden vorgedrungen. Gemeint sind die Bromelien, die aber nicht ganz so erfolgreich waren wie die Kakteen. Wir kennen die Tillandsien als Begleitpflanzen in den trockeneren Teilen Mexikos, wo sie manchmal auch als Aufsitzer der Kakteen wachsen. Das ‚Louisiana-Moos‘ (*Tillandsia usneoides*) ist sogar bis nach Florida und Louisiana vorgedrungen. Und unter den Erdbromelien ist die Gattung *Hechtia* das mexikanische Gegenstück zur den südamerikanischen *Dyckia*-Arten. In der Tierwelt gab es ganz gewaltige Veränderungen. Über die Panamabrücke wanderten Kaninchen, Elefanten, Hirsche, Kamelartige sowie Landraubtiere (Bären, Hundartige, Katzen) südwärts. In umgekehrter Richtung, von Südamerika nach Mittel- und Nordamerika wanderten Gürteltiere, Faultiere, Stachelschweine und Beuteltiere. Daran, wie wenig dieser eingewanderten Arten heute noch existieren, können wir erahnen, wie rasch die ökologischen Veränderungen in der jüngsten Vergangenheit vor sich gegangen sein müssen – und all dies geschah in der, geologisch gesehen, kurzen Zeit von nur 3 Millionen Jahren. Elefanten sind in beiden Teilen Amerikas ausgestorben, Faultiere gibt es heute im Norden des Doppelkontinents keine mehr und an Beuteltieren kommt hier nur noch das Opossum, die Beutelratte, vor. Die Landraubtiere, die in Südamerika heimisch wurden, haben dort die meisten Beuteltiere, sowie etliche Riesenformen von Boden-Faultieren, Gürteltieren und Ameisen-Essern ausgerottet, die wir nur noch in Form von Fossilfunden kennen. In der gleichen Zeit haben sich die heutigen, etwa 1.500 Arten der Kakteen entwickelt und noch viel, viel mehr Arten müssen entstanden und wieder vergangen sein. Es wird einem fast schwindlig, wenn man daran denkt, wie viele interessante und sammelwürdige Arten dabei gewesen sein mögen. Sie sind aber ausgestorben, wenn auch auf natürlichem Wege, und damit für uns unerreichbar, da es vermutlich noch nicht einmal fossile Erhaltungen von ihnen gibt. Sie sind weg – für immer, und hier können wir begreifen, was es bedeutet, wenn eine Art ‚ausgestorben‘ ist, wenn das letzte Exemplar erloschen ist: Sie ist verschwunden, für alle Zeiten, und wird nie wieder erscheinen und das gilt natürlich auch für die jetzt lebenden Formen, die nur wegen menschlicher Gier kurz vor der Ausrottung stehen, wie manche *Ariocarpus*, *Turbinicarpus* und vielleicht auch das neue *Astrophytum caput-medusae*, das von Natur aus selten ist. Die Entdecker der Art berichten von nur drei Populationen, die insgesamt nicht mehr als 139 Pflanzen umfassen – also eine Menge, die ein besonders skrupelloser Kakteendieb in wenigen Tagen mühelos abräumen könnte. Aus diesem Grund halten Velazco und Nevárez den genauen Standort geheim. Glücklicherweise wächst das *A. caput-medusae* rasch und lässt sich leicht vermehren (durch Aussaat, durch Warzenpfropfungen und durch Gewebekultur), so dass die Nachfrage bisher durch Kulturexemplare bedient werden kann.

Die Kakteen von Galapagos

„Von *Cactornis* sieht man oft zwei Arten auf den Blüten der großen Kaktus-Bäume klettern, aber alle anderen Arten dieser Finkengruppe halten sich in gemischten Schwärmen auf dem trockenen und unfruchtbaren Boden der unteren Bereiche auf.“ Charles Darwin, *The Voyage of the Beagle*, 1845, über Galapagos-Kakteen

Auch auf den Galapagos-Inseln, etwa 3.500 Kilometer von der südamerikanischen Pazifikküste entfernt, wachsen Kakteen und zwar solche, die es nur hier und sonst nirgendwo auf der Welt gibt. Wie sind sie dahin gekommen? Genau wie das Hawaii-Archipel und die Kanaren sind die Galapagos-Inseln vulkanischen Ursprungs; sie waren nie mit dem Festland verbunden. Nun gibt es in den ozeanischen Platten der Erde Bereiche, in denen flüssige Lava austritt und zu Felsen erstarrt. Nach und nach, wenn immer mehr Lava austritt und erkaltet, bilden sie richtige Untersee-Gebirge, die irgendwann einmal den Meeresspiegel durchstoßen und sichtbar werden. Rechnet man den Teil dazu, der unter Wasser liegt, dann sind diese Gebirge bis zu mehr als 10.000 Meter hoch, also höher als alles, was Reinhold Messmer jemals bestiegen hat.

Bild 135 (links):
Riesenschildkröte
Geochelone nigra
ephippium auf
Pinzón an *Opuntia*
galapageia var.
macrocarpa (nach
Sulloway)

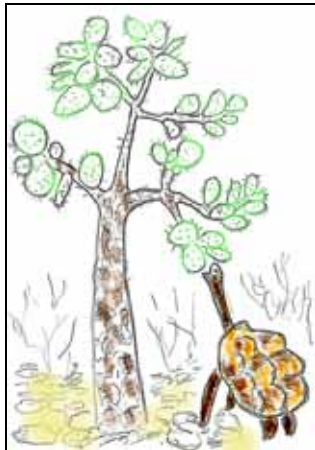


Bild 136 (rechts):
Kaktusfink
Geospiza scandens
an *Opuntia*
(Aufnahme:
Paul Hofmann ©)



Acht Arten leben heute auf den Galapagos: *Opuntia echios* mit fünf Varietäten, *Opuntia galapageia* mit drei Varietäten, *Opuntia megasperma* mit drei Varietäten, *Opuntia saxicola*, *Opuntia helleri*, *Opuntia insularis* und die beiden Säulenformen *Brachycereus nesioticus* und *Jasminocereus thourarsii* mit drei Varietäten. Die beiden Cereen sind vermutlich nah verwandt mit den *Armatocereus*-Arten von den Küsten Perus und Ekuadors. Von hier aus sind wohl auch die Samen ihrer Vorfahren gekommen, von Vögeln verschleppt oder von Winden getragen. Oder sie haben es so gemacht wie die Riesenschildkröten, die auf dem Meer trieben. Bei den großen baumförmigen Opuntien kann man es sich gut vorstellen, wie Sprossglieder oder ganze Pflanzen von einem Orkan in den Pazifik gespült wurden und mit der Strömung zu den Galapagos-Inseln kamen; Opuntien sind ja sehr zäh und können aus jedem Sprossesegment eine neue Pflanze treiben. Nach der Besiedlung muss eine rasche Aufspaltung der Formen stattgefunden haben, weil wir heute auf den Inseln eigene Varietäten finden. Das ist auch bei den Riesenschildkröten so: jede Insel hat ihre eigene Form. Als Darwin mit der ‚Beagle‘ diese Inselwelt anlief und – unter anderem – auch die Schildkröten studierte, konnten ihm die Einheimischen bei jedem Panzer, den er ihnen zeigte, auf Anhieb sagen, auf welcher Insel die Schildkröte gelebt hatte. Im Ökosystem der überwiegend trockenen Inseln nehmen die Opuntien eine zentrale Stellung ein. Landleguane (*Conolophus*) und Riesenschildkröten (*Geochelone nigra*⁷) ernähren sich von ihren Früchten und Sprossgliedern (Bild 135). Interessanterweise wachsen die Opuntien auf den Inseln, auf denen auch Schildkröten leben, vorzugsweise baumförmig, mit hohen Stämmen, während sie auf den Inseln ohne Schildkröten Büsche bilden. Beispielsweise wächst auf der Insel Isabela mit ihrem reichen Schildkrötenbestand nur die baumförmige *Opuntia echios* var. *inermis* und keine der buschförmigen Formen. Hier hat ganz offensichtlich der Selektionsdruck durch die Schildkröten zur Stammbausbildung geführt. Bei *Opuntia galapageia* sind gleich alle Varietäten

⁷ Die Schildkröten-Systematik ist ähnlich kompliziert wie die der Kakteen; für die Riesenschildkröten von Galapagos gibt es noch die Bezeichnungen *Testudo elephantipus* und *Geochelone nigra*, sowie Mischungen aus beiden.

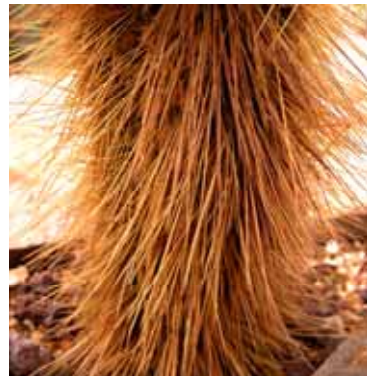
baumförmig. Das Musterbeispiel für die Artenbildung auf den Galapagos-Insel sind natürlich die sprichwörtlich gewordenen Darwin-Finken; vermutlich aus einer Art sind viele Formen hervorgegangen, welche hier die Rollen übernehmen, die in einem Ökosystem auf dem Kontinent Spechte, Samenesser und Insektenesser haben. Und durch Umgestaltung an diese Rollen angepasst sind. Damit kommen wieder die Kakteen ins Spiel, denn der Spechtfink *Cactospiza pallida* benutzt Kakteendornen (und kleine Zweige), um mit deren Hilfe nach Insekten zu stochern; der Kaktusfink *Geospiza scandens* ernährt sich von Samen und Nektar der Opuntien, wobei er auch als Bestäuber auftritt (Bild 136). Manchmal schädigt er sich dabei selbst, weil er, um an den Nektar heranzukommen, den Griffel abzwickt, weshalb diese Blüte selbstverständlich keine Samen hervorbringen kann. Er verzichtet zugunsten eines kurzfristigen Gewinns auf einen langfristigen – ein typisch menschliches Verhalten. Sie können dieses Verhalten erst entwickelt haben, als es schon Kakteen gegeben hat. Also waren diese vor ihnen da, wie ja überhaupt – von den fischessenden Seevögeln einmal abgesehen – sich auf den Inseln erst dann tierisches Leben entwickeln kann, wenn bereits Pflanzen vorhanden sind, von denen sie leben können.

Schildkröten und Kakteen auf Galapagos

Auf den Galapagos-Inseln verbindet die Kakteen und die Reptilien eine gemeinsame Evolution. Die Reptilien ernähren sich von den Kakteen, sorgen aber auch für deren Verbreitung und zum Teil auch für die Bestäubung der Blüten. Besonders schön sieht man den Zusammenhang bei den Riesenschildkröten und den Opuntien. Fast immer, wenn auf der Insel auch Schildkröten leben, entwickeln sich vorzugsweise baumförmige Opuntien, denn dadurch sind die Schildkröten gezwungen, sich von den herabfallenden reifen Früchten zu ernähren und von den in der Trockenzeit abgeworfenen Stammsegmenten. Der Kaktus hat den Vorteil daraus, dass die Schildkröten die unverdauten Samen ausscheiden und so zur Ausbreitung beitragen. Als auf Isabela die Schildkrötenbestände zurückgingen, keimten weniger *Opuntia*-Samen. Es ist also ein gegenseitiger Nutzen. Wegen ihrer Verbreitung und ihrer großen Biomasse spielen die Kakteen eine wichtige Rolle im Ökosystem der Galapagos, nicht nur für Schildkröten oder Landleguane, sondern auch für Vögel. Die Vernetzung der Arten kann gut an dem folgenden Beispiel erkannt werden. Als auf Santa Maria *Opuntia megasperma* var. *megasperma* durch verwilderte Haustiere ausgerottet wurde, starb auch der Fink *Geospiza magnirostris* aus, der sich von den Samen der *Opuntia* ernährt hatte.



Opuntia galapageia, Sprossspitze



Opuntia galapageia, Stammsegment

Insel	Schildkröten	Kakteen
Academy Bay	keine	<i>Opuntia echios</i> var. <i>gigantea</i> (b)
Baltra	keine	<i>Opuntia echios</i> var. <i>echios</i> (s)
Bartolome	keine	<i>Opuntia galapageia</i> var. <i>galapageia</i> (b), <i>Brachycereus nesioticus</i> <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>delicatus</i>
Champion Islet	keine	<i>Opuntia megasperma</i> var. <i>megasperma</i> (b) <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>thouarsii</i>
Darwin	keine	<i>Opuntia helleri</i> (s)
Daphne major	keine	<i>Opuntia echios</i> var. <i>echios</i> (s)
Española	<i>Geochelone nigra hoodensis</i>	<i>Opuntia megasperma</i> var. <i>orientalis</i> (b)

Schildkröten und Kakteen auf Galapagos

Fernandina	keine	<i>Opuntia insularis</i> (s - b) <i>Brachycereus nesioticus</i> <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>sclerocarpus</i>
Gardner	keine	<i>Opuntia megasperma</i> var. <i>orientalis</i> (b)
Genovesa	keine	<i>Opuntia helleri</i> (s) <i>Brachycereus nesioticus</i>
Isabela	<i>Geochelone nigra becki</i> <i>G. nigra guntheri</i> <i>G. nigra microphytes</i> <i>G. nigra vandemburghi</i> <i>G. nigra vicina</i>	<i>Opuntia echios</i> var. <i>inermis</i> (b) <i>Opuntia insularis</i> (s - b) <i>Opuntia saxicola</i> (s - b) <i>Brachycereus nesioticus</i> <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>sclerocarpus</i>
La Plazas	keine	<i>Opuntia echios</i> var. <i>echios</i> (s)
Marchena	keine	<i>Opuntia helleri</i> (s)
Pinta	<i>Geochelone nigra abingdoni</i>	<i>Opuntia galapageia</i> var. <i>galapageia</i> (b) <i>Brachycereus nesioticus</i>
Pinzón	<i>Geochelone nigra ephippium</i>	<i>Opuntia galapageia</i> var. <i>macrocarpa</i> (b)
Rabida	keine	<i>Opuntia galapageia</i> var. <i>profusa</i> (b)
San Cristóbal	<i>Geochelone nigra chathamensis</i>	<i>Opuntia megasperma</i> var. <i>mesophytica</i> (b) <i>Opuntia megasperma</i> var. <i>orientalis</i> (b) <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>thouarsii</i>
San Salvador	<i>Geochelone nigra darwini</i>	<i>Opuntia galapageia</i> var. <i>galapageia</i> (b) <i>Brachycereus nesioticus</i> <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>delicatus</i>
Santa Fe	keine	<i>Opuntia echios</i> var. <i>barringtonensis</i> (b)
Santa Cruz	<i>Geochelone nigra porteri</i>	<i>Opuntia echios</i> var. <i>echios</i> (s) <i>Opuntia echios</i> var. <i>gigantea</i> (b) <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>delicatus</i>
Santa Maria	keine	<i>Opuntia megasperma</i> var. <i>megasperma</i> (b) <i>Jasminocereus thouarsii</i> var. <i>thouarsii</i>
Seymour	keine	<i>Opuntia echios</i> var. <i>zacana</i> (s)
Wolf Islands	keine	<i>Opuntia helleri</i> (s)

(b) = baumförmig, (s) = strauchig

Richtig spannend ist die Anpassung der Drusenköpfe (*Conolophus subcristatus*, Iguanidae) an den Verzehr der dornigen Opuntienfrüchte. Der Verhaltensforscher Irenäus Eibl-Eibesfeldt hat beobachtet, wie diese Leguane die Dornen und Glochiden entfernen, indem sie mit ihren Vorderbeinen an den Früchten kratzen und scharren und dabei die Früchte über den festen Untergrund rollen. Er konnte sogar einen Film darüber drehen. Fast das gleiche Verhalten hat man bei Tuna-Verkäufern in Neapel beobachtet, als sie die Opuntienfrüchte mit der Schuhsohle auf dem Pflaster hin- und herrollten, damit die Glochiden abgingen. Reptilien sind also nicht unbedingt so dumm, wie häufig abgenommen wird.

Die beiden Cereen – *Jasminocereus thouarsii* mit drei Varietäten und *Brachycereus nesioticus* – sind vielleicht erst nach den Opuntien auf die Inseln gekommen und haben deswegen deren Formenzahl noch nicht erreicht, wobei sich *Brachycereus nesioticus* als ‚Zuspätgekommener‘ sogar mit dem küstennahen, nackten Lavafelsen als Lebensraum begnügen musste. Aber das sind Spekulationen. Die Galapagos-Kakteen sind so gut wie nicht in Kultur, was hauptsächlich daran liegt, dass Ekuador, zu dem die Inseln gehören, für alle Arten sehr strenge Schutzbestimmungen erlassen hat.

Wie ein Modell im Kleinen zeigen uns die Galapagos, wie die Besiedlung von Lebensräumen durch die Kakteen ausgesehen haben kann. Zuerst entstehen neue Lebensräume mit trockenem Klima; es sind Lavafelsen im Meer oder unbewohnte Ödländer, kahl und nackt und lebensfeindlich, dann kommen die Kakteen und andere Pionierpflanzen. Sie breiten sich aus und bilden rasch neue Formen. Diese Kakteen bilden die Lebensgrundlage für Tiere, die sich jetzt ansiedeln können. Es entstehen

vielfältige Beziehungen zwischen ihnen. Manche Tiere verzehren Kakteen, andere Arten befruchten sie, wieder andere verbreiten die Samen. Neue Arten entstehen. Das kann alles erstaunlich rasch geschehen. Die jüngsten Inseln im Galapagos-Archipel sind etwa eine Million Jahre alt; die ältesten knapp vier Millionen Jahre. In dieser Zeit haben sich acht Arten von Kakteen entwickelt mit insgesamt neunzehn Varietäten oder Unterarten.

Noch ein paar Worte zur Fernausbreitung. Als Faustregel hatten wir bereits die 1.000 Kilometer-Grenze als Limit für eine leicht mögliche Besiedlung erwähnt. Die Beispiele Galapagos und Hawaii beweisen, dass Fernausbreitung auch über größere Distanzen möglich ist, wobei der Transport von Samen oder anderen Pflanzenteilen mit dem Wind, den Meeresströmungen oder durch Vögel erfolgt. Oft entwickeln sich dann Formen, die wir sonst nirgendwo finden. So sind auf den mitten im Pazifik gelegenen Hawaii-Inseln etwa 95% aller Pflanzenarten Endemiten; es gibt sie also nur auf Hawaii. Solche Fernausbreitungen sind durchaus nichts Ungewöhnliches. Man hat festgestellt, dass zwischen nordafrikanischen Lupinenarten und solchen, die in Südamerika vorkommen, enge verwandtschaftliche Beziehungen bestehen. Hier hat der Wind die Fernverbreitung besorgt und wie zum Beweis finden wir heute noch gelegentlich im Amazonas-Becken Sand aus der Sahara, der von Stürmen über das Meer getragen wurde.

Auch Hawaii, obwohl mit 3.500 Kilometern viel weiter von der südamerikanischen Küste entfernt als die Galapagos-Inseln, wurde schließlich von den Kakteen erreicht. Hier hatte aber der Mensch seine Hand im Spiel, denn er brachte *Opuntia megacantha* auf die Inseln, wo sie sich rasch ausbreitete und zur Plage wurde. Eine Bekämpfung der *Opuntia* wurde zunächst von den Farmern abgelehnt, die sich von den Kakteen eine zusätzliche Quelle für Viehfutter erhofften und erst als die Opuntien auch die natürlichen Weiden überwucherten lenkten sie ein. In der 1950er Jahren wurde dann mit großem Erfolg die Kakteenmotte *Cactoblastis cactorum* ausgesetzt, und sie vernichtete in kurzer Zeit alle *Opuntia megacantha*-Bestände.

Das Rhipsalis-Rätsel

„Wir kennen den Mistel-Kaktus, mit dem Aussehen von Mistelzweigen, mit Beeren und allem.“ W. Watson, Cactus Culture for Amateurs, 1889

Die einzigen Kakteen, die natürlicherweise außerhalb Amerikas (einschließlich der vorgelagerten Inseln, wie jene des Galapagos- und des Fernando de Noronha-Archipels) vorkommen, sind die *Rhipsalis*, die nicht nur Afrika erobert haben, sondern auch Madagaskar, Mauritius, die Seychellen und Sri Lanka. Wirklich ‚natürlicherweise‘? Es war lange Zeit ein Rätsel, wie sie dort hin gekommen sind und völlig geklärt ist diese Frage immer noch nicht.

Es gibt viele Theorien dazu und die vielleicht absonderlichste davon kommt vom anderen Ende der Welt, von einem Kakteenfreund aus Neuseeland. Ihm zufolge sind die Kakteen in Afrika entstanden und zwar bevor sich Afrika und Südamerika voneinander gelöst haben, was vor ungefähr 90 Millionen Jahren der Fall war. Noch vor der Trennung der beiden Kontinente sind die Kakteen nach Südamerika eingewandert und haben dort weite Verbreitung gefunden, während sie im ursprünglichen Heimatland, Afrika, bis auf ein paar ursprüngliche Formen – die *Rhipsalis* – ausgestorben sind. Dieser originellen Theorie gebührt alle Ehre, aber sie kann nicht stimmen, weil *Rhipsalis*-Kakteen eben gerade keine ursprünglichen Formen sind, sondern, im Gegenteil, ziemlich hoch abgeleitete. Man darf nicht den Fehler machen, ihre einfach gebauten Blüten für ursprünglich zu halten, denn diese Einfachheit ist die Folge einer langen Entwicklung. Schlangen, um ein zoologisches Beispiel zu nennen, sind auch einfacher gebaut als die Echsen, von denen sie abstammen – auf dem Weg von der Echse zur Schlange haben sie ihre Beine (fast) vollständig zurückgebildet und auch im Körperinnern hat es Vereinfachungen gegeben, denn die Schlangen haben als Anpassung an die langgestreckte Gestalt einen Lungenflügel zurückgebildet und (die Weibchen) einen Eierstock. Die ‚Out of Africa‘-Theorie mag für die Ahnen der Frühmenschen zutreffen, bei den Kakteen ist sie ganz sicher falsch.



Bild 137: *Rhipsalis baccifera* subsp. *horrida* aus Madagaskar

Von den ernstzunehmenderen Theorien hat sich die mit der Verbreitung durch Vögel durchgesetzt; sie gilt heute allgemein als anerkannt, obwohl der Vogel, der dafür verantwortlich sein könnte, immer noch nicht bekannt ist. Es müsste ein Beerenesser gewesen sein, denn die *Rhipsalis* bringen saftige Beeren mit klebrigen Samen hervor, die von Vögeln sehr gerne verzehrt werden, wobei schon einmal ein Samenkorn am Schnabel oder Gefieder hängen bleiben kann. Solcherart beladen müsste der Vogel seinen Trans-Atlantikflug angetreten haben, um dann, in Afrika angekommen, die Samen zu verlieren oder an einem Zweig abzustreifen. Obwohl noch kein Kandidat für diesen Transport gefunden wurde, können wir sagen: Solche Flugleistungen sind durchaus möglich! Erst in jüngster Zeit hat es der Kuhreiher (*Ardeola ibis*) von Afrika nach Südamerika geschafft: man kann ihn jetzt in der argentinischen Pampa sehen, wo er das gleiche tut, was er schon in Afrika gemacht hat: Den Büffeln folgen und von ihnen aufgeschuchte Insekten fangen. Die arktische Sturmschwalbe (*Sterna paradisaea*) ist etwa so groß wie eine Möve, doch zierlicher, und sie unternimmt einmal im Jahr die abenteuerliche Reise von der arktischen Tundra, wo sie brütet, über Europa, Afrika und Südamerika bis in die Antarktis und wieder retour, wobei sie zweimal den Atlantik überquert. Sie legt dabei insgesamt 35.000 Kilometer zurück. Leider kommen beide Arten nicht als *Rhipsalis*-Verbreiter in Betracht, weil sie keine Beerenesser sind, sondern sich von Fischen oder Insekten ernähren. Natürlich kann die Vogelart, die *Rhipsalis* über den Atlantik brachte, schon ausgestorben sein oder sie hat ihre Flugroute geändert. Wir wissen es nicht.

Eine andere Theorie stammt von dem Kakteenbotaniker Prof. Franz Buxbaum. Nach seiner Meinung ist der Mensch für den Kontinentensprung verantwortlich. Früher machten nämlich britische Kauffahrer auf ihrem Weg nach Afrika und Indien in Brasilien Zwischenstation, um Ladung zu löschen und um ihre Schiffe auszubessern. Im brasilianischen Hafen sahen die Matrosen *Rhipsalis*, die sie an Mistelzweige erinnerten, das klassische britische Weihnachtssymbol⁸ – *Rhipsalis* heißt ja im Englischen ‚mistletoe cactus‘: Mistelzweig-Kaktus, und eine gewisse Ähnlichkeit lässt sich nicht abstreiten, besonders wenn die *Rhipsalis* Beeren tragen. Den rauhen Seebären wurde ganz weich ums Herz, als sie der brasilianischen ‚Mistelzweige‘ ansichtig wurden, sie nahmen welche mit, und warfen sie später, vor der afrikanischen Küste, über Bord, wo sie an Land angetrieben wurden. Den Rest haben dann Vögel besorgt. Soweit die Buxbaum'sche Theorie. Die heutige Verbreitung der außeramerikanischen *Rhipsalis* stimmt erstaunlich gut mit den damaligen Schifffahrt-Routen überein. Aber ein anderer Kakteen-Professor, Werner Rauh, machte sich über die Erklärungen von Buxbaum lustig und nannte sie ein ‚schönes Märchen‘. Sein Gegenargument war, dass die britischen Matrosen aus den brasilianischen Häfen gar keine *Rhipsalis* hatten mitnehmen können, weil dort keine wuchsen. Es gibt aber noch ein anderes Argument, das gegen eine Verbreitung durch Seefahrer spricht. Nach heutiger Auffassung gehören alle *Rhipsalis*-Vorkommen der Alten Welt zur Spezies *Rhipsalis baccifera*, deren Stammform in Süd- und Mittelamerika beheimatet ist. Während zwei weitere Unterarten reine Amerikaner sind, kommt *Rhipsalis baccifera* subsp. *erythrocarpa* in Ostafrika vor, subsp. *horrida* auf Madagaskar und die subsp. *mauritiana* vom tropischen Afrika bis Sri Lanka (einschließlich Mauritius und Seychellen). Die subsp. *horrida* unterscheidet sich von der Stammform in mehrfacher Hinsicht. Bei ihr bleibt das jugendliche Dornenkleid erhalten, sie hat einen vermehrten Chromosomensatz, ist angepasst an trockene Standorte (statt Regenwald) und wächst auf Felsen (statt

⁸ Für uns Mitteleuropäer ist die Bedeutung der eminent britischen Mistelzweige als Weihnachtssymbol bisweilen schwer einzuschätzen. Wie wichtig Mistelzweige für die britische Gefühlswelt sind, zeigt sich zum Beispiel daran, dass selbst in den weitgehend atheistischen Harry-Potter-Bänden der Titelheld den ersten Kuss seines Lebens an Weihnachten unter einem Mistelzweig empfängt (von Mitschülerin Cho Chang, siehe Band 5, Harry Potter and the Order of the Phoenix, dort Seite S. 403).

auf Bäumen). Wenn auch die Artbildung bei den Kakteen sehr rasch erfolgen kann, so erscheint doch ein Zeitraum von nur wenigen hundert Jahren für die Ausbildung von drei Unterarten mit einer Verbreitung über mehrere tausend Kilometer als ziemlich unwahrscheinlich. Die Wanderung der *Rhipsalis* nach Afrika muss schon in vorgeschichtlichen Zeiten stattgefunden haben.

Diesen beiden Theorien – Seefahrer oder Vogelzug – möchte ich nicht unbedingt eine dritte hinzufügen, aber eine kurze Anmerkung sei trotzdem erlaubt. Bei der Fernausbreitung von Organismen spielen Stürme und Wasser eine wichtige Rolle. Wenn im Schwemmland des Amazonas ein Unwetter niedergeht, werden Bäume entwurzelt, die zusammen mit Wurzeln, Lianen und abgebrochenen Ästen schwimmende Inseln bilden können, unentwirrbare Geflechte, die mit den großen Strömen Südamerikas dem Atlantik entgegen treiben. Auf solchen schwimmenden Inseln sitzen sogar oft Tiere. Erreichen diese winzigen Archen Noahs das offene Meer, dann ist eine Fernausbreitung über große Entfernungen nicht ausgeschlossen. Fernausbreitungen über das Meer sind beispielsweise der Grund, warum die Strandflora der Welt recht ähnlich sind. Eine Verfrachtung über den offenen Ozean hinweg ist natürlich etwas anderes als an der Küste entlang treiben, aber es ist vorstellbar, dass *Rhipsalis*, die als Aufsitzer auf Bäumen wachsen, eine solche Reise – die passenden Meeresströmungen vorausgesetzt – hätten überstehen können; und selbst wenn auf der langen Fahrt die Sprosse zugrunde gegangen sind, dann könnten die Früchte mit den Samen überlebt haben.

Evolution der Kakteen

„Es war Urzeit; weit weg lag die wilde Welt und von irgendwo kamen die Kakteen. Allen voran die Opuntien, die Kampftruppe, mit lodern den feuerroten und gelben Blüten. Sie krochen heran, zahllose Arten, Hunderte, Tausende, auf dem Wege, die Länder des Kontinents zu erobern.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Der Ur-Kaktus sah möglicherweise so ähnlich aus wie die meisten heutigen Pereskias – große, strauch- oder baumförmige Pflanzen mit echten Laubblättern –, aber auch hier gibt es unterschiedliche Meinungen, denn manche Kaktologen nehmen an, dass der erste Kaktus eher wie eine *Maihuenia* aussah. Wir bleiben zunächst einmal bei der *Pereskia*-Theorie. Der zufolge waren die ersten Kakteen nicht-sukkulente Bäume mit echten Laubblättern, die in Trockenzeiten abgeworfen werden konnten. Areolen waren bereits ausgebildet und der Lebensraum dieser Bäume war ein warmer, immerfeuchter oder jahreszeitlich trockener Wald. Als das Klima trockener wurde, kam ihnen ihre Fähigkeit zugute, das Laub abwerfen zu können und bei einsetzender Regenzeit neue Blätter zu bilden. Aber dieses Verfahren ist nicht sehr wirtschaftlich, denn mit dem Laubfall gehen viele Nährstoffe und auch kostbares, weil knappes Wasser verloren. Um dieses Problem zu lösen, gibt es gleich mehrere Möglichkeiten und eine davon ist die Sukkulenz, also das Speichern von Wasser in den Pflanzenorganen und dies ist das, was die meisten Kakteen tun. Wenn wir eine *Quiabentia* (Bild 139) anschauen, dann finden wir, dass sie in ihren Blättern und im Stamm Wasser speichert und es sieht fast so aus, als könnte sich dieser Kaktus nicht entscheiden, welchen Weg er einschlagen will: den der Blattsukkulenz oder den der Stammsukkulenz.



Bild 138: *Pereskia quisqueyana*



Bild 139: *Quiabentia zehntneri*



Bild 140: *Maihuenia poeppigii*

Beide sind bei ihr verwirklicht, doch beide sind nur schwach ausgeprägt. Wir wissen heute natürlich, dass die Kakteen den Weg der Stammsukkulenz gewählt haben, doch um das zu erreichen, mussten wichtige Aufgaben des Blattes auf den Stamm, also auf die Sprossachse übertragen werden. Das sind die Photosynthese und der Gasaustausch über die Spaltöffnungen. Gleichzeitig wurde noch etwas Biochemisches erfunden, denn die Kakteen betreiben ihre Photosynthese nach der wassersparenden Variante des CAM-Weges, des *Crassulacean Acid Metabolism*, zu deutsch etwa Crassulaceen-Säure Stoffwechsel. Er wird so genannt, weil diese Variante der Photosynthese zuerst bei den Dickblattgewächsen (Crassulaceae) entdeckt wurde, wo man ihr durch die vermehrte Bildung von Säure auf die Spur kam. Diese Art der Photosynthese wird ausführlicher im Abschnitt Photosynthese: Kakteen sind Pflanzen mit PEP(P) ab Seite 142 erläutert. Wir begnügen uns hier mit dem Hinweis, dass das moderne CAM-Verfahren den Pflanzen hilft, kostbares Wasser einzusparen. Die ‚altmodische‘ Variante der Photosynthese wird C3 genannt. Interessanterweise betreibt *Pereskia* in den Blättern eine C3-Photosynthese, im Stamm aber CAM, während alle anderen Kakteen, mit einer Ausnahme, nur CAM benutzen. Die Ausnahme ist *Maihuenia* (Bild 140), die in Stamm und Blättern ausschließlich nach der alten C3-Methode photosynthetisiert und das ist auch der Grund, warum manche Fachleute annehmen, dass diese Gattung den ursprünglichsten Kakteentypus verkörpert. Die Ähnlichkeit dieser Zwergsträucher zu bestimmten Portulakgewächsen ist ein weiteres Argument. Es kann aber gut sein, dass es sich bei *Maihuenia* um einen isolierten Zweig handelt, der sich abgespaltet hat, bevor die *Pereskia*-artigen, baumförmigen Urkakteen den CAM-Weg erfanden. Auch der Lebensraum der *Maihuenia* ist eigenartig, denn sie wächst in den südlichsten Regionen der südchilenischen und der südwestlichen Anden Argentiniens, ganz unten bis in die Ebene hinab. Dementsprechend verträgt sie in Kultur das feuchte und kühle Klima in Mitteleuropa recht gut, sie ist hier auch winterhart und muss in der Wachstumszeit ständig feucht gehalten werden. Vermutlich hatte *Maihuenia* während der Kaltzeiten ein größeres Verbreitungsgebiet als heute und hat sich, als die Gletscher schmolzen und das Klima wieder wärmer wurde, bis in die südlichen Anden zurückgezogen. Genau so haben es in Europa die Alpenpflanzen gemacht, als es ihnen in der Ebene zu warm wurde.

Dass die *Maihuenia* als einziger Kaktus ihre Photosynthese nach dem ‚altmodischen‘ C3-Verfahren betreibt, ist kein wirklich stichhaltiges Argument für eine Rolle als Urform aller Kakteen, denn der CAM-Weg wurde in mehreren, gar nicht näher miteinander verwandten Pflanzenfamilien erfunden, ganz unabhängig voneinander, und das beweist, dass es sich eher an eine Anpassung an den Lebensraum handelt und nicht um eine Erbfolge. Den CAM-Weg kennen natürlich die Crassulaceae, nach denen er seinen Namen bekommen hat, sowie die Agaven und andere Sukkulente, aber auch Bromelien und epiphytische Orchideen. Etwa 10% aller Pflanzenarten kennen und nutzen CAM.

Nach der Verlagerung von Photosynthese und Gasaustausch in die Sprossachse konnten die Blätter zurückgebildet werden; unter der grünen Rindenschicht bildete sich wasserspeicherndes Gewebe, wodurch sich der Stammumfang vergrößerte. Aber noch etwas anderes musste geschehen. Bei *Pereskia* bildet der Stamm sehr rasch eine Borke aus, wie wir es von unseren Gehölzen kennen: die äußeren Zellen verholzen oder verkorken, und sterben ab. Weil damit natürlich keine Photosynthese mehr möglich war, musste die Borkenbildung unterdrückt werden; wir finden sie heute außer bei *Pereskia* auch nur noch bei den großen stammbildenden Opuntien (siehe Bild 219 auf Seite 187) und einigen Cereen, wie zum Beispiel bei *Calymmanthium* (Bild 142). Ansonsten bleibt die Stammrinde viele Jahre lang grün und ist photosynthetisch aktiv. Besonders eindrucksvoll ist das bei den säulenförmigen Cereen, die ein beträchtliches Alter erreichen können; auf Bild 142 ist die dauerhaft grüne Rinde von einem etwa 30 Jahre alten Exemplar von *Pachycereus pringlei* zu sehen.



Bild 141: Dauerhaft grüne Rinde bei einem etwa 30 Jahre alten *Pachycereus pringlei*



Bild 142: Borkenbildung an noch jungem Stamm, *Calymmanthium substerile*



Bild 143: Laubblattartige Flachsprosse, *Brasiliopuntia*

brasiliensis

Durch den Wegfall der Laubblätter wird zwar der Wasserverlust durch Verdunstung eingeschränkt, aber gleichzeitig wird auch die grüne assimilierende Fläche ganz enorm verkleinert. Einen gewissen Ausgleich finden wir in der Zunahme des Stammumfangs und der Ausbildung von Rippen, weil dadurch wieder eine Flächenzunahme erreicht wird. Einen anderen Weg, und zwar einen äußerst erfolgreichen, sind die *Platyopuntien* gegangen, indem sie abgeplattete Sprosse entwickeln, die in ihrer Form wieder an Blätter erinnern. Laien sprechen die *Opuntia*-Segmente ja in der Regel auch als „Blätter“ an. Bei *Consolea* und *Brasiliopuntia* sind die Segmente so dünn, dass das Licht hindurchscheint (Bild 143). Man könnte hier fast von einem Laubblatt ‚mit anderen Mitteln‘ sprechen, denn echte Laubblätter können nicht wieder gebildet werden, wenn sie erst einmal abgeschafft worden sind (Dollo'sche Regel). Die Ähnlichkeit zu richtigen Blättern zeigt sich bei *Consolea* und *Brasiliopuntia* auch dadurch, dass sie ebenso wie diese bei Trockenheit abgeworfen werden können. Den außerordentlichen Erfolg der *Platyopuntien* erkennen wir nicht nur an ihrem riesigen Verbreitungsgebiet, sondern auch an der hohen Zahl der Arten und ihrer Fähigkeit, neue Lebensräume rasch besiedeln zu können. Auch dabei kommt ihnen die Fähigkeit zugute, Spross-Segmente abwerfen zu können, denn diese können rasch wurzeln und neue Pflanzen hervorbringen. Wenn sie dabei von Tieren verschleppt werden, weil sie in deren Fell hängen bleiben, tragen sie auch zur räumlichen Ausbreitung der Art bei, wie es zum Beispiel in Australien der Fall war.

Bei der Rückbildung der Laubblätter hat es zunächst einen Kompromiss gegeben. *Maihuenia* (Bild 140) und die meisten *Opuntia* haben noch deutlich ausgebildete Blättchen, wenn sie auch spindelförmig sind wie beim europäischen Mauerpfeffer und eher wie dickfleischige Nadeln aussehen denn als Laubblätter mit einer flächigen Blattspreite. Nicht immer sind sie so deutlich ausgeprägt wie bei *Austrocylindropuntia subulata* (Bild 144), aber immer halten sie nur eine Wachstumsperiode lang. Gerade bei dünntriebigen Arten, wie bei *Cylindropuntia leptocaulis* (Bild 145), stellen die Blätter einen großen und wichtigen Anteil der grünen, assimilierenden Fläche.

Bild 144: *Austrocylindropuntia subulata* mit spindelförmigen BlätternBild 145: *Cylindropuntia leptocaulis*

Während die Blätter der *Opuntien* bei Wassermangel gleich abfallen, schrumpeln sie bei *Maihuenia* zu bräunlichen lederartigen Resten ein, die an der Pflanze verbleiben. Durch die weiter fortschreitende Rückbildung sind bei den Kakteen der Unterfamilie *Cactoideae* die Blätter bis auf die Blattbasen (*Podarien*), auf denen die *Areolen* sitzen, vollständig verschwunden, nur manchmal finden sich im Neutrieb mikroskopisch kleine Reste der Blattspitzen, die aber ebenfalls bald abfallen.

Die Weiterentwicklung der Sprossform verlief von den verzweigten baum- oder strauchförmigen Arten zur eintriebigen Form, die wie bei den *Cereen* säulenförmig sein kann, oder, in der höchsten

Stufe der Sukkulenz, kugelförmig. Durch ihre besonderen geometrischen Verhältnisse haben wir bei der Kugel die geringste Oberfläche und damit den besten Verdunstungsschutz.

Neben der Sukkulenz finden wir weitere Anpassungen an die Bedingungen der Trockengebiete. Sonnenlicht ist im Übermaß vorhanden, Hitze und Wind fördern die Verdunstung, es herrscht oft Wassermangel und in Gebirgslagen können große Temperaturunterschiede auftreten. Mit den gleichen Problemen haben die europäischen Alpenpflanzen zu kämpfen und daher ist es nicht erstaunlich, dass die Kakteen ähnliche Anpassungen gefunden haben wie diese. Dazu gehören die Ausbildung von einem weit verzweigten Wurzelwerk, das dicht unter der Erde verläuft, ein Verdunstungsschutz durch Haare, Dornen oder Wachüberzug, der gleichzeitig ein Lichtschutz sein kann und häufig auftretender Zwergwuchs. Selbst die kräftigen, weithin leuchtenden Farben der Blüten haben die Kakteen mit den Alpenblumen gemeinsam, denn in beider Lebensräume sind Insekten nicht häufig, weshalb man schon einigen Aufwand betreiben muss, um auf sich aufmerksam zu machen.

Die Kakteen in feuchten Wäldern haben natürlich ganz andere Verhältnisse in ihrem Lebensraum und deswegen sind ihre Anpassungen auch anders. Besonders wenn das Wasser nicht mehr der begrenzende Faktor für das Wachstum ist, sondern das Licht, wie im tropischen Regenwald, dann kann die Pflanzenoberfläche wieder vergrößert werden. Besonders schön ist das als Entwicklungsreihe in der Gattung *Selenicereus* zu sehen. Während die ‚Königin der Nacht‘, *Selenicereus grandiflorus*, und *Selenicereus validus* (Bild 146) noch cereen-ähnliche, wenn auch schlankere und im Querschnitt fast quadratische oder runde Sprosse besitzen, hat *Selenicereus testudo*, durch die Ausbildung von flügelartigen Rippen seine Oberfläche schon bedeutend vergrößert (siehe Bild 20 auf Seite 36). Diese Reihe wird von *Selenicereus anthonyanus* (Bild 147) und *Selenicereus chrysocardium* (Bild 148) fortgesetzt. Beide Arten bilden flächige, blattförmige Sprosse aus, wobei der von *Selenicereus chrysocardium* fast schon zu einem Farnwedel umgestaltet ist.



Bild 146: *Selenicereus validus*



Bild 147: *Selenicereus anthonyanus*



Bild 148: *Selenicereus chrysocardium*



Bild 149: *Selenicereus pteranthus*

Was ist hier passiert? Die Anzahl der Rippen, von denen ursprünglich mehrere vorhanden sind, wird stufenweise auf zwei verringert. Gleichzeitig werden die Rippen dünner. Schließlich wachsen die Podarien, auf denen die Areolen sitzen, zu lappigen Gebilden aus, die sich in zwei Zeilen versetzt gegenüberstehen, wodurch der optische Eindruck des Farnwedels entsteht. Diesen Wechsel – von mehrkantigem Spross zur zweizeiligen Anordnung – kann man oft sehr schön bei Epiphyllum oder Epicactus-Hybriden sehen. Juvenile Sprosse sind häufig im Querschnitt rund oder mehrrippig und gehen dann, unvermittelt, in das zweizeilige Stadium über. In Bild 192, Seite 175, ist das, hier am Beispiel von *Selenicereus chrysocardium*, dargestellt. Die Erhebungen auf dem runden Sprossteil sind die Podarien (Blattbasen), an deren Spitzen winzige schuppenförmige Blättchen sitzen. In den Achseln dieser Blättchen, die bald abfallen, sitzen die (hier dornenlosen) Areolen. In der linken Bildhälfte geht der mehrrippige Spross in die zweizeilige Form über und die Podarien werden zu blattähnlichen Gebilden. Wir haben also an einer Pflanze einen Teil der Entwicklungsreihe, die sich innerhalb der Gattung *Selenicereus* herausgebildet hat. Auf dem runden Spross-Stück kann man auch sehr schön die Anordnung der Podarien in Spiralzeilen (Parastichen) erkennen, während die Podarien auf dem flachen Spross-Stück in zwei Geradzeilen (Orthostichen) stehen.

Entwicklungslinien

„Da erschienen die Kakteen; sie kamen von irgendwo. Aus der feuchten Tiefe des Tropenwaldes, vielleicht aus dem tausendfachen Stromnetz des riesigen Amazonas. Die Urahnen vergingen in blattbildenden oder gegliederten Nachfahren: Peireskia, Phyllocactus, Epiphyllum, Rhipsalis und Rankcereen durchwucherten die Wirnis von Dschungel und Wald, wurden aufrecht und verließen als stacheltragende Kämpen die geheimnisvollen Tiefen ihrer Herkunft, bereit, die Ferne zu erobern.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Bei den Blütenpflanzen sehen wir einige Entwicklungstendenzen, die sich auch bei den Kakteen wiederfinden lassen. Wir können diese so zusammenfassen: Der Trend geht vom Baum über Strauch zur krautigen Pflanze, bis hin zu den Einjährigen. Man kann das sehr schön bei den Rosengewächsen erkennen. Birne und Apfel sind Bäume, die Rose selbst ist ein Strauch, und die Erdbeere eine krautige Pflanze. Der weniger bekannte Ackerfrauenmantel (*Aphanes*) ist sogar einjährig. Warum sehen die Botaniker hier eine Entwicklungslinie? Intuitiv würden wir das Gegenteil annehmen, denn ist nicht der große, erhabene Baum bei den Pflanzen die eigentliche ‚Krone der Schöpfung‘? Und das einjährige Kraut etwas sehr niedriges? Diese menschlichen Begriffe, wie ‚erhaben‘ oder ‚niedrig‘, sind hier völlig fehl am Platze. Es geht, wie immer in der Biologie, um gelungene Anpassungen an die Umwelt. Unser gegenwärtiges Erdzeitalter ist geprägt durch ständige Klimaveränderungen; ungefähr alle 20.000 Jahre kommt es zu einer Eiszeit (was, verglichen mit dem Alter der Erde, eine sehr kurze Zeitspanne ist), die von einer Warmzeit abgelöst wird. Während der Eiszeiten müssen die wärmeliebenden Arten auswandern in südlichere Gegenden oder sie bleiben und passen sich der Kälte an. Beides können aber kurzlebige Arten besser, wegen ihrer raschen Generationsfolge. Ein Baum, und ebenso ein baumförmiger Kaktus, steht dort, wo er wächst, wohl hundert Jahre oder noch länger, und er benötigt bereits einige Jahrzehnte, um blühreif zu werden. Diese Pflanzen sind deswegen sehr ‚träge‘, wenn sich ihre Lebensbedingungen ändern, und können auch nur ‚träge‘ reagieren. Krautige Stauden und Einjährige sind in dieser Hinsicht viel ‚flinker‘, weshalb sie bei wechselnden Umweltbedingungen im Vorteil sind. Umgekehrt sind Bäume bei langfristig stabilen Umweltverhältnissen im Vorteil.

Auch bei der Blüte gibt es Entwicklungstendenzen. Der Trend geht von ‚viel‘ zu ‚wenig‘, und das gilt für alle Teile der Blüte. Aus vielen Blütenblättern werden wenige, aus ursprünglich spiralig stehenden Staubblättern werden zwei Staubblattkreise, aus diesen wird einer, aus vielen Fruchtblättern werden wenige, und aus freistehenden Fruchtblättern entwickeln sich verwachsene Fruchtblätter. Die Magnolie, ein beliebter Gartenstrauch, gilt nach diesen Regeln als ‚primitiv‘, oder, um es netter zu sagen, als ‚ursprünglich‘, denn sie hat viele Blütenblätter, spiralig angeordnete Staubblätter, sowie viele, nicht miteinander verwachsene Fruchtblätter.

Wie sieht es bei den Kakteen aus? Die wohl urtümlichsten Formen, die Pereskien, sind Bäume oder Sträucher (eine Art ist Liane), die meisten Opuntien sind Sträucher; stärker abgeleitet sind aber die säuligen Formen – ursprünglicher die verzweigten Säulen, moderner dagegen die unverzweigten – und schließlich als höchste Entwicklungsstufe die Kugel, besonders die Zwergformen. Einjährige Kakteen wurden bisher noch nicht gefunden. Der Vorteil dieser Entwicklungsreihe ist wieder, dass die Pflanzen früh blühreif werden und sich in kürzerer Zeit an neue Umweltbedingungen anpassen oder neue ökologische Nischen erschließen können. Buxbaum sprach, vielleicht etwas zu bombastisch, von einem „Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase“. Nun, ein ‚Gesetz‘ ist es sicher nicht, aber eine Entwicklungstendenz schon.

Die Änderungen bei der Blüte entsprechen denen der anderen Blütenpflanzen. Ganz allgemein geht es in die Richtung einer Vereinfachung: das Receptaculum wird kürzer, es trägt mit fortschreitender Entwicklung immer weniger Schuppenblätter und Dornen, die Anzahl der Blütenhüllblätter (Tepalen) geht zurück, ebenso die Zahl der Staub- und Fruchtblätter. Hochentwickelte Blüten haben *Mammillaria* und *Rhipsalis*. Ebenfalls sehr hoch abgeleitet sind die schiefsaumigen Blüten von *Schlumbergera*. (Nach Buxbaum handelt es sich sogar um die am höchsten abgeleitete Blütenform bei den Kakteen.) Auch bei den Samen tut sich etwas: deren Größe nimmt ab, eine glatte, schwarze Testa weicht einer braunen, strukturierten, der Keimling (Embryo) wird kugelförmig, die Keimblätter werden verkleinert, das Speichergewebe ist zunächst das Perisperm, das aber bis auf einen winzigen Rest verschwindet, weil die Speicherfunktion auf den Keimling selbst übergeht.

Nun sind diese Entwicklungslinien aber keineswegs Dinge, die unabänderlich und sklavisch befolgt werden müssen; aber sie geben die generelle Richtung vor, die wir beobachten können. Bei *Mammillaria* finden wir die Endpunkte der drei Entwicklungslinien für Spross, Blüten und Samen vereinigt. *Rhipsalis* hat ähnliche Blüten wie *Mammillaria*, aber keinen Kugelkörper, sondern lange, dünne oft reichverzweigte Sprosse, die natürlich wieder eine Anpassung an den Lebensraum sind, denn was sollte ein Epiphyt mit einem Kugelkörper anfangen? Bei *Myrtillocactus* sehen wir eine Kombination von baumartigem Strauch (eher ‚primitiv‘) und hoch abgeleiteten Blüten. Es kommt eben immer auch auf die ökologischen Gegebenheiten an, welche der Entwicklungslinien sich wie ausprägt. *Schlumbergera* und *Cochemiea* weichen vom Trend der Vereinfachung der Blüte wieder ab und entwickeln komplizierte Gebilde, die der Bestäubung durch Kolibris dienen. Manche Arten, wie die tagblühenden *Echinopsis* (*Lobivia*), haben den verloren gegangenen zweiten Kreis der Staubblätter wieder reaktiviert, ebenfalls deswegen, weil dies der Befruchtung dienlich war.

Ganz allgemein sind Organismen natürlich nicht ‚wahlfrei‘, was ihre Entwicklungsmöglichkeiten angeht. Diese werden zum einen bestimmt durch das genetische Potential, zum anderen durch die Umwelt. Außerdem müssen alle Teile des Organismus harmonieren. Ein Lebewesen kann nicht eine Struktur beliebig optimieren – das funktionale Zusammenwirken mit den anderen Strukturen muss bei jedem Evolutionsschritt gewährleistet bleiben und deswegen sind nicht alle Kombinationen auch möglich. Das Zusammenspiel der einzelnen Strukturen wird bereits während der Embryogenese überprüft. Klappt es nicht, dann greift bereits hier die Selektion ein.

Frühe Evolution der Kakteen

Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. Erika J. Edwards, Reto Nyffeler and Michael J. Donoghue. American Journal of Botany 92(7): 1177–1188. 2005. Copyright 2005 Botanical Society of America, Inc.

Durch Untersuchungen an *Pereskia* kommen die Autoren zu folgenden Schlussfolgerungen: Die ersten Kakteen entstanden vermutlich im südlichen Südamerika oder im Westen des mittleren Südamerikas. Später erfolgte eine Aufspaltung, die eine nördliche Linie von der älteren südlichen trennte. Zur Entwicklung der typischen Kakteengestalt wurde die Photosynthese von den Blättern in den Stamm verlagert, wobei die Verzögerung der Borkenbildung und die Entwicklung von Spaltöffnungen der Umwandlung der Stammrinde in spezialisiertes Photosynthesegewebe zeitlich vorausgegangen sein muss.

Frühe Evolution der Kakteen










Pereskia wurde lange Zeit als „Urform“ der Kakteen angesehen. Es handelt sich jedoch bei dieser Gattung um eine uneinheitliche Gruppe, die aus zwei Linien besteht – einer karibischen Linie und einer Linie im südlichen Südamerika und in den Anden, wobei letztere dem Kern der übrigen Kakteen näher stehen. Die Entwicklung des unterständigen Fruchtknotens scheint zweimal unabhängig voneinander erfolgt zu sein. Einmal bei den karibischen *Pereskia* und zum zweiten in der Kerngruppe der Kakteen. Die meisten der *Pereskia*-Arten, die dem Kern nahestehen, zeigen bereits verzögerte Borkenbildung und Spaltöffnungen im Stamm, es fehlen ihnen jedoch weitere Spezialisierungen des Sprosses, die bei den Kern-Kakteen zu finden sind, wie Differenzierung des Rindengewebes in spezialisierte Zelltypen, große luftgefüllte Interzellularen und eine gut ausgeprägte Hypodermis (Zellschicht unter der Epidermis mit verdickten Zellwänden).

Daraus ist zu schließen, dass verzögerte Borkenbildung und Spaltöffnungen in der Rinde zu den ersten Schritten beim Übergang zur Photosynthese von den Blättern in den Stamm gehörten (und der Entstehung der Kaktusform). Zudem kam es während der frühen Evolution der Kakteen zu einer grundlegenden Nord-Süd-Aufspaltung, wobei die Unterfamilien Opuntioideae und Cactoideae ihren Ausgang im südlichen Südamerika oder im Westen des mittleren Südamerikas nahmen.

Wildlebende Kakteen in Mitteleuropa

Franz Essl and Johannes Kobler. Spiny invaders – Patterns and determinants of cacti invasion in Europe. Flora (erscheint 2009). Copyright 2008 Elsevier Verlag

Europa ist Heimat von 23 verschiedenen Kakteenarten, die sich auf neun Länder verteilen. Natürlich stammen sie ursprünglich alle aus Amerika, wurden hier freigesetzt oder verwilderten und gehören nun zu den etablierten Arten, was bedeutet, dass sie sich ohne Zutun des Menschen hier halten und fortpflanzen können. Natürlich bestehen enorme Unterschiede zwischen den Ländern, die klimatisch und historisch bedingt sind (siehe nachfolgende Tabelle).

Taxon									
<i>Austrocylindropuntia cylindrica</i>						l-e			
<i>A. subulata</i>				w-e		w-e		l-e	
<i>Cereus repandus</i>				l-e				g	
<i>Cylindropuntia imbricata</i>				g				l-e	g
<i>Cyl. rosea</i>								l-e	
<i>Cyl. spiniosor</i>								l-e	
<i>Hylocereus triangularis</i>								l-e	
<i>H. undatus</i>								l-e	
<i>Opuntia ammophila</i>								l-e	
<i>O. 'Bernichiana' Hort.</i>								l-e	
<i>O. crassa</i>				g					
<i>O. dejecta</i>						l-e			
<i>O. dillenii</i>						l-e	l-e	w-e	

Wildlebende Kakteen in Mitteleuropa								
<i>O. engelmannii</i>								l-e
<i>O. ficus-indica</i>		w-e		w-e		w-e	w-e	w-e
<i>O. huajuapensis</i>								g
<i>O. humifusa</i>		l-e		w-e	l-e	w-e		l-e
<i>O. microdasys</i>				g			g	l-e
<i>O. monacantha</i>				w-e		g		g
<i>O. phaeacantha</i>	l-e			g		w-e		l-e
<i>O. robusta</i>						l-e		
<i>O. stricta</i>				w-e		l-e	g	l-e
<i>O. tuna</i>				w-e		l-e		w-e

Schweiz, Österreich und Deutschland hervorgehoben; g = gelegentlich vorkommend; ; l-e = lokal etabliert (1-5 Vorkommen, kleine Populationen); w-e = weitverbreitet etabliert (mehr als 5 Vorkommen, beträchtliche Populationsgrößen); die Namen der Taxa wurden an die aktuelle Nomenklatur angepasst, wodurch dreimal Synonyme zusammenfallen (*Opuntia imbricata* = *Cylindropuntia imbricata*; *Opuntia maxima* = *O. ficus-indica*; *Opuntia caespitosa* Rafinesque 1830 = *O. humifusa*); *O. 'Bernichiana'* Hort. ist eine Gartenform. Ansonsten wurde *Cereus triangularis* zu *Hylocereus triangularis*, *Cereus peruvianus* zu *C. repandus*, *Opuntia subulata* zu *Austrocylindropuntia subulata* und *Opuntia rosea* zu *Cylindropuntia rosea*.

Europäische Kakteenländer sind demzufolge Österreich, Kroatien, die Tschechische Republik, Frankreich, Deutschland, Italien, Portugal, Spanien und die Schweiz. Kakteenfrei sind (bisher ?) Belgien, Dänemark, Finnland, Ungarn, Irland, Luxemburg, die Niederlande, Norwegen, Polen, Slowakien, Slowenien, Schweden und Großbritannien. (Andorra, Liechtenstein, Monaco, der Vatikanstaat, San Marino, Malta, Zypern und die Gesamtheit der Makaronesischen Inseln [Kanaren, Madeira, Azoren] wurden leider nicht in diese Untersuchung miteinbezogen, ebenso wenig wie der südöstliche Balkan.)

Natürlich überwiegen die robusten Opuntien, aber es gibt auch *Cylindropuntia*, *Austrocylindropuntia*, eine *Cereus*-Art und – als Exoten – zwei *Hylocereus*.

Hauptland der europäischen Kakteen ist Spanien mit 19 Arten, gefolgt von den anderen südwestlichen Sonnenstaaten – Italien mit 11, Frankreich mit 10 und Portugal mit 4 Arten. Ihren Vorlieben zufolge gedeihen Kakteen an trockenen, offenen Standorten auf Böden mit saurem, silikatischen Grundgestein. Also auf Felsformationen und Mauern, Trockenrasen, der mediterranen Macchia und auf trockenen Ruderalflächen.

Typisch ist hier das Vorkommen der einzigen deutschen Art, *Opuntia humifusa*, auf steinigem Bahndamm im Lahntal in Hessen. Weitere Vorkommen von *O. humifusa* sind seit ca. 1900 vom Kaiserstuhl bekannt.

Doch die ersten Aufzeichnungen der Art gab es bereits zwischen 1762 und 1768 für die Schweiz (Wallis), wo *O. humifusa* weitreichend etabliert ist (d.h. mehr als fünf große Vorkommen). Und *O. imbricata* kommt im Land der Eidgenossen wenigstens 'gelegentlich' vor.

Wie Deutschland kann Österreich nur eine einzige Art sein Eigen nennen. *Opuntia phaeacantha* ist lokal etabliert in Niederösterreich und wächst beispielsweise bei Dürnstein, Wachau, auf Silikatfelsen, wo sie Mitte Oktober mit reifen Früchten angetroffen werden kann.

Wildlebende Kakteen in Mitteleuropa

Opuntia phaeacantha mit reifen, samenhaltigen Früchten auf Silikaffelsen bei Dürnheim (Wachau, Österreich), am 11. Oktober 2005 (Aufnahme: Franz Essl ©)

Auch in der Tschechischen Republik ist mit *O. monacantha* nur eine Art etabliert; zudem kommt sie nur 'gelegentlich' vor. Es gibt also ein Gefälle von West nach Ost sowie eines von Süd nach Nord.

Widmen wir uns den Wanderwegen. Zunächst waren es Pflanzen, die von Bauern als Viehfutter und zur Fruchternte angebaut wurden und dann verwilderten (z.B. *O. ficus-indica*). In den letzten Jahrzehnten kamen 'Flüchtlinge' aus dem Gartenbau hinzu und absichtliche Auspflanzungen von Kakteenfreunden; sie sind heute die dominanten Verbreitungspfade für Neuansiedler. Haben sich die Pflanzen erst einmal etabliert, dann tut die natürliche Verbreitung der Samen durch Vögel und Säugetiere das Ihre.

Und damit haben wir unter Umständen ein Problem. Nicht in Mitteleuropa, aber im Mittelmeerraum, wo die klimatischen Bedingungen den eingewanderten Kakteen so sehr zuträglich sind, dass sie sich in Massen entwickeln und damit zur Plage ('Kakteenpest') werden können. Zum Beispiel in Portugal, im Naturschutzgebiet 'Dom António Xavier Pereira Coutinho', in der Nähe von Lissabon (siehe Aktuelle Pest in Portugal, Seite 276). Nun ist es nicht so, dass sich niemand über die neuen und interessanten Gäste als Bereicherung der heimischen Flora freuen würde. Das Problem entsteht vielmehr durch die Massenentwicklung, wodurch einheimische (vor allem) seltene Arten verdrängt werden und (ebenfalls seltene) Biotop in ihren Eigenschaften verändert werden. Dann werden die neuen Freunde zu Feinden. Und die müssen nun einmal bekämpft werden.

(Anmerkung: Die obige Tabelle steht im übrigens Widerspruch zu den Ausführungen im Abschnitt Aktuelle Pest in Portugal Seite 276, wo als Pestkakteen im Naturschutzgebiet 'Dom António Xavier Pereira Coutinho' die Arten *Opuntia stricta* und *O. ficus-indica* genannt werden, während hier *O. stricta* unter 'gelegentlich' firmiert. Zudem werden für das Naturschutzgebiet noch *O. leucotricha* und *O. monacantha* genannt, die in der Tabelle entweder völlig fehlen (*O. leucotricha*) bzw. für Portugal fehlen (*O. monacantha*). Das ist natürlich keine böse Absicht; solche Widersprüche entstehen durch Kommunikationsprobleme, unvollständige Erfassung der Flora und den bekannten Namens-Wirrwarr bei der Gattung *Opuntia*.)

Ökophysiologie – wie sie leben

„Die gelbblühende *Opuntia Ovallei* erreicht die ewige Schneegrenze, und übersteigt dieselbe da, wo einzelne Felsmassen unbedeckt hervorragen.“ Alexander von Humboldt, Ansichten der Natur, 1807, über die hochalpine *Maihueniopsis glomerata*

So vielfältig wie die Gestalten der Kakteen sind auch ihre Lebensräume und ihre Lebensformen. In ihrem gewaltigen Verbreitungsgebiet, das sich vom mittleren Kanada bis nach Patagonien fast über den gesamten amerikanischen Doppelkontinent erstreckt, besiedeln sie Halbwüsten, Hochgebirge, Küstenwüsten, Trockenwälder, die Feuchtpuna der Innenanden, nackte Felsen und tropische Regenwälder. Trotzdem gibt es Gemeinsamkeiten. Immer ist der Wassermangel das Hauptthema und immer sind es Pflanzen mit einem hohen Lichtbedarf. Das gilt auch für die als Aufsitzer auf Bäumen wachsenden Kakteen der Regenwälder, denn das spärliche Substrat, das sich in den Astgabeln sammelt und in dem sie wurzeln, oder die Baumrinde, an die sie sich klammern, können nur wenig Feuchtigkeit speichern.

Nicht ohne meine Amme!

„Geographische Verbreitung. In Mexiko, nördlich von Matehuala, unter *Prosopis-Gesträuch*“ Karl Schumann, Gesamtbeschreibung der Kakteen, 1903, über *Ariocarpus kotschoubeyanus*

Kakteensämlinge der Trockengebiete sind in ihrer ersten Zeit nichts anderes als nackte, schutzlose Kügelchen (siehe Bild 313 und Bild 314, Seite 226), prall gefüllt mit Wasser und Nährstoffen und deshalb sehr interessant für hungrige und durstige Nagetiere oder Insekten. Die meisten Sämlinge sterben allerdings durch schlichtes Vertrocknen, nicht durch das Verspeistwerden. In den kurzen Monaten der Regenzeit muss sich der Sämling deshalb so weit entwickeln, dass er die nachfolgende Trockenzeit überleben kann. Das gelingt nicht immer. In manchen Jahren beträgt die Sämlingssterblichkeit im ersten Jahr bis zu 100 Prozent. Man sieht das sehr gut beim Saguaro (*Carnegiea gigantea*), der Charakterpflanze von Arizona (einer der ökologisch am besten untersuchten Kakteen): da fallen komplette Jahrgänge oder sogar Reihen von aufeinanderfolgenden Jahrgängen aus, weil nicht ein einziger Sämling überleben konnte. Für andere Arten gilt das auch. Bei *Ferocactus cylindraceus* konnte man zeigen, dass nur 8 Jahre von 18 (also weniger als die Hälfte!) klimatisch so begünstigt waren, dass Sämlinge dieser Art überleben konnten. Und das trotz der schützenden Amme.

Viele Kakteen, vielleicht sogar die meisten, können nämlich nur im Schutz einer Amme gedeihen. Das gilt sogar für die Riesen unter ihnen, und meistens ist die Amme ein Strauch oder ein Baum aus der Familie der Schmetterlingsblütler (Leguminosen). Bei *Neobuxbaumia tetezo* in Puebla (Mexiko) heißt sie *Mimosa louisiana*, bei *Echinopsis (Trichocereus) pasacana* (Argentinien) ist es der Kreosotbusch *Larrea divaricata* (Bild 150), bei *Pachycereus pringlei* in Niederkalifornien ist es *Prosopis glandulosa* und bei *Carnegiea gigantea* (Sonora, Arizona) *Cercidium microphyllum*.

Bild 150: Eine Amme: *Larrea divaricata*

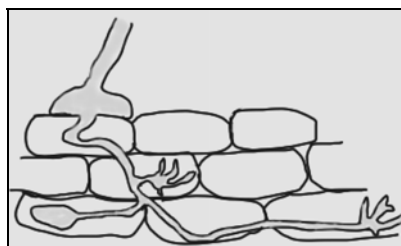
Bild 151: Unter ihrem Schutz gedeihen Kakteen

Die Amme vom Cardon, dem gewaltigen *Pachycereus pringlei*, gab zunächst einige Rätsel auf. Man hatte Sämlinge herangezogen und setzte sie, geschützt durch Drahtkäfige, im mexikanischen Freiland am Standort unter zwei Leguminosen-Bäumen aus und verfolgte ihr Wachstum acht Jahre lang. Als Ergebnis kam heraus, dass sie unter dem Mesquite (*Prosopis glandulosa*) besser gediehen als unter Eisenholzbäumen (*Olneya tesota*). Es gab aber unter den Mesquite kaum wildlebende Exemplare, dafür aber unter Eisenholz sehr viele! Das Rätsel löste sich dann auf, als man untersuchte, wie die Samen verbreitet werden. Wichtig für ihre Verbreitung ist ein hübscher kleiner Vogel (*Auriparus flaviceps*), der sich von den Früchten des *Pachycereus pringlei* ernährt. Und dieser Vogel nistet wo? Vorzugsweise in den Eisenholzbäumen! Damit war das Rätsel gelöst: der Vogel trägt die Nahrung zum Nest, füttert seine Jungen damit und die scheiden die Samen mit dem Kot wieder aus, der genau unter dem Nistbaum landet.

Doch nun wieder zurück zur Amme. Wenn wir die Standorte der Kakteen in den Trockengebieten besuchen, dann fällt uns oft auf, dass die Pflanzen nicht über die ganze Fläche gleichmäßig verteilt sind, sondern in Gruppen, in Klumpen quasi, in regelrechten ‚Pflanzeninseln‘ zusammenstehen. Zwischen den Pflanzeninseln, die häufig von einem Baum oder Strauch überkront werden, ist kahles Land, oft ohne einzige lebende Pflanze. (Das kann sich zur Regenzeit ändern, wenn sich diese kahlen Stellen mit einjährigen Kräutern bedecken, die rasch wachsen, blühen und Samen ansetzen, bevor sie mit der einsetzenden Trockenzeit wieder absterben.)

Pilze und Bakterien helfen den Kakteen

„Zwischen Baum und Strauch, um die Beine der mächtigen Yuccas, lebt eine Menge kleiner Stachelträger.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930



Pilzfäden in Pflanzenwurzel

Aber warum braucht der Kaktus überhaupt eine Amme? Das kleine nackte Sämlingskügelchen ist sehr anfällig gegen Austrocknen und gegen Verbrennungen durch die starke Strahlung. In den Pflanzeninseln hält sich die Feuchtigkeit länger, das Blätterdach bietet Sonnenschutz, extreme Temperaturen werden abgemildert. Am wichtigsten ist aber vermutlich der Boden. Bei den Böden der Trockengebiete handelt es sich um sehr junge Böden, mit geringem Verwitterungsgrad und geringer Tiefe (oft nur 10 bis 20 Zentimeter). Sie sind arm an Humus, arm an Stickstoff und Phosphor und nicht selten ausgesprochen basisch (mit pH-Werten von 8 und 9). Das sind alles Dinge, die einem Pflanzenwachstum nicht gerade förderlich sind. Der Boden unter der Amme ist dagegen tiefgründiger, von feinerer Struktur und enthält mehr Humus, mehr Nährstoffe und der pH-Wert ist etwas in die saure Richtung verschoben. Daher besseres Wachstum der jungen Kakteen. Der Humus entsteht aus dem abgefallenen Laub der Amme, die auch für die Anreicherung von Stickstoff und Phosphor gesorgt hat. Es handelt sich, wie schon erwähnt wurde, um Schmetterlingsblütler, und als solche können sie, ebenso wie Gartenbohnen, Lupinen und die Robinien unserer Parkanlagen, den Boden mit Stickstoff anreichern. Sie tun das mit Hilfe von Bakterien in ihrem Wurzelbereich (*Azospirillum*). Auch der erhöhte Phosphatgehalt geht auf die Amme zurück; es ist eine lokale Anreicherung durch die Anhäufung von organischem Material im Bereich der Pflanzeninseln. Für die leichte Ansäuerung des Bodens sind die *Azospirillum*-Bakterien verantwortlich, denn sie scheiden Säuren aus.

Es kommt aber noch doller. Etliche Kakteen leben mit einem Pilz in enger Lebensgemeinschaft, der wohlbekannten Mykorrhiza. Es handelt sich dabei um ein echtes gegenseitiges Nehmen und Geben. Der Pilz, der mit den Wurzeln der Kakteen verbunden ist, und damit indirekt deren Wurzelraum erweitert, liefert der Pflanze Nährstoffe, die er besser aufschließen kann als sie (z.B. Eisen), der Kaktus gibt im Tausch dafür Assimilate seiner Photosynthese her (z.B. Zucker). Vermutlich ist das Zusammenleben mit dem Pilz auch ein Grund dafür, dass Kakteen auf den etwas angesäuerten, aber immer noch basischen Böden gedeihen können. Man fand bei fast allen Kakteen Niederkaliforniens, die man bisher in dieser Hinsicht untersucht hat, eine mehr oder weniger starke Verbindung mit dem Pilz. Am stärksten war sie bei *Mammillaria poeselgeri*.

Außer Bäumen und Sträuchern gibt es noch andere Ammen, ganz komische sogar. Die Amme von *Leuchtenbergia principis* (wahrscheinlich auch die von *Astrophytum caput-medusae*) ist die *Agave lecheguilla*. Natürlich kann auch ein älterer Kaktus Amme sein, z.B. die Mutterpflanze, oder sogar ein Stein, eine Felsspalte oder ein Grasbüschel. (Nach einer ganz neuen Arbeit sollen Steine als Ammen für Mammillarien im Tehuacán Valley, Mexiko, sogar wichtiger sein als Pflanzenammen.) Die Amme von *Mammillaria microcarpa* und *Echinocereus engelmannii* ist die *Cylindropuntia fulgida*. Entscheidend ist, dass Schutz gewährleistet wird und die Bodenqualität besser ist. *Echinocereus sciurus* hat oft einen Stein als Amme; die Wurzeln verlaufen dann direkt unter der Auflagefläche des Steins weil sich hier die Feuchtigkeit besser halten kann. In Felsspalten sammelt sich manchmal Humus an, der eingeschwemmt wurde. Als Schüler habe ich nach dem Unterricht eine Zeitlang in einer Import-„Gärtnerei“ gearbeitet. Wir kriegten manchmal Lieferungen von Lobivien (*Echinopsis*), die in Felsspalten gewachsen waren und deren Körper dabei die Form der Amme angenommen hatte, als seien sie in diese hineingegossen worden.

Mindestens zwei Ausnahmen kennen wir aber in Bezug auf die Abhängigkeit von einer Amme: das eine sind Opuntien, die sich vegetativ vermehren, deren Sprossglieder abbrechen und durch Tiere oder Wind verfrachtet werden. Diese Sprossglieder sind robust genug, um auch im offenen Bereich, außerhalb der Pflanzeninseln wachsen und gedeihen zu können. Die zweite Ausnahme finden wir in der Küstenwüste von Sinaloa (Nordwest-Mexiko). Hier wachsen die Kakteen, zum Beispiel *Echinocereus sciurus*, *Mammillaria dioica* und *Mammillaria mazatlanensis*, durchaus auch freistehend. Allerdings haben wir hier auch mildere Verhältnisse als in der Binnenwüste der Sonora. Die Temperaturen sind ausgeglichener und vom Pazifik kommt feuchte Luft mit häufigen Nebel- und Taubildungen. Außerdem ist der Boden (auf der Basis von Granit) mit pH-Werten von etwa 6 recht sauer. Eine Amme scheint dann entbehrlich zu sein.

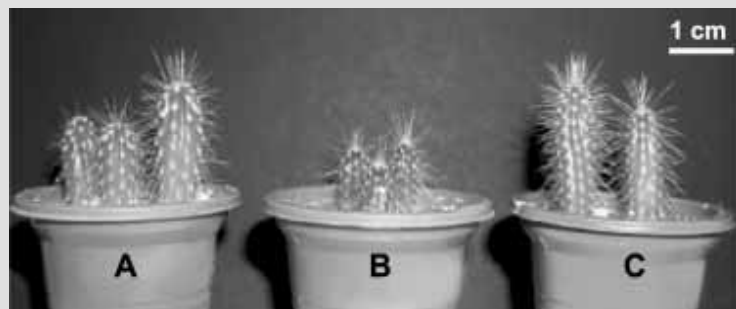
Endophytische Bakterien in Kakteen

M.E. Puente, C.Y. Li and Y. Bashan: Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 66 (2009) 402-408. Copyright Elsevier Verlag

Verschiedene Wüstenpflanzen, hauptsächlich Kakteen, wachsen in den heißen Trockengebieten von Niederkalifornien ohne erkennbare Mengen Erde an felsigen Hängen, auf Felsbrocken oder auf erkalteten Lavaströmen, darunter auch der ‚Cardón‘ – *Pachycereus pringlei*. Wie schaffen die das eigentlich? Eine Assoziation mit Bakterien hilft Sämlingen von *Pachycereus* bei der Besiedlung von nacktem Lavagestein. Diese Bakterien fördern die Verwitterung des Gesteins, lösen wichtige Nährstoffe aus der Lava heraus, binden Stickstoff aus der Luft und bilden organische Säuren.

In der Untersuchung, über die hier berichtet wird, wurden im Feld gesammelte Samen von *Pachycereus pringlei* zunächst durch den Einsatz von Antibiotika keimfrei (bakterienfrei) gemacht. Ein Teil der Samen wurde mit endophytischen Bakterien (6 verschiedene Arten) beimpft, ein anderer Teil blieb keimfrei und diente zur Kontrolle. Die Beimpfung (Inokulation) erfolgte unter Vakuum (600 mm Hg).

Kulturbedingungen: Lavabrocken wurden durch Erhitzen auf 250 °C ebenfalls keimfrei gemacht, zu Steinmehl vermahlen und abgeseibt (Partikelgröße <90 µm; zum Vergleich: 1000 µm = 1 mm). Vier Gramm dieses Steinmehls wurden mit 23 Gramm pulverisierter Perlite vermischt und in Töpfe abgefüllt. Nach Bewässerung mit 50 Milliliter destilliertem Wasser wurden pro Topf 10 Samen ausgebracht und mit einer 5 Millimeter dicken Schicht trockener Steinmehl-Perlite-Mischung bedeckt. In einer Klimakammer wurden die Aussaaten bei 30 °C, einer Lichtperiode von 12 Stunden und einer Lichtintensität von 70 µmol m⁻² s⁻¹ gehalten. (Zum Vergleich: In Wüsten sind die Lichtintensitäten 500 µmol m⁻² s⁻¹ und mehr.) Alle 15 Tage wurden die Töpfe mit 25 Milliliter von Hoaglands Nährlösung gegossen. Nach 12 Monaten wurden die Pflanzen geerntet und ihre Größe bestimmt.



Zwölf Monate alte Sämlinge von *Pachycereus pringlei* (Cardon). A) Beimpft mit *Pseudomonas* sp. SENDO2, B) ohne Bakterien, C) beimpft mit *Bacillus* sp. SENDO 6 (bitte beachten, dass die Pflanzen unter sehr geringen Lichtintensitäten herangezogen wurden; vergl. Bild 92, S. 67; Fensterbankkultur, Südfenster)

Ergebnisse: Bei der Keimung (nach 11 Tagen ermittelt) gab es keine Unterschiede. Von den keimfrei gemachten Samen gingen 74% auf; bei den anderen waren es 77%. Anders jedoch beim Wachstum. Trockengewicht, Volumen, Wurzellänge und Länge des Körpers waren bei den mit Bakterien beimpften Pflanzen größer. Durch mikroskopische Aufnahmen konnte nachgewiesen werden, dass die Bakterien die Wurzeln der Kakteen besiedelt hatten. Das verbesserte Wachstum der inokulierten Pflanzen war auf eine verstärkte Freisetzung von Phosphor, Eisen, Magnesium und Kalium aus dem Steinmehl-Perlite-Substrat zurückzuführen.

(Abbildung aus der besprochenen Arbeit ©)

Mord an der Amme

Um es ganz unverblümt zu sagen: Manche Kakteen bringen ihre Amme mit der Zeit um. Am meisten wissen wir über solche ‚Morde‘ wieder vom Saguaro (*Carnegiea gigantea*). Das Drama vollzieht sich aber quasi in Zeitlupe, denn es dauert einige Jahrzehnte. Der Saguaro wächst, wie viele der großen Säulenkakteen, nur sehr langsam. Ein gerade blühfähig gewordenes Exemplar von 2 Metern Höhe ist zwischen 50 und 80 Jahren alt. Etwa in diesem Alter beginnt er auch, die Krone seiner Amme zu durchstoßen, wobei er Äste und Blätterdach beschädigt. Die eigentliche Todesursache ist aber eine andere. Wir wissen, dass der Saguaro außer einer kurzen Pfahlwurzel zur Verankerung der mächtigen Säule seine Wurzeln flachgründig unter der Erde ausbreitet. Diese Wurzeln können dabei eine Fläche von hundert Quadratmetern abdecken, liegen aber nur 15 Zentimeter tief. Seine Amme, der Paloverde oder *Cercidium microphylla*, besitzt ein ähnlich flaches und ausgedehntes Wurzelwerk, das aber unter dem des Saguaros liegt. Die Folge: der Kaktus schirmt mit seinen Wurzeln den Niederschlag von den Wurzeln der Amme ab und säuft ihr buchstäblich das lebensnotwendige Wasser weg, wodurch ihr Wachstum vermindert wird, bis sie schließlich stirbt. Nun scheint das sehr dumm zu sein, denn wenn er seine Amme schädigt, können unter deren Schutz keine kleinen Saguaros heranwachsen. So gravierend ist es allerdings nicht, denn das komplette Drama kann sich über 50 bis 100 Jahre hinziehen, in dieser Zeit kann die Amme sich fortpflanzen und für viele neue Paloverde-Bäumchen sorgen, die eine neue Generation Saguaros beschirmen können. Wir verstehen jetzt auch, warum die ganz alten Saguaros in der Regel völlig frei dastehen, als hätten sie nie eine Amme nötig gehabt, denn der Saguaro kann 250 Jahre und älter werden und bevor er dieses Methusalem-Stadium erreicht hat, ist die tote Amme längst verwittert und zerfallen.

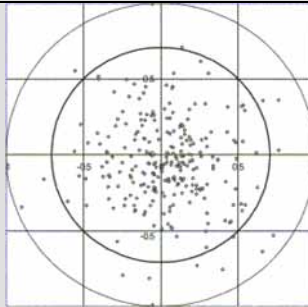
Carnegiea gigantea und ihre Ammen

Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationships to nurse architecture. T.D. Drezner. Journal of Arid Environments 65 (2006) 46–61. Copyright 2007 Elsevier Ltd.



Ein Saguaro im Schutze seiner Amme

Drezner, von der University of Wisconsin, untersuchte die Verteilung von Saguaros in der nördlichen Sonora und stellte fest, dass die Pflanzen nicht gleichmäßig über die Fläche verteilt sind, also nicht zufällig, sondern fast immer in enger räumlicher Nähe zu Bäumen oder Sträuchern stehen, die ihnen als Ammenpflanzen Schutz und günstige Lebensbedingungen bieten. Als Ammen für Saguaros fungieren *Cercidium microphylla*, *Ambrosia* und *Larrea tridentata*. Die nicht-zufällige Verteilung lässt sich mühelos belegen, wenn die Abstände der Saguaros zum Zentrum der Amme (meistens Stamm) ermittelt und in ein Diagramm eingetragen werden (siehe Abbildung unten). Der äußere Kreis steht für das Blätterdach der Amme (Kronenbereich), der innere Kreis entspricht genau der Hälfte dieser Fläche. Es kann nicht übersehen werden, dass die Kakteen gehäuft im inneren Kreis stehen. Da beide Flächen genau gleich groß sind, müsste bei einer zufälligen Verteilung jeweils die Hälfte der Pflanzen in den beiden Flächen zu finden sein.

***Carnegiea gigantea* und ihre Ammen**

Verteilung junger Saguaros unter der Krone der Amme

Form und Struktur des Blätterdachs der Ammen haben einen zusätzlichen Einfluss. Unter den Büschen von *Larrea tridentata*, die ein lockeres Blätterdach ausbilden, steht der Saguaro extrem dicht am Stamm, denn 80% finden sich innerhalb der innersten 10% der Fläche. *Ambrosia*-Büsche mit ihrem dichteren Blätterdach und Bäume werden gegenüber *Larrea* bevorzugt.

Der langsam wachsende Saguaro kann am Ende seines ersten Jahres eine Höhe von nur 3 mm haben. Es ist klar, dass solch ein Winzling extrem anfällig für ungünstige Umweltverhältnisse wie Trockenheit, Hitze oder Kälte ist. Die Ammen schützen den Saguaro, vor allem den jüngeren, vor übermäßiger Hitze im Sommer (besonders mittags, durch Schattierung), vor Kälte nachts oder im Winter (durch Minderung der Wärmeabstrahlung durch das Blätterdach), vor dem Austrocknen, weil Wind abgeschirmt wird und die Erde unter dem Blätterdach länger feucht bleibt und sie bieten günstigere Bodenverhältnisse, weil sie den Boden mit Nährstoffen und Humus (per Laubfall) anreichern. Trotz des Strahlenschutzes, den die Amme bietet, steht der wärmeliebende Saguaro gerne an der Südseite der Amme, wie Drezner feststellen konnte, während andere Autoren für die ebenfalls im südlichen Teil der nordamerikanischen Wüsten vorkommende *Coryphantha pallida* berichten, dass diese die Nord- oder Westseite ihrer Amme bevorzugt.

(Abbildungen aus der besprochenen Arbeit.)

Die Lebensformtypen

„In dieser Landschaft aus sonnengebleichtem Gräsern und Sand waren die Kakteen das einzige Grün, denn dank der seltsamen Alchemie ihrer Familie sammeln sie den Tau und die seltenen Niederschläge, speichern sie im Fleisch ihrer stacheligen Glieder, um von ihnen zu leben wie ein Tier im Winterschlaf, das von seinen Fettvorräten zehrt.“ Gerald Durrell, *The Drunken Forest*, 1956

Das Hauptproblem aller Kakteen heißt Wassermangel und die Lösung ist fast immer die Sukkulenz, also das Aufspeichern von Wasser während der feuchten Perioden und seine Verwendung in der Trockenzeit. Es gibt aber noch andere Strategien und einige davon finden wir auch bei den Kakteen. In den Trockengebieten der Welt finden wir als Lebensformtypen: sukkulente Pflanzen, Xerophyten, Geophyten, Annuelle, poikilohydre Pflanzen und Tiefbohrer. Jede dieser Lebensformen geht mit dem Wassermangel anders um. Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal ist die Form, in welcher die Dürrezeit überdauert wird; das können die Samen sein oder ein unterirdisches Organ, ein blattloser, verholzter Stamm oder ein wassergefüllter Körper.

Bei den Annuellen oder Einjährigen ist der gesamte Lebenszyklus auf die wenigen Wochen oder Monate zusammengedrängt, in denen es ausreichend Niederschlag gibt. In dieser Zeit keimen die Samen, wachsen die Pflanzen heran, sie blühen, fruchten und sterben ab. Während der Trockenzeit überleben sie in Form der Samen in der Erde (,Samenbank').

Xerophyten (wörtlich: ‚Trockenpflanzen‘) halten es anders. Sie werfen ihr Laub ab, wenn die Regenzeit vorüber ist oder sie rollen ihre Blätter ein, um die Verdunstungsfläche zu verringern. Manchmal sind die Blätter zu nadelförmigen Gebilden reduziert. Die Überdauerungsform sind die verholzten, laublosen Triebe und Zweige.

Geophyten (wörtlich: ‚Erdpflanzen‘) überdauern die wasserlose Zeit als Zwiebeln, Knollen oder Rhizome in der Erde; die oberirdischen Teile sterben ab. Unsere Garten-Tulpen und Krokusse machen es genauso.

Bleiben noch die poikilohydrischen Pflanzen und die Tiefbohrer. Letztere zapfen das Grundwasser an und können daher auch bei fehlendem Niederschlag gedeihen. Es sind die ‚Säufer‘ unter den Wüstenpflanzen. Sie fallen dadurch auf, dass sie auch in der Trockenzeit voll im Saft stehen. Wie zum Beispiel der Eisenholzbaum, *Argania spinosa*, der in nordafrikanischen Trockenwäldern gedeiht und bis zu 30 Meter tiefe Wurzeln ausbildet, die bis zu den Grundwasseradern reichen. Erst wenn das Grundwasser versiegt, wirft die Arganie ihre Blätter ab und wechselt, wenn man so will, zum Xerophyten-Typ. Poikilohydr⁹ (schreckliches Wort; zu deutsch etwa ‚Wechselfeuchte‘; beachte die Analogie zu den Poikilothermen, den wechselwarmen Tieren) sind Pflanzen, die fast völlig austrocknen können, ohne abzusterben. Typische Vertreter sind Moose, vor allem aber Flechten – diese Lebensgemeinschaften aus Alge und Pilz –, auch einheimische Flechten können fast vollständig austrocknen, um dann bei neuer Feuchtigkeit wieder zum Leben zu erwachen. Die bekannteste Poikilohydr ist wohl die ‚Rose von Jericho‘ (*Selaginella lepidophylla*), die immer wieder einmal in den Anzeigen von Romanheften und Fernsehzeitschriften angeboten wird und die als Bewohnerin der Trockengebiete Mexikos eine Begleiterin unserer Kakteen ist. Sie entfaltet sich, wenn man sie in Wasser stellt. Der einzige poikilohydrische Kaktus, denn wir bisher kennen, ist der zwergige Kugelkaktus *Blossfeldia liliputana* aus Bolivien, er kann zu pappdeckeldünnen Scheibchen eintrocknen, die wie tot aussehen, aber sich bei einsetzenden Regenfällen wieder aufpumpen und quasi zu neuem Leben erwachen. Im Ruhezustand kann die *Blossfeldia* mehr als 90% ihres Wassergehaltes verlieren.



Bild 152: *Echinocereus leucanthus*, große unterirdische Wurzelknolle und dünne Sprosse

Einige Kakteen sind in Richtung Geophyten gegangen. Sie können sich bei Trockenheit regelrecht in die Erde zurückziehen. Bei der merkwürdigen *Mammillaria brandegeei* ragt nur eine flache Sprosskappe auf dicker Rübenwurzel über die Erdoberfläche hinaus. *Parodia subterranea*, *Maihueniopsis subterranea* und *Turbinicarpus subterraneus* tragen diese Eigenschaft (‚unterirdisch‘) sogar im Namen. Auch einige *Ariocarpus*-Arten und *Lophophora williamsii* mit ihren mächtigen Rübenwurzeln gehören hierher. Echte Geophyten, bei denen alle oberirdischen Sproßteile absterben und in der nächsten Vegetationsperiode neu gebildet werden, sind *Pterocactus tuberosus*, *Echinocereus (Wilcoxia) leucanthus* (Bild 152), *Peniocereus greggii* und *Opuntia chaffeyi*, mit bleistiftdünnen oder kurzen Sprossen. Der Hauptteil dieser Pflanzen ist eine gewaltige Wurzelknolle, die tief in der Erde steckt. Hier ist die Speicherfunktion vom Spross auf die Wurzel übergegangen, die nicht nur Wasser, sondern auch Stärke enthält. Wir haben es also eigentlich mit Kartoffel-Kakteen zu tun, und tatsächlich werden die Wurzelknollen von *Peniocereus greggii* von den Indianern zubereitet wie Kartoffeln.

Die in letzter Zeit sehr beliebt gewordenen Caudiformen bilden ein Mittelding zwischen den ‚echten‘ Geophyten und den Xerophyten, denn in Trockenzeiten werden Laub, bisweilen auch die Sprosse

⁹ Poikilohydr oder auch poikilohydrisch

abgeworfen und es überdauert eine Knolle, deren oberirdischen Teile durch eine starke Rinden- oder Borkenbildung geschützt sind. Die in Bild 19 auf Seite 36 gezeigte Schildkrötenpflanze *Dioscorea elephantipes* ist ein typischer Vertreter, der in der Ruhezeit das Laub einzieht.

Laubabwerfende Pereskien und einige der dünntriebigen Opuntien, wie *Cylindropuntia leptocaulis*, können mit Recht als Xerophyten bezeichnet werden. Bei ihnen ist die Sukkulenz entweder nicht vorhanden (*Pereskia*) oder nur sehr schwach ausgebildet wie bei *Cylindropuntia leptocaulis* (Bild 145 auf Seite 127). Ein bisschen geht in diese Richtung die baumförmige *Brasiliopuntia brasiliensis* (Bild 218 auf Seite 187), deren blattartig dünne Flachsprosse bei Trockenheit abgeworfen werden können.

Damit haben die Kakteen fast alle dieser Lebensformen verwirklicht, außer dem Tiefbohrer-Typus und den Einjährigen, wobei sich aber die überaus meisten für Sukkulenz entschieden haben. Deshalb wollen wir uns einmal die Vor- und Nachteile dieses Lebensformtyps ansehen. Kakteen überstehen die Trockenzeit (von den erwähnten Ausnahmen abgesehen) als oberirdische, wassergefüllte grüne Sprosse. In der Trockenzeit zehren sie von ihrem Wasservorrat, der allmählich abnimmt. Vorteil: während die anderen Formen ‚schlafen‘, können Kakteen aktiven Stoffwechsel betreiben, manche blühen und fruchten sogar in dieser Zeit (z.B. *Stenocereus* oder *Myrtillocactus geometrizans*). Blühen und fruchten in der trockenen Jahreszeit kostet zwar eine Menge Reserven, aber die Samen sind genau dann reif, wenn die Regenfälle einsetzen. Zweiter Vorteil: wenn die Regenfälle wieder einsetzen, kann der Kaktus sehr schnell seine Photosynthese starten, weil er den Apparat dazu die ganze Zeit betriebsbereit gehalten hat: in der grünen Oberfläche von Stamm und Sprossachse. Die anderen Pflanzen – z.B. Xerophyten und Geophyten – müssen zuerst neues Laub ausbilden, bevor ihre Photosynthese startet. Kakteen haben also einen kleinen Vorsprung. Die Nachteile liegen auf der Hand bzw. in der oberirdischen Speicherform, die weniger gut geschützt ist als ein im Boden verborgener Speicher. Für durstige Tiere (einschließlich des Menschen; siehe Bild 162 auf Seite 155) waren und sind Kakteen eine willkommene Wasserquelle. Besonders die schutzlosen Sämlinge sind gefährdet, von ihnen überlebt kaum einer die erste Trockenzeit. Außerdem hält der Wasservorrat nicht ewig; nach drei oder vier Jahren ohne jeden Niederschlag sterben auch große Säulenkakteen ab.

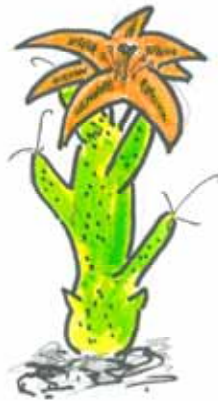
Der hypothetische Kaktus: *Mammillaria annua*

Es ist ein beliebtes Spiel unter Biologen, sich Organismen auszudenken und zu überlegen, ob und wie diese leben könnten. Die Sache ist vergnüglich, aber nicht ganz ohne wissenschaftlichen Nährwert, weil sie das biologische Denken schult. Legendär sind die Rhinogradentia oder Nasenschreitlinge des Zoologieprofessors Harald Stümpke. In seinem Büchlein „Bau und Leben der Rhinogradentia“ beschreibt er ausführlich Lebensweise, Anatomie und Physiologie dieser von ihm erfundenen Tiergruppe.

Einen hypothetischen Kaktus hat sich meines Wissens noch niemand ausgedacht.

Genau das soll jetzt hier geschehen, und mit etwas Glück kann vielleicht auch die Frage beantwortet werden, warum es keine Einjährigen (Annuellen) unter den Kakteen gibt. Wir konstruieren jetzt eine, nämlich die *Mammillaria annua*. Ich denke, dass nur die Gattung *Mammillaria* in Frage käme, wegen ihres Formenreichtums, ihres großen Verbreitungsgebiets und weil es hier schon Zwergformen mit kurzer natürlicher Lebensdauer gibt wie *M. hernandezii* und *M. solisoides*.

Erstellen wir zunächst einen Anforderungskatalog (ein Pflichtenheft) für diese Pflanze. Sie muss in kurzer Zeit rasch keimen und wachsen, eben solange die Feuchtigkeit der Regenzeit sich noch im Boden hält. Das Ganze muss sich also in wenigen Wochen abspielen. Sie muss anschließend genug Samen bilden, damit einige davon zu Beginn der nächsten Regenzeit noch lebensfähig (nicht aufgeessen) sind. Dazu benötigen sie einen gewissen Schutz. Wegen ihrer Kurzlebigkeit braucht die Pflanze nicht besonders sukkulent zu sein.



Mammillaria annua, sie wächst so rasch, dass zur Blüte noch die Keimblätter erhalten sind

Entwerfen wir jetzt eine mögliche Lösung. Die Pflanze ist sehr klein, nur wenige Millimeter hoch. Sie entwickelt nur wenige Warzen mit großer Oberfläche (die sind also eher dünn und langgestreckt). Der kurze, dünne Spross endet direkt in einer einzigen, endständigen Blüte. Die Bedornung ist schwach; die Dornen tragen Haken.

Wenn sich die Blüte öffnet, beginnt das kleine Körperchen schon zu vergilben. Kommt keine Biene, dann gibt es Selbstbefruchtung. Anschließend eine schnelle Fruchtentwicklung. Der kleine Pflanzenkörper vertrocknet; alle seine Ressourcen fließen komplett in die Samenbildung ein. Die Frucht verbleibt in der verdorrten Pflanze, geschützt von den Hakendornen. Auch die kleine Wurzel stirbt vollkommen ab, so dass die Pflanze auf der Erde liegt. Dieses Gebilde – Schrumpfkörper mit Frucht innen – ist die Verbreitungseinheit der Art, die vom Wind transportiert wird. In einem Grasbüschel oder an größeren Kakteen bleibt sie hängen. Während der Trockenzeit verwittert das Körperchen und gibt zu Beginn der Regenzeit die Samen frei, die im Schutze des Grasbüschels oder der großen Kakteen heranwachsen.

Leider ist das alles eher unwahrscheinlich. Wir müssen wohl davon ausgehen, dass es weder eine *Mammillaria annua* noch andere einjährige Kakteen gibt, was eigentlich schade ist. Andererseits vielleicht auch nicht. Denn der Züchter müsste die Pflanze in der Kultur jedes Jahr erfolgreich nachziehen, was auf Dauer sicher recht mühsam ist.

Photosynthese: Kakteen sind Pflanzen mit PEP(P)

„Wo wir ein Blatt vermuten, ist (es) ein Ast, der es den Blättern gleichtun möchte, um mit kühner Aufdringlichkeit die Flut des Lichtes in seinen Geweben aufzufangen.“ Harry Maaß, Die Schönheit unserer Kakteen, 1929, über *Rhipsalis pachyptera*

Ebenfalls ganz unter dem Zeichen des Wassermangels steht die Photosynthese der Kakteen. Photosynthese ist, vereinfacht gesagt, die Bildung von Zucker und Stärke aus Kohlendioxyd, Wasser und der Energie der Sonnenstrahlen. Wir sehen daran schon, dass die Photosynthese nur tagsüber funktionieren kann, eben dann, wenn die Sonne scheint. Dort, wo die Kakteen wachsen, gibt es in der Regel keinen Mangel an Sonnenschein, aber mit Wasser sieht es schon anders aus. Schauen wir zuerst, wie es die ‚normalen‘ Pflanzen machen. Sie öffnen tagsüber ihre Spaltöffnungen, um das Kohlendioxyd aus der Luft aufzunehmen. Dabei geht aber eine Menge Wasser verloren, das durch die Spaltöffnungen austritt und verdunstet. Wenn Pflanzen in feuchter Erde stehen, dann ist das kein Problem, weil sie mit den Wurzeln ausreichend Wasser aufnehmen können. Das können Kakteen in

Trockengebieten aber nicht. Sie haben deswegen die Photosynthese und die Aufnahme von Kohlendioxyd zeitlich getrennt. Nachts, wenn die Temperaturen niedriger sind und die Luftfeuchtigkeit höher ist, weswegen weniger Wasser verdunstet, öffnen sie ihre Spaltöffnungen und nehmen Kohlendioxyd auf, das an einen Stoff mit dem unaussprechlichen Namen Phosphoenolpyruvat, abgekürzt PEP, gebunden wird. Dabei entsteht, über einen weiteren Zwischenschritt, Äpfelsäure, die bis zum nächsten Tag im Zellsaft aufbewahrt wird. Erst dann, wenn das Sonnenlicht stark genug ist, um Photosynthese betreiben zu können, wird das Kohlendioxyd aus der Äpfelsäure abgespalten und die Bildung von Zucker und Stärke mit Hilfe der Sonnenenergie eingeleitet. Tagsüber sind die Spaltöffnungen wieder fest verschlossen. Durch diesen Trick sparen die Kakteen eine ganze Menge Wasser; ihr Wasserverbrauch bei der Photosynthese beträgt nur einige Hunderstel des Wasserverbrauchs ‚normaler‘ Pflanzen. Kakteen sind also durchaus Pflanzen mit PEP(P)!

Der nächtliche Apparat für die Aufnahme von Kohlendioxid funktioniert am besten bei niedrigen Temperaturen. Für Experten: das zuständige Enzym (Phosphoenol-Pyruvatcarboxylase) hat ein Temperaturoptimum im Bereich zwischen 12 und 15° C. Ist es wärmer oder kälter, dann wird weniger Kohlendioxid gebunden; wobei die Wärmeempfindlichkeit sehr deutlich ausgeprägt ist, denn bei etwa 30° C wird die Aufnahme vollständig eingestellt. Viele Kakteen lieben deswegen kühle Nächte. Wir sehen hier eine Anpassung an die trockenen Standorte, bei denen es regelmäßig nachts zu einem Abfall der Temperatur kommt und verstehen jetzt auch, warum nach der Beobachtung vieler Kakteenpfleger etliche Arten, wenn auch nicht alle, bei einer nächtlichen Temperaturabsenkung besser gedeihen.

Den ganzen Vorgang kennt man unter dem Namen CAM oder Crassulaceen-Säure-Stoffwechsel (engl.: *Crassulacean Acid Metabolism*), weil er zuerst bei *Crassula* entdeckt wurde. Es war aufgefallen, dass der Säuregehalt dieser dickblättrigen Sukkulente nachts höher war als tagsüber. Das kommt von der Äpfelsäure, wie wir gerade gesehen haben. Er steigt nachts an, wenn Äpfelsäure gebildet wird und fällt tagsüber wieder ab, wenn die Äpfelsäure gespalten wird, damit das Kohlendioxyd frei wird.

Interessanterweise nutzen nicht alle Kakteen CAM; die *Pereskia* betreibt die ‚normale‘ Form der Photoynthese, auch C3 genannt, und CAM nebeneinander her: die altmodische Art in den Blättern und CAM in der Stammrinde. *Maihuenia* kennt nur das altmodische C3, was vielleicht damit zusammenhängt, dass es in ihrer patagonischen Heimat keinen Wassermangel gibt. Epiphytische Kakteen wie *Rhipsalis* und *Epiphyllum* schalten bei guter Wasserversorgung um auf C3 und öffnen dann tagsüber ihre Spaltöffnungen.

Sind Kakteen denn die einzigen Pflanzen mit PEP(P)? Das sind sie durchaus nicht. Diese Art der Photosynthese wurde zwar zuerst bei den Crassulaceen gefunden, es gibt sie aber auch bei anderen sukkulenten Pflanzen, ebenso wie bei manchen Bromelien (z.B. *Tillandsia usneoides*), Orchideen (z.B. *Vanilla*) und bei tropischen epiphytischen Farnen.

Wenn der CAM-Weg der Photosynthese so vorteilhaft ist, warum machen es denn nicht gleich alle Pflanzen so? Ganz einfach deswegen, weil er eben nicht *nur* vorteilhaft ist. Er hat auch einen großen Nachteil. Ohne auf die biochemischen Hintergründe eingehen zu wollen, können wir festhalten, dass die Bilanz der Energieausbeute deutlich schlechter ausfällt als bei den C3-Pflanzen. Mit anderen Worten: es wird, bezogen auf die gleiche Menge Sonnenenergie, weniger Zucker oder Stärke gebildet als bei den C3-Pflanzen. Zum Ausgleich dafür brauchen CAM-Pflanzen mehr Licht; sie haben also einen hohen Lichtbedarf. Das gilt, so komisch sich das zunächst anhört, auch für die Kakteen der tropischen Regenwälder. Sie wachsen dort als Epiphyten (ebenso auch Bromelien, Orchideen und Farne mit CAM) hoch oben in den Baumkronen und Astgabeln, kommen also zu einem wesentlich stärkeren Lichtgenuss als ein, sagen wir mal, Usambaraveilchen am Urwaldboden.

Oft des Guten zuviel: Wärme und Kälte

„In den Körpern von peruvianischen Hochgebirgskakteen (*Oroya borchersii*) konnten wir, bei Bodentemperaturen von $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, immerhin im Innern der Kakteenkörper noch Temperaturen von $+2\text{--}3\text{ }^{\circ}\text{C}$ messen“ Werner Rauh, Kakteen an ihren Standorten, 1979

Eine der erstaunlichsten Fähigkeiten der Kakteen ist die, große Hitzegrade zu ertragen. Während die meisten Pflanzen bei $55\text{--}60\text{ }^{\circ}\text{C}$ Celsius absterben, können Kakteen der Trockengebiete Umgebungstemperaturen bis zu $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ Celsius überstehen. Wie sie das machen, ist immer noch nicht geklärt, wir können aber vermuten, dass die Hitze gar nicht erst in das Innere der Pflanze eindringt. So ähnlich wie bei einer Wassermelone, die in der Sonnenhitze außen recht heiß wird, innen aber erfrischend kühl bleibt. Professor Rauh hat einmal Messungen an *Melocactus peruvianus* durchgeführt: während die Oberfläche der Felsen, auf denen die Pflanzen wuchsen, bis auf $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ anstieg, betrug sie im Inneren ‚nur‘ noch $45\text{ }^{\circ}\text{C}$. Hilfreich ist dabei die Sukkulenz, denn sie bedeutet: geringe Oberfläche im Verhältnis zum Volumen. Die Hitze kommt ja von außen, von den Sonnenstrahlen und auf eine kleinere Oberfläche treffen eben weniger Sonnenstrahlen als auf eine große. Während sich bei einer Laubpflanze die Blätter rasch auf $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ erhitzen würden, bleibt es im Inneren der Kakteen vergleichsweise ‚kühl‘. Einen besonderen Vorteil haben die Säulenformen. Wenn die Sonne im Zenit steht und ihre stärkste Strahlenkraft entfaltet, dann trifft sie bei den Säulenkakteen nur den Scheitel, nicht aber die großen Flächen der Rippen und Flanken.

Niedrige Temperaturen sind viel kritischer als hohe, was man auch sehr gut am Verbreitungsgebiet erkennen kann, das im Süden wie im Norden zu den Polen hin begrenzt ist. Die großen Säulenformen der Sonora und Niederkaliforniens, *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi*, *Pachycereus schottii*, sterben bei einer Stammtemperatur von $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ bis $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ab. Nur die Formen, die weit nach Norden vordringen, halten deutlich höhere Kältegrade aus. *Escobaria vivipara* und *Pediocactus simpsonii* ertragen $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (nach Klaus Krätschmer, Inhaber der Firma Winter-Kaktus, sind es sogar $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ bis $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ an einzelnen Standorten), *Opuntia fragilis*, der nördlichste Kaktus, erträgt $-48\text{ }^{\circ}\text{C}$. Auch die Tephrokakteen der Anden überstehen ohne weiteres Kälte von $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ und mehr.

Bild 153: *Opuntia fragilis* nach vier Monaten Trockenheit (links)



Bild 154: rechts dieselbe Pflanze eine Woche nach der ersten Bewässerung



Kakteen, die frosthart sind, schützen sich vor dem Erfrieren mit einigen Tricks – einer davon ist die *aktive* Schrumpfung, was man auch bei den winterharten Kakteen in unseren Gärten sehr gut sehen kann. Wird *Opuntia compressa*, die zu den am weitesten nördlich vordringenden Arten gehört, bei Tagtemperaturen von $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ und Nachttemperaturen von $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ gehalten, dann verliert sie in 7 Wochen mehr als die Hälfte des ursprünglichen Wassergehalts. Wie sie das macht, ist noch nicht in allen Einzelheiten bekannt, aber man hat festgestellt, dass sie unter diesen Bedingungen die Spaltöffnungen offen hält, was die Verdunstung von Wasser fördert. Gleichzeitig wandelt sie Einfachzucker in Vielfachzucker (Polysaccharide) um, wodurch das Bindevormögen der Zelle für Wasser sinkt. Im Zellsaft entsteht eine konzentrierte, wasserarme Lösung, die – anders als der normale Zellsaft – erst bei sehr tiefen Frostgraden gefriert. Es geht ja darum, eine Kristallbildung in der Zelle zu verhindern, wodurch die Strukturen der Zelle zerstört werden würden. Ein zweiter Trick kommt noch hinzu: die produzierten Vielfachzucker werden von der Zelle in die Zellzwischenräume ausgeschieden und ziehen von dort aus weiteres Wasser aus der Zelle heraus, weil sie stark schleimbildend sind

(Mucopolysaccharide). Dadurch werden weitere Teile des Wassers aus dem Zellinhalt entfernt. Kommt es dann doch noch zu einer Kristallbildung, weil die Temperaturen weiter absinken, dann bilden sich im Schleim der Zellzwischenräume Eiskristalle, aber nicht in den Zellen.

Hitze- und Frosttoleranz der Kakteen lassen sich erhöhen, wenn sie schrittweise an niedrigere bzw. höhere Temperaturen gewöhnt werden. Ferocacteen, die bei einer Tag-/Nachttemperatur von 30° C/20° C gehalten wurden, konnten 56° C ertragen. Wurde aber die Tagtemperatur langsam auf 50° C erhöht und die Nachttemperatur auf 40° C, dann wurden sogar 65° C ertragen.

Klimaveränderungen: profitieren die Kakteen von ihnen?

Eines der größten Streitthemen der Gegenwart betrifft die Klimaveränderungen. Der Kohlenstoffdioxidgehalt der Luft und die Temperaturen steigen an, die Gletscher schmelzen. Mit äußerster Heftigkeit wird darüber debattiert, ob diese Erscheinungen nur ein vorübergehender, zufälliger Trend sind oder ob sich hier eine Umweltkrise globalen Ausmaßes anbahnt, ausgelöst durch menschliche Aktivitäten.

Für die Kakteen haben die klimatischen Veränderungen teils positive und teils negative Auswirkungen, wobei aber die positiven überwiegen. Der Trick der CAM-Pflanzen war, wie wir gesehen haben, das nächtliche Öffnen der Spaltöffnungen. Hier gibt es allerdings eine Einschränkung. Wenn die Temperaturen nachts nicht unter 30° C sinken, dann versagt dieser Mechanismus, denn dann bleiben die Spaltöffnungen zu, dann wird kein Kohlenstoffdioxid aufgenommen und es gibt am folgenden Tag auch keine Photosynthese. In der schon bisher nicht gerade als kühl bekannten Sonora finden wir gegenwärtig als Folge der Klimaveränderungen eine Zunahme der Anzahl von heißen Nächten, an denen das Thermometer nicht unter 30° C fällt. Jeder Tag mit Nachttemperaturen über 30° C ist deswegen ein Schrumpftag für die Kakteen.



Bild 155: Jungpflanze von *Selenicereus megalanthus*

Nun könnte man meinen, es wäre ein Ausgleich für die Pflanzen, dass – ebenfalls im Zuge der Klimaveränderungen – der Kohlendioxidgehalt der Luft ansteigt, denn mehr Kohlendioxid bedeutet eigentlich mehr Photosynthese und mehr Wachstum. Während für die ‚normalen‘ Pflanzen diese Annahme strittig ist, trifft sie für die Kakteen in der Tat zu. Bei verdoppeltem Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre bilden Kakteen ungefähr ein Drittel mehr Biomasse, bei den Opuntien sind es sogar fünfzig Prozent mehr. Eine israelische Arbeitsgruppe untersuchte die Auswirkungen von erhöhtem Kohlendioxidgehalt der Luft auf das Wachstum der dort kultivierten *Hylocereus undatus* und *Selenicereus megalanthus* – Lieferanten der roten und gelben Pitahayas. Nach einer Erhöhung des Kohlendioxidgehalts von 380 ppm auf 1000 ppm nahmen bei *Hylocereus undatus* das Längenwachstum und die Zahl der Blütenknospen um 22% bzw. 175% zu, während es bei

Selenicereus megalanthus sogar 73% und 233% waren. Bei der Fruchtbildung, der eigentlichen Zielgröße, war der Zuwachs nicht ganz so dramatisch, aber es kamen immerhin 7% (*Hylocereus undatus*) und 63% (*Selenicereus megalanthus*) zusammen. Das bessere Ansprechen der in Regenwäldern gedeihenden *S. megalanthus* erklärten die Forscher durch die Kultur in der semi-ariden Negev. Als eine Art, die in Trockenwäldern lebt und versenkte Spaltöffnungen hat, kommt *H. undatus* mit dem Negev-Klima besser zurecht, während *S. megalanthus* dort unter Stress steht und vom erhöhten Kohlendioxydgehalt mehr profitiert.

Auch ein weiterer Trend der gegenwärtigen Klimaveränderungen scheint für die Kakteen günstig zu sein. Wir haben bereits gesehen, dass nicht in jedem Jahr Sämlinge überleben können. Im Schnitt ist es nur knapp jedes zweite Jahr, in dem die klimatischen Verhältnisse günstig genug sind. Der entscheidende Zeitraum ist immer die Trockenperiode, in der die meisten jungen Kakteen sterben. In Jahren mit dem El-Niño-Phänomen aber gibt es um die Weihnachtszeit herum, bedingt durch die warmen feuchten Luftmassen über dem Pazifik und durch Inlandwinde, zusätzliche Niederschläge, die den Kakteen sehr zupass kommen. Jahre mit El Niño, so schädlich sie auch global gesehen sein mögen – für die Kakteen sind sie Jubeljahre.

Der Temperaturanstieg scheint ebenfalls günstig zu sein, insgesamt betrachtet jedenfalls. Wenn die weltweite Durchschnittstemperatur ansteigt, dann wird sich der Lebensraum erweitern, den Kakteen besiedeln können. Die Ausbreitung der Kakteen wird in den USA zum Norden hin durch die niedrigen Temperaturen begrenzt. Zwar finden wir noch bis zum mittleren Kanada Kakteen, aber nördlich von den eigentlichen *cacti lands* – Arizona, Texas und New Mexico – werden die Bestände immer spärlicher und die Artenzahlen geringer. Das gleiche gilt für den südamerikanischen Teil des Doppelkontinents. Steigen die Durchschnittstemperaturen aber langfristig und nachhaltig an, dann weitet sich der Raum aus, in dem Kakteen gedeihen können.

Wenn die klimatischen Veränderungen zu schnell kommen, werden allerdings die langlebigen Formen mit hoher Generationsdauer Probleme bekommen. Der Saguaro, *Carnegiea gigantea*, erreicht erst mit 50 bis 70 Jahren Blühreife – er kann, als Art, daher nicht auf Umweltveränderungen reagieren, die sich in kürzeren Zeiträumen abspielen.

Lebensräume

„Reine, aus beweglichen Sandmassen bestehende Wüsten sind in der Regel nicht nur bar jeglichen Pflanzenwuchses, sondern auch frei von Kakteen.“ Werner Rauh, Kakteen an ihren Standorten, 1979

Kakteen haben fast den gesamten amerikanischen Doppelkontinent erobert: ihre Lebensräume ziehen sich von Kanada im Norden bis nach Patagonien an der Spitze Südamerikas, er reicht von der Pazifikküste bis zur Atlantikküste und darüber hinaus, einschließlich der Antillen, Galapagos und der Insel Fernando Noronha, 400 km vor der brasilianischen Küste. Auch alle Höhenstufen werden besiedelt, vom Meeresspiegel bis zu 4.500 Metern in tropischen Gebirgen. Dieser gewaltigen Fläche entspricht eine Vielzahl von verschiedenen Lebensräumen – außer einigen wenigen haben Kakteen alle Landschaftsformen der beiden Amerikas erobert.

Dünen, Strand und Küstenwüsten

„Wie bei allen Pflanzen arider Gebiete spielen neben dem Niederschlag in tropfbarer Form (Regen) auch Nebel und Tau als wasserspendender Faktor eine nicht zu unterschätzende Rolle.“ Werner Rauh, Kakteen an ihren Standorten, 1979

Der merkwürdige *Cereus insularis* wächst auf der brasilianischen Atlantikinsel Fernando Noronha nahe der Brandung, wo er oft von der salzigen Gischt übersprüht wird. Auch die Melokakteen der karibischen Inseln wachsen häufig, sogar in Massen, direkt am Wasser. Dennoch sind diese Kakteen keine echten Salzpflanzen wie Salzkraut (Bild 120, Seite 82), Meerkohl, Strandflieder und die Wildform des Gartenselleries an den Stränden von Nord- und Ostsee. Auch die seltene *Pereskia*

quisqueyana (Bild 138, Seite 125) wächst direkt am Meer, auf Sanddünen der Dominikanischen Republik, ganz ähnlich wie die *Mammillaria gaumeri* der Halbinsel Yucatan, Mexiko. Ein Teil der mexikanischen Sonora ist sogar als Küstenwüste ausgebildet (Bundesstaat Sinaloa). Das Klima im Küstenbereich ist ausgeglichener als im Binnenland, die Temperaturextreme sind gemildert und die Pflanzen profitieren von der feuchten Meeresluft. Ihre extremste Ausprägung erfährt die Küstenwüste in der Atacama von N-Peru und Chile, wo jahrelang kein Tropfen Regen fällt, der Garuaküstennebel, bedingt durch den kalten Humboldtstrom, aber regelmäßig für Tau sorgt. Wie die Namib im Südwesten von Afrika ist die Atacama eine Nebelwüste. Die Küstennebel steigen landeinwärts auf bis in eine Höhe von 700 Meter, teilweise auch 1.000 Meter. Von dieser Feuchtigkeit leben die Pflanzen der Loma-Vegetation, die hier gedeiht. Außer Flechten und Tillandsien, treten als dominierendes Element Kakteen auf, die teilweise in Massenbeständen vorkommen wie die gruppenbildenden *Copiapoa*. Weitere Arten sind niederliegende, auf dem Sand kriechende *Haageocereus* und *Eriosyce* (*Islaya*, *Neoporteria*, *Neochilenia*). Wie die Kakteen den Tau nutzen, ist noch nicht ganz klar. Entweder nehmen sie die Feuchtigkeit, die an den Pflanzenkörpern kondensiert, direkt über die Dornen und Epidermis auf, oder der Tau tropft von dort zu Boden, wo er die obersten Schichten benetzt, um anschließend von den flach verlaufenden Wurzeln aufgesaugt zu werden. Begleitpflanzen der Kakteen sind sandbewohnende Tillandsien, die ebenfalls in Massenbeständen auftreten. Von diesen Bromelien ist bekannt, dass sie Luftfeuchtigkeit mit ihren Saugschüppchen aufnehmen, die oft so zahlreich sind, dass sie den Pflanzen ein weißes Aussehen verleihen.



Bild 156: *Copiapoa dealbata* in der Atacama, Carrizal Bajo (Aufnahme: Juan Acosta ©)

Felsenwüste der Westseite der Anden

„Er sitzt oft nacktem Granitfels auf, dessen Oberfläche bei intensiver Sonneneinstrahlung sich so stark erhitzt, daß man sich die Fußsohlen verbrennt, wenn man nackten Fußes darüber geht.“ Werner Rauh, Kakteen an ihren Standorten, 1979, über *Melocactus peruvianus*

Der Bereich zwischen dem Ende der Küstenwüste und der Untergrenze für den Sommerregen der höheren Lagen ist totes, vegetationsloses Land. Ab 2.500 Meter Höhe treten dann plötzlich wieder Kakteen auf und zwar als große, mächtige Säulenformen. Der Niederschlag dieser Felswüsten ist minimal, er beträgt beispielsweise im nördlichen Chile nur 20-65 Millimeter pro Jahr und man fragt sich, wie hier meterhohe Säulenkakteen wachsen können; sie muten uns an wie Überbleibsel einer längst vergangenen Epoche. Tatsächlich hat es hier einmal regenreichere Zeiten gegeben, aber deren letzte ist schon vor mindestens 1.000 Jahren zuende gegangen und so alt sind die riesigen *Neoraimondia* sicher nicht, auch wenn sie so aussehen. Professor Rauh hat bei ihnen einen Zuwachs

von 50 Zentimetern in 21 Jahren festgestellt; eine 10 Meter hohe *Neoraimondia* wäre demzufolge ‚nur‘ etwa vierhundert Jahre alt. Anders als *Neoraimondia*, die oft in Gruppen zusammenstehen, wachsen die *Browningia candelaris* mit ihren hängenden und gekrümmten Ästen isoliert und weit entfernt voneinander; dazwischen liegt felsiges, feindliches Land und das Ganze wirkt so öde und trostlos, als sei es das Grenzgebirge zum Lande Mordor im Roman „Herr der Ringe“ von Tolkien, in dem Frodo und Sam fast verdursten. Weitere Arten sind *Echinopsis (Trichocereus) chilensis*, *E. atacamensis*, *Eulychnia*, *Melocactus peruvianus* und wieder *Eriosyce*. Zum Gipfel der Westkordillere hin steigen die Niederschläge an bis auf etwa 200 oder 300 Millimeter pro Jahr und mit ihnen werden die Verhältnisse etwas wirtlicher. Wir finden weitere Arten von *Echinopsis*, einschließlich *Soehrensia*, *Oreocereus*, *Matucana* und Opuntien.



Bild 157: *Browningia candelaris* (Aufnahme: Juan Acosta, Santiago, Chile ©)

Hochgebirge

„Die Verfütterung von Kakteenrieben aus Wildbeständen in Notzeiten ist so verbreitet, daß besonders die langsamwachsenden Säulenformen in vielen Gebieten schon ausgerottet sind.“ Karl Hammer, Die kultivierten Kakteen, 1975

In ihrem größten Teil bestehen die Anden aus zwei parallelen Bergketten, zwischen denen sich ein Hochplateau von 3.900–4.500 Metern Höhe erstreckt, das meist als Puna bezeichnet wird. Von Norden bis Süden finden wir eine Abfolge von verschiedenen Vegetationsformen. Es beginnt im Norden (Ecuador) mit der Feuchtpuna: schwarzer Humusboden und reiche Niederschläge. Hier ist das

Land der Schopfrosettenbäume und der Puyas; Kakteen gedeihen nur auf Trockeninseln. Nach Süden zu wird das Klima trockener und extremer. An die Feuchtpuna schließt sich die trockene Puna an mit der Vegetation der Zwergstrauchheide, der Tola, die bei fortschreitender Trockenheit in eine Grassteppe übergeht und schließlich in eine Wüste, die in Chile mit der Küstenwüste der Atacama verzahnt ist. Mit zunehmender Trockenheit wird die Pflanzendecke schütterer und die Kakteen treten als beherrschendes Element hervor. Es dominieren die mächtigen Polster der Tephrokakteen, die mehrere Meter im Durchmesser und bis zu einem Meter Höhe haben können. Hier wachsen auch die Zwergsäulen der *Oreocereus*, sowie *Matucana* und *Oroya*. In der wüstenhaften Puna gibt es nur noch die Polster von *Tephrocactus* und einige harte Gräser. Die Temperatur kann täglich unter den Gefrierpunkt fallen, steigt aber am Tage auf bis $+30^{\circ}\text{C}$ an. Da sich hier kaum Wolken bilden, sind ungefähr alle Tage im Jahr Sonnentage und wegen der dünnen Luftschicht ist die Sonnenstrahlung in einer Höhe ab 4.000 Metern viel intensiver als im Tiefland. Um die Trockenheit noch zu steigern, weht ständig ein scharfer, trockener Wind. Es ist einer der extremsten Standorte der Erde. Die Tephrokakteen wachsen noch bis zur Schneegrenze in 4.500 Meter Höhe. Unfassbar! In Patagonien, wo die Bergkette der Anden verebht und mit der flachen Ebene verschmilzt, finden wir die südlichsten aller Kakteen. Es sind *Maihuenia patagonica*, *Maihueniopsis darwinii* und *Pterocactus australis*.



Bild 158: *Pediocactus simpsonii*
(Aufnahme: Klaus Krätschmer,
Winter-Kaktus ©, bei Bad
Kreuznach, <http://winterkaktus.de>)

Wir machen jetzt einen ganz großen Sprung zu den Hochgebirgen Nordamerikas, den Rocky Mountains, in denen die Anden ihre Entsprechung finden. Sie sind wegen ihrer vielen Niederschläge und der niedrigen Temperaturen für Kakteen nicht sehr gut geeignet, aber dort, wo Gebirgszüge die große amerikanische Wüste, das Great Basin Desert, durchschneiden, finden wir auch in 2.000 Meter Höhe noch Kakteen, die winters von Schnee bedeckt sind: *Neobesseya*, *Pediocactus* (siehe Bild), *Escobaria* und *Echinocereus*, die auch bei uns winterhart sind. Ein kleiner Abstecher nach Kanada bringt uns nun auch noch zu den nördlichsten aller Kakteen; es sind *Opuntia fragilis* (Bild 153, Seite 144), *O. compressa*, *O. polyacantha* und *Escobaria vivipara*.

Warme Halbwüsten, Zwergstrauchheiden und Trockenwälder

„Aus den Sümpfen des Gran Chaco brachte ich den Harlekin der Kakteen, den hübschen, quergestreiften *Echinocactus Mihanovichii*.“ Der Kakteenjäger Alberto Vojtěch Frič zu Curt Backeberg

Die meisten Kakteen bewohnen Halbwüsten, Zwergstrauchheiden und Trockenwälder. Wir können diese Kategorien wegen gemeinsamer Merkmale zusammenfassen: es ist warm bis heiß, die Niederschläge sind spärlich (200–300 mm) und auf wenige Monate konzentriert, so dass es ausgeprägte Regen- und Trockenzeiten gibt. Zwischen Tag und Nacht können deutliche Temperaturunterschiede auftreten; jahreszeitlich bedingte Temperaturschwankungen gibt es aber nur in den äquatorfernen Zonen. Wegen des warmen Klimas sind diese Gebiete fast oder ganz frostfrei; im

Bereich der nördlichen Sonora (Arizona) gibt es maximal 17 Tage im Jahr, an denen das Thermometer nachts zeitweise unter den Gefrierpunkt fällt – das ist zugleich die Nordgrenze für den Saguaro (*Carnegiea gigantea*) und andere wärmeliebende Kakteen.



Bild 159: Sonora, Arizona mit *Carnegiea gigantea* (Aufnahme: USFS ©)

Die genannten Lebensräume sind außerordentlich vielgestaltig, die Sonora, Mojave, Teile von Niederkalifornien und das mexikanische Hochland zählen hierzu, aber auch die brasilianische Caatinga, Mato Grosso, Minas Gerais und der Chaco in Südbrasilien und Paraguay. Bei der Vegetation reicht die Palette von richtigen Trocken-, Wäldern' – mit Baum an Baum – über lichtere Vegetation bis zu wüstenhaften Zuständen mit großen vegetationslosen Flächen zwischen den Pflanzeninseln. Immer gibt es eine ausgeprägte Regenzeit, die zum Beispiel im paraguayenischen Chaco Boreal dazu führt, dass die hier wachsenden Kakteen (z.B. *Gymnocalycium*, *Frailea*, *Echinopsis*) tagelang komplett unter Wasser stehen, weil der Niederschlag aufgrund einer wasserundurchlässigen Schicht nicht versickert.

Fast alle Arten der genannten Lebensräume sind bei den Liebhabern begehrt, oder wenigstens doch die kleinbleibenderen unter ihnen, in Mexiko und dem angrenzenden Südosten der USA die *Mammillaria* und ihre vielen Verwandten, *Stenocactus*, *Astrophytum*, *Echinocereus*, *Ferocactus* und *Echinocactus*. In Südamerika die schon erwähnten *Frailea*, *Gymnocalycium* sowie die seltenen *Uebelmannia* und *Discocactus*.

Ausgefallene Standorte

„Im allgemeinen haben wir es bei den meisten Echinokakteen mit Wiesenpflanzen zu tun.“ O. Rother, Der Lehrmeister im Garten und Kleintierhof, 1903

Wir wollen noch einige Extremstandorte erwähnen. Manche *Ariocarpus* findet man in alkalireichem Schwemmland, wo die Niederschläge wie im Chaco Boreal ebenfalls nicht versickern, sondern verdunsten und dabei die Erdoberfläche mit Salzen anreichern. Auf diesen Flächen sind die *Ariocarpus* oft die einzigen Pflanzen überhaupt. Oder *Aztekium ritteri* und *A. hintonii*, die auf Gips- und Kalkfelsen wachsen (siehe Bild 345, Seite 237). Auch der Standort von *Geohintonia mexicana* mutet ziemlich extrem an, wie das nachfolgende Bild zeigt.



Bild 160: *Hintonia mexicana* am Standort (Aufnahme: Carlos Velazco ©)

Ebenso ausgefallen im Sinne der Kakteen, die man intuitiv mit heißen tropischen Gegenden in Verbindung bringt, sind beispielsweise die gemäßigten Kiefernwälder, wie man sie in Mexiko auf der Waldstufe der Gebirge finden kann. Sie sind unseren brandenburgischen Kiefernwäldern nicht unähnlich, aber zwischen den Bäumen gedeihen dort *Mammillaria glassii*, *M. elegans* und *M. ruestii*. Oder in den USA die *Escobaria missouriensis*, *Pediocactus knowltonii*, *Sclerocactus whipplei* in Wacholder-Kiefernwäldern.

Tropische Regenwälder

„Alle Phyllokakteen wachsen in ihrer Heimat auf Waldbäumen, wo sie sich auf vermoderten Baumresten mit Moos, Farnkräutern und Orchideen ansiedeln.“

Harry Maaß, Die Schönheit unserer Kakteen, 1929

Im südlichen Mexiko beginnen die Tropen, und mit ihnen die immergrünen, immerfeuchten Regenwälder; auch hier finden wir Kakteen, wie zum Beispiel den schönblühenden *Disocactus nelsonii* (Bild 50, Seite 53) im Bundesstaat Chiapas. Regenwaldkakteen sind Ranker oder Epiphyten, die den Ästen, Astgabeln oder auch der Rinde der Urwaldbäume aufsitzen. Sie alle haben ihre Sukkulenz eingeschränkt, nicht aber vollständig aufgegeben, denn auch hier herrscht relativer Wassermangel. Obwohl es täglich regnet (bis zu 2.000 mm pro Jahr!), können die geringen Mengen Substrat, in dem die Epiphyten wurzeln, die Feuchtigkeit nicht lange festhalten. Das Klima der immergrünen tropischen Regenwälder ist wohlbekannt: gleichmäßig hohe Temperatur, durchgängig hohe Niederschlagsmengen, deswegen keine ausgeprägten Jahreszeiten, hohe Luftfeuchtigkeit. Die Kakteen, die wir hier finden, haben häufig ihre Oberfläche durch blattartige Verflachung der Sprosse vergrößert und die Dornen zurückgebildet. Typische Vertreter sind *Epiphyllum* und *Disocactus* – die beiden Gattungen kommen sowohl in Mittel- wie auch in Südamerika vor, sowie *Rhipsalis*, *Hatiora*

und *Schlumbergera* (Südamerika), und *Selenicereus*, *Hylocereus* und *Harrisia* (Mittelamerika). Die drei letztgenannten sind Ranker, die im Gegensatz zu den Epiphyten im Boden wurzeln und an Baumstämmen emporklettern. Sie sind auch nicht unbedingt an Regenwaldklima gebunden, sondern finden sich auch in regengrünen Trockenwäldern.

Ostflanke der Anden

„Immer tiefer wühle ich mich in das Dickicht, rekognosziere, begrüße mit einem Freudengebrüll drei, vier neue unbekannte Arten und – komme am nächsten Tage mit einer Mulakarre wieder.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Südlich der Chacos von Südamerika beginnen die Grassavannen der Pampas. Obwohl die klimatischen Voraussetzungen günstig sind, finden wir hier nur wenige Kakteen (*Echinopsis*, *Opuntia*), denn genau wie in ihrem nordamerikanischen Pendant, der Prärie, haben die Kakteen gegen die schneller wachsenden, oft meterhohen Gräser keine Chance. Damit gehören die Grassavannen zu den wenigen amerikanischen Großlandschaften, die nicht von Kakteen erobert wurden.

Dagegen ist die Ostflanke der Anden, an der wir jetzt unsere Rundreise durch den amerikanischen Doppelkontinent beenden, wieder typisches Kakteenland. In den trockenen Höhenlagen, die von den Regen nicht mehr erreicht werden, sowie in den Hügeln am Fuße des Gebirges finden wir *Echinopsis*, *Gymnocalycium* sowie mit *Lobivia* (tagblühende *Echinopsis*), *Rebutia* und *Parodia* ausgesprochene Liebhaberpflanzen, wobei die drei letztgenannten Gattungen zum Teil richtige Hochgebirgsbewohner sind.

Sterblichkeit und Populationsdynamik bei *Astrophytum asterias*

Causes of individual mortality in the endangered star cactus *Astrophytum asterias* (Cactaceae): The effect of herbivores and disease in Mexican populations. J.G. Martínez-Ávalosa, J. Golubov, M.C. Mandujano, E. Jurado (Mexico). Journal of Arid Environments 71 (2007) 250–258. Copyright 2007 Elsevier Ltd.



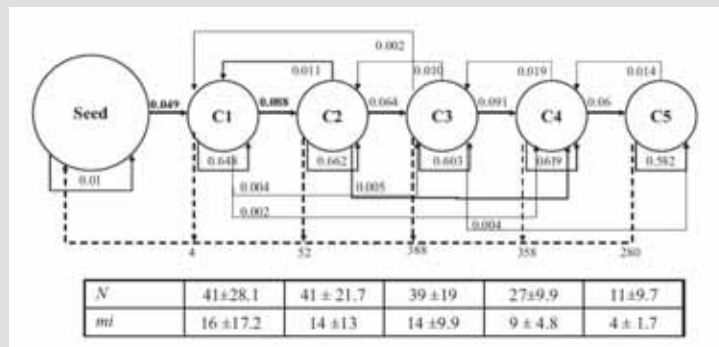
Astrophytum asterias, links oben: gesundes Exemplar mit Blüte, rechts oben: von Erdhörnchen abgenagt; links unten: von Käferlarven zerstört (typisch das Bohrloch in der Mitte); rechts unten: nach Pilzbefall (die äußere Hülle bleibt mumienartig erhalten)

Der wichtigste Grund für den Rückgang von *Astrophytum asterias* und anderen bedrohten Arten sind Zerstörung bzw. Nutzung der Lebensräume und Entnahme von Pflanzen für kommerzielle Zwecke. Die Autoren untersuchten natürliche Ursachen für die Mortalität in vier Populationen

Sterblichkeit und Populationsdynamik bei *Astrophytum asterias*

von *Astrophytum asterias*, je zwei in Tamaulipas und Piedmont. Beobachtete Todesursachen waren Befall durch den Pilz *Phytophthora infestans*, Frass durch die Larven eines Käfers (Cerambicidae) und Frass durch das Erdhörnchen *Spermophilus mexicanus*. Alle drei zusammen können mehr als 50% einer Population vernichten. Die wichtigste Todesursache war *S. mexicanus*, gefolgt vom Käfer in Tamaulipas bzw. von *P. infestans* in Piedmont. Die Schadensbilder können gut unterschieden werden (siehe obenstehende Abbildungen).

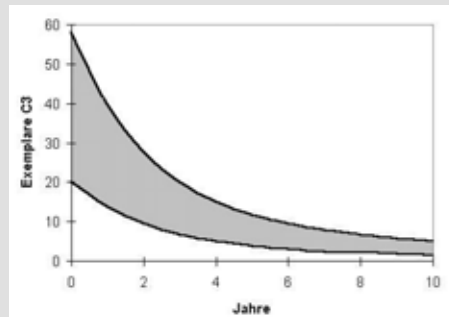
Es wurden außerdem Daten zur Entwicklung von Populationen erhoben (siehe obenstehendes Flussdiagramm). Aus den Samen (Seed) entwickeln sich Pflanzen der Größenklassen C1 bis C5, die ihrerseits neue Samen erzeugen (gestrichelte Linien). Die Übergangswahrscheinlichkeiten von einer Klasse zur nächsten sind auf den horizontalen Pfeilen vermerkt (geschätzt anhand von Feldstudien der Jahre 2004, 2005 und 2006). Nur 4,9% der Samen entwickeln sich zu Pflanzen der Größenklasse C1, davon wechseln innerhalb von einem Jahr 8,8% durch Wachstum in die Größenklasse C2 über; 64,8% verbleiben in Größenklasse C1. Das bedeutet, dass in einem Jahr ca. 74% der C1-Pflanzen überleben, bei den C5-Pflanzen sind es knapp 60%. Mit Hilfe der Übergangswahrscheinlichkeiten lässt sich die zukünftige Entwicklung einer Population abschätzen, wenn die Besetzungen der Klassen bekannt sind. Diese Zahlen stehen in der Tabelle unter N. Die oberen Größenklassen (C4, C5) sind deutlich schwächer besetzt (27 bzw. 11 Exemplare), dafür ist die Samenproduktion der größeren und älteren Pflanzen deutlich höher. Am wichtigsten scheinen jedoch die Pflanzen der Klasse C3 zu sein; vertreten mit 39 Exemplaren, von denen jedes 388 Samen pro Jahr hervorbringt. (Die Größen der Pflanzen: C1 = 0–2 cm, C2 = >2–4 cm, C3 = >4–6 cm, C5 = >6–8 cm, C6 = >8 cm Durchmesser.)



Flussdiagramm für die Entwicklung einer Population von *A. asterias*

In der Tabelle unter dem Flussdiagramm sind die Besetzungen der einzelnen Größenklassen vermerkt (z.B. 39 für C3); die Angabe von ± 19 gibt die Unsicherheit dieser Erfassung an, bedingt durch die Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen. Die ‚wahre‘ Pflanzenzahl kann also zwischen 39-19 und 39+19 liegen, d.h. zwischen 20 und 58. Die zweite Zeile gibt die von Pilz, Käfer und Erdhörnchen ‚erlegten‘ Exemplare an. Wieder für die Größenklasse C3 sind es 14 ± 10 Exemplare. Die Zahlen sind, wie bei Freilandstudien leider unumgänglich, mit hohen Unsicherheiten behaftet. Vor allem die Besetzung der kleinsten Klasse, C1 mit einer Größe von 0 bis 2 cm, ist schwer zu bestimmen, da Sämlinge im Feld nicht leicht zu entdecken sind. Die aus Samenproduktion und Individuenzahl von C1 geschätzte Übergangswahrscheinlichkeit Samen → C1 von knapp 5% erscheint unrealistisch hoch. Bei anderen Arten kam man auf Werte von 1 überlebenden Sämlingspflanze pro einigen zehntausend oder gar hunderttausend Samen. Entscheidend jedoch sind die Übergangswahrscheinlichkeiten der Juvenilen und Adulten, die für alle Klassen deutlich unter 1 (=100%) liegen. Allein sie bewirken einen deutlichen Rückgang der Population, wie die nachstehende Grafik exemplarisch für die wichtigste Größenklasse C3 zeigt.

Sterblichkeit und Populationsdynamik bei *Astrophytum asterias*



Entwicklung des Bestands der Pflanzen der Größeklasse C3, berechnet auf der Basis der Daten aus dem Flussdiagramm unter Berücksichtigung der Unsicherheiten

Wenn alle möglichen Verläufe berücksichtigt werden, dann schrumpft der Bestand von 20–58 Exemplare zum Zeitpunkt $t=0$ auf 2–5 Exemplare zum Zeitpunkt $t = 10$ (Jahre). Bei diesem starken Rückgang stellt sich die Frage, wieso die Population bis jetzt überhaupt überleben konnte? Die Antwort ist einfach. Neben der Unsicherheit der Schätzungen für die Überlebensraten und Übergangswahrscheinlichkeiten kommt hinzu, dass bei Kakteen der Trockengebiete in aufeinanderfolgenden Jahren durch unterschiedliche klimatische Verhältnisse sehr unterschiedliche Überlebensraten für die Sämlinge auftreten. Nur alle paar Jahre einmal sind die Verhältnisse günstig genug, damit überhaupt nur *ein Teil* einer Jahrgangskohorte überleben kann. Es ist also falsch, von einer konstanten Übergangswahrscheinlichkeit Samen \rightarrow C1 auszugehen. Die Regeneration der Population erfolgt vielmehr in „Schüben“, oft gekoppelt an El-Niño-Ereignisse, die allerdings in der Studie nicht erfasst werden konnten, da die Populationen nur 3 Jahre lang beobachtet wurden.

(Abbildungen und Flussdiagramm aus der besprochenen Arbeit. Grafik vom Autor.)

Immer knapp: Wasser

„Einen *Ariocarpus* durch Wassermangel zum Schrumpfen zu bringen, dürfte ein Kunststück sein. Er hat völlig genug, wenn man ihn leicht nebelt oder mit einem nassen Pinsel bestreicht.“ W. von Roeder, Fehlerbuch des Kakteenzüchters, 1929

Kakteen überstehen Trockenzeiten, indem sie Wasser speichern, von dem sie dann während der Dürre zehren. Dabei kann es sich um gewaltige Mengen handeln: Ein 10–12 Meter hoher Saguaro (*Carnegiea gigantea*) – also einer der ganz großen seiner Art, fasst bis zu 2.000 oder 3.000 Liter Wasser; das entspricht etwa dem Inhalt von zehn vollen Badewannen. Als Wasserspeicher dient ein innen gelegenes, undifferenziertes, parenchymatisches Gewebe, das den größten Teil des Stammquerschnitts einnimmt. Während der Trockenzeit gibt dieses Speichergewebe Feuchtigkeit an das lebenswichtige äußere Chlorenchym ab, in dem die Photosynthese abläuft. Es ‚fließt‘ also Wasser vom Speichergewebe zu den äußeren Schichten.

Dank ihrer Wasservorräte können Kakteen auch in der Trockenzeit Photosynthese betreiben. Wir hatten gesehen, dass für die Photosynthese Sonnenlicht und Kohlendioxid notwendig sind – das Kohlendioxid nehmen die Kakteen nachts über ihre Spaltöffnungen auf, wobei ein kleiner Teil Wasser durch Verdunstung verloren geht. Bei Trockenheit aber bleiben die Spaltöffnungen ständig geschlossen, um Wasserverluste zu vermeiden. Die allgemeine Regel lautet also wie folgt: während der Regenzeit Kohlendioxid-Aufnahme, Photosynthese und Wachstum; während der Dürreperiode keine Kohlendioxidaufnahme, keine Photosynthese und kein Wachstum. Doch dank ihrer Wasserspeicher können Kakteen wenigstens zeitweise gegen diese allgemeine Regel verstoßen, indem sie ihre Photosynthese bis in die Trockenzeit hinein verlängern. Der *Ferocactus cylindraceus* kann

noch 50 Tage nach dem Beginn der Dürre Photosynthese betreiben, denn der Wasserspeicher erlaubt ihm den Luxus der nächtlichen Öffnung der Spaltöffnungen. Nach Ablauf dieser Zeit ist allerdings auch für den *Ferocactus* Schluss und er ordnet sich wieder der Regel des Ruhens unter.

Außer bei den Rübenwurzeln verlaufen Kaktengewurzeln typischerweise dicht unter der Erdoberfläche, decken dabei aber einen großen Bereich ab. Die Wurzeln von *Copiapoa cinerea* in der Atacama dringen nicht tiefer als 3 cm in den Boden ein, dafür kann aber das Wurzelwerk eines zehn Zentimeter hohen Exemplars eine Fläche von etwa einem Quadratmeter abdecken. Die Beschränkung auf die alleroberste Bodenschicht ist eine Anpassung an geringe Mengen Feuchtigkeit, die nicht weit in den Boden eindringen. In etwas feuchteren Gegenden als der Atacama finden wir Wurzeltiefen von 8 bis maximal 20 cm. Die Hauptwurzeln können dabei eine erstaunliche Stärke erreichen. Die in Bild 161 gezeigte Wurzel von *Cleistocactus tupizensis* hat einen Durchmesser von eineinhalb Zentimetern, wie durch den Größenvergleich mit dem abgebildeten Stecketikett verdeutlicht wird; die Pflanze ist nur 1,20 m hoch. Bei den mächtigen Säulenkakteen können die Hauptwurzeln Armes- oder sogar Beinesdicke erreichen.



Bild 161: Mächtige Wurzel eines *Cleistocactus* von 1,20 m Höhe

Die Flachwurzeligkeit ist bei niedrigen und unregelmäßigen Niederschlagsmengen von Vorteil. Durchnässen jedoch heftige und anhaltende Regengüsse auch die tieferen Bodenschichten, dann gerät der Flachwurzler ins Hintertreffen, denn dieses Wasser ist für andere Pflanzen erreichbar, für ihn aber nicht.

Wenn die Saugkraft (das Wasserpotenzial) des Bodens die der Pflanze übertrifft, dann müsste der Saftstrom umgekehrt laufen – von der Pflanze in den Boden. Dies geschieht tatsächlich in geringem Ausmaße, wenigstens zu Beginn der Trockenzeit, es führt aber nicht dazu, dass die Pflanze ausgesaugt wird, weil sie sich dagegen zu wehren weiß. In der Rindenschicht der größeren Wurzeln bilden sich mehrere Lagen stark verkorkter Zellen, durch die das Innere der Wurzel gegen die durstige Erde wasserdicht abgeschirmt wird, so wie der Korkpfropfen eine Weinflasche verschließt. Außerdem füllen sich die Leitbündel der Wurzeln mit Luftblasen (sogenannte „Embolie“), wodurch der Wasserfluss unterbrochen wird. Jede Hausfrau kennt das: wenn in die Leitbahnen von Schnittblumen Luft eingedrungen ist, dann können sie kein Wasser mehr transportieren, weshalb sie bei ihrem Blumenstrauß als erstes die Stiele einkürzt, bevor sie ihn in die Vase stellt.



Bild 162: Durstiger Mann trinkt von einem *Ferocactus* (historische Aufnahme)

Die Saugkraft, die erforderlich ist, um dem Boden Wasser zu entziehen, begrenzt auch das Längenwachstum der Kakteen, weil sie mit der Stammhöhe ansteigt. Reicht die Saugkraft der Pflanze nicht aus, dann reißt die Wassersäule in den Leitbündeln ab und die Pflanze stirbt. Bei den säulenförmigen Arten der Trockengebiete liegt die Obergrenze bei 12–15 Metern Höhe; für die meisten ist schon bei 10 Metern das Ende der Fahnenstange erreicht. Auch der ‚Riese‘ *Carnegiea gigantea* schafft nicht mehr als 15 Meter. Das ist recht wenig im Vergleich zu den mitteleuropäischen Waldbäumen, die auf gut bewässerten Böden mit viel geringerer Saugkraft stehen: Linde bis 30 Meter, Eiche bis 40 Meter. Im tropischen Tieflandwald gibt es sogar Kolosse von bis zu 70 Metern Höhe. Den vermutlich höchsten aller Kakteen, die bis 18 Meter hohe *Brasiliopuntia brasiliensis*, finden wir deshalb auch nicht in Trocken- oder Halbtrockengebieten, sondern in der Randzone des Regenwaldes.

Funktion der Wurzel

„Meterlange Wurzeln durchziehen dicht unter der Oberfläche den Boden. Das ist ihr Trick, mit dem es diese Kakteen hier aushalten.“ Curt Backeberg, Wunderwelt Kakteen, 1974, über *Melocactus macroacanthus* auf Curaçao

Die Wurzel der Pflanze steht in engem Kontakt zum Boden, der aus festen Partikeln, Bodenwasser und Bodenluft besteht. Hier vollzieht sich die Aufnahme von Wasser und von in ihm gelösten Nährsalzen. Als nicht-grüner Teil der Pflanze ist die Wurzel auf ständige Versorgung mit Sauerstoff angewiesen, der der Bodenluft entnommen wird. Während der Trockenzeit sterben Teile der Wurzeln ab. Nach den Wurzelhaaren, die selbst in der Regenzeit nur eine Lebensdauer von wenigen Stunden oder Tagen haben, sterben auch bald die feinen Faserwurzeln ab. Zumindest für *Ferocactus* ist es durch Arbeiten von Nobel bekannt, dass diese Faserwurzeln regelrecht abgeworfen werden können, ebenso wie eine Eidechse ihren Schwanz abwirft.



Bild 163: Unterschiedliche Wurzeltypen. Links oben: *Eriosyce taltalensis* mit kurzer Pfahlwurzel; rechts oben: *Eriosyce odieri* mit langer Pfahlwurzel; links unten: *Leuchtenbergia* mit Rübenwurzel; rechts unten: *Escobaria spec.* mit Faserwurzeln

Wenn die Regenzeit einsetzt, können außerordentlich rasch neue Wurzeln gebildet werden. Die meisten schaffen das innerhalb von 1-2 Tagen, bei *Opuntia puberula* setzt das neue Wurzelwachstum bereits wenige Stunden nach dem ersten Regenfall ein. Auch Kakteenfreunde wissen aus Erfahrung, wie rasch ihre Pfleglinge nach der langen Winterruhe zu neuem Leben erwachen. Dabei kann das Längenwachstum der Wurzeln ganz erstaunliche Werte erreichen: In feuchtem Boden legten die Seitenwurzeln von *Ferocactus cylindraceus* pro Tag um einen halben Zentimeter (4,8 mm) zu, die von *Opuntia ficus-indica* sogar um einen ganzen Zentimeter (11,2 mm).

Verdickte Wurzeln (Rübenwurzeln, Pfahlwurzeln und Knollen) haben Speicherfunktion. Neben (etwas) Wasser speichern sie hauptsächlich Energie in Form von Reservestoffen wie Stärke. Diese weit verbreiteten Organe ergänzen dadurch den oberirdischen sukkulenten Pflanzenkörper, der als Wasserspeicher fungiert. Auch der in Bild 164 gezeigte Blattsteckling von *Quiabentia zehntneri* hat eine kleine Wurzelknolle ausgebildet.



Bild 164: Dieser Blattsteckling von *Quiabentia zehntneri* hat eine Wurzelknolle entwickelt

Entscheidend für die Aufnahme von Wasser und Mineralsalzen aus dem Boden sind aber nicht die Hauptwurzeln oder die Seitenwurzeln, sondern die von letzteren ausgehenden, reich verzweigten Feinwurzeln mit ihren Wurzelhaaren. Diese sind es, an denen die tatsächliche Aufnahme stattfindet; alle Wurzeln ‚höherer Ordnung‘ dienen in der Hauptsache der Weiterleitung der aufgenommenen Stoffe. Dabei haben die feinen Wurzelhaare, die den Feinwurzeln ein buchstäblich ‚pelziges‘ Aussehen verleihen, natürlicherweise eine Lebensdauer von nur wenigen Stunden bis wenigen Tagen – auch bei guter Bewässerung. Aus ihrer kurzen Lebensdauer folgt, dass Wurzelhaare während der Vegetationsperiode ständig neu gebildet werden müssen, was wiederum bedeutet, dass die gesamte Wurzel ständig wachsen und sich verzweigen muss. (Weiterhin folgt hieraus: auch ein rein mineralisches Substrat ist nach einiger Zeit kein rein mineralisches Substrat mehr, weil die abgestorbenen Wurzeln und Wurzelhaare eine Humusbildung einleiten.)

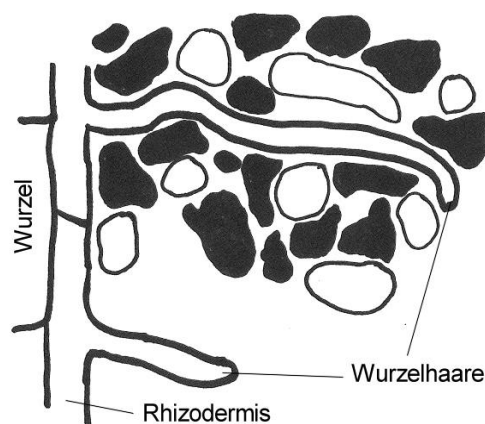


Bild 165: Wurzelhaare im Boden (nach Strasburger); schwarz: Bodenpartikel, weiß: Luft; zwischen Bodenpartikeln und Luft befindet sich das Bodenwasser

Die Wurzelhaare stehen in direktem Kontakt zum Bodenwasser (Bild 165) und nehmen die darin in Form von Ionen gelösten Mineralsalze auf, wobei ihnen ein gewisses (aber nicht absolutes!) Auswahlvermögen zukommt. Bis zu einem gewissen Grad können die Wurzelhaare ‚entscheiden‘, welche Stoffe sie aufnehmen und welche nicht. Das erreichen sie auf zwei verschiedene Weisen. Für manche Ionen, wie Kalium und Calcium, gibt es spezielle Kanäle in den Zellen, durch die diese bevorzugt aufgenommen werden. Andere Minerale sind in der Bodenlösung nur gering enthalten, in größeren Mengen jedoch in den Bodenpartikel vorhanden, dort allerdings mehr oder fest gebunden – Phosphat ist beispielsweise recht stark gebunden, Nitrat weniger stark. Hier tritt die Wurzel als Ionenaustauscher in Erscheinung: sie bietet dem Boden Ionen zum Austausch an. Um positiv geladene Ionen (Kationen) zu erhalten, gibt sie Wasserstoff-Ionen ab (H^+) und um negativ geladene Ionen (Anionen) zu erhalten, gibt sie Hydrogencarbonat-Ionen ab (HCO_3^-). Manche Geräte zur Aufbereitung von Leitungswasser arbeiten nach dem gleichen Prinzip.

Wagnis Kakteenblüte

„Dort gab es Kakteen, die aussahen wie eine Reihe grüner Teller, die an ihren Rändern zusammenhängen; sie waren bedeckt von Büscheln gelber Dornen und blass mauvefarbenen Blüten.“ Gerald Durrell, *The Drunken Forest*, 1956

Wegen der ständigen Knappheit des Faktors Wasser geht der Kaktus mit der Blüte ein regelrechtes Wagnis ein, denn über die zarten Blütenblätter verdunstet vergleichsweise viel von der kostbaren Flüssigkeit, viel mehr als über die anderen Strukturen wie Spross und Dornen. Genaue Zahlen sind leider nur für *Ferocactus cylindraceus* bekannt, der von Nobel in dieser Hinsicht eingehend untersucht wurde. Ein mittelgroßes Exemplar benötigt für seine etwa 12 Blüten, einschließlich der Knospen- und Fruchtbildung, etwas mehr als 10% seines gesamten Jahreswasserbedarfs! Hätte er größere Blüten, dann wäre der Wasserverlust entsprechend höher. Wie verstehen jetzt auch, warum so viele Kakteen, und zwar gerade die mit großen Blüten, Nachtblüher sind. Denn nachts ist es kühler und die relative Luftfeuchtigkeit höher, was beides dazu beiträgt, dass weniger Wasser verdunstet. Interessanterweise haben die Blütenblätter eine große Menge Spaltöffnungen, aber diese sind ‚nicht-funktionell‘, was bedeutet, dass sie weder geöffnet noch geschlossen werden können. Deswegen geschieht der größte Teil des Wasserverlusts auch nicht über sie, sondern über die zarte Epidermis der Blütenblüten, die der Abgabe von Wasserdampf nur wenig Widerstand entgegensetzen kann.

Noch ein Wort zum Gasstoffwechsel der Kakteen. Wir haben gesehen, dass es nachts zu einer Aufnahme von Kohlendioxid kommt, das tagsüber der Photosynthese zugeführt wird. Dabei entsteht außer Zucker auch noch Sauerstoff, der wegen der geschlossenen Spaltöffnungen nicht nach außen abgegeben werden. Das ist aber gar kein Nachteil, denn die nicht-grünen Teile der Pflanzen benötigen wie die Tiere Sauerstoff für die Aufrechterhaltung ihrer Lebensfunktionen. Das gilt auch für die grünen Teile: hauptsächlich nachts und in Trockenzeiten, wenn keine Photosynthese möglich ist, brauchen sie ebenfalls Sauerstoff. Aber auch während der Zeit der Photosynthese laufen gleichzeitig sauerstoffverbrauchende Reaktionen im Gewebe ab. Die Pflanzen ‚atmen‘ dann, eben genau wie Tiere. Wie kommt aber der Sauerstoff zu den tieferen Schichten im Kakteenkörper? Ein großer *Ferocactus* oder *Echinocactus* kann bis zu einen Meter Durchmesser haben; wie wird der Sauerstoff über diese großen Entfernungen transportiert? Kakteen haben weder Lungen noch Kreislauf, sie müssen sich also etwas anderes einfallen lassen. Bei ihnen fließt der Sauerstoff nicht in Blutgefäßen, sondern in den Zwischenräumen der Zellen, die zusammen ein großes Netzwerk bilden. Dieser Transport ist natürlich etwas langsam, da er passiv vor sich geht und nicht aktiv, was aber nichts ausmacht, weil der Sauerstoffbedarf des inneren Gewebes nicht besonders hoch ist. Deren Zellen sind eigentlich nichts anderes als prall gefüllte Wassertöpfe ohne nennenswertes Eigenleben.

Und wie ist es in den Ruhezeiten? Während der Dürrezeit bleiben die Spaltöffnungen geschlossen, es kann also weder Sauerstoff noch Kohlendioxid aufgenommen werden. Weil die Photosynthese ruht, wird auch kein Kohlendioxid benötigt, doch es findet im Gewebe ein gewisser Erhaltungsstoffwechsel statt, der zwar recht schwach ist, aber trotzdem ohne eine bestimmte Menge Sauerstoff nicht auskommen kann. Hier ist die treibende Kraft die unterschiedliche Konzentration von Sauerstoff

zwischen innen und außen. Außerhalb des Kakteenkörpers entspricht der Sauerstoffgehalt dem der Atmosphäre – er liegt also bei etwa 21%. Im Innern des Kakteenkörpers geht er aber gegen Null, wenn nämlich sämtlicher Sauerstoff im Netzwerk der Zellzwischenräume verbraucht wurde. Durch diesen Konzentrationsunterschied strömt etwas Sauerstoff von innen nach außen, auch bei geschlossenen Spaltöffnungen; wir sagen: er ‚diffundiert‘. Diese Menge reicht für den Erhaltungsstoffwechsel aus.

Sicher kommen jetzt aufmerksame Leser mit der Frage: wenn der Sauerstofftransport auch bei geschlossenen Spaltöffnungen funktioniert, warum gilt das nicht auch für den Transport von Kohlendioxid? Dann könnte der Kaktus die Spaltöffnungen Tag wie Nacht geschlossen halten und doch mit Kohlendioxid versorgt sein! Es funktioniert deswegen nicht, weil der als Triebkraft wirkende Unterschied der Konzentrationen von innen und außen zu gering ist. Er liegt zur Zeit außen bei etwa 375 ppm oder 0,038%. Nehmen wir an, im Innern der Pflanze wären es genau 0%, dann beträgt der Unterschied zwischen innen und außen gerade mal knapp 0,04% statt, wie beim Sauerstoff, 21%. Diese Differenz ist viel zu niedrig, um als Triebkraft für eine Diffusion durch geschlossene Spaltöffnungen sorgen zu können.

Kakteen und Ameisen: eine besondere Beziehung?

„Das Team von Joshua Ness setzte im Labor aufgezogene Raupen auf die Kakteen und beobachtete, wie diese innerhalb von Minuten von Ameisen angegriffen wurden.“ Jay Withgott, 2004, über Experimente mit *Ferocactus wislizenii*

Kein Kaktus lebt allein in dieser Welt. Im Gegenteil: er steht mit anderen Pflanzen und Tieren in einer Fülle von wechselseitigen Beziehungen, von denen wir einige schon kennengelernt haben. Bäume und Sträucher fungieren als Amme für junge Kakteenpflanzen, die ihrerseits mit Pilzen eine Gemeinschaft – Mykorrhiza – eingehen. Bodenbakterien verändern das Substrat in einer Weise, die Kakteen zuträglich ist; etliche Tierarten (Vögel, Fledermäuse, Nachtfalter, Bienen und Hummeln) agieren als Bestäuber der Blüten. Andere Tierarten, zum Teil aber auch dieselben, verzehren Früchte und verbreiten die Samen.

Es gibt sogar Hefen (Verwandte unserer Bier- und Weinhefe), die sich auf Kakteen spezialisiert haben und von dem zerfallenden Gewebe absterbender Teile leben (nicht zu verwechseln mit Pilzen und Bakterien, die lebendiges Gewebe befallen und zu Fäulnis führen!) und von diesen Kaktus-Hefen leben ihrerseits kleine Fruchtfliegen¹⁰ (ähnlich denen, die sich sommers in der Küche an Obstschalen mit überreifen Bananen einfinden) und, und, und.

Eine besondere Beziehung, auch in der Kultur, scheint zwischen Kakteen und Ameisen zu bestehen. Es ist fast so, als könnten wir von einem gegenseitigen Vertrag zwischen Ameisen und Kakteen sprechen. Ameisen verzehren zuckerreiche Anhänge der Samen und verschleppen diese dabei in ihre Nester. Bereits Buxbaum wies darauf hin, dass *Epiphyllum phyllanthus* überwiegend in Baumnestern von tropischen Ameisen gefunden wird und dort einen Teil der mitunter riesigen ‚Ameisengärten‘ ausmacht, neben allerlei anderen Epiphyten. Rauh berichtete von *Coryphantha arizona*, die am Rande eines Ameisenhaufens in Colorado wuchs, gerade so, als sie dort jemand ausgesät. Bei diesem ‚jemand‘ mag es sich um Ameisen gehandelt haben. Vermutlich ist die lockere, mit Nährstoffen angereicherte Erde des Ameisenhaufens dem Wachstum der *Coryphantha*-Sämlinge förderlich.

¹⁰ z.B.: *Drosophila mojavensis* (Fruchtfliege) und *Pichia cactophila* (Hefepilz)

Bild 166: Drüsendornen (?) bei *Calymmanthium*

Ameisen werden auch immer wieder dabei beobachtet, wie sie im Freiland und der Kultur auf Kakteen herumklettern, um deren extraflorale (außerblütige) Nektarien zu besuchen – außerhalb der Blüte gelegenen Orte der Nektarausscheidung. Sie naschen mit Leidenschaft an den dort abgeschiedenen Zuckertröpfchen. Spezialisten wie manche *Coryphantha*-Arten und *Thelocactus setispinus* haben dafür speziell geformte Drüsendornen ausgebildet, aber auch viele andere Kakteen können an jungen Areolen Nektar bilden. Nach Mauseth (schriftliche Mitteilung) sind auch die an ihrer Basis Zuckertröpfchen tragenden jungen Dornen von *Calymmanthium substerile* solche Drüsendornen (Bild 166). Ganz besonders häufig treffen wir Ameisen an den extrafloralen Nektarien der Blüten. (Warum sind auch diese ‚extrafloral‘, also ‚außerblütig‘? Pericarpell und Blütenröhre, an denen diese Areolen samt ihrer Nektarien sitzen, gehören nicht zur Blüte, sondern zu einem Achsenstück, auf dem die Blüte sitzt. Näheres dazu siehe Abschnitt Achsenatur der Blüte, Seite 177). Bild 168 zeigt überaus stark entwickelte Nektarien an Schuppen der Blütenachse von *Hylocereus monacanthus*. Die Nektarbildung ist dermaßen heftig, dass die Tropfen zu Boden fallen.

Bild 167: Starke Nektarbildung an der Blütenachse von *Hylocereus monacanthus*

Bild 168: Desgleichen; ein Detail

Es scheint sich um einen *Mutualismus* zu handeln, eine Beziehung zwischen Kaktus und Ameise mit gegenseitigem Nutzen. Die Ameise profitiert von dem energiereichen Zucker und befreit dafür als Gegenleistung die Pflanze von tierischen Schädlingen. Exemplare von *Opuntia stricta*, die von Ameisen besucht werden, wurden nicht von den Raupen einer Kakteen-Motte befallen und hatten 50% mehr Fruchtansatz als solche, bei denen ein Ameisenbesuch durch Leimringe an der Stammbasis verhindert wurde. Bei Exemplaren ohne Leimringe war ein ständiger Besuch – ‚rund um die Uhr‘ – von verschiedenen tag- und nachtaktiven Ameisen zu beobachten, die fleißig Nektar sammelten, der nicht nur Zucker, sondern auch Aminosäuren enthält, wie eine chemische Analyse ergab. Dabei haben sie wahrscheinlich auch alle Raupen mitgenommen, die sich von den Blütenknospen der *Opuntia*

ernähren. Einen ähnlichen Fall zeigt Bild 246 auf Seite 200. Hier besuchen Gewächshausameisen eine Blütenknospe von *Weberocereus bradei*, um Nektartröpfchen zu ernten und ganz nebenbei erbeuten zwei Ameisen eine Schmierlaus (Bildmitte!), die es sich auf der Knospe gemütlich machen wollte.

Von den Erden: Ein *Crash-Kurs* über Bodenkunde

Die Geowissenschaftler, in deren Zuständigkeit das Thema fällt, sprechen nicht von Erden, sondern von Böden und Bodenkunde. ‚Erde‘ bzw. ‚Erden‘ sind gärtnerische Begriffe; die Kunde von ihnen wäre damit die ‚Erdenkunde‘. Nicht zu verwechseln mit der ‚Erdkunde‘, die es auch noch gibt – diese jedoch ist der müde Abklatsch der Geowissenschaften, mit dem man uns in der Schule gelangweilt hat.

Ausgangspunkt für die Bildung von Gesteinen sind fast immer die festen oder lockeren Gesteine der Erdoberfläche. (Ausnahme: die Torfböden, die in Mooren von abgestorbenem, aber nicht zersetztem Torfmoos gebildet werden.) Mit ‚Gesteinen‘, und das mag jetzt erstaunen, sind nicht nur Felsen und große Brocken gemeint, sondern auch Sande und Tone gehören hierher, die wiederum durch Abrieb und Verwitterung aus Festgestein entstanden sind. Gesteine und ihre Verwitterungsprodukte bilden den mineralischen Teil der Böden. Die meisten Festgesteine entstammen übrigens dem Magma; sie sind durch Erstarrung der ehemals flüssigen Erdkruste vor einigen Milliarden Jahren entstanden. Lava ist vulkanischen Ursprungs (vulkanische Aschen wie Bims Kies und Lavalit spielen eine wichtige Rolle bei der Kultur der Kakteen); Kalkstein ist dagegen chemischer oder biologischer Natur: auf dem Meeresboden lagerten sich die Kalkschalen von Lebewesen ab oder es wurde Kalk (Kalziumkarbonat) chemisch ausgefällt.



Urgestein: Granit

Die Eigenschaften der Böden werden durch die Eigenschaften der Ausgangsgesteine bestimmt und diese wiederum durch die Eigenschaften der Minerale, aus denen sie bestehen. Die häufigsten Minerale sind Quarze, Silikate, seltener: Carbonate (z.B. Kalk) und Sulfate (z.B. Gips). Tonminerale sind Abbauprodukte von Schichtsilikaten. Quarzreiche Böden sind in der Regel eher sauer, bei den Silikatböden gibt es, je nachdem welche Tonminerale überwiegen, saure, basische und neutrale Böden. Die Gleichsetzung Tonerde = sauer muss daher nicht unbedingt stimmen!

Böden bestehen aus einem mineralischen Teil, einem organischen Teil, Lebewesen, sowie aus Luft und Wasser, die natürlich nicht nebeneinander vorliegen sondern innig durchmischt sind. Bei einem guten mitteleuropäischen Grünlandboden sind die Anteile etwa 45% anorganischer Anteil, 5% organischer Anteil, 25% Bodenluft und 23% Bodenwasser; natürliche Kakteenböden können davon ganz erheblich abweichen, sind aber ihrerseits wiederum sehr vielgestaltig und verschieden.

In Gebieten mit extremem Klima, also auch an den Standorten vieler Kakteen, ist der Prozess der Bodenbildung stark gehemmt; in Wüsten, Halbwüsten und im Hochgebirge haben wir es in der Regel mit Rohböden zu tun, die überwiegend aus nur gering verwittertem Ausgangsgestein bestehen. Entwickelte oder ‚reife‘ Böden bestehen dagegen aus stark verwittertem Ausgangsgestein (zerkleinert, zermischt, chemisch verändert), das den mineralischen Teil ausmacht, aus abgestorbenem Material von Pflanzen und Tieren (organischer Teil oder Humus), Bodenlebewesen (Bakterien, Pilze, Insekten, Algen, Würmer), Bodenluft und Bodenwasser. Bei den Rohböden ist der organische Teil (Humus) schwach entwickelt oder ganz fehlend, Bodenlebewesen (außer Bakterien und Pilzen) kommen nur in geringer Zahl vor und Bodenwasser und Bodenluft nehmen nur einen kleinen Raum ein. Entscheidend für Bodenwasser und Bodenluft sind die kleinen Poren im Boden, denn diese halten das Wasser fest und in ihnen vollzieht sich die Aufnahme von Pflanzennährstoffen durch die Wurzel.

Böden der Trockengebiete sind häufig, wenn auch nicht immer, ausgesprochen basisch mit einem pH-Wert von 8 bis 9. Das kommt daher, weil in den regenarmen Gebieten basisch wirkendes Kalzium (Ca) und Magnesium (Mg) nicht von Niederschlägen ausgeschwemmt wird. So sind beispielsweise die Böden Niederkaliforniens und des mexikanischen Hochlandes oft ausgesprochen basisch, weil sie aus Kalkfelsen hervorgegangen sind; die Böden der Atacama dagegen sind sauer. Trotzdem deutet die Angabe ‚aus Mexiko‘ nicht unbedingt immer auf einen kalkhaltigen, basischen Boden hin. Dort, wo Kakteen wachsen, finden sich oft abweichende Verhältnisse. *Neobuxbaumia euphorbioides* steht in Jamaave (Tamaulipas, Mexiko) auf Felsen mit dicker Humusaufgabe, so dass die Wurzeln nicht mit dem kalkhaltigen Gestein in Berührung kommen; *Mammillaria magnimamma* wächst in der Nähe von Mexico City auf Lavafeldern; *Mammillaria crucigera* steht in Tonerde über Granit (mit pH 6,5); *Mammillaria colonensis* findet sich an der Grenze zwischen Taxaco und Acapulco im Halbschatten von Bäumen auf Lauberde. Entscheidend sind also immer die örtlichen Verhältnisse. Nun könnte man meinen, für die erfolgreiche Kultur von Kakteen müsste man die Bodenverhältnisse am Standort peinlich genau nachahmen. Natürlich wäre das eine Möglichkeit, die jedoch kaum durchführbar ist. Zu den natürlichen Bodenverhältnissen gehören ja auch Mikroorganismen, sowie Schädlinge und Parasiten, die wir in der Kultur ganz sicher nicht haben wollen. Zudem wachsen Kakteen am Standort sehr langsam. Wir gehen deshalb einen anderen Weg und

Von den Erden: Ein *Crash*-Kurs über Bodenkunde

ahmen einige Faktoren nach (pH-Wert, Nährstoffversorgung) und optimieren die übrigen, wie Wasserführung und Belüftung.

Die natürlichen Mikroorganismen spielen eine wichtige Rolle für das Leben der Kakteen. Bakterien helfen bei der Bodenbildung, indem sie Säuren ausscheiden, die das Gestein zersetzen. Zusätzlich bauen sie abgestorbenes Pflanzenmaterial ab und bilden Humus. Überraschend mag sein, dass auch Pilze für Kakteen wichtig sind. Fast alle niederkalifornischen Arten, die man bisher in dieser Hinsicht untersuchte, leben in einer Gemeinschaft mit einem Pilz (Mykorrhiza). Der Pilz verbindet sich mit den Wurzeln der Kaktuspflanzen zu einem gemeinsamen Geflecht. Von dieser Verbindung profitieren beide Partner; es ist ein Geschäft auf Beidseitigkeit: die Pflanze liefert dem Pilz Stärke und Zucker, der Pilz verbessert die Nährstoffversorgung der Pflanze. Beispielsweise kann der Pilz Eisen-Ionen besser aus dem Boden herauslösen, als das die Kakteenwurzel vermag. Es ist auch anzunehmen, dass das durch die Pilzfäden vergrößerte Wurzelgeflecht die Wasserversorgung der Kakteen verbessert.



Vermiculit

Bleiben wir einmal bei den Nährstoffen; bis auf Stickstoff (N) entstammen alle Hauptnährstoffe der Pflanze dem bodenbildenden Gestein (Kalium, Kalzium, Phosphat, Magnesium, Schwefel); ihre Mengenanteile hängen wiederum von der Art und Zusammensetzung des Ausgangsgesteins ab. Für die Pflanze verfügbarer Stickstoff entsteht im Humus und durch die Aktivität von Knöllchenbakterien. Wir sehen hier den Grund, warum die meisten Böden der Trockengebiete arm an Stickstoff sind: Es mangelt an organischer Substanz, aus der sich Humus bilden könnte. Vielleicht wachsen deswegen manche Kakteen bevorzugt in Felsspalten, in denen sich etwas Humus angesammelt hat. Auch Spurenelemente (Bor, Molybdän, Eisen, Mangan, Zink, Kupfer) entstammen alle dem Gestein, sind also ‚gesteinsbürtig‘ oder geogen.

In ihrer Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit sind sich Humus und Tonminerale ganz ähnlich, trotz ihrer unterschiedlichen Entstehung; beide können viel Wasser aufnehmen (und wieder abgeben) und beide können viele Nährstoffe binden (und, wiederum, auch abgeben). Dabei gilt Humus > Tonminerale, wobei allerdings das Tonmineral Vermiculit an das Bindevermögen von Humus heranreicht. In reinem Sand dagegen ‚rutschen‘ Wasser und Nährstoffe quasi hindurch, ohne festgehalten zu werden. Dafür ist sandiger Boden andererseits sehr gut belüftet. Wie könnte also eine gute Kakteenerde – für die Kultur! – aussehen? Aus dem, was wir bisher gelesen haben, können wir ableiten, dass die üblichen Gemische durchaus geeignet sind. Etwas Humus, viel Sand und Tonminerale, entweder natürliche oder künstliche. Der pH-Wert sollte bei den meisten Arten eher im gemäßigt sauren Bereich liegen. Was die Durchlässigkeit angeht: das Biotop Blumentopf unterscheidet sich deutlich von den natürlichen Verhältnissen, wo sich die Wurzeln dicht unter der Erdoberfläche ausbreiten und deswegen gut mit Sauerstoff versorgt sind. Im Topf können sie nur in die Tiefe wachsen und das häufige Gießen verdichtet das Substrat. Wir müssen also für eine stärkere Durchlässigkeit als am Standort sorgen, was durch Beimischung von Bims, Lavalit, Perlite oder Vermiculit leicht erreicht werden kann. Viele Kakteenfreunde verwenden mit Erfolg ausschließlich diese Substrate, entweder in Mischung oder in Reinform.



Bimskies

Außerhalb der Trockengebiete haben wir es natürlich mit ganz anderen Böden zu tun. Die rankenden Formen der regengrünen Wälder wie *Hylocereus* und *Selenicereus* stehen in humusreichen Böden. Noch anders die epiphytisch wachsenden Kakteen der Regenwälder (*Rhipsalis*, *Hattiora*, *Epiphyllum*), denn deren Wurzeln kommen mit dem Boden gar nicht in Berührung; sie klammern sich entweder an die Rinde der Bäume, denen sie aufsitzen, oder sie wachsen in reinem Humus, der sich in Astgabeln gebildet hat. Hier sollte die Kulturerde humos und sauer sein, jedoch ebenfalls gut durchlässig; wir können uns an dem orientieren, was die Orchideenfreunde für ihre epiphytischen Formen verwenden. Notwendig ist es allerdings nicht, denn *Rhipsalis* und Co. wachsen auch in Hydrokultur mit Lavalit als Substrat ganz ausgezeichnet.

Von den Erden: Ein *Crash*-Kurs über Bodenkunde



Lavalit (Lavagrus, feine Körnung)



Lavalit (Lavagrus, grobe Körnung)

In der Natur finden wir Kakteen sehr häufig in Gesellschaft mit anderen Pflanzen, in der Sonora und in Niederkalifornien bilden sie regelrechte ‚Pflanzeninseln‘. Diese Inseln werden von Sträuchern und Bäumen als Pionierpflanzen begründet, unter deren Obhut sich später Kakteen ansiedeln (Ammenfunktion). Die Pioniere fördern die Bodenbildung, sie sorgen mit ihren abgestorbenen Wurzeln und mit Laub für die Bildung von Humus, der Boden wird feinkrümeliger und der pH-Wert verschiebt sich etwas in den sauren Bereich. Erst dann kommen die Kakteen. Wir sehen vielleicht hier die Erklärung, warum die Rohböden der Trockengebiete häufig ausgesprochen basisch sind, die meisten Kakteen aber einen neutralen oder leicht sauren pH-Wert bevorzugen. Daneben gibt es natürlich auch Ausnahmen: *Ariocarpus kotschoubeyanus* wächst völlig isoliert und bar jeder Gesellschaft in alkalireichem Schwemmland. Und *Mammillaria ekmanii* soll auf Haiti ganz ungeniert Kalkquader besiedeln.



Ziegelsplitt

In einer der früheren ‚Hochzeiten‘ der Kakteenliebhaberei, nämlich in den 30er-Jahren des letzten Jahrhunderts, hielt man etliche Mexikaner wie *Astrophytum*, *Leuchtenbergia*, sogar *Ariocarpus* und *Epithelantha* recht problemlos in Erdkultur, wohingegen Lobivien, die damals sehr in Mode waren, als schwierig galten und nur gepfropft gepflegt wurden. Was war der Grund? Damals gaben alle Empfehlungen einer möglichst kalkreichen Erde den Vorzug. Ein Rezept aus dieser Zeit: „*Ich stelle diesen Boden her, indem ich ¼ alten, zerfallenen Wandlehm, ¼ Mistbeet- oder Rinderdungerde, ¼ Sand und dazu noch eine Portion alten Kalkmörtels zusammenmische.*“ Nach einer anderen Empfehlung sollte man der Kakteenerde sogar einen Löffel Kalk pro Topf zugeben. Heute sind Lobivien, die tagblühenden Echinopsen, wurzelecht kein Problem, weil man weiß, dass sie kalkfreie, leicht saure Böden (pH 5-6) bevorzugen. Die Idee, dem Boden Kalk zuzusetzen, kam aus der Landwirtschaft, wo es zu Ertragsminderungen kommt, wenn der Regen den Kalk aus der Erde ausgewaschen hat. Dieser Kalk ist es übrigens, der über den Weg Grundwasser, Wasserwerk und Wasserleitung schließlich in unserem Gießwasser landet.

Weil Kalk von weißer Farbe ist, wurden kräftige Kalkgaben auch deswegen für unverzichtbar gehalten, um die weißen Dornen, Haare oder Flöckchen von manchen Arten hervorzubringen. Dabei bestehen diese weißen Strukturen gar nicht aus Kalk, sondern aus der Zellulose von abgestorbenen Zellen. Der Eindruck ‚weiß‘ entsteht durch die Reflektion des Lichts an den luftgefüllten Interzellularen dieser Zellen.

Morphologie – vom Bau der Kakteen

„Nicht alle Kakteen sind stachlig. Nicht alles mit Stacheln ist ‚Kaktus‘.“ Ludwig Koch-Isenburg, Pflanzen und Blumen im Haus, 1965

Obwohl man es kaum glauben möchte, unterscheiden sich Kakteen in ihrem Aufbau nicht grundsätzlich von dem aller anderen, ‚gewöhnlichen‘ Blütenpflanzen. Sprossachse, Wurzel und Blatt: alle drei Grundorgane sind vorhanden – ja, auch das Blatt. Kakteen verfügen sogar über eine Vielzahl von Blättern: Keimblätter, Laubblätter, Blütenblätter, Blattschuppen und Dornenblätter. Die Keimblätter bei *Pereskia* und *Opuntia* noch deutlich blattartig ausgebildet; bei den meisten anderen Arten aber mehr oder weniger reduziert (siehe Abschnitt Samen und Sämlinge, ab Seite 223). Echte Laubblätter finden wir bei *Pereskia*, *Maihuenia* und *Quiabentia*; ‚echt‘ bedeutet langlebig (wenigstens eine Vegetationsperiode lang), mit flächiger Spreite und dass sie ausschließlich oder für den größten Teil der Photosynthese zuständig sind. Bei den Opuntien sind sie schon zurückgebildet zu nadelförmigen Gebilden, die zwar recht groß sein können, aber bald abgeworfen werden. Doch auch die Arten der Cactoideae, die Säulen, Kugelformen und Blattkakteen, haben allesamt Blätter, wenn sie auch meistens mit dem bloßen Auge nicht mehr zu erkennen sind und noch rascher verschwinden als die Blätter der Opuntien. Wenige Ausnahmen gibt es; z.B. *Matucana aurantiaca* und *Selenicereus wercklei* (Bild 169), einem Verwandten der ‚Königin der Nacht‘.



Bild 169: *Selenicereus wercklei*, Sprossspitze mit Blättern

Die meist als ‚Schuppen‘ bezeichneten Gebilde der äußeren Blütenröhre sind ebenfalls nichts anderes als Blätter; auch sie können verschwindend winzig sein oder mächtig ausgebildet. Die von *Browningia candelaris* und manchen Hylocereen (vergl. *Hylocereus monacanthus*, Bild 167 auf Seite 160) sehen vielleicht am ‚blattähnlichsten‘ aus – sie wirken auf uns wie die fleischigen Laubblätter mancher Haworthien.

Die Dornen sind nichts weiter als umgewandelte Hülschuppen einer Achselknospe (Areole), also ebenfalls Blätter, oder, um genauer zu sein: Blattdornen – zu Dornen umgewandelte Blätter..

An jungen, wachsenden Dornen lässt sich gut ihr Aufbau in drei Zonen erkennen: es gibt eine (oft grüne) basale Wachstumszone (Meristem), eine Verlängerungs- und Differenzierungs-Zone und dann, an der Spitze, eine Zone aus reifen, abgestorbenen Zellen. In der Hauptsache bestehen Kakteendornen aus reiner Zellulose. Die zugespitzte, nadelförmige Gestalt der meisten Dornen kommt daher, weil sich die Wachstumszone an der Basis im Laufe des Wachstums verbreitert; Kakteendornen sind also typischerweise an der Spitze schmal und unten breiter. Bei Hakenstacheln ist das Streckungswachstum der Zellen auf einer Seite stärker als auf der anderen, wodurch eine Krümmung entsteht. Und wenn die äußeren Zellen haarförmige Auswüchse tragen, dann entstehen Fiederdornen, wie bei *Mammillaria plumosa* oder *M. carmenae*.



Bild 170: Junger Kakteendorn, Wachstumszone grün, oberer Teil noch nicht verholzt



Bild 171: Sich häutende Dornen bei *Quiabentia verticillata*



Bild 172: Fiederdornen bei *Mammillaria carmenae*

Bei wenigen Arten wird die Oberhaut (Epidermis) der Dornen abgestoßen wie ein Höschen (*Cylindropuntia bigelovii*) oder sie schält sich in langen Streifen ab (*Quiabentia verticillata*; Bild 171). Auch Glochiden sind Dornen, also umgewandelte Blätter; sie haben rückwärts gerichtete Zacken, die wie Widerhaken funktionieren und sie brechen, anders als die ‚normalen‘ Dornen, sehr leicht an ihrer Basis ab bzw. werden abgeworfen, verbleiben aber an Ort und Stelle und warten, bis ein Unglücklicher vorbeikommt, dem sie sich in die Haut bohren können. Die Bedeutung dieser Funktion ist (jedenfalls mir) unbekannt. Tiere, die an Opuntien weiden, können sich jedoch schwer verletzen; es sind Fälle bekannt, wo Kühe durch die Glochiden erblindeten.

Die Wuchsformen

„Der Fez-Kaktus (*Melocactus intortus*) oder Westindischer Türkenkopf-Kaktus genannt ist [...] Bestandteil des Wappens der Turks- und Caicosinseln.“ Wikipedia, <http://de.wikipedia.org/wiki/Fez-Kaktus>, 2010

Es könnte reizvoll sein, alle wichtigen Wuchsformen in einer kleinen Sammlung zu vereinen. Die beiden grundlegenden Wuchsformen sind Baum und Strauch. Beide sind recht einfach zu unterscheiden. Beim klassischen Baum wächst eine Hauptachse (mehr oder weniger) senkrecht nach oben, wobei seitliche Äste abgegliedert werden, die jedoch später absterben oder abgestoßen werden. Der Forstmann spricht von „Astreinigung“. (Der Begriff „astrein“ leitet sich hiervon ab.) Dadurch entsteht ein nackter Stamm, der ab einer gewissen Höhe eine Krone mit jetzt permanenten Ästen und Zweigen ausbildet. Ein Strauch hat dagegen keine erkennbare Hauptachse. Der Spross beginnt frühzeitig, sich zu verzweigen und mündet in Äste, die sich wiederum verzweigen. Manchmal sind mehrere gleichwertig-dominierende Triebe zu erkennen.

Klassische Bäume mit Astreinigung finden wir in den Unterfamilien Pereskioideae und Opuntioideae. Eine ausgewachsene *Pereskia autumnalis* unterscheidet sich im Habitus kaum von unseren Parkbäumen. Nur beim näheren Hinschauen gibt sie sich anhand ihrer Areolen als Kaktus zu erkennen. Auch bei den baumförmigen Opuntioideae tritt eine Astreinigung auf. Der Stamm besteht zunächst aus senkrecht aufeinander stehenden Flachsprossen, die auch seitliche Triebe hervorbringen. Diese sterben später ab (bzw. werden abgeworfen). Die flachen Stammsegmente runden sich durch

Dickenwachstum, wobei auch die „Schnürfurchen“ zwischen ihnen verschwinden. Die baumförmigen Galapagos-Opuntien wie *Opuntia echios* var. *gigantea* bilden sogar eine richtige Stammborke aus, die jener der Kiefer gleicht. Weitere Opuntia-Bäume: *Brasiliopuntia brasiliensis*, *Consolea moniliformis* und *Austrocylindropuntia exaltata*.

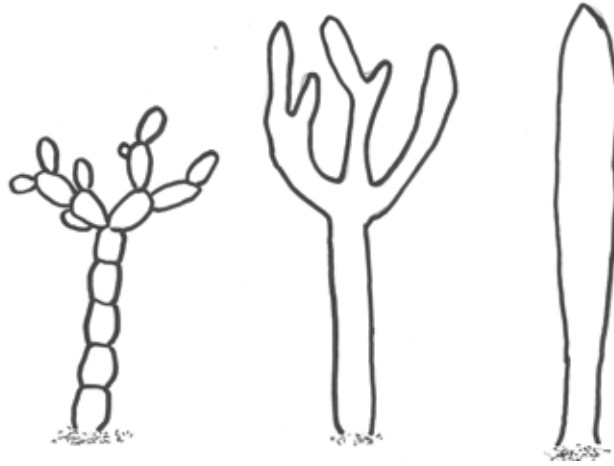


Bild 173: Opuntien-Baum, Cereen-Baum, Säule

In der Unterfamilie Cactoideae weichen die Verhältnisse etwas ab. Baumförmige Cereen bilden zunächst eine nackte Hauptachse ohne Seitentriebe. Erst wenn eine bestimmte Höhe erreicht wird (oft verbunden mit dem Eintritt in die Blühreife) bildet sich eine Krone mit mehreren Ästen. Die Hauptachse stellt ihr Wachstum ein. Eine „Astreinigung“ entfällt – die Bäume der Cactoideae sind also quasi „astreine Bäume“ von Anfang an. Typische Vertreter: *Carnegiea gigantea*, *Neocardenasia herzogiana*, *Browningia candelaris*, *Stenocereus weberii* und *Pachycereus pringlei* – die beiden Letzten oft mit ausgesprochen kurzem Stamm.

Den Übergang zur singulären „echten“ Säule bilden Arten, die überwiegend säulenförmig wachsen und sich erst in hohem Alter oder überhaupt selten verzweigen wie manche *Cleistocactus* (an der Basis) und *Echinopsis atacamensis* ssp. *pasacana* (an der Sprosspitze). Die echte Säule ist eigentlich ein „Baum ohne Krone“, also ein freistehender Haupttrieb ohne Verzweigungen. Typische Vertreter sind *Cephalocereus hoppenstedtii* und *Neobuxbaumia polylopha*.



Bild 174: *Austrocylindropuntia pachypus*

Außer bei den Cactoideae gibt es die Säulenform auch in der Familie der Opuntioideae, jedenfalls bei einer Art. Das ist die merkwürdige *Austrocylindropuntia pachypus*, die meistens als Säule wächst und sich höchstens im Alter verzweigt.

Der Strauch ist wohl die häufigste Wuchsform bei Kakteen überhaupt. Stellvertretend für die Familie Pereskioideae sei *Pereskia humboldii* genannt; für die Opuntien, bei denen die Mehrheit Sträucher bildet, die *Opuntia valida*. Alle Vertreter der kleinen Unterfamilie der Maihuenioideae sind Sträucher, allerdings in einer Sonderform mit polterförmigem Wuchs. Dazu gleich mehr. Strauchförmige Vertreter der Cactoideae sind *Neoraimondia arequipensis*, *Haageocereus turbidus* und *Eulychnia iquiquensis*.



Bild 175: Strauchform bei einer Opuntie (links), bei einem Cereus (rechts)

Manche Arten bilden eigenartige Wandersprosse aus, die wie bei der Brombeere als dünne Ruten zunächst senkrecht nach oben wachsen, sich dann halbkreisförmig der Erde zuneigen, dort verwurzeln und neue senkrechte Triebe hervorbringen, die das ganze Spiel wiederholen. Kakteen vom „Brombeer-Typ“ sind *Haageocereus versicolor* und *Rathbunia atacamensis*.



Bild 176: Wandersprossen

Kriechsprosse liegen flach auf der Erde, wobei die Sprosspitze etwas gehoben sein kann. Wir nennen hier *Stenocereus eruca* und *Haageocereus repens*.

Den Übergang zu den wichtigen und beliebten Kugelformen bilden Kurzsäulen (*Islaya*, *Denmoza*). Andererseits wachsen sich viele Kugelkakteen im Alter zu kleinen Säulen aus. Auch die ganz großen „Kugeln“ der Ferocacteen und Echinocacteen sind irgendwann einmal keine Kugeln mehr. Die Kugelform bleibt ja nur dann erhalten, wenn das Dickenwachstum mit dem Längenwachstum Schritt hält. Überwiegt das Längenwachstum, dann geht es in Richtung Säule. Überwiegt jedoch das Dickenwachstum das Längenwachstum, dann entstehen Flachkugeln wie manche Exemplare von *Astrophytum asterias*, *Discocactus*-Arten und die „Kuhfladen“-*Gymnocalycium*.



Bild 177: Kurzsäule, Kugelform, Flachkugel

Eine Sonderform der Kugel ist die „Kugel mit Hut“, um es einmal salopp auszudrücken. Wir sprechen von *Melocactus* und seinem Cephalium, das säulenförmig in die Länge wachsen kann, während die vegetative Kugel ihr Wachstum einstellt. Als die ersten Europäer die Karibik erreichten, sahen sie diese merkwürdigen Pflanzengestalten oft direkt an der Küste wachsen. Sie nannten sie ‚Türkenköpfe‘ (Turks heads). Und *Melocactus* heißt dort heute noch Turks Head Cactus, denn er sieht aus wie ein Menschenkopf mit der altmodisch-türkischen Kopfbedeckung Fez. Die Inselgruppe der Turks & Caicos Islands hat davon sogar ihren Namen bekommen (siehe Bild 178).



Bild 178: „Türkenkopf mit Fez“: Briefmarkenblock der Turks & Caicos-Inseln (Karibik)

Weitere Sonderformen sind Ranker (Lianen), Polster und Rasen. Rankende Kakteen sind *Pereskia aculeata*, viele *Hyloereus* und *Selenicereus*. Der eigenartige *Selenicereus (Strophocactus) wittii* ist einzige aktive Winde unter den Kakteen, der sich mit seinen reich verzweigten, blattartig abgeflachten Trieben um Baumstämme wickelt.

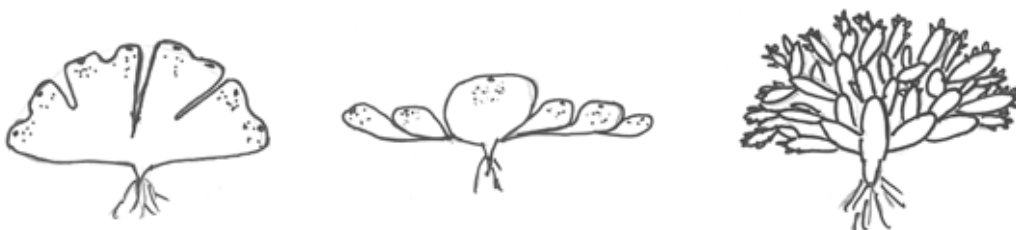


Bild 179: Polsterbildung durch dichotome Teilung der Sprossköpfe (links), durch Seitensprosse (Mitte) oder durch kompakten Wuchs der Strauchform (rechts)

Polster entstehen bei sehr kompaktem Wuchs von Sträuchern (wie bei den *Maihuenia*), durch dichotome Teilung der Sprossköpfe (wie bei *Mammillaria compressa*) oder durch die Bildung vieler Seitentriebe wie bei *Lophophora williamsii*. Manche kurzsäuligen Kleinformen bilden regelrechte

Rasen, wenn sich viele Seitentriebe entwickeln, wie das beispielsweise bei *Echinopsis chamaecereus*, *Mila nealana*, *Mammillaria elongata* und *Mammillaria yaquensis* der Fall ist.

Die epiphytische Kakteen sind in der Regel Sträucher, die sich entweder an der Basis oder an der Spitze reich verzweigen, einige sind Ranker.

Nach den Unterfamilien

Pereskioideae: Bäume, Sträucher, Ranker (eine Art)

Maihuenioideae: Sträucher (Polster)

Opuntioideae: Bäume, Sträucher, Säule (eine Art), Polster

Cactoideae: Bäume, Sträucher, Säulen, Kurzsäulen, Kugeln, Flachkugeln, Polster, Rasen

Querschnitt durch einen Kaktus

„In ihren Strukturen und in ihrer Lebensweise sind Kakteen extrem vielfältig und so stark verändert, dass davon viele Biologen eingeschüchtert werden.“ James D. Mauseth, *Annals of Botany* (98:901), 2006

Wenn wir einen Kaktus durchschneiden, können wir den Aufbau der verschiedenen Gewebeschichten erkennen. Ganz außen sitzt die Oberhaut oder Epidermis, die ihrerseits noch eine Cuticula abscheidet. Diese ist eine Wachsschicht, deren Aufgabe es ist, den Kaktus vor Verdunstung und starker Strahlung zu schützen; manche Arten sind durch ihre Wachsschicht ganz eigenartig blau oder blaugrün gefärbt. In der Epidermis befinden sich die Spaltöffnungen, die für den Gasaustausch zuständig sind. Direkt unter der Epidermis liegt die Hypodermis oder Unterhaut, die aus einer bis mehreren Zellschichten besteht und deren Zellen außerordentlich stark verdickte Zellwände besitzen. Es ist die Hypodermis, die manchen Kakteen diese derbe Festigkeit der Außenhülle verleiht. Epidermis und Hypodermis sind in der Regel frei von Chlorophyll – ganz im Gegensatz zu dem sich anschließenden Chlorenchym (etwa: ‚Grünewebe‘), das grün ist, wie schon der Name sagt. Im Chlorenchym, das in den Rippen und Warzen in der Regel bis zu deren Basis reicht (Bild 180), findet die Photosynthese statt. Wir sehen dabei von außen nach innen fortschreitend eine Abnahme des Chlorophyllgehalts, ganz einfach deswegen, weil das Sonnenlicht, das für die Photosynthese notwendig ist, die tieferen Schichten nicht mehr erreichen kann. Bei einigen Arten der Platyopuntien und bei *Uebelmannia gummifera* liegen in diesem Gewebe kurze, nur wenige Millimeter lange und unverzweigte merkwürdige Schleimgänge, deren Bedeutung unbekannt ist. *Uebelmannia gummifera* hat ihren Namen von ihnen bekommen, weil der Schleim, der beim Anschneiden nach außen quillt, an das Latex des Kautschukbaums (*Hevea brasiliensis*), manchmal auch als Gummibaum bezeichnet, erinnert. Viel interessanter als diese Schleimgänge sind aber die Milchgänge von vielen *Mammillaria*-Arten. Dabei handelt es sich um lange, verzweigte, röhrenartige Gebilde, die durch das Absterben von Zellen entstehen und die von Saft erfüllt sind, in dem Zellen und Zellteile schwimmen. Man hat schon früh die Milchgänge für die Unterteilung der Mammillarien benutzt und sie eingeteilt in solche mit milchigem Saft, wässrigem Saft und ohne Saft. Auch die Bedeutung der *Mammillaria*-Milchgänge ist noch unbekannt, da es aber Beobachtungen von Feldforschern gibt, die besagen, dass Exemplare der gleichen Art in der Regenzeit einen milchigen Saft führen, bei Dürre aber einen wässrigen Saft, liegt die Annahme nahe, dass es sich um Speicherorgane handelt, in denen Reservestoffe, eventuell Öle, angehäuft werden.



Bild 180: Längs- und Querschnitte durch Kakteensprosse. Die unterschiedlichen Bereiche treten bei dem angetrockneten Querschnitt (Mitte) deutlicher hervor. Der Längsschnitt zeigt den Verlauf der Leitbündel.

An das Chlorenchym schließt sich das hellgrüne bis weiße Wasserspeicher-Gewebe an. Es macht in der Regel den größten Teil des Kakteenkörpers aus und kann bei den großen Kugelkakteen (*Echinocactus*, *Ferocactus*) eine Mächtigkeit von bis zu einem Meter entwickeln. Seine einzige Funktion ist das Speichern von Wasser, wozu es große Mengen wasserbindenden Schleim enthält. In der Mitte liegt der Leitbündelring mit den Gefäßen, die Stoffe von der Wurzel an die Spitze transportieren (Xylem) sowie umgekehrt die Produkte der Photosynthese von den grünen Teilen der Pflanze zu dem übrigen Gewebe (Phloem). Von diesem Leitbündelring aus ziehen Gefäßstränge zur Rindenschicht, wo sie Chlorenchym, Hypodermis und Epidermis versorgen (in Bild 180 links, bei der mittleren Rippe gut zu erkennen).

Der Leitbündelring enthält verholzte Zellen, was bei angetrockneten Schnitten besser zu sehen ist, weil der Leitbündelring sich von der Schnittfläche abhebt (Bild 180, mittleres Foto; nach drei Monaten Trocken). Im Ring liegt das Mark, das bei Kakteen – auch bei den großen Säulenformen – nicht verholzt, sondern jahrzehntelang lebendiges Gewebe bleibt. Kakteen bilden also kein ‚Kernholz‘ aus wie unsere Bäume. Auch der Rindenbereich mit seinem Chlorenchym bleibt jahrzehntelang lebendiges Gewebe, während bei Bäumen (und bei den ursprünglicheren Kakteen) hier teilweise sehr rasch eine Borkenbildung einsetzt. Die meisten Kakteen haben stattdessen ein grünes und photosynthetisch aktives Parenchym und das ebenfalls viele Jahrzehnte lang. Eine der erstaunlichsten Leistungen in der Pflanzenwelt!

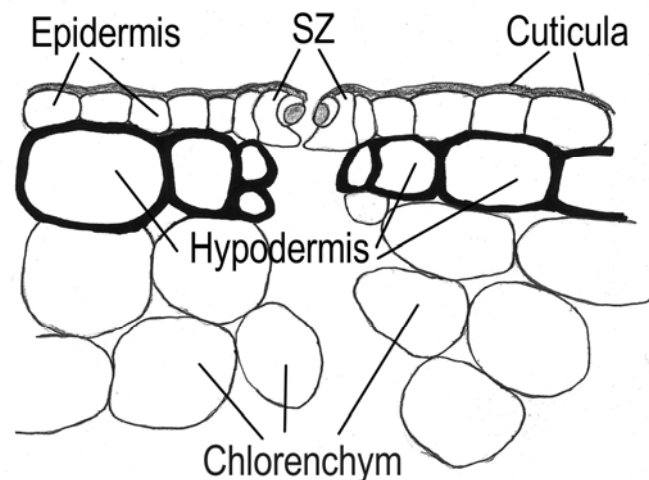


Bild 181: Querschnitt durch die äußerste Rindenschicht vergrößert dargestellt. Auf die Cuticula folgt eine einschichtige Epidermis mit dünnen Zellwänden, an die sich eine (meist) ebenfalls einschichtige Hypodermis mit stark verdickten Zellwänden anschließt. In die Epidermis eingebettet sind die Spaltöffnungen (Stomata) mit ihren Schließzellen (SZ), die den Austausch von Sauerstoff und Kohlendioxid mit der umgebenden Außenluft steuern – zum Zwecke des Gasaustausches werden sie nachts geöffnet, bleiben tagsüber und bei Wassermangel geschlossen. Direkt unter den Spaltöffnungen liegt eine großvolumige „Atemhöhle“. An die Hypodermis schließt sich das grüne Chlorenchym an,

In Bild 181 ist ein Querschnitt durch die äußerste Rindenschicht vergrößert dargestellt. Auf die Cuticula folgt eine einschichtige Epidermis mit dünnen Zellwänden, an die sich eine (meist) ebenfalls einschichtige Hypodermis mit stark verdickten Zellwänden anschließt. In die Epidermis eingebettet sind die Spaltöffnungen (Stomata) mit ihren Schließzellen (SZ), die den Austausch von Sauerstoff und Kohlendioxid mit der umgebenden Außenluft steuern – zum Zwecke des Gasaustausches werden sie nachts geöffnet, bleiben tagsüber und bei Wassermangel geschlossen. Direkt unter den Spaltöffnungen liegt eine großvolumige „Atemhöhle“. An die Hypodermis schließt sich das grüne Chlorenchym an,

dessen Zellen wiederum zarte Zellwände besitzen. Zwischen den Zellen des Chlorochyms befinden sich große Zellzwischenräume oder Interzellularen – gaserfüllte Hohlräume, die ein zusammenhängendes System bilden und den Gasaustausch im tiefer gelegenen Gewebe ermöglichen.

Warzen und Rippen

Typischerweise ist der Körper von Kakteen außen mit Warzen oder Rippen besetzt, wobei es eine Reihe von Übergängen zwischen beiden Formen gibt. Häufig ist dann strittig, ob die „Warzen zu Rippen zusammenfließen“ oder die „Rippen in Warzen aufgelöst werden“. Die Entwicklung der Pflanzen zeigt jedoch, dass ersteres die korrekte Beschreibung ist, denn Warzen sind zuerst dagewesen. Wir sehen das bei rippentragenden Kakteen, deren Jugendformen zunächst Warzen bilden, die dann später tatsächlich zu Rippen ‚zusammenfließen‘ (siehe Abschnitt Jugend- und Altersformen). Umgekehrt gibt es Rückschlagmutanten wie z.B. bei Cultivaren von *Astrophytum myriostigma*, wo aus Rippen wieder Warzen werden.



Bild 182: *Astrophytum myriostigma*, Übergang von der Rippenform zu Warzen (cv. ‚Kikko‘ und cv. ‚Lotusland‘)

Spannender ist die Frage, was Rippen und Warzen denn eigentlich sind. Nach der Auffassung Buxbaums handelt es sich dabei um Blattbasen, die Ansatzstellen der zurückgebildeten Laubblätter (Blattgründe oder Podarien; Einzahl Podarium), deren Entwicklung eine mächtige Ausdehnung erfahren hat. Anderen Autoren zufolge handelt es sich jedoch nicht um Blattgewebe, sondern um Rindengewebe. Für unsere Belange ist dieser Gelehrtenstreit eigentlich unerheblich, es spricht aber einiges für die Buxbaum'sche Theorie. Die Wissenschaft bevorzugt ja Erklärungsmodelle, die einfacher sind oder mit weniger Schritten auskommen gegenüber komplizierteren. Wenn Buxbaum recht hat, dann brachte die Blattbasis (das Podarium), die erst zur Warze und dann zur Rippe wurde, schon alles mit, was die Rinde erst hätte entwickeln müssen. Nämlich Spaltöffnungen, Pallisadenzellen für die Photosynthese und Leitbündel. Und genau wie ein Blatt wächst eine Warze an der Basis, nicht an der Spitze. Das lässt sich sehr gut am neuen *Astrophytum caput-medusae* erkennen, weil das Wachstum der extrem langen Warzen mehrere Wochen dauert und der obere Bereich durch die beiden Areolen gut von der Basis unterschieden werden kann (siehe Zeichnung in Bild 183). Die Rinde der ‚normalen‘ Pflanzen hat keine Versorgung mit Leitbündeln; die der Kakteen (genauer: Unterfamilie Cactoideae) aber doch, weshalb folgende Vermutung naheliegt: hier wurden Blattgefäße zur Versorgung der Rinde umgewidmet. Nur dank dieser Gefäße ist die oben erwähnte unglaubliche Langlebigkeit der grünen Kakteenrinde überhaupt möglich.

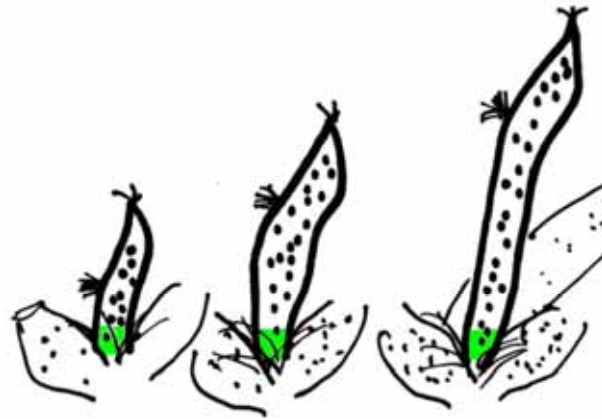


Bild 183: Warzen wachsen an der Basis (*Astrophytum caput-medusae*); Wachstumszone grün markiert. An der Spitze der Warze steht die sterile Areole, darunter, von ihr abgespalten, die Blühareole, die Blüten und Seitensprosse hervorbringt.

Zusätzliche Argumente finden wir bei der genaueren Betrachtung des Scheitel- oder Apikalmeristems an der Spitze von Kakteensprossen. Bild 184 zeigt einen stark vergrößerten Längsschnitt durch das Apikalmeristem von *Oroya peruviana*.

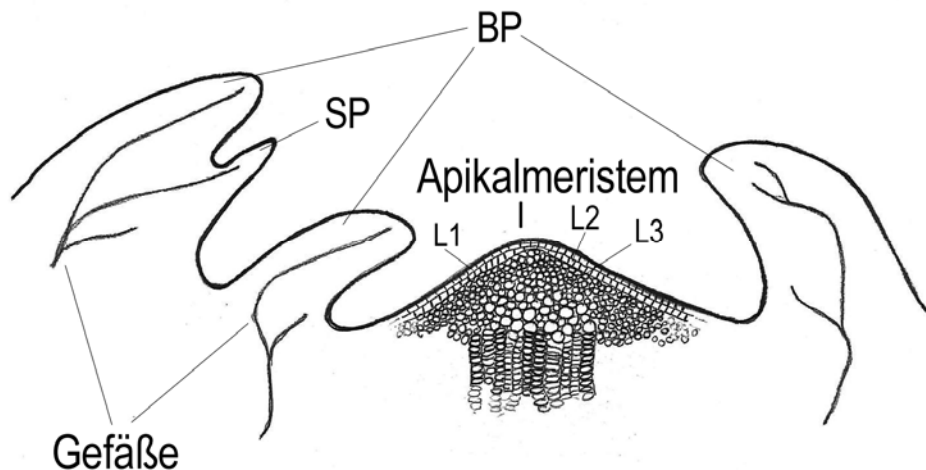


Bild 184: Längsschnitt durch das Apikalmeristem von *Oroya* (Zeichnung nach einer Aufnahme von nach James D. Mauseth); BP = Blattprimordium, SP = Dornenprimordium, L1, L2 und L3 = Schichten des Apikalmeristems

In der Mitte das Apikalmeristem (von apikal = an der Spitze und gr. merizein = sich teilen) mit seinem dreischichtigen Aufbau aus undifferenzierten Zellen. Oben liegen die beiden einlagigen Schichten L1 und L2, deren Zellen sich nur quer teilen. Darunter die mächtigere Schicht L3, deren Zellen Längs- und Querteilungen vollziehen können. L1 und L2 gliedern ihre Tochterzellen nach den Seiten ab, L3 dagegen nach unten und nach den Seiten. (Bei den Cristatformen eilen die L1- und L2-Schichten mit heftigen Querteilungen der Entwicklung der L3-Schicht weit voraus!) Die Tochterzellen differenzieren sich zu den unterschiedlichen Zelltypen des Gewebes. Im Bild erkennbar sind drei Blattanlagen oder Blattprimordien, von denen das am linken Rand befindliche seinerseits die erste Anlage eines Dorns hervorbringt. Zudem bilden sich bereits Gefäße, mit denen Blatt- und Dornanlagen innerviert werden.

Aus den Blattprimordien gehen später die Podarien hervor – und an der Stelle des Dornenprimordiums entsteht die Areole, die bereits in diesem frühen Stadium dem künftigen Podarium aufsitzt.

Soweit zur Entwicklung im ‚embryonalen‘ Bereich. Zwischen den ausgewachsenen Podarien finden wir noch kleine Reste der ursprünglichen, der ‚echten‘ Rinde. Das ist recht gut zu sehen bei ‚vergeilten‘, also etiolierten Exemplaren, bei denen es wegen Lichtmangel zu einer enormen Streckung der Achse und damit zu einer Vergrößerung des Rindenanteils kommen kann. Die in Bild 185 dargestellte *Mammillaria* (aff. *wildii*?) stammt von einem Blumenladen, Bahnhof Zoologischer Garten (Berlin), wo sie ca. ein dreiviertel Jahr lang auf einem völlig dunklen Regal stand, gegossen wurde und in die Länge wuchs. Das völlig ‚vergeilte‘ Exemplar zeigt eine enorme Vergrößerung des Rindengewebes (hellgrün) zwischen den zunächst noch fast normal ausgebildeten Warzen (Podarien), die auch durch ihre dunkelgrüne Farbe deutlich abgesetzt sind. Im unteren, nicht etiolierten Teil der Pflanze stehen die Warzen so dicht beieinander, sodass die geringen Reste Rindenanteil kaum zu erkennen sind.



Bild 185: Stark etiolierte *Mammillaria* aff. *wildii* vom Bahnhof Zoo, bei der das Rindengewebe zwischen den Podarien (Warzen) deutlich zu sehen ist. Rechts ein Detail aus dem Bereich der Spitze, links dito ein Ausschnitt von der Basis mit alten Blütenresten

Der zusammenfaltbare Kaktus und Spiralmuster

Nach der ‚Erfindung‘ der Stammsukkulenz wurde wohl schon bald die Warzen- und Rippenbildung entwickelt – die als primitiv eingestufte *Cereus*form *Calymmanthium substerile* (Bild 40, Seite 49) besitzt schon deutlich ausgeprägte Rippen. Sukkulenz und Warzen oder Sukkulenz und Rippen gehören eng zusammen, denn sie dienen beide der Bewältigung von Trockenstress, weshalb sie häufig auch bei den ‚anderen Sukkulenten‘ anzutreffen sind. Die Sukkulenz speichert das Wasser für die Trockenzeiten und Rippen oder Warzen erlauben es der sukkulenten Pflanze, kontrolliert zu schrumpfen, ohne dass sie kollabiert. Rippen funktionieren dabei nach dem Prinzip der Ziehharmonika, wobei sich die Winkel zwischen den Rippen verändern, die Oberfläche aber gleich groß bleibt. Das ist besonders wichtig für die Vergrößerung beim umgekehrten Vorgang der Wasseraufnahme, denn eine Säule mit rundem Sprossquerschnitt könnte platzen, wohingegen sich der gerippte Kaktus langsam auffaltet. Während Säulenformen nur im Durchmesser schrumpfen, können Kugelformen mit Warzen sowohl in der Breite als auch in der Höhe schrumpfen. Der Verfasser pflegte einmal eine *Frailea grahiana* in seiner Sammlung, die regelmäßig in jedem Winter auf etwa die Hälfte ihrer Höhe zusammenschrumpfte. Wie ist das überhaupt möglich? Wir haben gesehen, dass die Gefäße verholzen – also müssten sie ihre Länge beibehalten, auch wenn das Weichgewebe schrumpft. Das würde seltsam aussehen: eine geschrumpfte Kugel, aus der oben ein ‚Strohalm‘ aus Leitbündeln herauslugt! Dafür, dass das nicht geschieht, sorgt der Trick der ‚kontraktilen Gefäße‘: die Kugelformen haben Leitrohre, deren Zellwände spiralförmige ‚Verstärkungsringe‘ tragen, an deren Stelle die Zellwand stark verdickt ist. Zwischen den ‚Verstärkungsringen‘ ist die Zellwand dünn und zart. Damit ist eine Schrumpfung in der Längsrichtung möglich weil die Bereiche mit der dünnen Zellwand verkürzt werden können, während die ‚Verstärkungsringe‘ eine Schrumpfung im Durchmesser verhindern. Es ist das gleiche Prinzip wie bei der Telefonschnur, die Hörer und Telefonapparat verbindet. Man kann sie in die Länge ziehen und wenn man loslässt, schnurrt sie wieder zusammen.



Bild 186: Kontraktile Gefäße (nur ein einzelnes, symbolisches Gefäß eingezeichnet); rechts geschrumpft

Die Anordnung der Warzen führt zu sehr regelmäßigen geometrischen Mustern, für die sich auch Menschen begeistern können, die sonst wenig für Kakteen übrig haben. Diese Anordnung entsteht dadurch, dass die im Sprossstiel fortlaufend angelegten Blattanlagen nach einem Spiralmuster ausgegliedert werden. Aus den Basen der Blattanlagen entstehen die Warzen mit ihren Areolen, die damit ebenfalls in spiralförmiger Anordnung stehen. Zwischen den Warzen lassen sich Verbindungslinien ziehen, entweder Schrägzeilen wie bei Mammillarien, bei denen die Warzen versetzt stehen, oder Geradzeilen wie bei vielen Cereen, bei denen die Warzen in einer Zeile übereinander stehen. Werden diese auf einer gemeinsamen Leiste emporgehoben, dann entsteht die Rippe. Wenn aus Rippen wieder Warzen werden, dann können die Geradzeilen erneut zu Schrägzeilen mutieren, wie bei den in Bild 182 dargestellten *Astrophytum*-Cultivaren.

Bild 187: Bei *Mammillaria perbella* sind sehr gut die rechts und links herumlaufenden Spirallinien zu sehen, in denen die Warzen angeordnet sind; bei *Ferocactus wislizenii* sind die rechtsläufigen Linien zu Rippen geworden



Wenn wir uns die Warzen einer *Mammillaria* als fleischige Blätter vorstellen und die Sprossachse stärker zusammengedrückt, dann kommen wir zur weitverbreiteten Rosettenform, wie wir sie bei der Hauswurz (*Sempervivum*) und *Echeveria* kennen. Tatsächlich haben auch einige Kakteen diese Rosettenform verwirklicht. Es sind die hochabgeleiteten und spezialisierten Formen von *Ariocarpus* (Bild 188) und *Obregonia*.



Bild 188: Rosettenform: *Ariocarpus fissuratus*

Weitere Spezialisierungen sind die Langwarzen, bei denen die Warzen eine wahrhaft ‚hervorragende‘ Rolle spielen wie bei *Mammillaria longimamma*, *Leuchtenbergia* (Bild 189) und *Astrophytum caput-medusae*. Praktisch das Gegenstück zu diesen Formen sind die Lamellenträger von *Stenocactus* (früher: *Echinofossulocactus*) mit einer Vielzahl hauchdünner Rippen.



Bild 189: Langwarzen bei *Leuchtenbergia principis*



Bild 190: Lamellenträger *Stenocactus* aff. *ochoterenanus*

Eine ganz andere Entwicklung führte zu den ‚Blattkakteen‘, bei denen es ein bisschen schwierig ist, den bekannten Kakteenspross wiederzufinden. Hier führte der Weg nicht zu einer Kugelform und nicht zu einer vielrippigen Säulenform, sondern zu einem abgeflachten Gebilde. Wenn wir genauer hinschauen, dann können wir erkennen, dass das vermeintliche ‚Blatt‘ eigentlich ein Spross ist, der aus zwei ‚Rippen‘ besteht. Diese stehen sich genau gegenüber und bilden damit die flache, blattartige Sprossachse (Bild 191). Ihre Herkunft aus vielrippigen Formen verraten sie manchmal durch Jugendtriebe, wie sie bei den beliebten *Epiphyllum*-Hybriden oder den flachsprossigen *Selenicereus*-Arten vorkommen. Bild 192 zeigt einen Spross von *Selenicereus chrysocardium*, der von einer vielkantigen Form unvermittelt in die ‚richtige‘ zweizeilige Form umspringt.



Bild 191: Vermeintliche Blattbildung: *Lepismium houletianum*



Bild 192: *Selenicereus chrysocardium*, Jugendspross, der in die zweizeilige Form umschießt

Jugend- und Altersformen

„Ich erhielt diesen Kaktus vor einigen Wochen. Der Vorbesitzer wusste den Namen nicht, er sagte mir nur, es wäre ein altes Ding.“ senjanevada bei <http://davesgarden.com>, 2008

Bei einigen Kakteenarten gibt es ausgeprägte Unterschiede in der Gestalt von jüngeren und älteren Exemplaren. Der Gestaltwechsel, der sich im Laufe des Wachstums vollzieht, kann gleichzeitig mit einem Wechsel von einem nicht-blühfähigen Stadium zu einem blühfähigen verbunden sein (Phasenwechsel). Das muss aber nicht sein, denn manchmal ist die Jugendform nur bei ganz jungen Sämlingen zu erkennen. Es soll schon vorgekommen sein, dass Samenhändler Reklamationen von wütenden Kunden erhielten, weil aus Samen von *Stenocactus* (*Echinofossulocactus*) vermeintliche ‚Mammillarien‘ gekeimt waren. Betrug! Das stimmte aber gar nicht, denn die jungen Sämlinge von *Stenocactus* tragen Warzen wie eine *Mammillaria*, die erst später zu Rippen oder Lamellen zusammenfließen. Es handelt sich also um den Übergang von einer Jugendform zur erwachsenen Form. Etwas ähnliches finden wir bei *Myrtillocactus geometrizans*: die erwachsene Form ist schön blau gefärbt und trägt scharf ausgeprägte Rippen (vergl. Bild 85, Seite 64). Die Sämlinge dagegen sind grün oder gelbgrün und besitzen Warzen (Bild 195).



Bild 193: *Astrophytum myriostigma*:
Jugendform mit Dornen



Bild 194: *Astrophytum caput-medusae*: Jugendform der Warzen
(Mitte) und Altersform (links und oben)



Bild 195: *Myrtillocactus geometrizans*:
Jugendform mit Warzen

Die Jugendform von *Astrophytum myriostigma* (Bild 193) weist kleine schwarze Dornen auf, die aber bald verschwinden, während die erwachsene Form vollständig dornenlos ist. Bei *Astrophytum caput-medusae* gibt es zwei Formen der Warzen. Juvenile Warzen tragen an ihrer Spitze eine (sterile) Areole mit bis zu drei kleinen Dornen; bei den erwachsenen Warzen kommt noch eine zweite, etwas tiefer gelegene Areole dazu, mit dichtem Wollfilz und etwas mehr Dornen (Bild 194). Weil es sich bei der zweiten Areole um die Blühareole handelt, ist hier mit dem Übergang aus der Jugendform gleichzeitig das Erreichen der Blühfähigkeit verbunden.

Auch bei den Cephalienträgern, die ausführlicher unter ‚Blütenstände und Blühzonen‘ (Seite 181) behandelt werden, könnte man von Jugend- und Altersformen sprechen.

Eine weitere merkwürdige Erscheinung ist *Rhipsalis baccifera* subsp. *horrida* aus Madagaskar (Bild 137, Seite 124), denn diese Unterart entspricht vom Aussehen her jugendlichen Exemplaren der südamerikanischen Stammform *Rhipsalis baccifera* subsp. *baccifera*. Während jedoch bei dieser die Borstendornen mit zunehmendem Alter verschwinden, behält die Unterart *horrida* sie ihr ganzes Leben lang bei. Es handelt sich also quasi um eine blühreif gewordene Jugendform. Frühreif, sozusagen. Aber nicht wegen der sexuellen Frühreife hat man ihr den Namen *horrida* (die Schreckliche) angehängt, sondern wegen der borstigen Dornen, obwohl die eigentlich sehr harmlos sind. Experten ist diese Erscheinung – Besitz juveniler Merkmale bei Blühreife – unter dem Begriff der Neotenie bekannt.

Achsennatur der Blüte – Der Fingerling

„Der Fruchtknoten der Cactaceenblüten wird von einem mit ihm verbundenen („verwachsenen“) Sproßabschnitt umschlossen, der sich oft auch noch röhrenförmig über den Fruchtknoten hinaus verlängert.“ Walter Leinfellner, Zur Kenntnis der Cactaceen-Areolen, 1937

Das, was wir als Kakteenblüte ansprechen, ist gar keine Blüte, sondern ein Gebilde aus Blüte und einem Achsenabschnitt, der bei anderen Blütenpflanzen dem Blütenstiel entspricht. Bei den Kakteen ist dieser Blütenstiel fleischig verdickt und die Blüte in ihn eingesenkt. Buxbaum sprach sehr treffend von einem ‚Fingerling‘. Man nehme den Fingerling eines Handschuhs als Blütenstiel und ziehe die Spitze mit einer Pinzette nach unten, so dass eine Einstülpung entsteht. In dieser Einstülpung sitzen die Organe der Blüte und zwar von unten nach oben: Fruchtblätter, Staubblätter (bei manchen Arten in mehreren Kreisen angeordnet) und ganz oben die Blütenblätter (Bild 196). Nur bei sehr ursprünglichen Formen, wie der *Pereskia sacharosa* sitzen die zu einem gemeinsamen Fruchtknoten verwachsenen Fruchtblätter noch dem Spross auf, allerdings bereits in einer etwas vertieften Scheitelgrube (Bild 196, rechts); diese Blüte ist also noch ‚oberständig‘. Im Zuge der Entwicklung wird die Scheitelgrube mehr und mehr vertieft, bis endlich ein ‚Achsenbecher‘ entsteht, in dem die Blüte eingesenkt sitzt und damit ‚unterständig‘ ist. Bei primitiven Opuntien wie der *Austrocylindropuntia subulata* (Bild 197) ist der Achsenabschnitt noch mächtig entwickelt, an dessen Ende die Blüte in einem noch nicht sehr tief reichenden Achsenbecher sitzt. Bis zu dem Zeitpunkt, wenn sich die Blüte öffnet, können Blütenknospen der *A. subulata* nicht von Sprossknospen unterschieden werden. Ähnliches gilt mehr oder weniger für alle Opuntien: Bild 198 zeigt vier Stadien der Knospenentwicklung bei *Opuntia stricta*. Anfangs sind Blütenknospe (links) und Sprossknospe (rechts) nicht zu unterscheiden. Erst wenn sich die junge Sprossknospe streckt und abplattet, während die Blütenknospe im Längenwachstum zurückbleibt, erkennt man, dass es sich um verschiedene Dinge handelt.

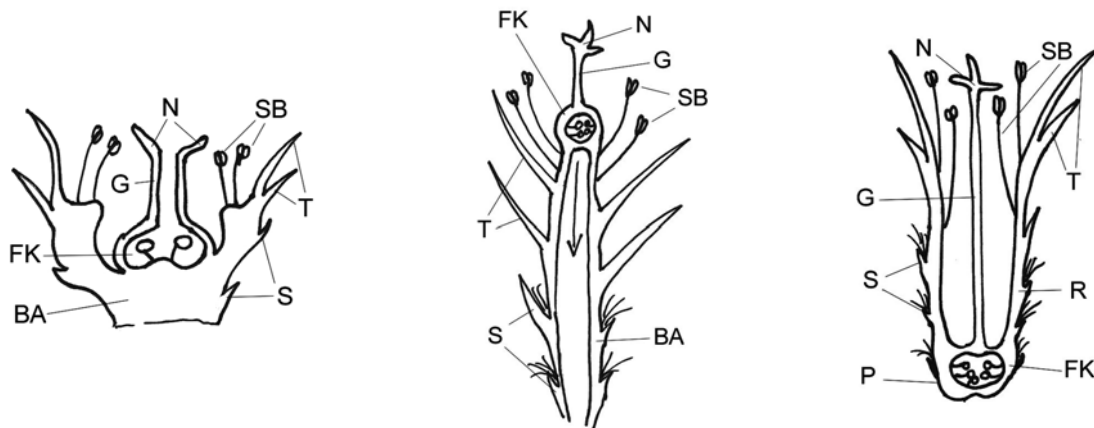


Bild 196: Schematischer Aufbau der Kakteenblüte.

Links: ursprüngliche Blüte von *Pereskia sacharosa* mit hohlem Griffel und oberständigem Fruchtknoten; rechts: abgeleitete Form mit unterständigem Fruchtknoten, hohler Blütenröhre (Receptaculum) und dem Pericarpell (= von Achsengewebe umschlossener Fruchtknoten); Mitte: der "Fingerling", um anzudeuten, wie Receptaculum und die umgekehrte Reihenfolge der Blütenorgane entstehen. Zuerst werden die Schuppenblätter der Blütenachse angelegt, dann Tepalen, dann die Staubblätter und zuletzt die Fruchtblätter, die zu Fruchtknoten, Griffel und Narbe verwachsen. Durch Einstülpen des „Fingerlings“ (mit dem Pfeil angedeutet) entsteht die typische Kakteenblüte. Der Fruchtknoten wird von Achsengewebe umschlossen; es entsteht das Pericarpell. Die Schuppenblätter können Haare, Borsten oder Dornen tragen. Die Bereiche Pericarpell, Receptaculum und Tepalen sind oft deutlich voneinander abgesetzt (vergl. Bild 202 ff, S. 179)

Abkürzungen: BA, Blütenachse; FK, Fruchtknoten mit Plazenta und Eianlagen; G, Griffel; N, Narbe; P, Pericarpell; R, Receptaculum; S, Schuppenblätter der Blütenachse; SB, Staubblätter; T, Tepalen. (Nach F. Buxbaum und W. Barthlott)



Bild 197: Sehr sprossähnliche Blüte (*Austrocylindropuntia subulata*)



Bild 198: *Opuntia stricta* (links: Blütenknospe, rechts: Sprossknospe), im Abstand von 1, 2 und 3 Wochen fotografiert

Die Sprossnatur der Stielzone ist ohne weiteres daran zu erkennen, dass sie Blätter trägt, in deren Achseln Areolen sitzen, die in der Regel Areolenwolle und Dornen hervorbringen. Bei den Opuntien ist der Sprosscharakter so stark ausgeprägt, dass die Früchte sich bewurzeln lassen und neue Seitentriebe hervorbringen, was bisweilen schon passiert, wenn die unreife Frucht noch am Stamm sitzt (Bild 199). Aber statt Seitensprossen können die Areolen einer Frucht auch neue Blüten bilden, die sich zu wahren ‚Fruchtketten‘ auswachsen können, wenn dies wiederholt geschieht (Bild 200)



Bild 199: Sprossende Frucht (*Opuntia macrocentra*)



Bild 200: Durch mehrfache Sprossung entstandene Fruchtketten bei einer *Opuntia*

Von der beliebten ‚Bischofsmütze‘ (*Astrophytum myriostigma*) gibt es das Cultivar ‚Huboki‘, das zahlreiche Blütenknospen bildet, die sich aber nicht öffnen, sondern zu Seitensprossen werden. An den jungen Seitensprossen erkennen wir noch spelzigen Schuppenblätter der Knospen, in deren Achsel die Areolen sitzen (Bild 201).



Bild 201: Blütenknospen wachsen zu Seitensprossen aus (*Astrophytum myriostigma* ‚Huboki‘)

Wir wollen jetzt etwas genauer auf den Bau der Kakteenblüten eingehen. Ich hatte eingangs versprochen, mit möglichst wenig Fachbegriffen auskommen zu wollen, aber hier ist ein Thema erreicht, bei dem es ohne sie einfach nicht geht. Es sind nicht sehr viele und wer sich intensiver mit Kakteen befasst, kommt sowieso nicht ohne sie aus. Es sind: Pericarpell, Receptaculum und Tepalen. Der untere Teil des Achsenbechers bildet mit dem Fruchtknoten, den er umschließt, zusammen das Pericarpell¹¹. Es ist manchmal schon äußerlich durch seine Gestalt an der Blütenknospe zu erkennen (vergl. Bild 202). Es trägt Schuppenblätter, in deren Achseln Areolen stehen, die ihrerseits Wolle und Dornen hervorbringen können. Aus dem Pericarpell geht später die Frucht hervor. Weil diese nicht nur aus der Wand des Fruchtknotens besteht, sondern auch noch Achsengewebe enthält, ist die Kakteenfrucht eine ‚Scheinfrucht‘ (‚echte‘ Frucht = nur Fruchtknotengewebe).



Bild 202: Blütenbau der Kakteen (links: *Selenicereus*, Mitte: *Peniocereus*, rechts: *Echinopsis*): Pericarpell, Receptaculum und Tepalen sind deutlich zu erkennen

¹¹ Zur Begrifflichkeit: Pericarp (d.h. das die Frucht umhüllende) ist jener Teil des Achsengewebes, das den Fruchtknoten umschließt. Doch beide zusammen bilden das Pericarpell.

Dem Pericarpell schließt sich nach oben das Receptaculum oder die Blütenröhre an. Sie ist hohl, wie ihr Name sagt, und in ihr befinden sich die Nektarkammer, der Griffel und die Staubblätter. Anders als bei den ‚echten‘ Blütenröhren von Fuchsie und *Petunia*, die von Blütenblättern gebildet werden, ist auch das Receptaculum ein Teil des Achsenbechers und damit ein Sprosstück. Deswegen trägt es, wie das Pericarpell, Schuppenblätter mit Areolen, sowie (allerdings nicht immer) Wollhaare und Dornen. Erst am Ende des Receptaculums setzen die Blütenblätter an. Entgegen anderslautender Meinungen gibt es bei Kakteenblüten keine Unterscheidung zwischen Kelchblättern und Kronblättern, weshalb wir nicht von Sepalen und Petalen sprechen, sondern nur von Tepalen (Blütenblätter). Eine Scheidung ist in der Regel nicht möglich, weil die Formen allmählich ineinander übergehen, denn obwohl die äußersten Blütenblätter durchaus kelchblattartig (also grün und schmal) sein können und die inneren kronenblattartig (buntfarbig und flächig-breit), gibt es eine Fülle von Zwischenstufen mit gleitenden Übergängen.

Nur in ganz seltenen Fällen, bei hoch abgeleiteten Formen, fehlt der allmähliche Übergang bei den Tepalen, weil es zwei deutlich disjunkte Typen gibt, von denen einer vollständig Kelchblättern und der andere vollständig Kronblättern gleicht. Beispiele hierfür sind *Disocactus nelsonii* (Bild 50, S. 53) und *Schlumbergera truncata* (Bild 106, Seite 71).



Bild 203: Blütenknospe von *Calymmanthium substerile*, den Achsenbecher sprengend (Aufnahme: James D. Mauseth ©)

Bei Blüten mit Befruchtung durch Nachtfalter kann die Blütenröhre sehr lang – bis zu 30 Zentimeter – sein, bei Arten mit Bienenbestäubung ist sie kurz. Die am höchsten entwickelten Arten wie *Mammillaria* und *Rhipsalis* haben Blüten, bei den die Achsenanteile, also Receptaculum und Pericarpell stark zurückgebildet sind. Wir haben hier fast ‚echte‘ Blüten vor uns. Das andere Extrem ist *Calymmanthium substerile*. Bei diesem peruvianischen Säulenkaktus, der eine ganz eigene, als ziemlich ‚ursprünglich‘ geltende Linie bildet, sitzen die Blütenblätter nicht auf dem oberen Rand der Blütenröhre, sondern sie sind wie die anderen Blütenteile komplett im Achsenbecher verborgen, der an der Spitze nur eine kleine Öffnung trägt. Das ganze Ding sieht wirklich nicht anders aus als ein kompletter kleiner Spross. Das ändert sich schlagartig, wenn sich die Blüte entfaltet. Die Blütenblätter (Tepalen) strecken sich stark und zerreißen dabei mit ihrem Wachstumsdruck die Blütenröhre, um nach außen zu gelangen.

Blütenstände und Blühzonen

In aller Regel ist die Kakteenblüte eine Einzelblüte. Bei den ursprünglichen Formen (*Pereskia*) finden wir jedoch auch ‚echte‘ Blütenstände wie bei vielen anderen Blütenpflanzen auch, d.h. aus dem Sprosstück, das die Blüte hervorbringt, entsteht durch das Austreiben von Seitenzweigen, die ihrerseits wieder Blüten tragen, eine verzweigte Infloreszenz, wie sie in Bild 204 für *Pereskia grandifolia* dargestellt ist.

Bild 204: Blütenstand bei *Pereskia grandifolia*

Viel häufiger als ‚echte‘ Blütenstände tragen Kakteen speziell ausgebildete Blühzonen, die als Cephalien (Einzahl: Cephalium) bezeichnet werden, weil sie häufig an der Sprossspitze, also im Kopfbereich (von griech. kephale = Kopf) stehen. Als sie entdeckt wurden, riefen Kakteen mit Cephalien große Aufregung hervor und auch heute noch sind viele Kakteenfreunde von diesen Erscheinungen fasziniert. Zunächst dachte man, der Besitz eines Cephaliums (oder Blühzone) wäre ein wichtiges systematisches Merkmal und man hat deswegen die Cephalienträger in systematischen Gruppen zusammengefasst. Heute weiß man, dass dies ganz falsch ist, denn Kakteen mit Cephalien müssen nicht näher verwandt miteinander sein, weil sie ganz unterschiedliche Blüten haben. Es handelt sich daher um konvergente Entwicklungen, das heißt: die Blühzonen sind mehrfach und unabhängig voneinander ‚erfunden‘ worden. Ihre Funktion ist immer dieselbe; es geht um den Schutz von Blütenknospen, Blüten, Früchten und Samen.



Bild 205: Juveniler Spross beim Efeu

Bild 206: Blühzone (Cephalium) von *Espostoa guentherii*

Bild 207: Blühzone (mit Blütenstand) beim Efeu

Wir finden Cephalien bei südamerikanischen Kugelkakteen (*Melocactus* [Bild 84, Seite 64] und *Discocactus* [Bild 49, Seite 52]), hauptsächlich aber bei den großen Säulenformen wie *Cephalocereus* (Name!), *Pilosocereus*, *Espostoa* (Bild 206) und *Pachycereus*. Von den letzteren ist *Pachycereus militaris* eine besonders imposante Erscheinung: das feurig braunrote Cephalium sitzt wie die Bärenmütze der dänischen Gardesoldaten am Ende der Sprosszweige. Diese Cephalien erreichen eine Länge von 30 bis 40 Zentimeter; danach werden sie abgestoßen, woraufhin aus den obersten Areolen des Rumpfstücks neue Seitenzweige austreiben, die, nachdem sie eine gewisse Länge erreicht haben, wieder neue ‚Pelzmützen‘ bilden (siehe Bild 208, Seite 182). Die mit seiner Attraktivität verbundene

Beliebtheit und der Eifer der Pflanzensammler hat zu dem traurigen Ende geführt, dass *Pachycereus militaris* als bisher einziger Säulenkaktus in den Anhang I (höchster Schutzbedarf) des Washingtoner Artenschutzabkommens aufgenommen werden musste.

Doch nun zum Aufbau der Cephalien. Ihre Bildung ist meist mit einem drastischen Gestaltwandel verbunden, denn der bisherige (vegetative) Spross ändert ganz abrupt seine Form. Bei einem *Melocactus* zum Beispiel, der viele Jahre lang als Kugel mit scharfer Rippeneinkerbung gewachsen war, produziert die Scheitelregion plötzlich, und ohne jeden Übergang, ein turmförmiges Gebilde, das aus vielen winzigen Areolen besteht, die dicht an dicht sitzen und eine Menge Borsten und Wolle hervorbringen. Von außen betrachtet sieht das aus wie ein Filzberg. Es ist aber nichts anderes als der gleiche Spross, der in veränderter Form weiterwächst. Seine Epidermis hat weder Chlorophyll noch Spaltöffnungen, die ja auch ganz nutzlos wären, weil durch diesen dicken Filz kein Sonnenstrahl dringt. Die grüne Kugel, der alte Teil, wächst nicht mehr weiter, muss aber das Cephalium mitversorgen, das sogar größer werden kann als sie selbst. Eine Merkwürdigkeit dieser Cephalien ist, dass man sie weder bewurzeln noch pflanzen kann. Sie wachsen einfach nicht an. Das kommt daher, weil sie an der Schnittstelle keinen Kallus ausbilden können, der für eine Wurzelbildung oder das Verwachsen mit einer Pfropfunterlage notwendig ist. Das ganze Ding ist ausschließlich der Fortpflanzung gewidmet, denn die Areolen des Cephaliums bringen nicht nur Borsten und Wolle hervor, sondern auch Blüten. Wir können festhalten: der alte, untere (und grüne) Teil ist vegetativ – der jüngere, obere Teil ist generativ. Ganz gescheite Leute sprechen auch von einem ‚Phasenwechsel‘, weil die vegetative Phase von der generativen Phase abgelöst wird. In ganz seltenen Fällen kommt es bei *Melocactus* zu einem erneuten Wechsel, nämlich dann, wenn das Cephalium an der Spitze wieder umschlägt und grünes Gewebe mit Rippenstruktur und normalen Dornen hervorbringt. Etwas überspitzt formuliert, könnten wir endständige Cephalien als eine besondere, langlebige Form von Blütenständen ansehen.



Bild 208: Cephalien. Links *Melocactus*-Cephalium; rechts *Pachycereus militaris* (Aufnahme: James D. Mauseth ©)

Bei der beliebten Gattung *Discocactus* liegen die Verhältnisse etwas anders als bei *Melocactus*. Der vegetative Teil wächst nach der Cephaliumbildung weiter, wenn auch nicht in die Höhe, sondern in die Breite. Das Cephalium selbst ist nicht so auffällig wie bei *Melocactus*, denn es bildet keine hohen Türme, sondern bleibt flach und bescheiden. Es ist trotzdem die gleiche Einrichtung wie bei *Melocactus*, denn die Rippenstruktur geht verloren und es werden reichlich Borsten und Wollhaare produziert, aus denen die Blüten erscheinen.



Bild 209: Mehrblütige Areolen bei *Myrtillocactus geometrizans* (links) und *Rhipsalis elliptica* (rechts)

Bei den Säulenkakteen kann das Cephalium ebenfalls endständig sein, wie bei dem schon erwähnten *Pachycereus militaris*, oder es bildet sich an der Flanke der Säule, wie bei *Espostoa* (Bild 206). Streng genommen dürfte dann nicht mehr von ‚Cephalien‘ die Rede sein, weil es sich nicht um kopfständige Blühzonen handelt. Regelmäßig durchwachsene Cephalien finden sich bei *Arrojadoa*, *Cephalocereus apicicephalium* und *Stephanocereus leucostele*, wo ein ständiger ‚Phasenwechsel‘ zwischen vegetativem und generativem Zustand stattfindet.

Nach der Meinung von Buxbaum handelt es sich auch bei den gelegentlich vorkommenden mehrblütigen Areolen (*Myrtillocactus geometrizans*, *Rhipsalis elliptica*, Bild 209) um cephalium-ähnliche Gebilde, allerdings in Miniaturausgabe. Diese ‚Cephalien‘ sind winzig klein, bestehen aber wieder aus einer Fülle von Areolen mit Wollfilz und Blütenbildung.

Die Funktion der Cephalien ist meistens dieselbe: es geht um den Schutz der Knospen, Blüten, Früchte und Samen. Tief eingebettet in den Filz aus Wolle und Borsten können Blütenknospen ungestört heranwachsen. Zur Zeit der Blüte öffnen sich bei *Melocactus* die Blütenblätter nur knapp über der Oberfläche der Filzkugel; der Rest bleibt wohlgeborgen im Cephalium. Auch die Fruchtreife nach der Bestäubung findet dort statt. Erst wenn die Samen reif sind werden die Früchte förmlich aus dem Filz herausgedrückt (vergl. Bild 315 auf Seite 228).

Nun sind Blühzonen und Phasenwechsel keine seltenen Erscheinungen bei Blütenpflanzen. Wir haben fast in jedem Garten ein Beispiel dafür vor Augen: es ist der ganz gewöhnliche, normale Efeu, dessen rankender Wuchs mit den eingeschnittenen Blättern uns wohlvertraut ist (Bild 205). Erreicht der Efeu aber die Blühreife, dann ändert sich seine Wuchsform: die Sprosse ranken nicht mehr, sondern bilden aufrechte Stämmchen und die Blätter werden ganzrandig-glatt (Bild 207). Das ist, nicht anders als bei den Kakteen, ein Gestaltwandel. Form von Spross und Blättern (Dornen) ändern sich und es werden Blüten gebildet. Allerdings ist dieser Formwechsel wohl nirgendwo so radikal wie bei den Kakteen. Ein absolut extremes Beispiel für eine Blühzone bietet der Säulenkaktus *Browningia candelaris*. Bis zu einer Höhe von 3 Metern bildet diese Art eine unverzweigte Säule mit Rippenbildung und vielen langen Dornen. Dann aber treiben 5 bis 10 Areolen an der Sprossspitze ganz merkwürdige Seitentriebe aus. Diese sind etwas dünner als der Stamm und fast dornenlos nackt; Rippenbildung ist kaum noch zu erkennen (siehe Bild 157, Seite 148). Diese Seitentriebe, die entweder abstehen wie die Äste eines

Kerzenhalters oder nach unten hängen, sind in ihrer Gesamtheit wieder nichts anderes als eine Blühzone und der ganze Kaktus einer der verrücktesten Geschöpfe der Botanik!

Ebenfalls sehr merkwürdige Verhältnisse herrschen bei *Neoraimondia gigantea*. Hier treiben aus den sterilen Langtrieben eine Reihe von dornenlosen, zapfenförmigen Kurzsprosse aus, die Blüten hervorbringen und ihrerseits später wieder in Langtriebe umschlagen können.



Bild 210: Blühfähige Kurzsprosse bei *Neoraimondia gigantea* (Aufnahme: James D. Mauseth ©)

Areolen? Kakteen haben keine!

„Es ist unmöglich, sich lange in der Welt der Kakteen zu bewegen, ohne auf die Areole zu stoßen.“ Gordon Rowley

Ein Witz? Nein – es stimmt! Denn ‚Areole‘ (lateinisch für kleiner Hof; area = der Hof) steht in der Botanik ursprünglich für den Bereich eines Blattes, der von Gefäßen eingerahmt wird¹². In der Abbildung links unten (Bild 211) sind einige Areolen auf einem Blatt von *Catalpa bignonioides* zu sehen, einem Zierbaum mit hübschen großen fingerhut-ähnlichen Blüten, der für unsere Hausgärten leider zu groß wird. Und die meisten Kakteen, von den Pereskien einmal abgesehen, haben keine Laubblätter und deswegen auch keine Areolen in diesem Sinne. Neben der älteren Bedeutung (die heute noch gilt, aber selten angewandt wird) gibt es eine zweite, die sich exklusiv auf Kakteen bezieht. Man hört oft, dass die Dornenbündel, die den Rippen oder Warzen aufsitzen, als Areole bezeichnet werden. Das ist aber nicht ganz korrekt. In der Blattachsel des reduzierten Laubblatts steht ein extrem stark gestauchter Kurztrieb. Das Dornenbündel ist ein Teil des Kurztriebs und sitzt ihm wie eine Kappe auf. Das gesamte Gebilde entspricht damit einer schlafenden Knospe, wie wir sie von unseren Obstbäumen kennen. Besonders gut zu erkennen sind sie im Winter, wenn das Blatt abgefallen ist. Die Knospe ist dann von schuppenförmigen Hüllblättern fest umschlossen, die das ‚schlafende Auge‘ schützen, mitsamt seinem Vegetationskegel, der im nächsten Frühling zu einem Zweig mit Blättern und Blüten austreiben wird. Diesen Hüllblättern entsprechen bei unseren Kakteen die Dornen der Areole; es sind also, botanisch gesehen, umgewandelte Blätter oder Blattdornen: Zu Dornen umgewandelte Laubblätter. Bei *Pereskia aculeata* erscheinen die Dornen erst an der älteren Areole. Köpft man den Spross, bevor die oberste Areole ihre Dornen ausbildet, dann wächst diese zu einem Ersatzspross aus, mit schuppenförmigen Niederblättern und nachfolgenden Laubblättern, die genau an der Stelle stehen an der sonst die Dornen gestanden hätten. Wir sollten also, wenn wir von der Areole sprechen, das gesamte Gebilde meinen: das Dornenbündel und den darunterliegenden Vegetationspunkt.



Bild 211: Areolen (*Catalpa bignonioides*)



Bild 212: Areolen (*Pachycereus hollianus*)

Der Vegetationspunkt (es kann auch mehr als einen geben) liegt, geschützt von den Dornen, quasi ‚unterirdisch‘, eingebettet in das umgebende Gewebe. Er ist also doppelt geschützt: einmal durch die Einbettung und zum zweiten durch die Dornen. Der Vegetationspunkt kann Blüten, Seitensprosse und auch neue Blätter hervorbringen. Aufmerksamen Kakteenfreunden ist vielleicht schon aufgefallen, dass es beim Laubkaktus *Pereskia* zwei Arten von Laubblättern zu geben scheint. Solche, die unterhalb der Areole stehen und solche, die oberhalb der Areole stehen. Was ist da los? Das Laubblatt unter der Areole ist das Tragblatt der Achselknospe, also quasi ein primäres Blatt, das in der Trockenzeit abgestoßen wird. Nach dem Ende der Trockenzeit kann die Areole ein neues Blatt bilden, das dann aber am oberen Rand der Areole erscheint, weil sich dort der Vegetationspunkt befindet. Wir haben hier einen ganz wichtigen Befund. Nachdem der Vegetationspunkt der Achselknospe die Dornen hervorgebracht hat, spaltet er sich auf, so dass (wenigstens) zwei Vegetationspunkte entstehen, wobei der neu gebildete zur Spitze wandert, wo in der Regel auch die Blüten entstehen. Wir haben es also mit einer Arbeitsteilung zu tun. Der erste, zentral gelegene Vegetationspunkt produziert die Dornen und setzt sich anschließend zur Ruhe, obwohl es auch Arten gibt, wie wir gleich sehen

¹² Pikanterweise kennt die Humanmedizin ebenfalls eine ‚Areole‘, nämlich die *Areola mammae*. Im Psychrembel finden wir: ‚Areola mammae f. (anat.) Warzenhof; die gerunzelte pigmentierte Umgebung der Brustwarze‘; 10-15 im Kreis angeordnete kleine Erhebungen (Tubercula areolae) werden durch die Glandulae areolares (apokrine, ekkrine u. Talgdrüsen) aufgeworfen, die während der Laktation die Haut vermehrt befeuchten u. einfetten.“

werden, wo er aktiv bleibt und später neue Dornen hervorbringen kann. Sein Abkömmling, der zweite, randständige Vegetationspunkt, bringt die Blüten und – gegebenenfalls – Seitensprosse hervor. Bei der Blütenbildung hört man häufig die Formulierung „Blüten aus der Areole“, was streng genommen nicht ganz richtig ist, weil die Blüten tatsächlich aus dem oberen Rand der Areole hervortreten, wie in Bild 216 am Beispiel von *Echinocereus pectinatus* gezeigt wird. Nur bei wenigen Arten, zum Beispiel bei einigen Cereen, wie *Browningia*, treten die Blüten allerdings direkt aus der Mitte der Areole hervor; dann muss die zarte Blütenknospe den harten Panzer der Dornen regelrecht durchbrechen – ein durchaus anrührender Anblick. In diesen Fällen ist die Verschiebung des Vegetationspunktes zum Rand unterblieben. Bei *Mammillaria* und verwandten Gattungen ist die Spaltung der beiden Vegetationspunkte vollständig, worauf im nächsten Abschnitt näher einzugehen sein wird.



Bild 213: *Pereskia lychnidiflora*: das Tragblatt steht unter der Areole



Bild 214: *Pereskia lychnidiflora*: das neue Blatt steht über der Areole



Bild 215: Junge und alte Areole (*Pereskia aculeata*)



Bild 216: Blüten über den Areolen (*Echinocereus pectinatus*)

Zurück zum zentralen Vegetationspunkt. Während der Entwicklungszeit der Areole sondert er nach allen Seiten Dornen ab und weil das Längenwachstum extrem stark gehemmt wird, scheinen die Dornen alle aus einem Punkt zu kommen. Dabei streckt sich der Vegetationspunkt etwas, aber nicht nur in der Länge, sondern auch in der Breite und nimmt oft die Form eines Ovals an. Das ist später an der ovalen Form des Dornenbündels zu sehen, wie zum Beispiel auch beim abgebildeten *Echinocereus pectinatus*. Häufig, wenn auch nicht immer, können die Dornen nach ihrer Lage und Stärke in Mitteldornen und Seitendornen unterschieden werden, wobei die Mitteldornen oft die am stärksten entwickelten sind. Nach ihrer Lage zu schließen, entsprechen die Mitteldornen dem letzten, abschließenden Blatt der Achselknospe.

Wenn sie auch ruhen, so können die Vegetationspunkte der Areolen doch jahrelang oder sogar jahrzehntelang ihr Potential behalten. Das kann man bei Pereskien, baumförmigen Opuntien und Cereen sehr gut beobachten. Hier sind die alten Areolen in der Lage, am Stamm immer wieder neue, und viel größere als die ursprünglichen Dornen, hervorzubringen. Wir haben damit eine Jugendform und eine Altersform der Areole. Die junge Areole von *Pereskia aculeata* bildet zwei, seltener drei, kurze, nach unten gebogene Hakendornen, mit denen sich der rankende Kaktus an der Unterlage festhält (Bild 215 links); die alten Areolen dagegen können mehr als zwanzig lange, gerade und stechende Dornen hervorbringen, was besonders gut an älteren Stämmen zu erkennen ist (Bild 215 rechts). Damit ist die Areole aber noch nicht erschöpft, denn sie kann bei den stammesgeschichtlich

alten Formen (*Pereskia*, *Quiabentia*, *Calymmanthium*) und bei den stammbildenden Opuntien nach Jahren der Ruhe immer noch neue Dornen erzeugen. Die in Bild 217 gezeigte *Pereskia aculeata* treibt aus der Mitte von Jahrzehnte alten Areolen gerade einen ganzen Schub neuer Dornen auf einmal. Man erkennt die neuen Dornen an ihrer hellen Farbe.



Bild 217: *Pereskia aculeata*: Neue Dornen aus alter Areole

Bei der baumförmigen *Brasiliopuntia brasiliensis* sind die Verhältnisse ähnlich. Hier gibt es allerdings zwei verschiedene Sprossformen. Zunächst wird ein zylindrischer Hauptspross ausgebildet, aus dem später der mächtige Stamm hervorgeht. Die Seitensprosse, die dieser Hauptspross abgliedert, sind ebenfalls zylindrisch und an ihnen sitzen dann die dünnen blattförmigen Flachsprosse, welche den Hauptanteil der Photosynthese übernehmen und die Blüten hervorbringen. In der Trockenzeit können diese Flachsprosse wie Laubblätter abgestoßen werden. Bild 218 zeigt den Flachspross einer *Brasiliopuntia brasiliensis* mit Blütenknospen, der seinerseits einem zylindrischen Seitenspross mit jungen, dornenlosen Areolen entspringt (im Bild von rechts oben bis zur Mitte). Die Altersareolen der gleichen Pflanze können am (hier zweigeteilten) Stamm gewaltige Dornenbüschel hervorbringen (Bild 219).



Bild 218: Flachspross einer *Brasiliopuntia brasiliensis* an einem zylindrischen Seitenspross mit jungen Areolen



Bild 219: Stamm einer *Brasiliopuntia brasiliensis* mit Altersareolen

Nun gibt es allerdings etliche Kakteen, deren Areole dornenlos ist, wie bei *Lophophora*, *Ariocarpus* und vielen *Rhipsalis*. Und hier hätten wir ein Problem, wenn wir nur das Dornenbündel als Areole bezeichnen würden und nicht den gesamten Kurztrieb, denn ein Dornenbündel ohne Dornen kann es schlecht geben. Nennen wir aber die gesamte schlafende Knospe eine Areole, dann kann es auch dornenlose Areolen geben. Die Dornen der Areole sind, wie schon erwähnt, umgewandelte Blätter; ihre Zahl, Länge, Färbung und Anordnung sind arttypisch und spielen für die Beschreibung und Identifizierung von Kakteen eine ähnlich wichtige Rolle wie die echten Blätter bei laubtragenden Pflanzen.

Meristeme

„Die Kakteen besitzen einige besondere Organe, die bei anderen Pflanzen nie auftreten.“ Karl Schumann, 1903

Das Gewebe der Vegetationspunkte ist ein sogenanntes Meristem, eine Gruppe von undifferenzierten Zellen, die sich zu allen möglichen Zelltypen differenzieren können. Sie entsprechen damit den Stammzellen des Menschen, über die seit einigen Jahren so viel diskutiert wird. Wir nennen sie ‚omnipotent‘ – alles vermögend – wenn sie sich zu allen Zelltypen der Pflanze entwickeln können oder ‚pluripotent‘ – vieles vermögend – wenn sie sich wenigstens zu einigen Zelltypen entwickeln können. Jeder Kaktus besitzt mehrere Meristeme. Neben den schon erwähnten, in den Areolen sitzenden Meristemen, hat der Kaktus ein Scheitelmeristem an der Spitze des Körpers. Es ist das wichtigste von allen, weil hier die Pflanze wächst und neue Rippen oder Warzen hervorbringt (zum Aufbau des Scheitelmeristems siehe Bild 184 auf Seite 172). Weitere Meristeme sitzen in den Leitbündeln und der Wurzel. Die Meristeme der Leitbündel sind wichtig für das Dickenwachstum des Hauptsprosses, denn wenn der Kaktus in die Breite wächst, dann muss der Leitbündelring mitwachsen können. Sie haben aber noch eine sehr praktische Bedeutung in der Kultur, denn bei der Vermehrung durch Stecklinge bildet das Meristem der Gefäße neue Wurzeln aus (Bild 220). Interessanterweise lassen sich, wie bei vielen Blattsukkulenten, auch bei einigen laubtragenden Kakteen, wie *Quiabentia* und *Pereskia*, Blattstecklinge gewinnen. Diese bewurzeln sich zwar und können monatelang in dieser Form als ‚Einblatt‘ existieren, sind aber nicht in der Lage, einen neuen Spross zu bilden. Warum ist das so? Die meristematischen Zellen der Leitbündel sind ‚pluripotent‘, aber nicht ‚omnipotent‘. Sie können neues Leitbündelgewebe (Xylem und Phloem) hervorbringen sowie Wurzeln, aber keinen neuen Spross. ‚Echte‘ Blattstecklinge lassen sich von langwarzigen Mammillarien wie *Mammillaria longimamma* (und auch von *Leuchtenbergia principis*) gewinnen. Nach dem Abtrocknen der Schnittfläche steckt man die Warzen in Erde und behandelt sie wie andere Stecklinge auch. Aus den Leitbündeln entwickeln sich Wurzeln und dann erscheint an der Basis ein junger Spross. An der Basis, nicht aus der Areole, denn der Vegetationspunkt ist bei *Mammillaria* und verwandten Gattungen von der Areole in die Axille, der Ansatzstelle der Warze, gewandert. Für eine erfolgreiche Stecklingsvermehrung muss die Warze also dicht am Körper geschnitten werden, damit der Vegetationspunkt mit erfasst wird.



Bild 220: Wurzeln aus dem Leitbündelring eines Stecklings (*Echniocereus*)



Bild 221: Bewurzelte Blattstecklinge, oben *Quiabentia zehntneri*, unten *Pereskia sacharosa*

Auch Kallus hat das Potential, sämtliche Zelltypen und sogar komplette neue Pflanzen hervorzubringen. Man nutzt das aus für die Vermehrung von Kakteen durch Zell- und Gewebekulturen (siehe Abschnitt Neue Wege: Vermehrung durch Zellkulturen auf Seite 247), die Speziallaboren vorbehalten sind. Aber so weit müssen wir gar nicht gehen. Fast jeder Kakteenfreund hat schon einmal die Vorzüge von Kallus für sich genutzt. Beim Pfropfen. Hier bilden Pfröplling und Unterlage an der Pfpfropfstelle Kallusgewebe aus, das sich zu den Leitbündelelementen Xylem und Phloem differenziert und damit die Gefäße der beiden Partner miteinander verbindet. Ohne diese Fähigkeit des Kallus würden Pfröplling und Unterlage nicht miteinander verwachsen.

Jeder Kaktus verfügt also über Scheitelmeristeme (an der Spitze des Hauptsprosses und in allen Seitensprossen), dazu die (schlafenden) Meristeme der Areolen, Meristeme in den Gefäßbündeln und

Meristeme an den Wurzelspitzen. Letztere dienen dazu, dass Wurzeln immer weiterwachsen und sich erneuern können.

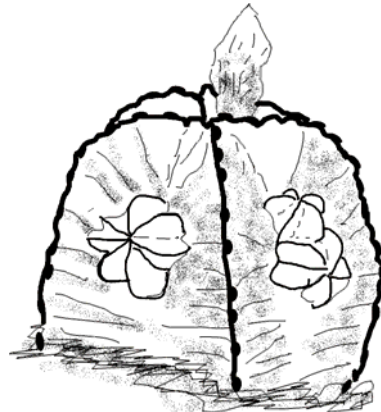


Bild 222: *Astrophytum myriostigma* mit Sprossen aus den Buchten zwischen den Rippen (nach W. Rihm, verändert)

Ein Kakteenfreund aus Mörsch hat einmal eine sehr ungewöhnliche Beobachtung gemacht. Zu seiner Überraschung brachte sein *Astrophytum myriostigma* nach jahrelanger Pflege auf halber Höhe des Hauptsprosses einige Seitensprosse hervor, aber nicht, wie man erwarten könnte, aus den Areolen, sondern aus den Buchten zwischen den Rippen. Dass die Seitensprosse von unterirdisch liegenden Meristemen gebildet wurden, war sehr schön daran zu erkennen, dass in diesem Bereich die Epidermis aufplatze und die ‚Kindel‘ aus dem Innern der Pflanze hervortraten (Bild 223). Wir haben es hier mit einem Meristem zu tun, das dem Gewebe des Zentralzylinders, dem Leitbündelring entstammt. Es ist eine Spezialität der Gattung *Astrophytum*, dass die Meristeme der Leitbündel nicht nur Wurzeln hervorbringen können (wie wir weiter oben gesehen haben), sondern auch Seitensprosse wie bei dem Exemplar aus Mörsch. Andere Kakteenpfleger haben die Beobachtung gemacht, dass die Strünke von Stücken, die man zwecks Aufpfropfen geköpft hatte, manchmal ihre Seitensprosse aus der Schnittfläche des Stumpfes austreiben und nicht aus den Areolen, wie es die meisten Arten tun. Auch hier entspringen die Sprosse dem Zentralzylinder.

Auch neue Rippen können auf diese Weise entstehen. In Bild 223 ist ein flöckchenloses *Astrophytum myriostigma* abgebildet, das auf halber Höhe plötzlich eine zusätzliche Rippe ausgebildet hat. Weil diese neue Rippe hervorspringt wie die Nase von Cyrano de Bergerac und nicht, wie sonst bei Kakteen üblich, aus der Spaltung einer alten Rippe hervorgeht, können wir erkennen, dass sie ihren Ausgangspunkt von den Leitbündeln des Zentralzylinders genommen hat.



Bild 223: *Astrophytum myriostigma* mit neuer Rippe aus dem Zentralzylinder

Die Teilung des Meristems war schon erwähnt worden. Bei den meisten Kakteen teilt sich der Vegetationspunkt der Areole in zwei Teile, die meistens dicht nebeneinander liegen bleiben (im Sinne der Sprossachse eigentlich übereinander). Bei den Mammillarien und ihren Verwandten gibt es aber eine Besonderheit: wenn sich die Warze entwickelt, dann wird das untere Meristem mit der wachsenden Warze emporgehoben und bildet die Areole mit den Dornen, während das obere Meristem an der Basis der Warze verbleibt und zur Axille wird, aus der später die Blüten entspringen. (Die Begriffe ‚oben‘ und ‚unten‘ beziehen sich auf die Position an der Sprossachse.) Da es sich bei der Areole, wie wir schon gesehen haben, um eine Achselknospe handelt, ist die Axille sozusagen eine sekundäre Achselknospe oder die Achselknospe einer Achselknospe. Es gibt noch interessante Zwischenstufen, wie bei *Coryphantha*, bei denen die Trennung von Areole und Axille unvollständig ist und beide durch eine Furche verbunden sind. Wahrhaftig zur Spitze getrieben ist die Trennung der beiden areolären Vegetationspunkte bei *Astrophytum caput-medusae*. Unreife Warzen tragen eine unfruchtbare (sterile) Areole an der Spitze, die einige Dornen hervorbringt, doch nach Eintritt der Blühreife entstehen Warzen, die eine zweite (fertile) Areole tragen, bis zu 2 cm von der ersten entfernt (siehe Bild 194 auf Seite 176). Diese bringt die Blüte und manchmal auch Seitensprosse hervor. Die Verhältnisse sind indessen die gleichen wie bei *Mammillaria*, denn die Blühareole steht auf der der Sprossachse zugewandten Seite der Warze, entspricht also der Axille bei *Mammillaria*, während die sterile Areole an der Spitze der Warze der *Mammillaria*-Areole entspricht.

Die Eigenschaften der Areole werden bei *A. caput-medusae* sehr geschickt für die Vermehrung dieser Art genutzt. Nachdem die Areole geblüht und gefruchtet hat, kann man die Warzenspitze abschneiden und auf eine Unterlage pflöpfen. Wenn sie anwächst, dann treiben aus der abgeblühten Areole ein Seitenspross mit neuen Warzen aus.

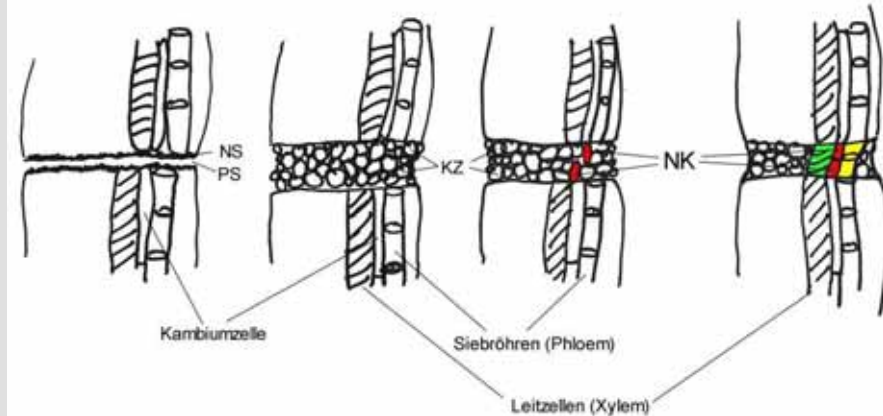
Was geschieht eigentlich beim Pflöpfen?

In vitro micrografting and the histology of graft union formation of selected species of prickly pear cactus (*Opuntia* spp.). A.A. Estrada-Luna, C. López-Peralta and E. Cárdenas-Soriano. Scientia Horticulturae 92: 317-327. Copyright 2002 Elsevier Science B.V.

In der Hauptsache ging es den Autoren eigentlich um etwas anderes, aber die histologischen Veränderungen, die nach dem Pflöpfen einsetzen, und die hier quasi als Nebenprodukte gewonnen wurden, sind für uns sehr interessant, denn sie zeigen, was beim Pflöpfen auf geweblicher Ebene passiert. Die Autoren interessierten sich in erster Linie für den Vergleich von zwei Pflöpfmethoden (flacher Schnitt und Einkerbung) sowie für die Kompatibilität von Pflöpfing und Unterlage, wenn diese verschiedenen Arten angehörten. Als Unterlagen dienten *Opuntia streptacantha*, *O. robusta*, *O. cochineria*, *O. leucotricha* und *O. ficus-indica*; Pflöpfing war immer (die kommerziell weitaus interessantere) *O. ficus-indica*. Alle Pflanzen waren in Gewebekulturen herangezogen worden, wurden in den Kulturgefäßen gepflöpft und waren zum Zeitpunkt der Pflöpfung etwa 0,5-1,0 cm hoch (deswegen „micrografting“ von engl. micro = klein; to graft = pflöpfen).

Die histologischen Vorgänge nach dem Pflöpfen umfassen einen mehrstufigen Prozess. Zunächst bilden Pflöpfing und Unterlage direkt an der Verbindung jeweils eine nekrotische Schicht aus Zellen, die bei der Schnittführung verletzt wurden, sterben ab und werden eingeschmolzen. Durch das Absterben der Zellen entsteht ein nekrotischer Spalt, der mit großen, undifferenzierten Kalluszellen aufgeführt wird (Tag 1-4). An jenen Stellen, wo Kalluszellen an Gefäßzellen grenzen, setzt eine Induktion zur Differenzierung der Kalluszellen zu Kambiumzellen ein (ab Tag 12). Diese Kambiumzellen bilden dann ihrerseits Gefäßzellen aus (Xylem und Phloem). Anschließend werden die Brücken zwischen den Gefäßen von Pflöpfing und Unterlage geschlossen (Tag 28). (Wenn diese nicht direkt übereinander, sondern leicht versetzt zueinander stehen, kann bei der Brückenbildung ein gewisser Ausgleich erfolgen.) Erst als letzter Schritt wird die Epidermis außen an der Pflöpfstelle regeneriert und die Nahtstelle zwischen Pflöpfing und Unterlage geschlossen. Diese Vorgänge sind in den Abbildungen schematisch wiedergegeben.

Was geschieht eigentlich beim Pfropfen?



Querschnitte durch die Propfstelle, nach 3 Tagen, nach 20 Tagen und nach 28 Tagen (schematisch); NS: nekrotische Schicht; PS: Propfspalt; PZ: neue Kalluszellen; NK: neue Kambiumzellen (rot). Die neuen Siebröhren sind gelb markiert, die neuen Leitzellen grün.

Und nun auch etwas zum Hauptthema der Autoren. Die flache Pfropfung war der eingekerbten überlegen (90% Erfolg gegen 30% Erfolg). Bei gelungenen Pfropfungen setzte nach 3-4 Wochen kräftiges Wachstum des Pfröplings ein. Alle Art-Kombinationen waren kompatibel, aber Pfropfungen, bei denen Unterlage und Pfröpfung der gleichen Art angehörten, wuchsen am besten. Nach der Umstellung auf Topfkultur wuchsen *O. ficus-indica*-*O. ficus-indica*-Pfröplinge innerhalb von 90 Tagen zu einer Länge von 29 cm heran.

Dichotomie

„Der Kaktus war nur mit einem Kopf nicht zufrieden und legte sich einen zweiten zu, indem er den alten eben teilte.“ H. W. Fittkau, 1970

Die vollständige oder unvollständige Spaltung von Meristemen bringt uns jetzt zu zwei Phänomenen, die sehr auffällig sind. Es sind die dichotome Teilung der Köpfe, die bei einigen *Mammillaria*-Arten auftritt und die Cristatbildung. Bei bestimmten Mammillarien, zum Beispiel *Mammillaria parkinsonii* oder *Mammillaria compressa* teilt sich der Sprosskegel so, dass zwei neue, gleich große Köpfe entstehen – Dichotomie heißt ja wortwörtlich Zweiteilung – und bei fortlaufender Wiederholung des ganzen entstehen eindrucksvolle vielköpfige Polster, bei denen nicht mehr zu erkennen ist, welcher der Köpfe der ursprüngliche war. Eher eine Ausnahme ist die Zweiteilung des Scheitels bei der kleinen Hybride von *Astrophytum asterias*, die das Bild 226 zeigt, denn Astrophyten teilen sich normalerweise nicht.



Bild 224: Dichotome Teilung bei *Mammillaria compressa*



Bild 225: Dichotome Teilung bei *Mammillaria parkinsonii*



Bild 226: Dichotome Teilung bei einer kleinen *Astrophytum asterias*-Hybride

Kaktus bizarr: Cristaten und Monstrositäten

„Leuchtkakteen werden jedoch auf ganz andere Weise hergestellt. Man kauft sich Leuchtfarbe, wie sie zum Leuchtendmachen unserer Zifferblätter und Uhrzeiger verwendet wird. Mit dieser Farbe bestreicht man dann die Stacheln der Kakteen oder betupft auch nur die Areolenwolle. Der Spielraum der Phantasie ist in dieser Hinsicht unbegrenzt.“ W. von Roeder, Fehlerbuch des Kakteenzüchters, 1929

Cristaten oder Kammformen sind wegen ihrer bizarren Gestalt bei Kakteenfreunden außerordentlich beliebt. Hier hat sich das ursprünglich punktförmige Scheitelmeristem zu einem Band verbreitert, das zu beiden Seiten Blattanlagen und Areolen abgliedert und an seinen beiden Enden kontinuierlich weiterwächst. Kammformen treten nicht nur in Kultur auf, wo man versucht hat, sie gezielt zu erzeugen und sie aus Samen zu vermehren, sondern sie kommen auch in der Natur erstaunlich häufig vor. Im Anfangsstadium lässt sich eine Kammform nicht von einer Scheitelteilung unterscheiden, weil sich auch hier der Sproßscheitel verbreitert um sich später zu teilen. Bei der *Echinopsis cinnabarina* in Bild 229 kann man noch nicht erkennen, ob es eine Dichotomie oder eine Kammform werden soll.



Bild 227: Verbreiteter Scheitel bei *Echinopsis cinnabarina*

Bei der Monstrosität wurde die Wachstumshemmung der Areolen, die ja nichts anderes sind als ruhende Seitensprosse, aufgehoben, so dass sich der Pflanzenkörper durch unkontrolliertes Wachstum zu einem unförmigen, klumpigen Gebilde auswächst. Die Bezeichnung ‚Felsenkaktus‘ für die bekannteste dieser Erscheinungen – den *Cereus repandus* (*peruvianus*) f. *monstrosus* – trägt diesem Umstand Rechnung. Kammformen und Monstrosität sind zwei verschiedene Ausprägungen der gleichen Ursache, der gestörten Entwicklung des Scheitel- oder Apikalmeristems. Dieses wichtige Meristem bildet die Spitze der Sprossachse und besteht aus undifferenzierten Stammzellen, die zwei hauptsächliche Aufgaben haben. Zum einen gliedern sie Blattanlagen (Primordien) ab, die in einer bestimmten räumlichen Anordnung und Reihenfolge gebildet werden (z.B. Schrägzeilen der Mammillarien). Zum zweiten bilden die Stammzellen neue Stammzellen, wodurch sich das Meristem ständig selbst erneuert.

Eine weitere Funktion des Apikalmeristems ist die Kontrolle der älteren Blattanlagen und Seitenknospen. Dies geschieht über die Bildung des Pflanzenhormons Auxin, das im Scheitel entsteht und zu sprosswärts tiefer gelegenen Teilen des Pflanze transportiert wird. Im Normalfall unterdrückt dieses Auxin das Austreiben von Seitenknospen. Jeder Kakteenfreund kennt das aus der Praxis: wenn eine Pflanze geköpft wird, dann treibt der Strunk Seitensprosse aus, weil von oben kein hemmendes Auxin mehr kommt. (Mehr über Pflanzenhormone im entsprechenden Abschnitt ab Seite 251.) Entfällt die Auxinwirkung, dann kann es zum Austreiben der Seitenknospen kommen.

Bei den monströsen Formen ist die Apikaldominanz erloschen, die Seitenknospen treiben unkontrolliert aus. Anders die Störung bei den Cristaten. Hier ist das Meristem gewaltig vergrößert und hat die Kontrolle über die geordnete Anlage der Primordien verloren (Verlust der arttypischen Anlage der Blattanlagen). Auch hier scheint das Pflanzenhormon Auxin beteiligt zu sein. Also einmal Auxin-Mangel (Monstrositäten); bei der anderen Erscheinung (Cristaten) ein Überschuss von Auxin? Zumindest bei verbänderten Formen der Sonnenblume wird die Cristatbildung durch zu viel Auxin verursacht. Doch diese Hypothese muss noch überprüft werden.

Wieder etwas anders liegen die Verhältnisse bei der von manchen Kakteenfreunden geliebten Form *Echinopsis bridgesii* ‚Frauenglück‘ (die ehrlicherwise ‚Männerglück‘ oder ‚Männerstolz‘ genannt werden müsste). Das Apikalmeristem stellt nach kurzer Zeit sein Wachstum komplett ein, wonach die darunterliegenden Internodien (= Bereiche zwischen den Areolen) ein ganz enormes Streckungswachstum erfahren (was gut an den großen Abständen zwischen den Areolen zu erkennen ist, siehe Bild 231). Weil hier ebenfalls die Apikaldominanz erloschen ist, können anschließend einige der basalen Areolen Seitensprosse ausbilden. Wenn dieser Vorgang wiederholt wird, dann entstehen die für ‚Frauenglück‘ typischen Haufen von kurzen Zapfen.

Dass Cristatbildung und Monstrosität ganz eng zusammengehören, sieht man an den Pflanzen, bei denen beides gleichzeitig vorkommt. Bild 228 zeigt ein Exemplar von *Cereus spegazzinii*, das kammförmig ist und zugleich monströs. Ein weiteres Beispiel ist die in früheren Zeiten sehr beliebt gewesene ‚Negerhand‘ (*Maihueniopsis clavarioides*; Bild 2 auf Seite 10).



Bild 228: *Cereus repandus* (peruvianus), monströse Form



Bild 229: *Austrocyllindropuntia cylindrica*, Kammform



Bild 230: *Astrophytum myriostigma* Cristate



Bild 231: *Echinopsis bridgesii* "Frauenglück" (eher ein Männerglück bzw. ein Fischmaulkaktus; im Englischen: penis plant; rechts daneben die Normalform)

Bild 232: Monstrosität und Kammform in derselben Pflanze: *Cereus spegazzinii*

Eine sehr interessante Variante der Monstrosität bietet das *Astrophytum myriostigma* cv. ‚Huboki‘ von Bild 233 (cv. steht für cultivar, Kulturform). Hier bilden die Areolen nach dem Wegfall der Wachstumshemmung zunächst Blütenknospen aus, die dann aber in Seitensprosse umschlagen. Blüten sind ja nichts anderes als abgewandelte Seitensprosse und können zu diesen umgebildet werden (siehe auch Bild 201, Seite 179).



Bild 233: *Astrophytum myriostigma* cv. ‚Huboki‘

Monstrositäten und Kammformen sind keineswegs auf Kakteen beschränkt, nur werden diese Erscheinungen dann anders benannt. Bei manchen Gartenpflanzen, wie Chrysanthemen und Petunien kommt es nach dem Befall durch parasitische Bakterien (*Rhodococcus fascians*)¹³ oder Pilze (*Taphrina*) zum Austreiben der Seitenknospen; eine Erscheinung, die dem Gärtner unter dem Namen Hexenbesen geläufig ist. Sie entspricht der Monstrosität bei unseren Kakteen. Den Cristaten entsprechen die sogenannten Verbänderungen oder Fasciationen der anderen Pflanzen, bei denen sich der Hauptspross bandförmig flach verbreitert. Eine bekannte Zimmerpflanze mit Fasciation ist das Pfeffergesicht *Peperomia caperata* ‚Lilian‘, hier ist der Blütenstand verbändert. Das gleiche ist der Fall bei der Gartenpflanze *Celosia argentea* "Bombay", die auch als ‚Hahnenkamm‘ bekannt ist. Doch auch bei Kakteen wurden schon verbänderte Blüten beobachtet. Bild 234 zeigt eine Aufnahme von Heinz Hooek mit einem *Astrophytum myriostigma*, das eine Cristata-Blüte trägt. Der Stamm der Pflanze ist normal, also nicht verbändert, während sich die Blüte, die ja ein modifizierter Kurzspross ist, sich zu einer zeitlich befristeten Cristatform auswuchs.



Bild 234: *Astrophytum myriostigma* mit verbänderter Blüte
(Aufnahme: Heinz Hooek ©)

¹³ Interessanterweise bildet *Rhodococcus fascians* das Pflanzenhormon Cytokinin, das ein Gegenspieler des Auxins ist und die Apikaldominanz brechen kann.



Bild 235: *Celosia argentea* 'Bombay' mit verbänderter Blüte (Aufnahme: Bonnie Panda.phant ©); rechts ein Detail

Pfropf-Chimären: ungeschlechtliche ‚Kreuzungen‘

„Man muss ferner darauf sehen, daß das Fleisch beider Theile aneinander anliegt, weil sich dieses miteinander verwachsen muß.“ K.F.W. Berge, Anweisung zur zweckmäßigsten Behandlung der Cactuspflanzen, 1832

Eine weitere Form ‚bizarrer‘ Kakteen sind die seltenen Pfropf-Chimären. Sie kommen, wie es der Name andeutet, nur in der Kultur vor, denn die Natur pflöpft schließlich nicht. An der Pfropfstelle bildet sich aus dem gemeinsamen Kallus von Pfröpfung und Unterlage ein Spross, der Zellen von beiden ‚Eltern‘ enthält. Dabei verschmelzen diese Zellen aber nicht, sondern es bestehen zwei Zelllinien nebeneinander, von denen eine die äußeren Gewebeschichten und die zweite die inneren bildet.



Bild 236: Pfropf-Chimäre ‚Percy‘; *Ortegocactus* plus *Opuntia compressa* (Zeichnung nach einer Aufnahme von www.cactus-art.biz)¹⁴

In einer italienischen Gärtnerei entstand die Pfropf-Chimäre ‚Percy‘ (Bild 236) aus einer Pfropfung von *Ortegocactus macdougallii* auf *Opuntia compressa* (nach der gärtnerischen Nomenklatur eine +*Ortegocactopuntia*). Der Mischling zeigt Merkmale beider ‚Eltern‘: Sprossform und Areolen entsprechen denen einer *Opuntia*, die Haut aber der von *Ortegocactus* (vergleiche Bild 91 auf Seite 66). Wie kommt’s? Hier liegen die Zelllinien der beiden ‚Eltern‘ übereinander wie Schichten in einem Blätterteig. Nur die äußerste Lage ist von *Ortegocactus*, alle tiefer gelegenen stammen von *Opuntia*. Deswegen ist nur die Epidermis á la *Ortegocactus*, aber Spross, Areolen und Dornen sind nach *Opuntia*-Art. Obwohl das abgebildete Exemplar nicht blüht, können wir vorhersagen, dass es Opuntienblüten entwickeln müsste. Das spannende daran: eine andere Pfropf-Chimäre aus den selben ‚Eltern‘ könnte ganz anders aussehen, zum Beispiel mit *Opuntia* außen und *Ortegocactus* innen oder eine Seite so, die andere so. Leider ist es bisher nicht möglich, solche Chimären gezielt zu erzeugen.

¹⁴ CACTUS ART Nursery, Ravenna, Italien

Multitalent Kakteendorn

„Und wenn ein Bösewicht was Ungezogenes spricht, dann hol ich meinen Kaktus und der sticht, sticht, sticht.“ Comedian Harmonists, 1934

Die gewiss ‚bestechenste‘ Eigenschaft der Kakteen ist der Besitz von Dornen und selbst ein Kakteen-Ignorant weiß mindestens, dass Kakteen Dornen tragen, von ihm jedoch meist ‚Stacheln‘ genannt. Obwohl es allen schon bekannt sein dürfte, hier noch einmal der Unterschied: Stacheln sind Bildungen des äußeren Gewebes, der Epidermis, und lassen sich meistens leicht abbrechen, aber Dornen gehen auf tieferes Gewebe zurück. Die Rose hat Stacheln, keine Dornen – der Kaktus hat Dornen, keine Stacheln. Wie jeder Kakteenfreund weiß, handelt es sich dabei um umgewandelte Blätter, der Kakteendorn ist also ein Blattdorn und wie jedes ‚normale‘ Blatt hat auch der Blattdorn seinen Ursprung und seine Verankerung in unterhalb der Epidermis gelegenem Gewebe. Dass sich ganz junge Dornen dennoch leicht abbrechen lassen, liegt daran, dass ihre basale Wachstumszone noch nicht verholzt ist.



Bild 237: *Pereskia sacharosa*

Die vielfältige Ausbildung der Kakteendornen, ihre mannigfachen Formen, Größen und Farben, haben schon immer die Bewunderung der Pflanzenfreunde erregt. Doch nicht von dieser Vielfalt soll hier die Rede sein, sondern von ihrer Entwicklung und Bedeutung für die Pflanze.

Bereits die stammesgeschichtlich ältesten der Kakteen, die Pereskien, besitzen Dornen, obwohl sie im übrigen nicht besonders kakteenähnlich aussehen (Bild 237). Der Kaktusdorn muss also eine sehr alte Erfindung sein; er ist älter als die Sukkulenz und älter als die Verlagerung der Photosynthese vom Laubblatt in die Rindenschicht. Welche Bedeutung haben die Dornen eigentlich? Ursprünglich waren sie ganz sicher ein Schutz vor Fressfeinden, aber sehr rasch sind weitere Aufgaben dazugekommen, so dass wir wirklich von Multitalenten sprechen können.

Viele Schutzfunktionen

„Unter den Schutzdornen werden die großen, stark stechenden Dornen verstanden.“ Walter Leinfellner, Beiträge zur Kenntnis der Cactaceen-Areolen, 1937

Betrachten wir aber zunächst die Entwicklung der Dornen. Genau wie andere ‚richtige‘ Blätter, wie Laubblätter etwa, wächst der Blattdorn der Kakteen an der Basis, nicht an der Spitze. Wir erkennen das dadurch, dass junge Dornen, die zunächst noch weich und biegsam sind, zuerst an der Spitze verholzen und sich dort dunkel verfärben, während die jüngeren, unteren Teile noch hell sind oder sogar transparent (Bild 238, siehe auch Bild 217 auf Seite 187). Gelegentlich sind junge Dornen auch grün gefärbt – ein Hinweis auf die Abstammung vom Laubblatt. Und genau wie beim Laubblatt ist das Wachstum der Dornen begrenzt. Bei den meisten Kakteenarten in unseren Sammlungen wachsen die Dornen zu ihrer endgültigen Länge heran, um dann im Laufe der Jahre zu verwittern oder abzufallen. Das ist der Normalfall bei den stammesgeschichtlich jungen Formen der Cactoideae. Bei ursprünglicheren Arten und bei den großen baumförmigen Opuntien ist es anders – hier kann eine Areole die Fähigkeit haben, über Jahre und sogar Jahrzehnte hinweg neue Dornen zu bilden. Diese Dornen dienen ganz sicher dem Fraßschutz.

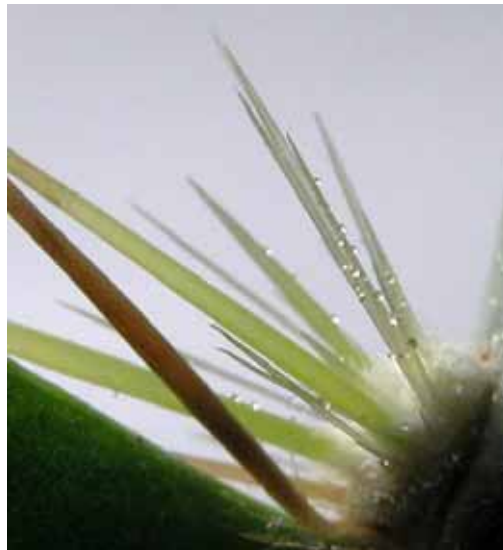


Bild 238: Junge Dornen (*Quiabentia zehntneri*)



Bild 239: *Mammillaria hahniana*



Bild 240: *Mammilloidya candida*



Bild 241: *Rebutia spinoissima*

Bei Kakteen, deren Epidermis vollständig von Dornen und Haaren verdeckt, umspinnen oder eingehüllt wird, können wir von einer Schutzfunktion vor übermäßiger Sonnenstrahlung und vor allem vor dem gefährlichen UV ausgehen. Dieser Lichtschutz funktioniert besonders gut, wenn die umhüllenden Dornen weiß sind (Bild 239 bis Bild 243), denn weiße Dornen reflektieren die Strahlen der Sonne und sie erwärmen sich nicht, womit sie gleichzeitig ein Schutz gegen Überhitzung sind. Schutz gegen Hitze ist wichtig, weil Pflanzen ab einer bestimmten Temperatur keine Photosynthese mehr betreiben können. Dieses Weiß ist übrigens keine Eigenfarbe; es entsteht durch die luftgefüllten

Hohlräume der abgestorbenen Zellen. Wenn Kakteen so von weißer Wolle umspinnen sind wie die *Espostoa melanostele* in Bild 242, dann entsteht zwischen Hülle und Pflanze eine isolierende Luftschicht, die nicht nur vor Hitze, sondern auch vor nächtlicher Kälte und vor dem Austrocknen schützen kann.



Bild 242: *Espostoa melanostele*



Bild 243: *Oreocereus celsianus*

Es ist daher nicht verwunderlich, wenn wir ‚weiße‘ Kakteen vor allem in exponierten Hochgebirgslagen finden, wo Schutz vor austrocknenden Winden, tagsüber starker Sonnenstrahlung und nächtlicher Abkühlung lebenswichtig sein kann. Eine Parallele zu diesen Hochgebirgskakteen finden wir bei den weißblättrigen Pflanzen der Alpen.

Wasseraufnahme durch die Dornen

„Nach der neuesten Feststellung Weingarts ist auch der Stachel befähigt, Wasser aufzunehmen.“ W. von Roeder, Der Kakteenzüchter, 1925

Vielleicht war Weingart wirklich der erste, der den Verdacht hatte, Kakteen würden mit ihren Dornen Wasser aufsaugen. Viele Kakteenfreunde sind ohnehin davon überzeugt, dass Kakteen mit ihren Dornen Wasser aufnehmen können, wenn sie im Frühjahr vor dem Beginn des Gießens ihre Kakteen zunächst nur besprühen¹⁵, und sehen, wie sie dadurch in den Trieb kommen, und sie brauchen auch gar keinen wissenschaftlichen Beweis dafür. Diesen hat Professor Barthlott (Bonn) bereits in den 70er Jahren erbracht, damals noch an der Universität Heidelberg. Als er Kakteendornen unter dem Elektronenmikroskop bei hoher Vergrößerung betrachtete, fielen ihm die porösen Strukturen bei den Dornen mancher Kakteenarten auf (*Discocactus horstii*, *Pelecyphora asseliformis*, einige Turbinicarpes). Deren Zellwände sind von Öffnungen durchbrochen und durch diese perforierte Oberfläche kann der Dorn Wasser aufsaugen wie Löschpapier die Tinte. Aber gelangt es auch in das Innere der Pflanze? Das ist die entscheidende Frage, denn ein nasser Dorn würde dem Kaktus nicht viel nutzen. Barthlott konnte das mit einem schönen Experiment zeigen. Er markierte auf die Dornen aufgebracht Wasser mit einer radioaktiven Substanz und konnte einige Stunden später die Radioaktivität in den Leitbündeln nachweisen; der Kaktus hatte das Wasser also tatsächlich aufgenommen. Wieviel das mengenmäßig ausmacht, und ob diese Menge ausreichen kann, um einen Kaktus zu versorgen, ist noch nicht bekannt, man kann sich aber vorstellen, dass die Aufnahme von Wasser über die Dornen bei Arten extremer Standorte eine Rolle spielt, wie bei denen der Atacama-Küstenwüste von Peru und Chile, wo es jahrelang nicht regnet, aber regelmäßig zur Bildung von Tau kommt, der sich auf den Pflanzenkörpern und Dornen niederschlägt.

¹⁵ Prof. Buxbaum war wohl der erste, der darauf hingewiesen hat, man möge zum Sprühen möglichst nur heißes Wasser verwenden. Warum? Beim Durchgang durch die Düse, also beim Vernebeln, wird dem Wasser sehr viel Wärme entzogen, es kühlt also stark ab. Nehmen wir Wasser, das schon kalt ist, dann können sich die Pflanzen verkühlen. Nur wenn wir warmes oder gar heißes Wasser verwenden, kommt auf dem Pflanzenkörper angenehm temperiertes, lauwarmes Wasser an.

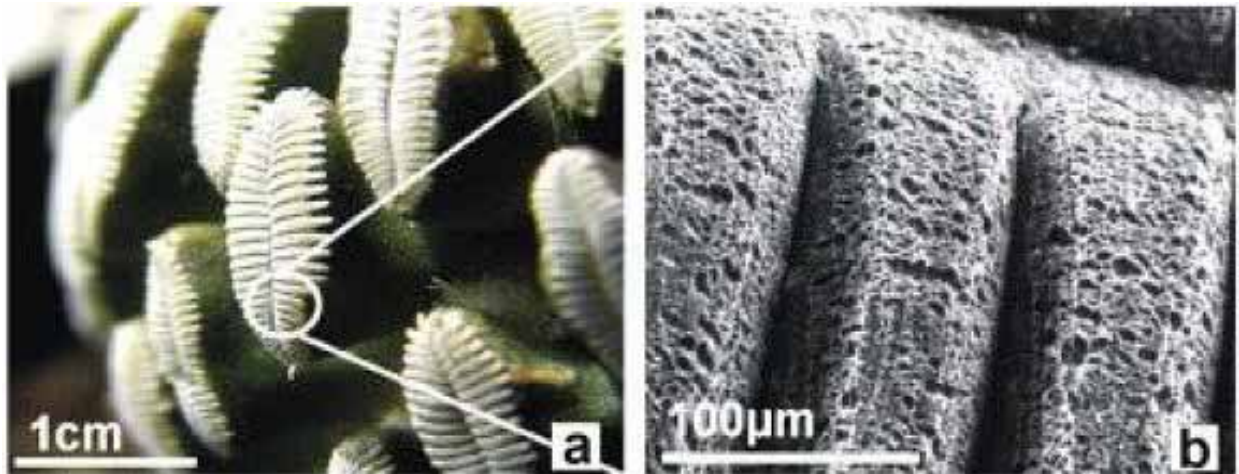


Bild 244: Poröse Dornen bei *Pelecyphora asselliformis*; a) Areolen, b) einzelne Dornen (aus: Koch, Bhushan und Barthlott, 2009)

Nun haben aber längst nicht alle Kakteen poröse Dornen, bei vielen Arten lassen sie sich gar nicht benetzen. Man sieht den Unterschied zwischen Wasser aufsaugenden und wasserabstoßenden Dornen daran, dass erstere beim Besprühen ihre Farbe verändern und dunkler werden. Aber auch die wasserabstoßenden Dornen können indirekt zur Wasseraufnahme beitragen, wenn nämlich der an ihnen kondensierte Tau sich sammelt und auf den Pflanzenkörper oder zu Boden tropft, wo er von den flach verlaufenden Kakteenwurzeln aufgenommen werden kann. In der Atacama, wo es jahrelang nicht regnet, aber regelmäßig zur Taubildung kommt, ist die Wasseraufnahme durch den Stachel, direkt oder indirekt, sicher einer der Garantien für das Überleben der Kakteen dort.

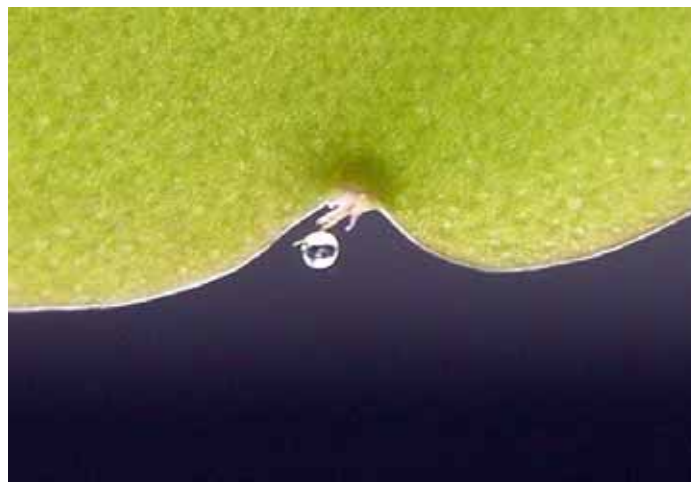


Bild 245: Guttation bei *Pseudorhipsalis*

Interessanterweise kann das Wasser durch den Dorn auch den umgekehrten Weg nehmen: nämlich von innen nach außen. Bei sehr guter Wasserversorgung, zum Beispiel in echter Hydrokultur, wo die Wurzeln direkt in Wasser wachsen, kann das Phänomen der Guttation beobachtet werden (Bild 245, auch Bild 238 auf Seite 197). Ursache dafür ist der Wurzelndruck. Wegen ihrer starken Saugkraft nimmt die Wurzel mehr Wasser auf, als die Pflanze benötigt und über die Spaltöffnungen abgeben kann (die tagsüber geschlossen sind). Der durch die Leitbündel von der Wurzel aufsteigende Wasserstrom ist dann so stark, dass sich an der Spitze der Dornen kleine Wassertröpfchen bilden. Wir erinnern uns: der Dorn ist ein umgewandeltes Blatt, er steht also wie ein ganz normales Laubblatt durch einen Leitbündelstrang mit dem Zentralzylinder der Sprossachse in Verbindung. Über diese Verbindung kann am Dorn Wasser austreten.



Bild 246: Ameisen an außenblütigen Nektardrüsen bei *Weberocereus bradei*

Eine ähnliche Erscheinung finden wir bei den außenblütigen Nektardrüsen mancher Cereen oder bei *Thelocactus setispinus* (früher *Hamatocactus*). Während es bei *Thelocactus* ein speziell umgebildeter (kurzer und stumpfer) Dorn ist, ein ‚Drüsendorn‘, der am oberen Rand der Areole erscheint und Nektar absondert, handelt es sich bei den Cereen um Bildungen der Blütenachse. Hier kommt der süße Nektar aus den Achseln der Schuppenblätter der Blütenachse heraus. Es handelt sich also nicht um die wässrige Bodenlösung mit den Mineralstoffen, die von der Wurzel kommt und vom Xylems nach oben transportiert wird, sondern um den zuckerhaltigen Saft, der von den grünen Teilen der Pflanze stammt und vom anderen Teil des Leitbündels, dem Phloem, befördert wird. Diese Tröpfchen aus Zuckerwasser sind sehr interessant für Insekten, die gerne naschen, vor allem für Ameisen (Bild 246, hier außenblütige Nektardrüsen an der Blütenachse von *Weberocereus bradei*). Über die Bedeutung der Nektardrüsen, außen- und binnenblütige, war an anderer Stelle (siehe Seite 159) bereits die Rede, aber Bild 246 gibt dem aufmerksamen Betrachter ebenfalls einen kleinen Hinweis. (Achten Sie auf das weiße Ding, mit dem sich die beiden Ameisen im Vordergrund beschäftigen!)



Bild 247: Flöckchen zur Wasseraufnahme (*Astrophytum*)

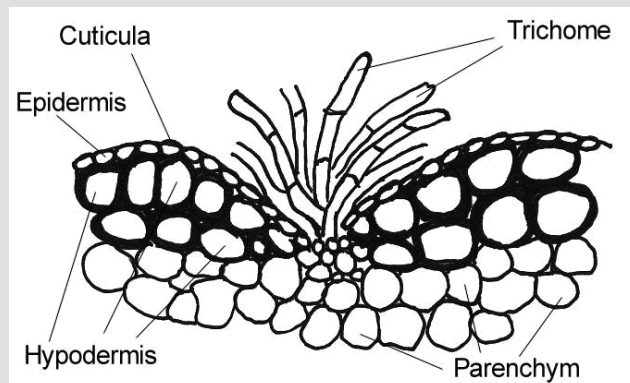
Am Rande sei hier noch vermerkt, dass Kakteen auch über ihre Epidermis Wasser aufnehmen können. Bei den ‚nackten Formen‘ geht das über die Spaltöffnungen, die bei Kakteen ja gerade nachts offen sind, also zu der Zeit, wo es auch zur Taubildung kommen kann. Aber manche Kakteen haben noch mehr zu bieten! Die weißen Flöckchen der *Astrophyten*, die nichts anderes sind als Büschel von kleinen weißen Haaren, die in der Epidermis verankert sind, können Wasser aus der Luft (Wasserdampf) aufnehmen und spielen damit eine ganz ähnliche Rolle wie die Saugschüppchen vieler Bromelien, speziell der Tillandsien. Genau wie bei den porösen Dornen von *Discocactus horstii*, *Pelecyphora asseliformis* und *Turbinicarpus*, die Barthlott untersuchte, ist auch die Oberfläche der Flöckchenhaare bei *Astrophytum myriostigma* von Öffnungen durchbrochen, durch die der Wasserdampf eindringen kann. Und wie zum Ausgleich haben die ‚nackten‘ Formen der *Astrophyten* mehr Spaltöffnungen als die beflockten Formen.

Wasseraufnahme durch die Flöckchen (Trichome) von *Astrophytum*

Gaseous and liquid phase water uptake by the stem surface of *Astrophytum* (Cactaceae). Alexander Lux and Rudolf Kopunec. *Environmental and Experimental Botany* 32(1): 75-81. Copyright 1992 Pergamon Press

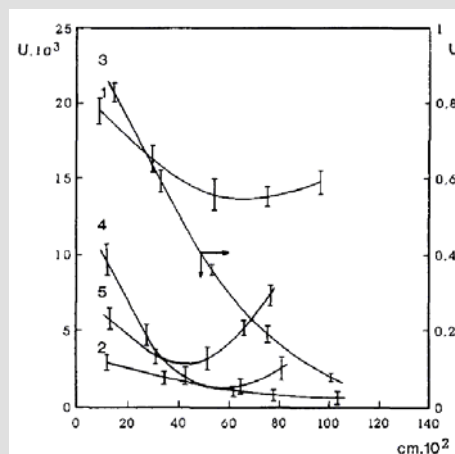
„Die vielschichtige, ± gewellte, dadurch dehnungsfähige, oft von 2-8 μm großen Poren durchbrochene Wand der Haarbüschel von *Astrophytum* zeigt eine submikroskopische Oberflächenstruktur, welche auf eine Funktion der Wasseraufnahme hinweist.“ Schill, R. Barthlott, W. & N. Ehler, 1973

Die Autoren untersuchten die Wasseraufnahme durch Epidermis und Flöckchen bei zwei *Astrophytum*-Arten aus der Gasphase und aus der wässrigen Phase. Bemerkenswert: Autor Alexander Lux stellte für die Experimente Pflanzen aus seiner eigenen Sammlung zur Verfügung, die vor Beginn der Experimente 4 Monate lang nicht gegossen wurden. Die *Astrophyten* wurden mit Tritium (^3H) markiertem Wasserdampf (d.i. mit Wasserdampf gesättigter Luft) sowie mit Tritium markiertem Wasser exponiert. Die Versuche mit Wasserdampf (Gasphase) wurden in einer geschlossenen Kammer durchgeführt; für die Versuche mit Wasser im wässrigen Phase wurde eine Halbkugel aus Polyethylen (1 cm Durchmesser) mit Silikon auf der Epidermis der Pflanzen befestigt und anschließend mittels einer Spritze mit markiertem Wasser gefüllt. Nach 2 bis 3 Stunden wurden mit einem Gewebebohrer bis zu 12-14 mm lange Gewebekerne (Durchmesser 7 mm) entnommen und die Radioaktivität an verschiedenen Stellen gemessen.



Querschnitt durch ein Flöckchen von *A. myriostigma*

Die untenstehende Grafik zeigt die Ergebnisse für die Wasseraufnahme aus der Gasphase; auf der X-Achse ist die Eindringtiefe des $^3\text{H}_2\text{O}$ eingetragen (in Einheiten von 10^{-2} cm); auf der Y-Achse die Menge des aufgenommenen Wassers, ausgedrückt in μg Wasser pro Gramm Gewebe und pro Stunde.



Aufnahme von Wasser aus der Gasphase (Luft)

Wasseraufnahme durch die Flöckchen (Trichome) von *Astrophytum*

Kurve 1: *A. myriostigma* var. *tulense*; Kurve 2: *A. myriostigma* cv. *nudum*; Kurve 3: *A. myriostigma* var. *tulense* nach mechanischer Entfernung der Flöckchen; Kurve 4: *A. ornatum* var. *mirbelii* (Bereiche mit Flöckchen) und Kurve 5: *A. ornatum* var. *mirbelii* (Bereiche ohne Flöckchen). Die Menge des aufgenommenen Wasserdampfes entspricht der Größe der Fläche unterhalb der Kurve.

Die stärkste Aufnahme aus der Gasphase war bei *Astrophytum myriostigma* var. *tulense* zu verzeichnen, das besonders reich an Flöckchen ist. Die Nacktform *Astrophytum myriostigma* cv. *nudum* brachte es dagegen nur auf etwa ein Zehntel dieser Wasseraufnahme. Dieser Unterschied ist eindeutig auf die Beflockung und nicht auf die Spaltöffnungen zurückzuführen, da *A. myriostigma* cv. *nudum* zwar keine Flöckchen, jedoch sogar etwa ein Drittel mehr Spaltöffnungen pro Fläche besitzt als *A. myriostigma* var. *tulense*. Die Kurven 4 und 5 – für *A. ornatum* var. *mirbelii* (Zonen mit bzw. ohne Flöckchen) zeigen etwa gleich große Mengen aufgenommenen Wassers, jedoch ist die Aufnahmegeschwindigkeit am Punkt Null (d.h. an der Epidermis) unterschiedlich hoch. Die Aufnahmegeschwindigkeit an der Epidermis lässt sich ablesen, wenn der linke Teil der Kurve linear bis zur Y-Achse verlängert wird. Dieser Wert ist bei den beflockten Formen deutlich höher; *A. myriostigma* var. *tulense*: 20,8 $\mu\text{g/g} \times \text{s}$; *A. myriostigma* cv. *nudum*: 3,8 $\mu\text{g/g} \times \text{s}$; *A. ornatum* var. *mirbelii*, beflockte Zone: 15,0 $\mu\text{g/g} \times \text{s}$; *A. ornatum* var. *mirbelii*, nackte Zone: 8,2 $\mu\text{g/g} \times \text{s}$. Am höchsten ist die Wasseraufnahmegeschwindigkeit jedoch bei *A. myriostigma* var. *tulense* nach Entfernung der Flöckchen (Kurve 3). Da die Flöckchen durch Abreiben mit einem Baumwoll-Tampon entfernt wurden, kann eine Verletzung der Epidermis nicht ausgeschlossen werden. Diese Verletzungen könnten für die schnellere Wasseraufnahme verantwortlich sein. Der Verlauf von Kurve 3 zeigt aber auch, dass der größte Teil des aufgenommenen Wassers in der Nähe der Epidermis verbleibt und kaum in tiefere Schichten verlagert wird.

Bei der Aufnahme von Wasser durch die Epidermis aus der wässrigen Phase waren die Unterschiede zwischen den Pflanzen geringer. Hier ergab sich die Reihenfolge: *A. ornatum* var. *mirbelii*, Zone ohne Flöckchen \rightarrow *A. myriostigma* var. *nudum* \rightarrow *A. myriostigma* var. *tulense* \rightarrow *A. ornatum* var. *mirbelii*, Zone mit Flöckchen. Diese Reihenfolge stimmt recht gut überein mit der Zahl der Spaltöffnungen pro mm^2 , denn *A. ornatum* var. *mirbelii*, Zone ohne Flöckchen = 59 Spaltöffnungen pro mm^2 ; *A. myriostigma* var. *nudum* = 46 Spaltöffnungen; *A. ornatum* var. *mirbelii*, Zone mit Flöckchen = 39 Spaltöffnungen, und *A. myriostigma* var. *tulense* mit Flöckchen = 34 Spaltöffnungen.

Damit ist klar, dass die Aufnahme von Wasser aus der Gasphase überwiegend über die Flöckchen erfolgt, die Aufnahme aus der wässrigen Phase jedoch überwiegend über die Spaltöffnungen. Obwohl die Menge des aufgenommenen Wasser gering zu sein scheint, könnte sie dennoch für das Überleben während der Trockenzeit am Standort von Bedeutung sein, da es infolge der nächtlichen Temperaturabsenkung zu erhöhter Luftfeuchtigkeit, ggf. auch zum Niederschlag von kondensiertem Wasser auf der Epidermis kommen kann (Taubildung). Und zwar über viele Tage und Wochen hinweg.

Die Flöckchen der Gattung *Astrophytum* sind Büschel von mehrzelligen Trichomen (Haaren), die tief in die Außenhaut der Pflanzen eingesenkt sind (siehe obenstehende Abbildung). An ihrer Mündungsstelle fehlen die dickwandigen Zellen der Hypodermis. Diese werden ersetzt durch kleinere Zellen mit zarteren Zellwänden, sodass aufgenommenes Wasser leicht an das darunterliegende Parenchym abgegeben und weitergeleitet werden kann. Die Trichome von *A. myriostigma* sind kurz und dick mit einer grubigen Oberfläche, während die Trichome von *A. ornatum* lang und dünn sind, sowie eine geriefte Oberfläche aufweisen. Diese strukturellen Unterschiede könnten für die beobachteten Unterschiede der Wasseraufnahme aus der Gasphase verantwortlich sein (Kurven 1 und 4 in der Grafik).

(Grafik aus der besprochenen Arbeit, Zeichnung vom Verfasser nach einer Fotografie aus der besprochenen Arbeit.)

Und die dornenlosen Kakteen?

„Da treten neben den üblen Stechern der Gattung *Opuntia* Arten auf, die gar keine Stacheln haben. Warum sind sie nicht schon längst verschwunden, schutzlos, wie sie anmuten?“ Curt Backeberg, *Wunderwelt Kakteen*, 1974

Ja, was ist mit den dornenlosen Kakteen, die es ja auch gibt? *Lophophora williamsii*, *Astrophytum myriostigma*, *A. asterias*, *Ariocarpus*, *Aztekium ritteri*, *Hylocereus undatus* und etliche mehr sind fast oder völlig frei von Dornen. Andere Arten tragen nur am Sprosscheitel Dornen, die alsbald abfallen und damit die Pflanze ‚wehrlos‘ machen, wie *Matucana madisoniorum*.

Wenn die Dornen bestimmte Funktionen erfüllen, wie gerade behauptet wurde, dann müssten die ‚nackten‘ Kakteen auf diese Funktionen verzichten, ob das nun Schutz vor zu viel Sonne, vor Hitze, vor Kälte, vor dem Austrocknen oder vor dem Aufgefressenwerden sein soll.

Nein, sie müssen nicht darauf verzichten. Für jede Funktion, die wir den Dornen zuschreiben, gibt es alternative Strukturen, die ihre Aufgaben übernehmen können. Fangen wir mit dem Fraßschutz an. Dass Dornen tatsächlich potentiellen Konsumenten den Appetit verderben können, ist oft angezweifelt worden, konnte aber durch Beobachtungen am Standort belegt werden. Pekaris (Kragenschweine) und Taschenratten bevorzugen tatsächlich die weniger stark bedornen *Opuntien* und lassen die stark bewehrten links liegen. Zu recht, denn Dornen und Glochiden der *Opuntien* können empfindliche Wunden verursachen, die sich zudem leicht entzünden. Diese Erfahrungen hat auch mancher Kakteenfreund gemacht, der zu unvorsichtig mit seinen Pflanzen hantierte. Weißschwanz-Kaninchen (kleiner als europäische Kaninchen) haben deswegen eine besondere Strategie entwickelt, bei der sie vorsichtig um die dornenbewehrten Areolen herum nagen und diese meiden. Wir sehen schon: wenn Dornen als wirksamer Fraßschutz fungieren sollen, dann muss ein bestimmtes Größenverhältnis zwischen den Dornen und dem Kaktusfresser bestehen. Größeren Tieren, wie Mulis und Pekaris, verderben schon die mittelgroßen Dornen einer *Opuntia megacantha* (bis 3 cm lang) den Appetit, doch Kaninchen und Ratten können zwischen den dornenbewehrten Areolen nagen und für sehr kleine Tiere, wie Raupen oder Blattläuse, sind die Dornen überhaupt kein Hindernis. Der wilde Stachler *Opuntia polyacantha* (bis 12 cm lange Dornen) ist besser geschützt vor den Angriffen der Huftiere, Kaninchen und Nagetiere, kann aber wiederum zur Beute von Insekten werden.



Bild 248: *Pilosocereus pachycladus*: Schutz durch Wachsschicht

Dornenlosen Formen jedoch scheint jeglicher Schutz zu fehlen. Dem ist aber durchaus nicht so, denn die Natur hat meistens mehrere Lösungen für ein Problem parat. *Ariocarpus*, *Aztekium* und andere sind schwer zu erkennen, weil sie vom umgebenden Erdboden schlecht zu unterscheiden sind, eine Erscheinung, die wir als Mimese oder Tarntracht (nicht Mimikry!) bezeichnen¹⁶ und die noch verstärkt wird, wenn die Pflanze in der Trockenzeit durch Schrumpfung förmlich im Boden verschwindet. Eine andere Abwehrform ist die Ausbildung einer harten, schwer zu zerbeißen Außenhülle, wie wir sie bei *Astrophytum* (dornelos bis dornenarm) oder *Uebelmannia* (dornenarm) sehen können. Auch der Besitz von Bitterstoffen oder Giften wird als Abschreckung potentieller Fressfeinde gedeutet. *Lophophora williamsii* und *Echinopsis pachanoi* bilden Meskalin und andere psychoaktive Stoffe aus, die beim Menschen Sinnestäuschungen und Übelkeit auslösen können. Man nimmt an, dass diese Stoffe Tiere vom Fressen der Kakteen abhalten, was beim Menschen allerdings nicht funktioniert – im Gegenteil (siehe Abschnitt über Rauschkakteen, Seite 260).

Zum Schutz vor übermäßiger Sonnenstrahlung tragen manche Kakteen wächserne oder kreidige Überzüge, wie wir sie z.B. von *Copiapoa*, *Tephrocactus* und *Myrtillocactus* kennen. Diese Wachsschichten reflektieren das Sonnenlicht und sind gleichzeitig ein Verdunstungsschutz. Es ist sicher kein Zufall, wenn wir solche wächsernen Überzüge häufig bei Arten mit kurzen und wenigen Dornen finden. Schutz vor starker Sonneneinstrahlung ist gleichzeitig ein Schutz vor Überwärmung. Rippenbildung bei Cereen und cereoiden Formen bietet gleichzeitig beides, denn die Rippen beschatten immer einen Teil des Pflanzenkörpers und sie können übermäßige Wärme abstrahlen genau wie die Metallrippen bei altmodischen Motorrad- und Flugzeug-Motoren, machen allerdings weniger Lärm als diese. Opuntien können ihre flachen Sprosssegmente nach Nord-Süd-Richtung ausrichten, so dass sie von der heißen Mittagssonne nur an der schmalen Kante getroffen werden (ein Straßenrand-Unkraut in Mitteleuropa, der Kompasslattich, *Latuca serriola*, ein enger Verwandter vom Kopfsalat, kann das übrigens auch).

Eine bestimmte Standortauswahl kann ebenfalls Schutzfunktion haben. Von *Leuchtenbergia principis* wissen wir, dass sie in Natur fast immer im Schutz von *Agave lechuguilla* oder *Yucca* wächst. Diese ‚Ammen‘ gewähren Schutz vor der Sonne und vor austrocknenden Winden, konkurrieren aber gleichzeitig mit der *Leuchtenbergia* um Nährstoffe und Bodenwasser. Einen ähnlichen Standort hat das *Astrophytum caput-medusae*, an dem es verdeckt zwischen Gräsern und niedrigen Sträuchern wächst. Wenn *Leuchtenbergia* in der Kultur zu sonnig steht, dann zeigt es durch intensive Rotfärbung der Warzen an, wie sehr ihm der Schatten seiner ‚Amme‘ fehlt. Exemplare, die im Halbschatten gezogen werden, haben die schöne blaugrüne Farbe wie in Bild 189 auf Seite 175. Auch *A. caput-medusae* muss halbschattig kultiviert werden.

Und dann gibt es noch die Alternative gar keinen Schutz auszubilden. Warum? Alle Schutzstrukturen, seien es nun Dornen, Wachsbezug oder Haare kosten die Pflanze Baumaterial und Energie, die für ihre Herstellung nötig sind. Es ist also eine ökonomische Frage, ob die Pflanze Strukturen zum Schutz aufbaut oder das Risiko einer Verbrennung oder Überhitzung eingeht. Natürlich haben Pflanzen nicht Betriebswirtschaftslehre studiert, aber sie verhalten sich oft so, als würden sie ökonomische Überlegungen anstellen. Denn das Baumaterial und die Energie, die eingespart werden, können für andere Zwecke verwendet werden, z.B. für die Produktion von Blüten.

¹⁶ Von Mimese oder Tarntracht sprechen wir, wenn ein Organismus wegen seiner Gestalt nicht zu erkennen ist; er ‚verschwindet‘ förmlich vor dem Hintergrund (Gestaltauflösung). Mimikry dagegen ist das Nachahmen einer bestimmten Gestalt (z.B. Schwebfliege und Wespe; Gestaltnachahmung).

Blüten: Zum Anschauen? Für den Sex!

„Kommt aber die Zeit der Vermehrung, glühen hunderte von rosa und tiefroten Blüten zwischen apfelrunden, großen und stachligen Früchten, dann leuchtet überirdische Pracht dem Liebesfeuer dieser Riesen.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930, über ‚Lemairocereen‘ in Venezuela

Carl von Linné ordnete die Pflanzen in seinem System nach den Zahlen und Anordnungen von Staub- und Fruchtblättern an, wobei er manchmal weniger ‚blumige‘ sondern eher recht derbe und drastische Umschreibungen gebrauchte. Kreuzblütler, wie Kohl, Radieschen, Senf und Steinkraut, mit ihren typischerweise zwei Gruppen von unterschiedlich langen Staubblättern und den zwei verwachsenen Fruchtblättern, alle in einer Blüte vereint, waren für ihn „zwei kurze Männer und vier lange Männer mit zwei Frauen in einem Bett“. Demzufolge gäbe es bei den meisten Kakteenblüten: acht bis zwölf Frauen mit vielen bis unzähligen Männern in einem Bett. Ein Schelm, der schlechtes dabei denkt – sind doch die meisten Kakteen selbststeril, weswegen es sich bei den Männern und Frauen ihrer Blüten nicht um Ehegatten, sondern um Brüderchen und Schwesterchen handelt.



Bild 249: Drei Frauen im Bett mit fünf Männern: *Passiflora racemosa*

Auch wenn wir, anders als Linné, beim Betrachten unserer Kakteenblüten nicht unbedingt an Sex denken, so ist diese Verbindung nicht einmal verkehrt. Schließlich sind die Blüten nicht dafür da, um unser Auge zu ergötzen, sondern sie dienen einem handfesten Zweck: der geschlechtlichen Fortpflanzung. Sie als ‚Geschlechtsorgane‘ zu bezeichnen, ist dennoch nicht ganz korrekt, denn die Pflanze hat gar keine Geschlechtsorgane wie die Tiere. Es ist alles noch viel phantastischer, noch viel merkwürdiger. Im Fruchtknoten der Blüte sitzen etliche winzige Exemplare einer neuen Generation, welche die Eianlagen hervorbringen. Ihre männlichen Gegenstücke sind die Pollenschläuche, zu denen sich die Pollenkörner auswachsen. Eianlagen und Pollenschläuche bilden ihrerseits die weiblichen und männlichen Keimzellen, die sich bei der Befruchtung vereinigen und die Samenkörner hervorbringen. Die Botaniker sprechen deshalb auch von einem Generationswechsel. Die ‚eigentliche‘ Pflanze samt der Blüten ist die ungeschlechtliche Generation. Die nachfolgende geschlechtliche Generation wird in unzähligen winzigen Exemplaren, getrennt nach männlich und weiblich, in der Blüte erzeugt. Das Ergebnis ihrer Vereinigung, das Samenkorn enthält mit dem Keim (oder Embryo) bereits einen Vertreter der nächsten ungeschlechtlichen Generation, denn dieser ist bereits eine winzige komplette Pflanze, die sich nur noch entwickeln muss.

Vielfalt der Farben, Vielfalt der Formen

„Ich sage Euch, der Mutterstolz ist nichts gegen die Überhebung, die Prahlucht eines Kakteenzüchters, der einen blühenden Kaktus besitzt.“ Karel Čapek, Das Jahr des Gärtners, 1932

Wir wollen diese theoretischen Überlegungen aber erst einmal verlassen und uns zunächst einfach nur an den Blüten freuen. Es ist wirklich immer ein ‚freudiges Ereignis‘, wenn sich ein borstiger „Stachelkaks“ (eine Wortschöpfung von Ringelnatz) zur Blüte entschließt, denn Kakteenblüten gehören mit zu den schönsten im Pflanzenreich. Die Farbenpalette ist außerordentlich reichhaltig: sie geht von weiß über gelb bis rot mit allen möglichen Zwischentönen bis hin zu violett und blau, obgleich die letztgenannte Farbe recht selten ist. Kornblumenblaue Spitzen haben die Blütenblätter von *Disocactus amazonicus*, einen blauen Schimmer finden wir bei *Disocactus speciosus* und seinen Züchtungen. Rein blaue Blüten gibt es leider nicht, obwohl sie theoretisch möglich wären. Betalaine haben zwar nur eine Farbenpalette von gelb bis violett, aber durch die Reflektion von Blau-Anteilen des Lichtes kann der Eindruck ‚blau‘ entstehen. Am häufigsten finden wir bei den Kakteen jedoch gelbe und rote Blüten, was recht langweilig wäre, gäbe es nicht so viele reizvolle Zwischenstufen und Mischungen. Einen kleinen Eindruck davon vermitteln die Abbildungen der folgenden Tafel. Weiße Blüten entstehen nicht durch einen Farbstoff, sondern durch die Reflektion von (weißem) Licht an den mit Luft gefüllten Zellzwischenräumen der Blütenblätter; auf die gleiche Weise entsteht die weiße Farbe von Schnee. Sehr selten finden sich chlorophyllhaltige grüne Blüten (*Parodia graessneri*, Bild 280, Seite 210) und andere Töne; bei *Calymmanthium substerile* sind die äußeren Blütenblätter grünbräunlich getönt (siehe Bild 203 auf Seite 180).



Bild 250: *Rebutia pygmaea*



Bild 251: *Rebutia albopectinata*



Bild 252: *Disocactus martinianus*



Bild 253: *Echinopsis ancistrophora*



Bild 254: *Rebutia spegazziniana*



Bild 255: *Parodia ayopayana*



Bild 256: *Parodia concinna*



Bild 257: *Echinopsis cinnabarina*



Bild 258: *Cumulopuntia pentlandii*



Bild 259: *Mammillaria duoformis*

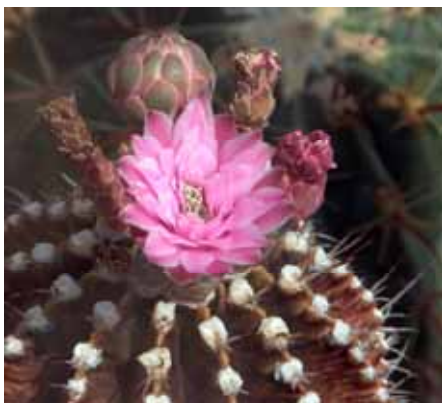


Bild 260: *Gymnocalycium mihanovichii*



Bild 261: *Echinopsis aurea*

Bild 262: *Astrophytum ornatum*Bild 263: *Parodia aureicentra*Bild 264: *Parodia penicillata*Bild 265: *Ferocactus glaucescens*Bild 266: *Rebutia lanata*Bild 267: *Parodia leninghausii*Bild 268: *Parodia microsperma*Bild 269: *Opuntia decumbens*



Bild 270: *Opuntia cardiosperma*



Bild 271: *Echinopsis thelegona*



Bild 272: *Parodia magnifica*



Bild 273: *Echinopsis haematantha*



Bild 274: *Mammillaria baumii*



Bild 275: *Coryphantha cornuta*



Bild 276: *Coryphantha radians*



Bild 277: *Ferocactus hamatacanthus*

Bild 278: *Echinocereus fendleri*Bild 279: *Echinopsis hertrichianus*Bild 280: Außergewöhnlich mit grünen Blüten: *Parodia graessneri*

Der Seidenglanz vieler Kakteenblüten entsteht, wie bei Blüten anderer Pflanzen auch, dadurch, dass die Oberfläche der Blütenblätter von mikroskopisch kleinen Erhebungen (Papillen) besetzt ist, die das einfallende Licht streuen. Fettig glänzende Blüten haben dagegen eine vollständig glatte Oberfläche.

Zu der Vielfalt der Farben gesellt sich die Vielfalt der Formen. Wir kennen trichterförmige, glockenförmige und radförmige Blüten, solche, die sich weit öffnen, Blüten mit langen, trompetenartigen Röhren, schiefsaumige Blüten, winzig kleine und riesengroße, solche, die sich nur nachts für wenige Stunden öffnen und andere, die tagelang ausdauern. Weil diese Eigenschaften in engem Zusammenhang mit den Blütenbesuchern und der Befruchtung stehen, werden sie im nächsten Abschnitt (Bestäuber, Befruchter und Nektardiebe, ab Seite 211) ausführlicher behandelt.

Um der überwältigenden Vielfalt ansatzweise gerecht zu werden, sollen hier stellvertretend ein paar Daten genannt werden. Die kleinsten Blüten, mit weniger als einem Zentimeter Durchmesser, haben *Blossfeldia*, *Rhipsalis*, *Lepismium*, *Hattoria*, *Melocactus* und die meisten *Mammillarien*, bei denen aber die Kleinheit der Blüten durch ihre Anzahl mehr als wettgemacht wird; meist in Kränzen stehend, erscheinen bei vielen Arten fast den ganzen Sommer über immer wieder neue. Die größten Kakteenblüten finden wir bei den nachtblühenden Formen von *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Echinopsis* und *Hattoria*. Die Blüten von *Hylocereus* können bis zu 40 Zentimeter lang werden und bis zu 30 Zentimeter Durchmesser haben. Anders als bei diesen sich weit öffnenden Blüten kann allein die enge, kaum bleistiftdicke Blütenröhre von *Epiphyllum* bis zu 30 Zentimeter lang sein. Die Öffnung dieser ebenfalls nächtlichen Blüte beträgt dagegen nur wenige Zentimeter.

Auch bei der Haltbarkeit der Blüten gibt es enorme Unterschiede. Die Blüten der berühmten „Königin der Nacht“ (*Selenicereus grandiflorus*) sind um Mitternacht vollständig entfaltet; ab ca. 3 Uhr morgens beginnt ihr Niedergang. Gegen 6 Uhr morgens sind sie vollständig verwelkt; ihre Öffnungszeit beträgt also nur drei Stunden. Auch Blüten von *Melocactus*-Arten leben nicht lange; sie öffnen sich nachmittags und schließen sich abends, für immer.



Bild 281: Blüten von *Selenicereus*: am frühen Morgen schon verwelkt

Das Gegenstück der Kurzlebigen sind Echinocereen, deren Blüten bis zu eine Woche lang halten. Auch die Blüten von tagblühenden *Echinopsis* (*Lobivia*) und von *Eriosyce* können drei oder vier Tage lang ausdauern. In aller Regel aber lebt eine Kakteenblüte nur etwa 8 bis 11 Stunden lang. Und natürlich blüht der Kaktus mit den schönsten Blüten gerade dann, wenn sein Besitzer auf Dienstreise ist! Viele Kakteenfreunde bevorzugen deswegen Arten, die weniger durch ihre Blüten, sondern durch interessante Formen und eine reizvolle Bedornung interessant ist, denn an ihnen kann man sich auch ohne Blüte erfreuen. Die Areolen von hübsch bedorneten Kakteen sind oft wie kleine Sonnen oder Sterne, die auch in der blütenlosen Zeit hell erstrahlen.

Bestäuber, Befruchter und Nektardiebe

„Ich übertrug kurz entschlossen mit einem Marderhaarpinsel den Blütenstaub der weißen Blüte auf den Griffel der roten und machte, nachdem ich den Pinsel gereinigt und getrocknet, das umgekehrte Experiment.“ Harry Maaß, Die Schönheit unserer Kakteen, 1929

Für Kakteenfreunde aus Ländern mit gemäßigttem oder kaltem Klima ist es ganz verwunderlich zu erfahren, dass außer den Insekten auch Vögel und Fledermäuse eine wichtige Rolle bei der Bestäubung von Kakteenblüten spielen sollen. Und doch ist es so. Weil Blütenpflanzen und ihre Besucher sich gemeinsam entwickelt haben – Stichwort ‚Co-Evolution‘ – sind sie im wahrsten Sinn des Wortes aneinander ‚angepasst‘ und wir können von der Form und anderen Eigenschaften einer Kakteenblüte oft auf ihren Bestäuber schließen. An der Gestalt und am Duft lässt sich ablesen, ob es sich um eine Fledermausblüte, eine Kolibriblüte, Nachtfalterblüte oder eine Bienenblüte handelt.

Bienen und Hummeln

„Wer alle Knospen zur Blüte bringt, verdient eine Prämie.“ Günter Kilian, 1967

Bienenblüten öffnen sich tagsüber mit weiter Öffnung, sind häufig gelb gefärbt und *manchmal* mit süßem Duft ausgestattet. Duft ist hier nicht so wichtig, weil die Biene stärker auf Farben und Formen denn auf Düfte reagiert. Sie sieht Farben etwas anders als wir; dunkles Rot ist für sie wie grau für uns, dafür kann sie ultraviolett sehen, was wir nicht können. Dunkelrot ist also eine ganz schlechte Farbe für Bienenblüten. Wenn kräftig rote Blüten dennoch von Bienen besucht werden, dann sprechen die Bienen auf andere Signale an, zum Beispiel auf ‚Saftmale‘ der Blütenblätter, die UV-Licht

reflektieren, auf einen andersfarbigen Blütenschlund oder eine besonders geformte oder gefärbte Narbe. Bienenblüten haben auch großen *Myrtillocactus*-Arten (siehe Bild 85, S. 64). *Myrtillocactus schenckii* wird von Wildbienen (*Plebeia*, *Tabanus*, *Xylocopa*) und von der Honigbiene (*Apis mellifera*) bestäubt. Typischerweise landet die anfliegende Biene auf der Narbe des Griffels. Von dort aus klettert sie am Griffel runter, um an den Nektar zu gelangen, und auf dem Weg dorthin kommt sie mit den Staubblättern in Berührung, deren Pollen sich in ihrem ‚Pelz‘ festsetzen. Interessant sind hier die berührungsempfindlichen Staubblätter mancher Opuntien, die sich bei Berührung zur Biene hin krümmen und damit den Kontakt von Biene und Pollen quasi erzwingen. Bei vielen anderen Kakteenblüten stehen die Staubblätter so dicht, dass sich die Biene auf ihrer Wanderung regelrecht durch einen Wald von Pollenträgern hindurchkämpfen muss. Beladung der Biene mit Pollen ist dadurch garantiert.



Bild 282: Bienenblüte, rot, aber mit andersfarbiger Narbe (grün) und Saftmalen am Blütenblattgrund: *Echinocereus viereckii*



Bild 283: Wie Bild 282, Saftmale mit FarbfILTER deutlicher hervorgehoben. Wird von der Biene als ultraviolett gesehen

Bei Arten, die keinen Nektar bilden und bei denen die Belohnung für die Biene nur der Pollen ist, finden wir oft zwei verschiedene Typen von Staubblättern. Die mit besonders eiweißreichem Pollen, also jener Sorte, hinter der die Biene her ist, stehen weiter unten am Blütengrund, und die eiweißärmeren, die ‚Befruchtungspollen‘ weiter oben. Dadurch ist die Biene gezwungen, tief in die Blüte einzudringen und wird dabei von den oberen Staubblättern mit Pollen beladen, mit dem sie bei der nächsten Landung auf einer anderen Blüte (auf der Narbe!) diese bestäubt.

Wir sehen schon an diesem Beispiel, dass eine Reihe von Faktoren zusammenkommen müssen, damit die Zusammenarbeit von Blüte und Blütenbesucher erfolgreich ist. Die Blüte muss für den Bestäuber attraktiv sein, sie muss also auf sich aufmerksam machen. Als ‚Werbemittel‘ kommen Farben, Düfte und auffällige Formen in Betracht. Zweitens muss sie dem Besucher eine ‚Belohnung‘ bieten. Bei den Kakteenblüten ist das der Nektar, ein süßer Zuckersaft, oder eiweißreicher (manchmal auch fettreicher) Pollen, oder beides zusammen, Nektar *und* Pollen. Zum dritten muss ein erfolgreicher Bestäuber mehrere Blüten der gleichen Art nacheinander besuchen, mit nicht zu großen Zeitabständen und mit nicht zu vielen ‚Fremdbesuchen‘ zwischendurch. Warum? Wenn die Biene erst nach längerer Zeit erneut Blüten der gleichen Kakteenart besucht, dann hat sie möglicherweise unterwegs den wertvollen Pollen verloren oder im Bau abgeliefert. Geht sie zwischendurch zu häufig ‚fremd‘, dann bringt sie zu viel artfremden Pollen auf die Narbe, was eine erfolgreiche Befruchtung erschwert, weil der Fremdpollen dem arteigenen Pollen den Platz streitig macht. Gut ist also eine gewisse Bindung zwischen Kaktus und Bestäuberart. Außerdem müssen, wie schon angedeutet, Bestäuber und Blüte förmlich zueinander passen, auch körperlich!, damit eine Beladung mit Pollen erfolgen kann. Das heißt: kleine Blüten werden von kleinen Bienen besucht, größere Blüten von großen Bienen (um bei dem Bienen-Beispiel zu bleiben). Tatsächlich wird *Opuntia pumila* (die ‚Zwergin‘), deren Blüten nur 1,5 Zentimeter groß sind, von kleinen Bienen mit einer Körperlänge von 0,2 bis 0,7 Zentimetern besucht, während die normal großen Blüten der meisten Opuntien (mit Durchmessern von 5 bis 10 Zentimetern) von großen Bienen mit einer Körperlänge von 1,0 bis 2,0 Zentimetern besucht werden.

Fledermausblüten

„Es gibt bei Kakteen nicht nur ‚duftende‘ Blüten, sondern auch Arten, die schlichtweg stinken: z.B. die übelriechenden Blumen des *Thrixanthocereus blossfeldiorum*.“ Wilhelm Barthlott, Kakteen, 1977, über die nach Aas riechenden Blüten der *Epostoa blossfeldiorum*

Die Fledermäuse, die Kakteenblüten besuchen, sind natürlich keine näheren Verwandte unserer mitteleuropäischen, insektenjagenden Arten; es handelt sich vielmehr um langnasige Vertreter der Familie Phyllostomidae, wie beispielsweise *Leptonycteris curasoae*, die sich auf den Verzehr von Früchten, Pollen und Nektar spezialisiert haben. Als Fruchtfresser spielen sie gleichzeitig eine Rolle bei der Verbreitung von Kakteensamen. Fledermausblüten öffnen sich nachts, sind meistens eher breit als lang und von einer recht robusten Bauart, denn sie müssen ordentlich was aushalten können, weil manche Fledermäuse sich an ihr festhalten. Die Farben sind solche, die auch nachts gut zu sehen sind, weil sie in der Dunkelheit leuchten, wie weiß oder blass fleischfarben. Und eine Fledermausblüte stinkt gewaltig (für unsere Nasen jedenfalls – die Fledermäuse dürften anderer Ansicht sein); sie riecht nach Gärung, Käse, Essig oder sogar nach Aas. Etliche der großen Cereen sind fledermausblütig: *Carnegiea*, *Cereus*, *Pachycereus*, *Neobuxbaumia*, *Epostoa*, *Stenocereus*, *Pilosocereus* und *Subpilocereus* wären hier zu nennen. Die Bestäubung geht so vor sich, dass die Fledermaus mit ihrem Kopf tief in die Blüte eintaucht (deswegen: weite Öffnung!), dann verzehrt sie Pollen und leckt mit der Zunge den Nektar auf. Dabei wird ihr Kopf regelrecht mit Blütenstaub eingepudert, den sie beim Besuch der nächsten Blüte auf der Narbe absetzen kann.

Bild 284: Fledermaus an Blüte von *Carnegiea gigantea* (Aufnahme: USFS ©)



Bild 285: Typische Fledermausblüte: *Coleocephalocereus*

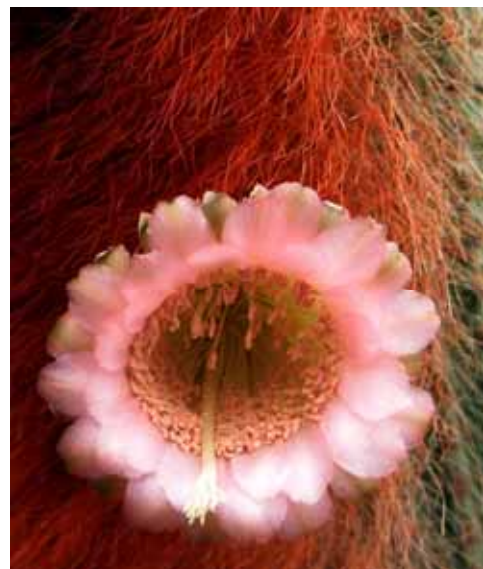


Bild 286: *Epostoa guentheri* (Aufnahme: Jürgen Gad ©)

Nachtfalter und Schwärmer

„Welch berausender Duft beglückte mich, als ich in den Steppen und Laubwäldern am Fuße der Anden plötzlich vor einem Feld blütentragender *Echinopsen* stand.“ Unbekannter Kakteenforscher um 1900 (zitiert nach Walter Kupper)



Bild 287: Nachtfalter an *Harrisia*

Blüten, die von Nachtfaltern besucht werden, öffnen sich ebenfalls nachts, sind meistens weiß und duften oft sehr angenehm (nicht nur für die Nachtfalter, sondern auch für uns). Typische Vertreter sind *Echinopsis*, *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Harrisia*, *Discocactus* und *Epiphyllum*. Nachtfalterblüten haben häufig sehr lange Blütenröhren, deren Länge genau der Rüssellänge der Falter entspricht. Die meisten Blüten dieses Typs öffnen sich nur für eine Nacht und sind am frühen Morgen des folgenden Tages bereits verwelkt (Bild 290). Manche *Echinopsis*-blüten duften nach Veilchen, nach Rosen oder Jasmin. *Harrisia* riecht wie eine Orange. Die berühmte ‚Königin der Nacht‘, *Selenicereus grandiflorus*, hat ihren englischen Namen ‚Vanille Cactus‘ bekommen, weil sie nach Vanille duftet. Als nach Sauerrahm riechend wurde der Duft ihrer ‚Schwester‘ *S. chrysocardium* beschrieben.



Bild 289: *Epiphyllum oxypetalum*, Knospe



Bild 288: *Epiphyllum oxypetalum*, halb geöffnet



Bild 290: *Epiphyllum caudatum*, nach der Blüte

Bild 291: *Harrisia bonplandii*Bild 292: *Selenicereus wercklei*Bild 293: *Hylocereus undatus*

Die besonders engen und langröhrigen Blüten von *Epiphyllum* werden von Schwärmen besucht, die wie Kolibris vor der Blüte stehen und mit ihrem langen Rüssel in die Röhre eintauchen, um an deren Grund Nektar zu saugen. Anders die weitgeöffneten Blüten von *Hylocereus*, *Harrisia* und *Selenicereus*; hier landet der Nachtfalter die oft mächtig ausgebildete Narbe an (z.B. Bild 293) und begibt sich in das Innere der Blüte.

Vogelblüten

„Zwei Arten von *Cactornis* können oft beobachtet werden, wie sie auf den Blüten der großen Kaktusbäume herumklettern, aber alle anderen Arten dieser Finken leben auf dem trockenen, unfruchtbaren Boden der unteren Bezirke.“
Charles Darwin, *The Voyage of the Beagle*, 1845



Bild 294:
Kolibri an *Opuntia dejecta* (siehe auch Bild 89 auf Seite 65),
Aufnahme:
John Doe ©

Die Vögel, die Kakteenblüten besuchen, sind fast immer Kolibris, es gibt auf den Galapagos-Inseln aber auch Opuntien, die von bestimmten Finkenarten (*Geospiza*) bestäubt werden. Opuntienblüten, die von Vögeln besucht werden, sehen nicht viel anders aus als die anderer Opuntien, mit der Ausnahme, dass sie immer rot sind. Im Gegensatz zur Biene können Vögel, deren Auge genauso aufgebaut ist wie unseres, rot sehr wohl erkennen und wie bei uns ist es für sie eine Signalfarbe, also attraktiv für den Betrachter. Kolibriblüten sind entweder vollständig rot oder sie haben das Rot kombiniert mit Gelb oder Grün (Bild 295), wobei recht schrille Zusammenstellungen entstehen können (sogenannte ‚Papageienfarben‘).



Bild 295: Kolibriblüte Typ II:
Cleistocactus smaragdiflorus



Bild 296: Kolibriblüte Typ II:
Cleistocactus strausii



Bild 297: Kolibriblüte Typ III: *Schlumbergera truncata*

Von der Gestalt her können wir bei den Kolibriblüten drei Typen unterscheiden; sich weit öffnende Blüten, wie bei *Echinocereus* und vielen *Opuntien* (Typ I). Auch die kleinen, aber ebenfalls glockigen Blüten von *Oroya* und *Matucana* gehören hierher. Zweitens eine Röhrenform mit winziger Öffnung, wie wir sie bei *Cleistocactus* finden (er heißt ja auch deswegen ‚Schließkaktus‘; Bild 295 und Bild 296) auch bei *Oreocereus* (Typ II), sowie eine weit geöffnete, asymmetrische Form wie bei *Schlumbergera* (Bild 297) und *Cochemia* (Typ III). Nur die beiden letztgenannten Typen sind echte Kolibriblüten, denn Typ I wird außer durch Kolibris noch von anderen Bestäubern besucht. Bei der engen Form steckt der Kolibri seinen Schnabel, der genau der Länge der Blütenröhre entsprechen kann, in die Blüte, und leckt den Nektar auf; mit Pollen bestäubt werden dabei nur die Federn am Schnabelansatz. Beim Typ III, mit breiterer Öffnung, taucht der Kopf des Vogels tiefer in die Blüte ein und der Pollen landet auf der Stirn oder dem Schädeldach. Bei der bekannten *Schlumbergera* (Weihnachtskaktus) ist das perfekt entwickelt: Narbe und Staubblätter ragen weit aus der Blüte heraus; wenn der Kolibri in die Blüte eindringt, dann berührt sein Kopf zuerst die Narbe, dann die Pollenträger (vergl. Bild 106, Seite 71).

In den Tropen und Subtropen Amerikas ist ein Blütenbesuch durch Kolibris außerordentlich weit verbreitet, etwa so wie bei uns durch Tagfalter. Unter den Kakteen sind es oft Hochgebirgsformen wie *Oroya*, *Matucana* und *Oreocereus*, die von Kolibris bestäubt werden; das ist sehr praktisch, weil es in der kalten Höhenluft kaum Insekten gibt. Kolibris sind wie wir gleichwarme Tiere, sie können ihre Körpertemperatur konstant halten. Dafür und für den aufwendigen Schwirrflug benötigen sie aber auch große Mengen Energie, die sie zum Teil aus Blütennektar beziehen. Im übrigen lassen sich fledermausblütige Kakteen an ihrem Nektar von kolibriblütigen unterscheiden, denn Kolibris bevorzugen einen verdünnten Nektar, der dafür in größeren Mengen gebildet wird. Man nimmt an, dass Kolibris, anders als die Fledermäuse, auch einen Teil ihres Wasserbedarfs mit dem Nektar decken. Als *Pachycereus marginata* von der Fledermausblütigkeit zur Kolibriblütigkeit übergang, hat er die Menge des Nektars erhöht und die Zuckerkonzentration gesenkt.

Blüte und Besucher sind oft im wahrsten Sinn des Wortes aneinander angepasst. Melokakteen öffnen ihre Blüten in den Nachmittagsstunden, in die auch die hauptsächliche Aktivitätszeit der Kolibris fällt. Die Blütenröhre der Hochgebirgsarten von *Oroya* entspricht genau der Schnabellänge des kurzschnabeligen Kolibris *Selaphora* (10 Millimeter). Die baumförmige *Opuntia quimilo* aus Nordargentinien bringt zweierlei Blüten hervor, eine, die rein weiblich ist, also nur einen Fruchtknoten mit Griffel und Narbe, jedoch keine Staubblätter trägt, und eine andere, zwittrige, die beide Geschlechter enthält. Kolibris besuchen beide Blütensorten, bevorzugen aber die weiblichen, weil diese größere Mengen dünnen Nektars enthalten, während Bienen die zwittrigen Blüten bevorzugen.

An diesem Beispiel sehen wir: eine ganz ausschließliche Bindung zwischen Kaktus und Blütenbesucher gibt es eher nicht (Ausnahme: die enge Symbiose zwischen *Pachycereus schottii* und einem Nachtfalter – siehe Kasten: Der große Kaktus und die kleine Motte, Seite 233); die Regel heißt: spezialisiert ja, Exklusivität nein. Viele Arten haben einen bevorzugten Bestäuber, wie auch umgekehrt manche Arten der Bestäuber eine bestimmte Pflanze bevorzugen. Die mexikanische Biene *Diadasia (Ashmeadiella) opuntiae* heißt nicht zufällig so, sondern deswegen, weil sie sich auf Kakteenblüten spezialisiert hat. Daneben gibt es noch weitere Kakteenspezialisten unter den Bienen

und Hummeln. Die Honigbiene, die natürlich auch in den Kakteengebieten gehalten wird, spielt dagegen eine ganz unbedeutende Rolle als Blütenbesucherin der Dornigen.

Etliche Arten haben mehr als einen Besucher, wobei aber nicht alle Besucher gleichzeitig auch Bestäuber sein müssen, denn unter ihnen gibt es Nektardiebe und Pollenräuber, zu denen wir gleich kommen werden. *Echinocereus* wurde oben als (wenn auch atypische) Bienenblüte vorgestellt und das ist sie auch. Tagsüber kommen Bienen, nachmittags Kolibris und abends vielleicht noch Nachfalter. Diese Blüten sind wenig spezialisiert. Manche Echinopsisblüte wird nachts von Faltern frequentiert und am nächsten Morgen, wenn die Blüte noch geöffnet ist, stellen sich Bienen ein. *Polaskia chichipe* wird von Kolibris, Bienen und Nachfalter besucht, wobei die erstgenannten die wichtigsten sind. Hylocereen, die man im mittleren Mexiko zur Fruchtgewinnung anbaut, werden (also wenigstens in der Kultur) von Fledermäusen bestäubt, obwohl sie vom Typus her eigentlich Nachfalterblüten sind. Bei *Pachycereus pecten-aboriginum* – dem ‚Kamm der Eingeborenen‘ – gibt es Unterschiede innerhalb des Verbreitungsgebietes; dort, wo die Fledermäuse sesshaft und orttreu sind, hat er einen Exklusivvertrag mit diesen, in anderen Gegenden, wo Fledermäuse sozusagen ‚Zugvögel‘ sind, helfen neben den Fledermäusen noch Bienen und Hummeln aus. Und wenn der natürliche Bestäuber fehlt, dann muss der Mensch mit seinem Pinsel ran. Das ist nicht nur in unseren Sammlungen so, sondern auch in Israel, wo in der Negev-Wüste Hylocereen und Selenicereen zur Obstgewinnung (Pitahaya, siehe Bild 390, Seite 279) angebaut werden. Für jede einzelne Frucht muss die Blüte per Hand bestäubt werden, was die Preise nach oben treibt. Doch dabei kamen die israelischen Kakteenbauern auf einen Trick: wird *Hylocereus* mit Fremdpollen bestäubt (*Selenicereus*), dann ist die Fruchtreife um 2-3 Wochen verzögert, wodurch Ernte und Präsenz auf den Märkten verlängert werden.

Die ‚Promisken‘ oder der gemischte Besucherkreis

„Groß war die Freude der Brüder de Herdt, als sie die Blüten dieser entzückenden Neuheit sahen.“ Günter Kilian, 1969, über *Mammillaria deherdtiana*

Der Botaniker Otto Porsch, der sich als erster mit dem Bestäubungsleben der Kakteenblüten befasste, sprach von einem ‚gemischten Besucherkreis‘, woraus die englischsprachigen Kaktologen ‚promiske‘ Blüten machten – Blüten mit häufig wechselnden Sexualpartnern wären das dann. Porsch meinte damit jedoch Arten mit kleinen oder mittelgroßen Blüten mit fehlender oder kurzer Blütenröhre, wie die von *Mammillaria*, *Turbinicarpus*, *Aztekium* und *Rhipsalis*. Er nahm an, diese Blüten würden von einer Reihe verschiedener Tiere besucht, wie zum Beispiel Fliegen, kurzrüsseligen Bienen, Käfern und Grabwespen. Deswegen sprach er von einem ‚gemischten Besucherkreis‘.



Bild 298: Fast schon eine Tagfalterblüte mit langer Röhre und schmaler Öffnung: *Disocactus amazonicus* (links); fast schon windblütig mit frei exponierter Narbe und Staubblättern: *Rhipsalis (Pseudorhipsalis) pilocarpa* (rechts); Zeichnungen vom Autor nach Aufnahmen von W. Barthlott

Promiskuität ist aber nicht nur beim Menschen riskant, sondern auch bei Kakteen. Wie wir schon gesehen haben, sind die Chancen der Befruchtung gering, entweder weil zuviel Fremdpollen auf der Narbe landet oder zuwenig arteigener Pollen. Wenn wir den prinzipiellen Aufbau der ‚gemischtblütigen‘ (z.B. Bild 259, Seite 207) mit dem der Blüten von Dickblattgewächsen (Crassulaceae) und Steinbrechgewächsen (Saxifragaceae) vergleichen, dann finden wir eine

grundlegende Übereinstimmung, weswegen wir vermuten können, dass auch die Blüten der ‚Gemischtblütigen‘ wie die der Dickblätter und Steinbreche von Bienen und Hummeln bestäubt werden.

Tagfalter, die wir von unseren mitteleuropäischen Wiesen als eifrige Blütenbesucher kennen, scheinen bei den Kakteen nach unserem heutigen Wissensstand überhaupt keine Rolle zu spielen. Bei den Opuntien hat man – auf die gesamte Gattung bezogen – insgesamt an *Besuchern* gezählt: 103 Arten Bienen und Hummeln, 18 Arten Käfer, 10 Arten Vögel und 2 Arten Schmetterlinge. Von diesen waren als *Befruchter* aktiv: 28 Arten Bienen und Hummeln, sowie 4 Arten Vögel (das sind die bereits erwähnten 3 Finkenarten von Galapagos und der Kolibri von *Opuntia quimilo*) und null Tagfalter. Tagfalter waren also die seltensten Gäste und als Befruchter spielten sie überhaupt keine Rolle. Typische Tagfalterblüten sind tagsüber geöffnet, duften angenehm und haben kurze, enge Röhren. Rein theoretisch könnte es sich bei den Blüten von *Disocactus amazonicus* (Bild 298) und *D. wittii* um Tagfalterblüten handeln.

Windblütigkeit kommt ebenfalls nicht vor, obwohl die Blüten von einigen *Rhipsalis* in diese Richtung zu deuten scheinen. Ein wenig entwickelter oder zurückgebildeter Schauapparat, eine feinästige Narbe und offenliegende Staubblätter sind charakteristische Merkmale von Windblüten. Wir finden das andeutungsweise bei *Rhipsalis pilocarpa* (Bild 298) ausgebildet.

Besucher, die nicht für Bestäubung sorgen, können wir als Pollen- oder Nektardiebe ansprechen, denn sie profitieren von den Angeboten der Pflanze, ohne eine entsprechende Gegenleistung zu erbringen. Käfer und Ameisen (Bild 299) treten oft als Nektardiebe auf; beide sind als Bestäuber schon deswegen ungeeignet, weil an ihrem glatten Außenpanzer nur wenige Pollenkörner haften bleiben. Oft kommen sie erst gar nicht mit den Staubblättern und der Narbe in Berührung, weil sie zwischen den Blütenblättern in die Blüte eindringen und sich auf demselben Weg davonmachen, heimlich, wie echte Diebe eben. Käfer zerbeißen manchmal auch den Fruchtknoten und machen sich über die Eianlagen her. Auch den *Geospiza*-Finken der Galapagos-Opuntien sagt man nach, sie würden bei ihren Blütenbesuchen Schaden anrichten, denn sie neigen dazu, die Spitze der Griffel abzuwickeln. Bei einem abgewickelten Griffel ist die Bestäubung zwar nicht unmöglich, aber doch unwahrscheinlich, denn es fehlt ihm die große und klebrige Oberfläche der Narbe, die den Pollen regelrecht festhält.



Bild 299: Ameise als Nektardieb auf *Rhipsalis elliptica*

Von der Blüte zur Frucht

„Opuntien bilden nach der Blüte Früchte. In diesen Früchten befinden sich die Samen.“ Auf einer privaten Homepage im Internet gefunden

Wir müssen jetzt zwischen *Bestäubung* und *Befruchtung* unterscheiden, denn das sind zwei sehr verschiedene Dinge. Bestäubung bedeutet nichts anderes als dass Blütenstaub oder Pollen auf der Narbe landet; zur Befruchtung gehört mehr: dazu muss ein Zellkern des Pollens mit dem Kern der Eizelle verschmelzen – doch diese ist weit weg, am anderen Ende der Blüte, im Fruchtknoten. Aus diesem Grund wächst nach der Keimung des Pollens auf der Narbe ein röhrenförmiges Gebilde, der Pollenschlauch, durch den Griffel hindurch, der bei ursprünglichen Kakteen (wie *Pereskia*) noch hohl ist, bei anderen Arten von lockerem Gewebe ausgefüllt wird.

Bei Kakteen mit sehr langem Griffel wie *Selenicereus* oder *Hylocereus* und einigen Cereen kann es einige Tage dauern, bis der Pollenschlauch an seinem Ziel angekommen ist. Man sieht deshalb manchmal nach dem Abwurf der Blütenröhre noch den Griffel stehen (Bild 300; hier bei einem *Cereus hildmannianus*), der erst nach der abgeschlossenen Befruchtung abfällt.



Bild 300: Erhaltener Griffel bei *Cereus hildmannianus*

Die Zeichnung in Bild 301 gibt die Verhältnisse unmittelbar vor der Befruchtung schematisch wieder. Uns reicht es zu wissen, dass einer der beiden Zellkerne des Pollenschlauchs mit der Eizelle verschmilzt, um mit ihr das Samenkorn zu entwickeln. Der zweite verbindet sich mit den beiden Polkörpern und aus dieser Vereinigung entsteht bei vielen anderen Pflanzen ein Nährgewebe namens Endosperm, das bei Kakteen aber keine Rolle spielt. Bei ihnen heißt das Nährgewebe des Samens Perisperm und es entsteht aus dem Nucellus (siehe Bild 301). Der Samenstrang („Funiculus“) ist wichtig bei der Fruchtbildung, denn aus ihm, oder besser gesagt: aus seinen zahlreichen Ausstülpungen, die mit Zuckersaft prall gefüllt sind, bildet sich das Fruchtfleisch der saftigen Früchte wie bei den beliebten Feigenkakteen oder bei den Pitahayas (Bild 393, Seite 279). Wenn wir genau hinschauen, dann erkennen wir im Fruchtfleisch die Samenstränge als feine weiße Linien.

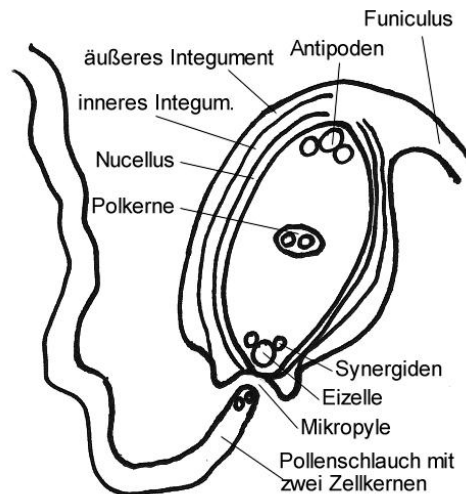


Bild 301: Samenanlage und Pollenschlauch

Die Fruchtformen sind so vielfältig wie die Blüten. Es gibt außer den gerade erwähnten saftigen Früchte auch solche, die eintrocknen, es gibt hohle Früchte, die vom Wind davongetragen werden, es gibt welche, die starke Dornen tragen, andere sind kahl, wieder andere sind zunächst bedornt und die Dornen fallen bei Reife ab.

Bild 302: Bei *Pilosocereus leucocephalus* leuchtet das blutrote Fruchtfleisch aus dem weißen ‚Pelz‘ des Cephaliums hervor

Das Ziel der Frucht ist natürlich die Verbreitung der Samen, wobei wieder Tiere mithelfen und zwar nicht selten genau dieselben, die wir als Blütenbesucher kennengelernt hatten. Saftige Früchte mit rotem Fruchtfleisch oder roter Hülle sind Vogelfrüchte, Früchte mit weißem Fruchtfleisch werden häufig von Fledermäusen verzehrt. Es versteht sich von selbst, dass die Samen mitverzehrt und wieder ausgeschieden werden. Bei manchen der hartschaligen *Opuntia*-Arten ist eine Darmassage sogar notwendig, um die Keimung auszulösen! Bei den eintrocknenden Früchten sind es oft Ameisen, welche die Samen verschleppen. Von Interesse für die Ameisen ist nicht das Samenkorn selbst, sondern die Fruchtfleischreste oder ein ölhaltiges Anhangsgebilde. Wenn sie dieses abgebissen haben, lassen sie das Samenkorn fallen.



Bild 303: Trockenfrucht (neben Blütenknospe;
Frailea castanea)



Bild 304: Hohlfrucht mit Blütenrest
(*Eriosyce odieri*)



Bild 305: Fleischige Frucht, bei Reife aufreißend
(*Echinopsis thelegonoides*)

Eine ganz merkwürdige Frucht hat die *Rhipsalis juengeri* Barthlott & N.P. Taylor 1995; die reifen Früchte sitzen am Ende der meterlang herabhängenden Rhipsalisschnüre, sie sind grünlich mit braunen Flecken und sie duften nach schwarzen Johannisbeeren. Duftende Früchte: das ist bisher absolut einzigartig im Reich der Kakteen! Der Autor dieser Art, Prof. Barthlott in Bonn, vermutet, dass von dem Duft Fledermäuse angelockt werden, die diese Beeren verzehren.



Bild 306: Frucht von *Rhipsalis juengeri*
(Aufnahme: Boris O. Schlumpberger ©)

Die Kakteenfrucht ist übrigens keine Beere, wie man so oft fälschlicherweise liest, und noch nicht einmal eine ‚richtige‘ Frucht, sondern, um mit Buxbaum zu sprechen, eine ‚Scheinfrucht‘. Es handelt sich um eine Beere, also eine in allen ihren Teilen nicht verholzende Frucht, die außen noch zusätzlich von Achsengewebe umgeben ist. Schon der Fruchtknoten ist ja in Achsengewebe eingebettet. Also: Frucht plus Achsengewebe = ‚Scheinfrucht‘.

Bei der Reifung sind bei den fleischigen Früchten häufig zwei deutlich getrennte Phasen zu beobachten; in der ersten Phase, die länger dauert als die zweite, nimmt die Frucht nur wenig an Größe zu. Die zweite Phase ist viel kürzer und zeichnet sich durch ein stürmisches Wachstum aus. Was steckt dahinter? In der ersten Phase wachsen die Samen, die nur wenig Platz einnehmen, und in der zweiten das Fruchtfleisch. Es ist Züchtern gelungen, eine *Opuntia* hervorzubringen, die samenlose Kakteenfeigen trägt; diese reifen viel rascher, weil ja die erste Phase mit der Samenbildung wegfällt, aber sie bleiben auch etwas kleiner als die kernhaltigen.

Blütenbiologie von *Astrophytum asterias*

A.W. Blair and P.S. Williamson: Pollen dispersal in star cactus (*Astrophytum asterias*). Journal of Arid Environments 74 (2010) 525-527. Copyright Elsevier Verlag

Diese Untersuchungen wurden in Starr County, Texas, gemacht, auf einem Privatgelände von 1,9 ha Größe, wo etwa 1.146 Pflanzen wachsen. Die mittlere Dichte betrug 445 Exemplare pro Hektar. Blütezeit beginnt Mitte März mit einer „Episode“, d.h. mehrere Pflanzen öffnen gleichzeitig ihre Blüten. Von diesen Episoden gab es noch fünf weitere: Von Ende März bis Anfang Mai. In einer Blühepisode blühen nur etwa 5–10% der Pflanzen. Die reifen Früchte zerfallen noch an der Pflanze; Samen werden an oder in der Nähe der Pflanze deponiert.



Ein Exemplar in Starr County (Aufnahme: Dana M. Price, Texas Parks and Wildlife Department © <http://www.cactusconservation.org/>)

Die selbst-sterilen Blüten sind 1–2 Tage, selten einmal 3 Tage lang offen. Sie werden von Wildbienen bestäubt; der häufigste Besucher, *Macrotera lobata*, ist ein relativ ineffizienter Bestäuber; wichtiger ist *Diadasia rinconis*, die seltener vorkommt.

Zur Methode: Auf den Staubblättern wurde ein fluoreszierender Farbstoff aufgebracht und zwar für jede Spenderpflanze eine andere Farbe. Besuchende Bienen beladen sich mit Pollen und Farbstoff und tragen beides mit sich fort. Ein bis zwei Tage später wurden die Staubblätter aller anderen Pflanzen geerntet und untersucht, ob auf ihnen Farbstoff war.

Ergebnis: 13 Spenderpflanzen „befruchteten“ 69 Empfänger der gleichen Art. Also bediente jede Spenderin ca. 5 Empfängerinnen. Im Mittel wurde der Farbstoff (und damit auch der Pollen) nur 17 m weit transportiert, die größte Entfernung war 142 m; 80% der Entfernungen waren kleiner oder gleich 30 m. Das ist wirklich nicht sehr viel.

An der mangelnden Flugfähigkeit der Bienen hat es nicht gelegen, denn *D. rinconis* kann nachweislich Pollen (von *Coryphantha scheerii* var. *robustispina*) über eine Distanz von 1 km transportieren. Zusätzlich wurden noch andere Kakteen untersucht, die zur gleichen Zeit blühten. Farbstoff (Pollen) landete auch auf *Echinocereus reichenbachii* ssp. *fitchii* (n = 2); *E. enneacanthus* (n = 2), *Thelocactus bicolor* (n = 1). Das scheint eine recht geringe Zahl von „Irrläufern“ zu sein.

Wegen der geringen Reichweite der Farbstoffe (als Marker für Pollen) ist die Nachbarschaftsgröße gering. Die „Nachbarschaft“ bilden quasi die Pflanzen, die von einer Pollenspenderin direkt erreicht werden können. Für *A. asterias* berechneten Blair und Williamson eine Nachbarschaftsgröße von 940 qm (0,094 ha), mit einem Besatz von 42 Exemplaren (Bereich: 27–57 Exemplare). Im untersuchten Vorkommen gäbe es damit etwa 20 „Nachbarschaften“ (die natürlich miteinander vernetzt sind).

Trotzdem der geringen Reichweite der Farbstoffe bzw. Pollen in dieser Arbeit muss ein genetischer Austausch auch über größere Entfernungen möglich sein. Ein anderer

Blütenbiologie von *Astrophytum asterias*

Wissenschaftler (Terry, 2005), fand bei seiner Untersuchung der Chromosomen in geographisch voneinander getrennten Vorkommen in Starr County nur geringe genetische Unterschiede (Abstand zwischen den Vorkommen maximal 1,3 km [Bereich: 0,45–1,27 km]).

Doch ein weiter entferntes Vorkommen, mit einer Entfernung von 9-10 km zu den anderen, war genetisch isoliert und verarmt. Die Pflanzen dort sind genetisch einheitlicher als anderswo; d.h. genetische Drift und Inzucht haben wegen der Isolierung stattgefunden. Diese Isolation ist ein Problem auch bei der Erhaltung der Art.

Ausblick: Die menschliche Population von Starr County wächst rapide (von 2000–2008 um 16%), wodurch der Druck auf die *A. asterias* immer mehr steigt, wegen Landnutzung und Urbanisierung. Es gibt jedoch Bestrebungen des Texas Parks and Wildlife Departments, *A. asterias* an geeigneten Standorten wieder neu anzusiedeln; näheres dazu: <http://tinyurl.com/yc6zzbr>. Dabei wird darauf zu achten sein, dass die neuen Vorkommen (die sich dann hoffentlich etablieren) nah genug an den „alten“ sind, dass ein genetischer Austausch möglich sein wird.

Samen und Sämlinge

„So wendete ich meine Aufmerksamkeit auf das Keimen des während seines Wachstums unförmlichen *Cactus opuntia* und sah mit Vergnügen, daß er ganz unschuldig dikotyledonisch sich in zwei zarten Blättchen enthüllte, sodann aber bei fernem Wuchse sich die künftige Uniform entwickelte.“ Johann Wolfgang von Goethe, 1787

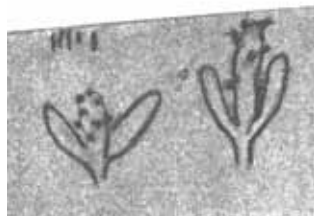


Bild 307: Goethes Opuntiasämlinge

Auch bei den Samen gibt es enorme Unterschiede, was Größe, Anzahl und Formen anbelangt. Staubfeine Samenkörner von einem halben Millimeter oder noch weniger haben *Blossfeldia* und manche Parodien; die größten, mit einigen Millimetern im Durchmesser, gibt es bei *Pereskia* und den Opuntien. Die Vertreter der letztgenannten Gattung, die Feigenkakteen, sind auffällig, weil die Samen von einem ringförmigen Wulst umschlossen sind. Bei *Pterocactus* („geflügelter“ Kaktus) ist dieser Wulst zu einem flügelartigen Gebilde ausgeweitet, das vermutlich eine Rolle bei der Verbreitung der Samen durch Wind oder Wasser spielt.

In einer Frucht von *Opuntia ficus-indica*, in einer Kaktusfeige also, finden sich ungefähr 300 Samen. Bei einem Marktpreis von 60 Cent für eine Portion von 20 Korn ist damit ist der Wert der Samen mehr als zehnmals so hoch wie der Marktwert der Frucht! Hundert bis dreihundert Samen sind ein guter Mittelwert; extrem ist der Saguaro, *Carnegiea gigantea*, mit über 1.000 Samen pro Frucht, und manche *Mammillaria* hat nicht mehr als 10.

Bei den Mammillarien kennen wir einige Vertreter, die ihre Samen regelrecht zurückhalten können, indem sie die reifen Früchte im Körper verbergen. Serotinie sagt der Botaniker dazu (engl. serotiny). Es ist eine Art von ‚Samenbank‘ in der Pflanze selbst, wobei die Samen besser geschützt sind als in der üblichen ‚Samenbank‘, dem Boden. Mammillarien mit Serotinie, das sind *M. solisoides*, *M. napina* und *M. hernandezii*, können reife Samen mehrere Jahre lang zurückhalten.



Bild 308: *Mammillaria hernandezii* (linke Aufnahme: Mats Winberg ©)

Von den drei genannten Arten war bereits bekannt, dass die Fruchtentwicklung teilweise ‚subkutan‘ abläuft, das bedeutet: die junge Frucht steckt im Pflanzenkörper und tritt erst bei vollständiger Reife hervor. Bei einsetzender Trockenheit geschieht das umgekehrte; Früchte, die ihre Samen nicht oder nicht vollständig entlassen haben, werden zwischen den Warzen der schrumpfenden Körper eingeklemmt und verbleiben dort, in sicherer Obhut. Wenn die unteren Teile der Pflanze schrumpfen, dann werden die zurückgehaltenen Samen mit unter die Erdoberfläche gezogen und verweilen dort bis zum Tod der Pflanze (die betroffenen Arten sind eher kurzlebig.). Weitere Details zu diesem Thema siehe Kasten auf Seite 226. In Kultur wurde Serotinie auch bei *M. theresae*, *haudeana*, *saboe* und *luethy* beobachtet.

Bis zu einem gewissen Grad praktizieren auch die Melokakteen eine Samenzurückhaltung. Ihre Früchte reifen ebenfalls ‚subkutan‘, nämlich verborgen im dichten Pelz der Cephalium-Blühzonen. Erst bei Reife treten die Früchte hervor (vergl. Bild 315 und Bild 316).

Eine weitere, seltene Spezialität bei Kakteensamen ist die sogenannte Viviparie. Darunter verstehen wir ‚lebendgebärende‘ Arten, also solche, deren Samen bereits in der Frucht auskeimen können, die sich noch an der Mutterpflanze befindet. Die *Escobaria vivipara* hat sogar ihren Artnamen dieser Eigenschaft zu verdanken (lat. viviparus = lebendgebärend). Das Auskeimen der Samen in der Frucht ist wie ein Frühstart beim Hürdenlauf, denn wenn der Startschütze nicht abpfeift, dann sind die Chancen auf Erfolg besser, vorausgesetzt, die Frucht mit den frühreifen Sämlingen gelangt in ein Milieu, das dem Weiterwachsen der Sämlinge gedeihlich ist. Der Magen von Fruchtfressern gehört nicht dazu. Man könnte meinen, die Viviparie wäre eine Zusatzversicherung für den Fall, dass eine Frucht nicht von Fruchtfressern verzehrt wird, sondern zu Boden fällt und dort verbleibt.

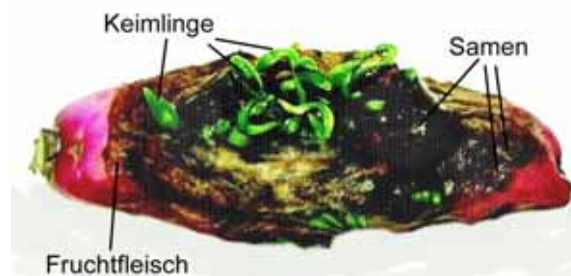


Bild 309: Viviparie bei einer Frucht von *Epiphyllum phyllanthus* (Zeichnung nach einer Aufnahme aus Cota-Sánchez und Abreu)

Viviparie kommt überwiegend bei Arten mit saftigem Fruchtfleisch und lichtdurchlässigen Fruchtwänden vor; außer bei der *Escobaria vivipara* wurde sie beschrieben für einige *Lepismium*, *Rhipsalis*, bei *Disocactus martianus*, *Harrisia martinii* und *Cleistocactus smaragdiflorus*. Das sind fast alle Arten, deren Lebensräume eher feucht als trocken sind, wo also die vorwitzigen Sämlinge gute Aussichten haben, zu überleben. Buxbaum fand Viviparie auch bei *Eriosyce* (*Neoporteria*), er meint, die dünnen, rotgefärbten Wände der hohlen Früchte wären wie ein kleines Gewächshaus; weil sie lichtdurchlässig sind und Feuchtigkeit und Wärme bieten, können die Samen leicht auskeimen. Der Verfasser dieser Zeilen entdeckte zufällig beim Fotografieren auskeimende Samen in einer halbvertrockneten Frucht von *Melocactus bahiensis* (siehe Bild 316, untere Frucht), wobei es sich

allerdings um eine Begleiterscheinung der Kultur handeln kann. In der Natur werden die Früchte der Melokakteen von Echsen der Gattung *Tropidurus* verzehrt, bevor sie eintrocknen können.

Bild 307 zeigt den grundsätzlichen Aufbau von Kakteensamen anhand eines Längsschnitts. Den größten Raum nimmt der gekrümmte Keimling ein, er besteht aus den beiden Keimblättern, dem Hypocotyl (Bereich unterhalb der Keimblätter) und der Wurzel. Zwischen der Keimwurzel und den Keimblättern liegt das Nährgewebe (Perisperm), das nur bei den sehr ursprünglichen Arten wie *Pereskia* noch deutlich ausgebildet ist. Bei den höher abgeleiteten Arten wird es immer kleiner, bis es entweder ganz verschwindet oder von ihm nur noch ein leeres Häutchen übrigbleibt. Umschlossen wird der Samen von einer festen Samenschale (Testa), die aus den beiden Integumenten (vergl. auch Bild 301, Seite 220) hervorgegangen ist. Als weitere Strukturen der Samenanlage können wir den Nabel und die Mikropyle identifizieren. Der Nabel (auch Hilum genannt) heißt ganz einfach deswegen so, weil hier der Samenstrang wie eine Nabelschnur angewachsen war. Bei manchen Arten haften Reste des Samenstrangs hier an (z.B. die ‚Strophiola‘ von *Parodia*), die, weil sie zucker- oder ölhaltig sind, gerne von Ameisen und anderen Tieren verzehrt werden, die im Gegenzug dafür die Samen verbreiten. Auch die Mikropyle kennen wir schon von der Zeichnung in Bild 301; es ist genau die Stelle, an der die beiden Integumente offen waren und wo der Pollenschlauch auf seinem Weg zur Eizelle eindrang. Beim Samen ist die Mikropyle natürlich verschlossen mit der Samenschale, die aber hier weniger stark ist, so dass der Keimling exakt hier durchstoßen und das Licht der Welt erblicken kann. Er tut das in der Regel mit der Keimwurzel zuerst; es handelt sich bei den Kakteen also quasi um Steißgeburten.

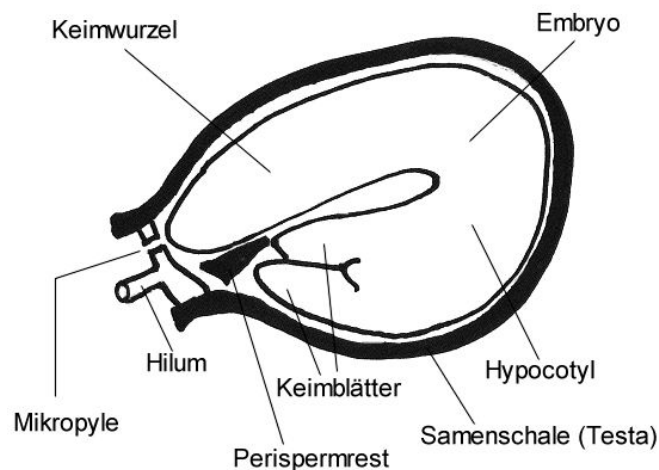


Bild 310: Schema Kakteensamen (nach W. Barthlott und G. Voit)

Professor Buxbaum hat als erster die Bedeutung der Samen und ihres Aufbaus für die systematische Gliederung der Kakteen erkannt. Er fand einige typische Entwicklungslinien, die hier kurz dargestellt werden sollen. Sehr ursprüngliche Arten wie *Pereskia* bilden Samen mit einer schwarzen und glatten Oberfläche. Das Nährgewebe (Perisperm) ist noch deutlich ausgebildet, der Keimling ist stark gekrümmt und die beiden Keimblätter sind sehr groß. Im Zuge der Höherentwicklung wird das Perisperm zurückgebildet; die Speicherfunktion für Nährgewebe wird vom Hypocotyl übernommen, das dabei mächtig anschwillt, die Keimblätter werden immer kleiner und der Keimling verliert seine krumme Haltung. Die Samenschale wird runzelig, gehöckert oder geriffelt und ist eher von brauner Farbe. In der (nach Buxbaum) höchsten Entwicklungsstufe, bei den Mammillarien und ihren vielen Verwandten, aber auch bei *Astrophytum*, ist der Keimling fast kugelförmig und die Keimblätter sind auf zwei winzige Zipfelchen zusammengeschrumpft.

Bild 311: *Pereskia aculeata*Bild 312: *Hylocereus undatus*Bild 313: *Pachycereus pringlei*Bild 314: *Astrophytum myriostigma*

Wir erkennen diese Verhältnisse am besten bei jungen Keimpflanzen (Bild 311 bis Bild 314). *Pereskia* hat große, dünne, flächig ausgebreitete Keimblätter, die sich kaum von denen ‚normaler‘ Blattpflanzen unterscheiden, und ein schlankes, langgestrecktes Hypocotyl (Abschnitt zwischen Keimblättern und Wurzel). Bei *Hylocereus* sind die Keimblätter immer noch sehr groß, wurden aber dickfleischig, und das Hypocotyl ist jetzt kurz und breit. Mit *Pachycereus* nähert sich die Gestalt schon der Kugelform, die bei *Astrophytum* fast vollständig erreicht wird. Die Keimblätter sind wirklich nur noch kleine Zipfel, kaum zu erkennen, und aus dem Hypocotyl wurde eine mit Nährstoffen und Wasser prall angefüllte Kugel.

Samenrückhaltung (Serotinie) bei *Mammillaria*

Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). César Rodríguez-Ortega, Miguel Franco and Maria C. Mandujano. Basic and Applied Ecology (2006) online first. Copyright 2006 Gesellschaft für Ökologie

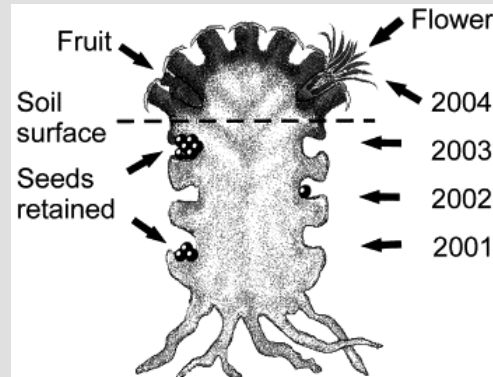
Im Allgemeinen werden reife Samen von der Mutterpflanze in die Umwelt entlassen, wo sie entweder keimen, verzehrt werden oder Pilzen zum Opfer fallen. Ein Teil der Samen verbleibt jedoch im Boden als eine Art Samenbank und diese können, sofern noch keimfähig, erst Jahre nach der Reife auskeimen. Die Samenbank in der Erde ist eine Versicherung gegen schwankende, unvorhersehbare Umweltbedingungen (Reserve). Eine andere Art der Samenbank betreiben manche Pflanzen, die einen Teil ihrer Samen oder sogar alle an der Mutterpflanze zurückhalten (Serotinie, engl. serotiny). Freisetzung der zurückgehaltenen Samen erfolgt nach dem Tod der Mutterpflanze, durch Quellungsvorgänge (bei Feuchtigkeit) oder durch Feuer (z.B. Steppenbrände). Die Autoren beschrieben und untersuchten Serotinie bei drei am Standort seltenen *Mammillaria*-Arten: *M. napina*, *M. hernandezii* und *M. solisioides*.

Im Durchschnitt hielten Pflanzen von *Mammillaria solisioides* 24% ihrer Samen zurück (maximal 35%), während es bei *M. napina* und *M. hernandezii* mit jeweils 5% (max. 15%) deutlich weniger waren. Mit dem Alter der Samen ließ ihre Keimfähigkeit nach, aber dennoch waren mehr als 70% der Samen bei allen drei Arten noch nach 8 Jahren lebensfähig.

Und das Ausmaß der Serotinie korrelierte mit den Umweltbedingungen: je härter diese waren, desto mehr Samen wurden zurückgehalten.

Zur Abbildung: Früchte aus einem Jahrgang liegen in Form eines Ringes auf der gleichen Höhe, eingebettet zwischen den Warzen. Bei zwei Arten (*M. hernandezii* und *M. solisioides*) schrumpft der unterirdische Teil des Sprosses mit der Zeit und ist selten länger als 4 cm. Bei *M. napina* kann er jedoch länger als 10 cm sein.

Samenrückhaltung (Serotinie) bei *Mammillaria*



Längsschnitt durch eine *Mammillaria* mit Serotinie.

Nach ihrer Befruchtung reifen die Früchte der drei Arten, wobei ihr unterer Teil in den Spross eingesenkt ist. Nach kräftigen Regenfällen schwellen die Pflanzen an und pressen die jüngsten Früchte zwischen den Warzen hervor. Dadurch wird ein Teil der Samen frei, ein anderer Teil verbleibt weiterhin an der Mutterpflanze. Bei weiterem Wachstum des oberen Teils und gleichzeitiger Schrumpfung des unteren Teils des Sprosses werden die älteren Warzen (samt den zwischen ihnen eingebetteten Samen) unter die Erdoberfläche gezogen und verbleiben dort, bis die Pflanze stirbt und verwittert oder von Herbivoren (Hasen, Nagetiere) verzehrt wird, wobei die Samen frei werden und auskeimen können. Solange sie sich unter der Erde (an der Mutterpflanze) befinden, keimen sie nicht, weil es Lichtkeimer sind, die eine bestimmte Lichtmenge als ‚Signal‘ zum Auskeimen benötigen.

Insgesamt wird Samenrückhaltung bei 10 Spezies von *Mammillaria* gefunden, die den Serien Longiflorae und Lasiacanthae (*sensu* Hunt 1987) zugerechnet werden. Ein weiteres Beispiel für Serotinie ist die relativ neue *Yavia cryptocarpa*, die ihren Namen dieser Eigenschaft verdankt (*cryptocarpa* = verborgene Frucht, denn die Frucht verbleibt nach Reife im Pflanzenkörper).

(Abbildung aus der besprochenen Arbeit.)

Vielfalt der Fruchtformen

„Die Form der Frucht ist außerordentlich verschieden; bestachelt oder glatt, gerippt, schuppig, kugelig, keulig oder fingerartig sehen wir die schleimige Beere gebildet.“ W. von Roeder, Der Kakteenzüchter, 1925

Die Vielfalt der Kakteenfrüchte ist wirklich beeindruckend. Buxbaum unterschied zwischen den folgenden drei Typen:

1. Saftige oder fleischige Früchte

- a) beerenartig, nicht aufspringend (wie *Melocactus*, *Mammillaria*, *Rhipsalis*, z.B. Bild 327)
- b) aufspringende (wie *Neobuxbaumia*, *Cleistocactus*, z.B. Bild 334)
- c) zerfließende (wie *Pilosocereus*, z.B. Bild 302, Seite 220)

2. Halbfleischige, die in reifem Zustand noch nicht getrockneten Kapseln gleichen (z.B. *Ferocactus*, Bild 322)

3. Trockenfrüchte

- a) verwitternde (z.B. *Frailea*, Bild 303)
- b) aufspringende Kapseln (z.B. *Rebutia minuscula*)
- c) abbrechende; beim Abbrechen unten offen (z.B. *Astrophytum asterias*)

Die Fruchtform hat aber keine besondere systematische Bedeutung, denn es gibt nah verwandte Arten mit ganz unterschiedlichen Fruchtformen. Wir kennen bei *Parodia* solche mit Trockenfrüchten, aber auch weiche Früchte, die fast zerfließen (*Malacocarpus* = wortwörtlich ‚Weichfrucht‘). Bei den Opuntien gibt es außer den bekannten saftigen Kaktusfeigen auch Arten mit Früchten, deren Inneres trocken und mit Glochiden erfüllt ist. (Letzteres kommt daher, weil das Gewebe des Pericarpells die auf ihm stehenden Areolen dermaßen überwallt und überwächst, dass die Areolen samt ihren Glochiden nach dem Prinzip der eingewachsenen Bartstopfeln nach innen gedrückt werden.)

Wir wollen an dieser Stelle statt weiterer Ausführungen über die Fruchtformen einfach die nachfolgenden Abbildungen sprechen lassen; sie geben einen kleinen Eindruck von deren Fülle und Vielfalt.



Bild 315: *Melocactus peruvianus*



Bild 316: *Melocactus bahiensis*



Bild 317: *Epithelantha micromeris* subsp. *greggii*



Bild 318: *Mammillaria prolifera*



Bild 319: *Echinocereus coccineus* var. *gurneyi*



Bild 320: *Coryphantha cornuta*



Bild 321: *Ferocactus glaucescens*



Bild 322: *Ferocactus glaucescens*



Bild 323: *Ferocactus glaucescens*



Bild 324: *Disocactus biformis*

Bild 325: *Ferocactus echidne*Bild 326: *Cleistocactus smaragdflorus*Bild 327: *Rhipsalis micrantha*Bild 328: *Rhipsalis bacchifera*Bild 329: *Brasiliopuntia brasiliensis*Bild 330: *Opuntia stricta*Bild 331: *Selenicereus validus*Bild 332: *Selenicereus validus*



Bild 333: *Neobuxbaumia euphorbioides*



Bild 334: *Neobuxbaumia euphorbioides*



Bild 335: *Cleistocactus buchtienii*



Bild 336: *Cleistocactus buchtienii*



Bild 337: *Pseudorhipsalis ramulosus*



Bild 338: *Harrisia pomanensis*



Bild 339: *Rhipsalis elliptica*



Bild 340: *Epiphyllum* spec.

Die Alternative: Ungeschlechtliche Fortpflanzung

„Mit Erstaunen sah Back auf seiner nordischen Expedition die Ufer des Rainy Lake in der Breite von 48° 40' (Long. 95° ¼) ganz mit Cactus Opuntia bedeckt.“
Alexander von Humboldt, Ansichten der Natur, 1807

Bei vielen Opuntien gibt es zusätzlich zur geschlechtlichen Fortpflanzung noch die Variante, auf ungeschlechtlichem Weg Nachkommen hervorzubringen und zwar über das Abwerfen oder Abbrechen von Sprossgliedern (manchmal auch: von unreifen Früchten!), die sich bewurzeln und eine komplette neue Pflanze hervorbringen. Bei manchen Opuntien, die überhaupt keinen bzw. keinen keimfähigen Samen bilden können, ist diese Variante sogar zur überwiegenden oder hauptsächlichen geworden und zwar bei *Opuntia fragilis* und *O. strigil*; wichtig ist sie aber auch für *Opuntia microdasys* und *O. rastrera* in der südlichen Chihuahua-Wüste. Fast sprichwörtlich ist sie bei den Chollas, *Cylindropuntia echinocarpa* und *C. bigelovii*.



Bild 341: *Opuntia fragilis*

Bei diesen Arten brechen Sprossglieder leicht ab und können, wenn sie am Fell von Tieren haften bleiben, leicht verbreitet werden, wenn sie später abfallen oder abgeschüttelt werden. Bis zur Perfektion hat *Opuntia fragilis* (die „Zerbrechliche“) diese Methode getrieben. Am nördlichen Ende ihres Verbreitungsgebiets, in Manitoba, Kanada, funktioniert ihre Verbreitung vermutlich nur auf diese Weise. Wie ihr Name schon sagt, brechen die Sprosse der *O. fragilis* besonders leicht. Sie werden nicht nur durch Tiere verschleppt, sondern auch durch --- fließendes Wasser! *O. fragilis* wächst häufig an Flussufern und in der Nähe von Seen. Endglieder, die in einen Fluss fallen, können im Wasser bis zu 40 Tage lang überleben, wobei sie mit der Strömung oft über weite Strecken transportiert werden. Werden sie an Land gespült, dann bewurzeln sie sich leicht und bilden neue Pflanzen.

Eine sehr interessante, aber auch spekulative Theorie: In Mittelamerika sollen früher zahlreiche große Säugetiere gelebt haben, die für die Verbreitung der Opuntien zuständig waren. Diese Tiere (Bodenfaultiere, Gürteltiere) waren Pflanzenesser, ernährten sich hauptsächlich von den Früchten der Opuntien und sorgten über die Ausscheidung der Samen für deren Verbreitung. Als sie infolge eines Klimawandels ausstarben, hatten die Opuntien Probleme, ihre Samen zu verbreiten und gingen deswegen – zum Ausgleich – verstärkt zu einer vegetativen Vermehrung über. Wie gesagt: das ist sehr spekulativ, soll aber erklären, warum die Bestände der Opuntien seit den vorgeschichtlichen Zeiten zurückgegangen sind.

Ganz wichtig ist die ungeschlechtliche Fortpflanzung für Bastarde, oder, um das nettere Wort zu gebrauchen, für Hybriden. Wir kennen bei den Kakteen eine Reihe von natürlich entstandenen Hybriden, zum Beispiel zwischen den Säulenkakteen *Neobuxbaumia tetetzo* und *Cephalocereus columna-trajana*, zwischen *Haageocereus* und *Espostoa*, *Myrtillocactus* und *Bergerocactus* sowie

Pachycereus pringlei und *Bergerocactus emeroyi*. Noch häufiger aber kommen natürliche Hybridisierungen innerhalb der Gattung *Opuntia* vor, bei der es nicht weniger als 12 vermeintliche oder nachgewiesene Kreuzungen gibt. In einem Fall sollen sogar drei Elternarten beteiligt sein: *Opuntia edwardsii* X *O. lindheimeri* X *O. phaeacantha*. Wenn aus einer Kreuzung nur eine einzige Pflanze überlebt und wenn diese nicht zufällig selbstfertil ist, dann wird sie große Probleme haben, einen Partner für die Befruchtung zu finden. Bei den Opuntien ist das nicht so schlimm, weil diese sich immer noch ungeschlechtlich fortpflanzen können, wenigstens so lange, bis aus der gleichen Kreuzung derselben Elternarten ein weiteres Exemplar überlebt.

Interessanterweise haben Kakteen im Bereich der vegetativen Fortpflanzung noch mehr zu bieten als nur das Gliederabwerfen der Opuntien, denn einige Arten können unterirdische Ausläufer bilden. Die sehen aus wie Wurzeln, sind aber in Wirklichkeit extrem langgestreckte, dünne Sprosse. In etlicher Entfernung von der Mutterpflanze können diese Ausläufer, die man auch Rhizome oder Stolonen nennt, sich bewurzeln und zu einem normalen vertikalen Hauptspross austreiben. Auch diese Erscheinung finden wir wieder zuerst bei Opuntien: *O. pachyrhiza* und *O. megarhiza* sind dazu befähigt. Bei den Cactoideae finden wir diese Art der Fortpflanzung bei *Parodia ottonis* (wo sie oft für Wurzeln gehalten werden), bei *Mammillaria thornberi* und *Echinocereus stoloniferus*.

Erwähnen wollen wir hier auch noch den merkwürdigen *Stenocereus eruca* (siehe Foto auf Seite 17) aus Niederkalifornien, der auf dem Boden kriecht wie eine ‚Raupe‘ (weswegen er auch so heißt; eruca = Raupe) und vorne weiterwächst, dieweil er hinten abstirbt. Manchmal zerbricht eine liegende Säule in mehrere Teilstücke, die allesamt weiterleben. Auch so kann eine vegetative Fortpflanzung, die dann sogar eine Vermehrung ist, zustande kommen.

Der große Kaktus und die kleine Motte

Die vielleicht sonderlichste Beziehung zwischen einem Kaktus und seinem Bestäuber ist die zwischen *Pachycereus schottii* (früher: *Lophocereus*) und einem kleinen Nachtfalter. Biologen sprechen von einem Mutualismus, einem Verhältnis von zwei Partnern, aus dem beide gleichermaßen Nutzen ziehen: Ein Bündnis auf Gegenseitigkeit. *Pachycereus schottii*, der bis zu drei Meter hoch wird, in Arizona, Niederkalifornien und im Bundesstaat Sonora (Mexiko) vorkommt und wegen der Blühzone an der Spitze der Säulen aus langen grauen, nach unten gerichteten Dornen auch Bearded Cactus (Bärtiger Kaktus) oder Old Man genannt wird (in Mexiko: Senita), bringt kleine rötliche Blüten hervor, die sich nachts öffnen. Große Stücke erinnern tatsächlich ein bisschen an einen hageren älteren Farmer mit mächtigem Stoppelbart, der auf seinem Anwesen steht und dem Ankömmling teils mit freudiger Erwartung, teils misstrauisch entgegen blickt.



Mit Bart: Adulte *Pachycereus schottii*
(Foto: Dimijian/Okapia ©)

Der große Kaktus und die kleine Motte

In diesem Stoppelbart sitzen tagsüber verborgen und gut geschützt vor Hitze und Sonnenstrahlen die Weibchen der Mottenart *Upiga virescens*, die nachts hervorkommen, um die Blüten zu bestäuben und ihre Eier dort abzulegen. Nicht ohne Grund, denn die ausschlüpfenden Raupen ernähren sich von den Samenanlagen der Kakteenfrucht. Wenn die Raupe ausgewachsen ist, dann verlässt sie die wertlose, verdorbene Frucht, die kurze Zeit später abgeworfen wird, bohrt sich in den Stamm von *Pachycereus* und verpuppt sich dort. Und das soll ein Mutualismus sein, ein Zweckbündnis von zwei Arten, begründet auf gegenseitigem Nutzen? Jeder Kakteenfreund würde spontan meinen, dass sich die Motte auf Kosten des Kaktus bereichert, also an ihm parasitiert. So ist es aber nicht. Tatsächlich verliert *Pachycereus* einige seiner Früchte und Samen durch den Raupenbefall, doch die Weibchen der Motte bestäuben alle Blüten, legen aber ihre Eier nur etwa in jede zweite Blüte. Um genau zu sein: die Motte legt *ein einzelnes Ei* in etwa jede zweite Blüte. Hinzu kommt, dass nur ein Drittel der Raupen die Eianlagen im Fruchtknoten erreicht. Die anderen zwei Drittel gehen auf dem (für ein winziges Räumchen) langen Weg dorthin zugrunde oder werden von Raubinsekten erbeutet. Diese Früchte, in denen sich keine Raupe entwickelt, machen eine normale Reifung durch und liefern Samen.

Für *Pachycereus schottii* sieht die Gesamtrechnung folgendermaßen aus: Er verliert einen Teil seiner Früchte und Samen, hat aber mit *Upiga virescens* eine zuverlässige treue Blütenbestäuberin, die nur seine Blüten besucht und keine anderen. Es ist also quasi eine lebenslange, exklusive Zweierbeziehung. Und noch mehr: *Upiga* lebt unter seinem Dach; sie ist also sofort verfügbar, wenn die Blüten sich öffnen, während andere Kakteenarten zum Teil weit entfernte Blütenbesucher erst einmal anlocken müssen.

Wie und warum entwickelt sich so eine Beziehung? Alle anderen *Pachycereen* (mit Ausnahme von *P. marginata*, die tagblühend ist und von Kolibris bestäubt wird) sind fledermausblütig. Wir können deswegen davon ausgehen, dass auch der Vorläufer von *Pachycereus schottii* mit einiger Wahrscheinlichkeit von Fledermäusen bestäubt und befruchtet wurde. Wenn aber viele Kakteen gleichzeitig von Fledermäusen abhängig sind, dann müssen sie um deren Gunst buhlen. Eine mögliche Strategie wäre es, Blüten zu entwickeln, die für Fledermäuse attraktiver sind als die der Konkurrenz, die also beispielsweise mehr Pollen oder mehr Nektar enthalten. Das bedeutet aber auch erhebliche ‚Mehrkosten‘, denn Pollen und Nektar müssen schließlich erst einmal produziert werden. *P. marginata* und *P. schottii* sind einen anderen Weg gegangen. *P. marginata* wurde tagblütig und entwickelte rote Blüten mit weniger Pollen und verdünntem Nektar (als Anpassung an die Kolibri-Blütigkeit). *P. schottii* blieb der Nachtblütigkeit treu, ‚wählte‘ sich aber eine Motte zur Bestäuberin. Das bedeutet, die Blüten können viel kleiner sein als bei der Fledermausblütigkeit und obendrein werden Pollen und Nektar eingespart, denn eine kleine Motte verzehrt weniger als eine Fledermaus. Durch die enge Bindung bekommt *P. schottii* eine zuverlässige Befruchterin. Als ‚Kaufpreis‘ dafür opfert er einen Teil seiner Früchte und Samen.



Die kleine Motte, *Upiga virescens*, an der Blüte von *P. schottii*
(Foto: Dimijian/Okapia ©)

Wie in vielen Ehen ist natürlich auch in der Zweierbeziehung zwischen dem großen Kaktus und der kleinen Motte jeder der beiden Partner darum bemüht, etwas mehr Vorteile auf die eigene Seite zu ziehen. Die Motte könnte ihre Eier in *jeder* Blüte ablegen, der Kaktus könnte Früchte, in denen sich eine Raupe entwickelt, konsequent abstoßen. In anderen Worten: jeder Partner könnte versuchen, den eigenen ‚Output‘ zu erhöhen, auf Kosten des anderen. Das funktioniert aber nur innerhalb gewisser Grenzen, weil der Schaden des Partners mittel- oder langfristig auch der eigene Schaden ist. Wenn *Upiga*-Raupen alle Samenanlagen verzehren, dann gibt es keine reifen Samen und irgendwann auch keine Kakteen mehr. Wenn *Pachycereus schottii* alle mit Raupen besetzten Früchte abwirft, dann gibt es im nächsten Jahr keine Motten für die Befruchtung seiner Blüten.

Bei diesem Spielchen scheint die kleine Motte im Vorteil zu sein, denn sie hat eine kurze Generationsdauer, kann also auf Änderungen in der Beziehung viel rascher reagieren als der Kaktus, der erst nach einigen Jahrzehnten blühreif wird. Doch diese Langlebigkeit ist gleichzeitig sein Vorteil, denn er kann ohne weiteres einige Jahre auf Samen, also auf Nachwuchs verzichten, die kurzlebige Motte jedoch nicht. Ohne Nachkommen wäre sie innerhalb eines Jahres ausgestorben. Es hat sich deshalb eine Balance entwickelt, bei der sich für jeden der Partner Nutzen und Kosten die Waage halten.

Ein ganz wichtiges Kapitel: Naturschutz

„Unverständliche Raffgier brachte die mexikanischen Kakteenfürsten, wie einst die Azteken, an den Rand des Untergangs.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Manche Kakteen sind schon von ‚Natur aus‘ selten, nämlich dann, wenn sie ein begrenztes Verbreitungsgebiet haben, z.B. eine Insel, wenn sie nur wenige Nachkommen hervorbringen, wenn sie langsam wachsen oder wenn sie ganz spezielle Umweltverhältnisse benötigen, um gedeihen zu können. Bei *Aztekium* trifft praktisch alles zu: Sowohl das altbekannte *Aztekium ritteri* als auch das relativ neue *Aztekium hintonii* sowie dessen Begleiter, *Geohintonia mexicana*, wachsen sehr langsam und kommen nur auf Kalk- und Gipsfelsen im Gebirge Sierra Madre Oriental im mexikanischen Bundesstaat Nuevo León vor (Bild 346, Seite 239). Ein anderes Beispiel für natürliche Seltenheit ist die *Pereskia quisqueyana* (Bild 138, Seite 125), ein Blattkaktus, der nur an einer bestimmten Stelle am Strand der Dominikanischen Republik auf Sanddünen heimisch ist.

Astrophytum asterias, der beliebte Seeigel-Kaktus, hat oder hatte ein wesentlich größeres Verbreitungsgebiet, nämlich von Tamaulipas und Nuevo León in Mexiko bis hinauf zum südlichen Texas in den USA. Trotzdem stehen das *Astrophytum* und *Aztekium ritteri* gemeinsam auf der Liste der gefährdeten Arten mit dem höchsten Schutzstatus (WA I), nicht aber die *Pereskia quisqueyana*. Warum eigentlich? *Astrophytum asterias*, *Geohintonia* und *Aztekium* sind bei den Sammlern sehr begehrt, die *Pereskia quisqueyana* jedoch nicht, denn sie sieht nicht besonders aufregend aus, nicht aufregender jedenfalls als eine Kreuzung zwischen *Ficus benjamina* und *Aralie* (siehe Bild 138 auf Seite 125). *Astrophytum asterias* und *Aztekium ritteri* waren bereits vor der Vereinbarung internationaler Schutzbestimmungen (siehe Kasten Internationaler Schutz – Kakteen und CITES) durch intensive Sammeltätigkeit sehr selten geworden und bekamen die höchste Schutzstufe (WA I) zugesprochen. Als *Geohintonia mexicana* und *Aztekium hintonii* entdeckt wurden, kamen sie sofort in die zweithöchste Schutzkategorie (WA II); diese Maßnahme hat zusammen mit der Wachsamkeit der mexikanischen Naturschutzbehörde bisher verhindern können, dass die beiden ‚Neuen‘ so selten wurden, dass eine Einordnung nach WA I notwendig wurde.

Ausrotten durch Liebhaben?

„Die *Mammillaria plumosa* mit ihren daunenweichen Federbällen möchte wohl kein Liebhaber missen.“ Walter Kupper, Kakteen, 1954

Aztekium, *Ariocarpus*, *Obregonia*, *Strombocactus* und andere haben einfach das Pech, durch ihr bizarres Aussehen das Interesse und die Begierde der Liebhaber zu erregen. Sie sehen nicht so aus, wie man es von einem Kaktus erwartet; sie sind keine niedlichen Stachelkugeln, sondern Gebilde, die aztekischen Schnitzereien gleichen oder verwitterten Felsklumpen oder plattgetretenen Tannenzapfen oder sogar einem Häufchen Dreck. Der Mensch liebt nun einmal nicht nur das Normale, sondern auch und sogar noch mehr das Außergewöhnliche, das Besondere. Diese merkwürdigen Geschöpfe waren deshalb sofort nach ihrer Entdeckung hochbegehrte Handelsobjekte. Baron von Karwinsky, der Entdecker des *Ariocarpus kotschoubeyanus*, verkaufte im Jahr 1832 ein Exemplar dieser Art für 1.000 Francs, ein Preis, der weitaus höher war als das Gewicht der kleinen Pflanze in Gold.

Doch natürliche Seltenheit allein macht einen Kaktus noch nicht zu einem Objekt der Naturschützer; es muss noch etwas anderes hinzukommen: entweder die Zerstörung der Lebensräume oder die Gier von Pflanzenräubern. Dann kann eine Pflanze wirklich an den Rand ihrer Existenz gedrängt werden. Dazu ein Beispiel, das man kaum für möglich halten möchte. Die Tigeraloe, *A. variegata*, eine allseits beliebte Topfpflanze, Stolz mancher Hausfrau, und in zahlreichen Sukkulentsammlung als absolutes ‚Muss‘ vertreten, ist durch das Aufsammeln in ihrer südafrikanischen Heimat fast verschwunden. Zum Glück dieser hübsch gestreiften *Aloe* lässt sie sich in Kultur sehr leicht vermehren, was bei etlichen seltenen Kakteen aber nicht der Fall ist.



Bild 342: *Aloe variegata*



Bild 343: *Aloe polyphylla* (Aufnahme: Kenneth .A. Goldberg ©¹⁷)

Ein ähnliches Schicksal hatte die attraktive Spiralaloe, *Aloe polyphylla*. Zur Dezimierung der Bestände durch Pflanzenräuber¹⁸ kamen noch Verluste durch Kulturfehler hinzu. *A. polyphylla*, im Hochgebirge von Lesotho beheimatet, benötigt, anders als andere Aloen in unseren Sammlungen, einen feuchten, kühlen Stand.

Astrophytum asterias auf seinem Weg zur WA I-Art

„In der Folgezeit waren die Fundorte schnell ausgeplündert, sodaß sich schon 1935 der texanische Kakteenhändler Pirtle darüber beklagt, man müsse zwei Tage suchen um eine einzige Pflanze zu finden. Heute sind leider alle historischen Vorkommen des *Astrophytum asterias* verschwunden.“ H. Hook, 1996, KuaS 47(9): 203-207

Wie bereits erwähnt, wurde *A. asterias* 1843 von Karwinsky entdeckt und galt anschließend als verschollen. Erst 80 Jahre später, also 1923, wurde die Art von Frič wiederentdeckt, was ihn derart freute, dass er gleich 2.000 Exemplare davon aufsammelte, um sie nach Europa zu schicken. Davon erreichten aber nicht mehr als 60 lebend ihr Bestimmungsziel. Wegen der großen Seltenheit und der starken Nachfrage von Seiten der Liebhaber wurde damals 1 Samenkorn von *Astrophytum asterias* für 1 Mark gehandelt, was ungefähr dem Preis eines kleinen Buches entsprach. Eine Pflanze von 6 Zentimetern Durchmesser, also blühhfähig, hatte den Wert von 60 Mark. Im Jahr 1927 kam es zu einem Preisverfall, weil erneut große Mengen eingeführt wurden, von denen aber wiederum nur wenige überlebten. Dann wurde das Sammelgebiet erweitert. Ursprünglich hatte man nur in Mexiko, im Bundesstaat Tamaulipas, gesammelt, doch später, als man das dortige Vorkommen entdeckt hatte, weitete sich die Sammeltätigkeit bis nach Texas aus. So kam es zu weiteren Preisverfällen. In einem Katalog der Firma Winter von 1933 wurde *Astrophytum asterias* für nur noch 2 bis 3 Mark das Stück angeboten. Das hatte Auswirkungen: an den Standorten wurden die Pflanzen selten.

¹⁷ Das Foto von Kenneth A. Goldberg steht im Internet unter: <http://www.flickr.com/photos/kagoldberg/139153930/>

¹⁸ „The species is extremely difficult to grow in cultivation. Plants which have been removed from their habitat usually do not survive for more than a few years. It is a criminal offence to remove plants or seed of *Aloe polyphylla* from the natural habitat or to buy plants from roadside vendors.“ (<http://www.plantzafrica.com/>)

Bild 344: (links) *Astrophytum asterias* (hier eine Hybride);

Bild 345: (rechts) *Aztekium hintonii* am Standort (Aufnahme: Carlos Velazco ©)



Andere Astrophyten erfuhren ein ähnliches Schicksal, nur ist ihre Attraktivität nicht so hoch wie bei *A. asterias*, was sie vor zu starker Verfolgung schützte. Exakte Zahlen haben wir nur für *Astrophytum myriostigma*, der bekannten ‚Bischofsmütze‘. Bald nach seiner Entdeckung wurde das *A. myriostigma* zu einem klassischen Kaktus der mitteleuropäischen Sammlungen und es gab kaum einen Kakteenfreund, der auf seinen Besitz verzichten wollte, weshalb er immer wieder in großen Stückzahlen eingeführt wurde. In der Zeit nach dem ersten Weltkrieg, als in den 1920er Jahren die Liebhaberei der Kakteen in Europa eine regelrechte Boomzeit erlebte, ging der Import in die Hunderttausende. Der Kakteenjäger A. F. Möller berichtet 1930, dass er viele tausend gesammelt hat. Mehr als 100.000 Stück exportierte allein Viereck aus Mexiko, weitere Sendungen kamen von Ritter, Schmoll und anderen. Vielleicht eine Viertelmillion, vielleicht aber auch 2- bis 3-mal so viele wurden von diesen eigentümlichen Pflanzen nach und nach über den Ozean befördert. Dazu kommen noch die Pflanzen, die in die USA gingen, wo die Kakteenleidenschaft durch die Arbeiten von Britton und Rose erst allmählich entzündet wurde.

Einige Zahlen für die USA

„Wachsen sie, so verlieren sie die Heimatschönheit, wachsen sie nicht, gehen sie bald ein.“ Ein Kakteenfreund über ‚Importen‘, um 1920

Im Jahr 1979 wurden 1,25 Millionen Exemplare mexikanischer Kakteen in die USA importiert und nach kurzer Zeit weiterverkauft in andere Länder, mit der Angabe, diese Pflanzen seien in amerikanischen Gärtnereien herangezogen worden. Deutschland, Holland und Japan waren die Hauptabnehmerländer. Doch auch die eigenen Bestände wurden hemmungslos geplündert. Ein einzelner Sammler schaffte es, das östliche Arizona, damaliges Hauptverbreitungsgebiet von *Sclerocactus papyracanthus*, fast vollständig von dieser Art zu befreien: Er besuchte das Gebiet mehrmals und sammelte alle Exemplare auf, deren er habhaft werden konnte. Bis in die Mitte der 1970er Jahre konnte man in kalifornischen Drogerien eine Schachtel *Ariocarpus fissuratus* für anderthalb Dollar erwerben. Ein Aufguss des ‚Texas Living Rock‘ sollte angeblich gegen Rheumatismus helfen, der Pflanze wurden aber auch ähnliche psychoaktive Wirkungen wie dem Peyotl, *Lophophora williamsii*, zugeschrieben, weshalb sie den Beinamen ‚Dry Whiskey‘ erhielt. (Der Leser mag selbst überlegen, für welchen Zweck die Pflanze im sonnigen Kalifornien wohl häufiger gekauft wurde – als Mittel gegen Rheuma oder für einen feierabendlichen ‚Schwips‘.) Die meisten dieser Pflanzen waren mehr als 25 Jahre alt, denn auch *Ariocarpus* wächst sehr langsam. 25 Jahre Pflanzenleben als Preis für einen kurzen Rausch!

Die Gesamtmenge der in Texas aufgesammelten Kakteen betrug eine halbe Million – pro Jahr! Sie wurden nicht stückweise verkauft, sondern *en gros*: tausend Stück kosteten 18 Dollar. In der Mitte der 1970er Jahre, als das Artenschutzabkommen schon in Kraft getreten und somit das Sammeln illegal geworden war, fanden Parkwächter im Big Bend-Nationalpark (Texas) immer mal wieder Haufen entwurzelter, verfaulender Kakteen. Die Pflanzendiebe hatten ihre Beute zurückgelassen und wohl vergessen, diese abzuholen. Einer der Haufen bestand aus etwa 1.000 Exemplaren *Epithelantha bokei*,

in allen möglichen Stadien der Verwesung. Durch diese Räubereien wurde ein beträchtlicher Prozentsatz der Wildbestände sinnlos vernichtet.

Märkte funktionieren jedoch nur, wenn Angebot und Nachfrage zusammentreffen. Bei den Kakteenfreunden waren die ‚Importen‘ seit jeher begehrt und gesucht; nicht nur die seltenen Arten, sondern auch die ‚kommunen‘ Arten, denn ‚Importen‘ zeigten dem Liebhaber, wie echte, kernige Kakteen am Standort aussehen: Mit kräftiger Bedornung, lebhaften Farben und von gedrungenem, kompaktem Wuchs. In den mitteleuropäischen Kulturen wuchsen solche Prachtexemplare nicht heran. Aber die Freude an der Pracht war nur von kurzer Dauer, denn die ‚Importen‘ bewurzeln sich schlecht und kamen nicht voran; die meisten gingen nach kurzer Zeit ein und wurden wieder durch neue ersetzt. Hier liegt die Mitschuld der Kakteenfreunde. Doch auch die wenigen, die sich in der Kultur eingewöhnten und gut wuchsen, enttäuschten ihre Besitzer, denn nach kurzer Zeit sahen sie genauso aus wie die in Kultur aufgezogenen Stücke. Und wie es bei unbefriedigendem Konsum nun mal ist, wurden rasch neue ‚Importen‘ nachgekauft.

Ein lohnendes Geschäft war der Verkauf der ‚Importen‘ allemal, bis in die jüngere Vergangenheit. Der nachfolgende Auszug stammt aus der Preisliste einer Import-‚Gärtnerei‘ von 1973, also dem Jahr, in dem das Artenschutzabkommen CITES in Kraft trat (Schreibweisen vom Original übernommen)

Preisliste eines Importeurs von 1973

Aus Mexico und Brasilien erreichten uns: große Importsendungen. Nachstehend einige Arten, aus Brasilien mehr als 70 Neuheiten!

Echinocereus: *weinbergii*, *bristolli*, *subterraneus*, *scopulorum*, *delaeii*, *ochoterenai*, *floresii*, *pectinatus* var. *rigidissimus*, *websterianus*, *tayopensis*, *longisetus* u.a.m. Preise sFr. 7,- bis 25,-

Mamillaria: *painterii*, *dadsonii*, *lenta*, *goldii*, *barbata*, *cowperae*, *teresae* u.a.m. Preise sFr. 6,- bis 16,-

Ariocarpus: *agavoides*, *furfureus*, *kotschoubeyanus*, *intermedius*, *lloydii*, *fissuratus*, *retusus*, *retusus* var. Preise sFr. 8,- bis 25,-

Lophophora williamsii Preise sFr. 7,- bis 15,-

Ortocactus macdougallii Preis SFr. 10,-

Discocactus horstii, wieder erhältlich, sowie alle anderen Arten der HU-Serie.

Uebelmannia: Alle 10 Arten wieder erhältlich, neu *meninensis* var. *rubra*.

Es handelte sich durchgängig um starke, blühreife Exemplare. Wer will, kann die angegebenen Preise mit den heutigen für aus Samen gezogene Jungpflanzen vergleichen! Jeder Vergleich wird ergeben, dass die Preise für die ‚Importen‘ zu niedrig sind, weil die ökologischen Folgekosten der Pflanzenräuberei, der Verlust von Nachhaltigkeit und Biodiversität, nicht in ihnen enthalten sind. Wahrhaftig goldene Zeiten für Pflanzenräuber waren das, schlechte Zeiten für Naturschützer. Mexiko hat als erstes Land begriffen, was für ein kostbarer Schatz seine Kakteen waren und erließ ein Ausfuhrverbot, noch vor dem Inkrafttreten von CITES. Auch heute sind die Kakteen Mexikos besser geschützt als die anderer Länder. Doch nach und nach entwickeln auch die großen Kakteenländer Südamerikas Stolz auf diese Pflanzen, die es nur bei ihnen gibt und nirgendwo sonst auf der Welt und verstärken ihre Schutzbemühungen.

Doch auch mit Artenschutzabkommen und Ausfuhrverboten ist die Sache der Kakteen noch nicht gewonnen. Als *Geohintonia mexicana* entdeckt und beschrieben wurde, gab es einen regelrechten ‚Rummel‘ um die neue sensationelle Gattung, über den Charles Glass, einer der Autoren der Neuheit, eine Geschichte geschrieben hat, die ich hier nacherzählen möchte.

Der Geohintonia-Rummel

„*The circus has come to the town.*“ Gerald Durrell, *The Aye-aye and I*

Kurze Zeit nachdem die *Erstbeschreibung* von Charles Glass und Fitz Maurice veröffentlicht worden war, tauchten in Mexiko schon die ersten Kakteendiebe auf. Ein gewisser Herr aus Österreich – ganz gewiss kein ehrenwerter Charakter – machte sich an den Mitarbeiter der Hintons heran, der George Hinton auf seinen Expeditionen begleitet hatte, und versuchte, ihn zu bestechen. Wenn er ihm verraten würde, wo die Pflanze wächst, bekäme er eine Belohnung von 200 Dollar! Dieses Angebot wurde abgelehnt, aber am nächsten Tag erschien der Herr aus Österreich wieder und bot das Doppelte: 400 Dollar. Doch dieses Gespräch wurde zufällig von Frau Hinton mitgehört und sie warf diesen Lumpen hochkant hinaus. Nach seinem misslungenen Bestechungsversuch war klar, dass der Österreicher auf Kakteen aus war und deswegen wurde die für CITES zuständige Behörde benachrichtigt. Bei seiner Ausreise wurde der Mann dann verhaftet; er hatte vier Koffer mit Kakteen bei sich, darunter 280 Exemplare vom seltenen *Ariocarpus fissuratus*, der durch diesen Raub gleich noch seltener geworden war. In einem mexikanischen Gefängnis konnte er anschließend darüber nachdenken, was er falsch gemacht hatte. Vielleicht kam er sogar drauf.



Bild 346: *Geohintonia mexicana*, ein Sämling am Standort (Aufnahme: Carlos Velazco ©)

Im Jahr 1992 trafen sich die Vorstandsmitglieder der amerikanischen Gesellschaft für Kakteen und andere Sukkulenten (CSSA) zu einer Tagung in Mexiko und besichtigten bei dieser Gelegenheit auch die imponierenden (und damals noch intakten) Standorte von *Geohintonia* und *Aztekium hintonii*. Zweieinhalb Jahre später wollten Vertreter der IOS (Internationale Organisation für Sukkulente-Forschung) das gleiche tun. Sie trafen jedoch ein Habitat an, das sich in der Zwischenzeit enorm verändert hatte. Und zwar nicht zu seinem Vorteil. Bereits auf dem Weg zum Standort trafen sie auf Einheimische, die gerade dabei waren, eine Imbissbude zu errichten – für die vielen *Geohintonia*-Touristen, die hier in Form einer beständigen Karawane unterwegs waren und denen man Getränke und kleine Mahlzeiten anbieten wollte. Ein lohnendes Geschäft, denn einmal sollen nicht weniger als 16 Fahrzeuge mit Touristen und Kakteenjägern gleichzeitig eingetroffen sein. Die IOS-Leute fuhren weiter und es wurde noch verrückter, denn plötzlich kam ihnen ein junger Mann auf einem Fahrrad entgegen, der auf sie zuzuging und ohne lange Vorrede wissen wollte, wie viele Säcke voll Pflanzen er ihnen verkaufen dürfe.

Zur gleichen Zeit wurden in Deutschland von einem bekannten Samenhändler bereits *Geohintonia*-Samen in Portionen zu zehntausend Korn angeboten. Und ein tschechischer Student brüstete sich

damit, sein Studium mit dem Sammeln von Kakteensamen zu finanzieren. Gerüchten zufolge gab es Samendiebe, die den Kakteen die Köpfe abschlugen, um später in aller Seelenruhe die Scheitelwolle nach Samenkörnern durchsuchen zu können.

Ein Albtraum für jeden Naturschützer! Doch dann kam schließlich die Wende zum Guten. Die Einheimischen begriffen, dass es ihre Kakteen waren, die hier wuchsen, und zwar *nur hier*, dass sie deswegen weltweit einmalig waren und dass sie von den Kaktusdieben letztlich nur beraubt wurden. Damit schlug die Stimmung um. Windschutzscheiben wurden eingeworfen und die Fahrzeuge der Touristen wurden demoliert. Der Rummel war zu Ende, die Buden wurden abgeräumt und das fahrende Volk zog weiter.

Das Schicksal der ‚Importen‘

„In Kew hat es hin und wieder sehr schöne Stücke der Allergrößten gegeben, aber sie haben nie länger als etwa ein Jahr gelebt. Stets sind sie geschrumpft, bis sie schließlich, wegen des Mangels ausreichender Ernährung und anderer unzureichender Bedingungen, zusammengebrochen und verfault sind.“
W. Watson, Cactus Culture for Amateurs, 1889

Die meisten der ‚Importen‘ waren dem baldigen Tod geweiht. Der *Echinocactus ingens* (heute zu *E. platyacanthus* gestellt) wurde 1837 für die Wissenschaft entdeckt und beschrieben. Ein mächtiges Exemplar von 3 Metern Umfang und fast eben solcher Höhe brachte man in der Folgezeit nach England (‚back home‘, wie die Engländer sagen) und es vegetierte in Kew Gardens bei London gerade noch einmal bis 1846 in ‚Kultur‘, bevor es endgültig einging. Dieses Exemplar muss uralt gewesen sein. Es hat hunderte von Jahren der mexikanischen Sonne und Dürre getrotzt, ist Jahr um Jahr gewachsen, hat geblüht, hat Samen und Nachkommen erzeugt, um dann nach wenigen Jahren im englischen Nebel zu verfaulen. Was für ein Ende!



Bild 347: *Echinocactus platyacanthus*
(Aufnahme: Dr. Jürgen Gad ©)

Kleinere Stücke starben rascher, weil sie weniger Substanz hatten. Die Kakteendiebe sammelten natürlich nicht selbst, sondern sie sagten den Indios, welche Pflanzen sie haben wollten und wieviel sie dafür zahlen würden. Und dann zogen die Einheimischen aus, bewaffnet mit Hacke und Spaten, und gruben oder hackten die Pflanzen aus der Erde und warteten auf den Aufkäufer, der manchmal wieder kam und manchmal auch nicht. Wenn er nicht kam, lagen die Kakteen auf einem Haufen und verrotteten langsam. Beim Aushacken wurden die Pflanzen natürlich stark beschädigt, die Hauptwurzel wurde abgetrennt und es entstanden Wunden, durch die Krankheitserreger eindringen konnten. Kamen die Pflanzen dann tatsächlich noch lebend in Europa an, dann musste der Kakteenfreund sehen, wie er diese wurzellosen Strünke zu neuem Leben erwecken konnte. Blieben sie wurzellos, dann verdorrten oder verfaulten sie. Trieben sie neue Wurzeln aus, dann waren das meistens nur dünne lange Fäden von Seitenwurzeln, die die abgehackte Hauptwurzel niemals ersetzen

konnten. Aus diesem Grund wurden viele der ‚Importen‘ gepfropft, was aber häufig misslang, weil die ausgetrockneten Exemplare auch auf der saftigsten Unterlage nicht anwachsen konnten. Und wenn sie trotzdem anwachsen, dann verloren sie bald das typische ‚wilde‘ Aussehen, wegen dem sie gekauft worden waren.

An beiden Enden dieser seltsamen ‚Wertschöpfungskette‘ standen also Verlierer. Die Einheimischen erhielten nur Pfennigbeträge dafür, dass sie ihre heimische Flora plünderten, und der Kakteenfreund in Europa wurde betrogen, weil seine Freude an den ‚Importen‘ nur von kurzer Dauer war.

Als sehr junger Mensch hat der Autor einmal in einer Import-‚Gärtnerei‘ gearbeitet. Das war 1972, ich ging in die elfte oder zwölfte Klasse und nach dem Unterricht fuhr ich mit dem Moped hinüber nach Wiesbaden, um dort ‚Importen‘ in großen Gewächshäusern in ein gelbes Granulat zu stecken, in dem sie sich bewurzeln sollten. Das Artenschutzabkommen CITES gab es damals noch nicht (es kam erst ein Jahr später), die Einfuhr von Kakteen aus Südamerika war folglich legal, aber nicht die aus Mexiko, denn die Mexikaner hatten bereits strenge Ausfuhrverbote. Doch Mexiko hat eine sehr lange Grenze und der Kakteendieb, der uns von dort aus mit Ware versorgte, kannte etliche Schlupflöcher. Er schickte uns alles, was selten war. *Mammillaria perbella*, *M. theresae*, *M. goldii*, *M. saboae*, *Gymnocactus*, *Thelocactus*, Ariocarpen, mehrköpfige Exemplare von *Epithelantha micromeris* und gewaltige alte Stücke von *Astrophytum capricorne*, die wegen ihrer langen biegsamen Dornen *senilis* genannt wurden, und von denen jedes einzelne nicht weniger als 20 bis 25 Zentimeter hoch war. Nie wieder habe ich solche schönen *Astrophyten* gesehen.



Bild 348: *Astrophytum capricorne*

Zu meinen Aufgaben gehörte es auch, die Leichen einzusammeln und mit der Schubkarre auf den Komposthaufen zu fahren. Der lag hinter den Gewächshäusern, an einer Stelle, die von den Kunden nicht eingesehen werden konnte. Es ist ganz erstaunlich, wie schnell ein großer Kaktus verfaulen kann. Diese prächtigen *Astrophyten* liefen regelrecht aus; aus der Stelle, die durch das Abhacken der Hauptwurzel entstanden war, ergoss sich ein dünnflüssiger brauner Brei der Verwesung; die starre Außenhülle jedoch blieb stehen, man hätte diese Mumien trocknen und in einer Vitrine ausstellen können. Oder mit Gießharz ausgießen.

Internationaler Schutz – Kakteen und CITES

Am 3. März 1973 trat in Washington das Abkommen CITES¹⁹ in Kraft, das den Handel mit gefährdeten wildlebenden Pflanzen- und Tierarten zwischen den Staaten regelt. Nach dem Ort der Erstunterzeichnung wird das Abkommen auch als Washingtoner Artenschutzübereinkunft, kurz WA, bezeichnet. Je nach ihrem Gefährdungsgrad sind die Arten einem der Anhänge zugeordnet, wobei der Anhang I die am stärksten gefährdeten Arten umfasst. Weil alle Kakteen streng geschützt sind, haben für sie (und für uns!) nur die Anhänge I und II Relevanz.

Der Anhang I enthält vom Aussterben bedrohte Arten, die durch den Handel beeinträchtigt werden oder beeinträchtigt werden könnten.

Der Anhang II enthält Arten, deren Erhaltungssituation zumeist noch eine geordnete wirtschaftliche Nutzung unter wissenschaftlicher Kontrolle zulässt. Das sind alle wildlebenden Arten, die nicht im Anhang I aufgeführt sind, mit den Ausnahmen *Pereskia*, *Pereskopsis* und *Quiabentia*.

Für alle Kakteen, ob sie nun in Anhang I oder II aufgeführt sind, gilt gleichermaßen: Wer wildlebende Exemplare dieser Arten einführen will, benötigt eine Erlaubnis zum Erwerb der Pflanzen, sowie eine Ausfuhrgenehmigung des Herkunftslandes und eine Einfuhrgenehmigung des Ziellandes, die von den zuständigen Behörden erteilt werden. In Deutschland in das Bundesamt für Naturschutz in Bonn zuständig. Auch für in Kultur gezogene Exemplare der WA I-Arten werden Genehmigungen benötigt, nicht allerdings für den Handel innerhalb der EU.

Im Anhang WA I sind zurzeit folgende Arten enthalten:

<i>Ariocarpus</i> spp.	<i>Pachycereus militaris</i>
<i>Astrophytum asterias</i>	<i>Pediocactus bradyi</i> (einschließl. <i>P. despainii</i> = <i>P. bradyi</i> subsp. <i>despainii</i>)
<i>Aztekium ritteri</i>	<i>Pediocactus knowltonii</i>
<i>Coryphantha werdermannii</i>	<i>Pediocactus paradinei</i>
<i>Discocactus</i> spp.	<i>Pediocactus peeblesianus</i>
<i>Echinocereus ferreirianus</i> subsp. <i>lindsayi</i>	<i>Sclerocactus (Pediocactus) sileri</i>
<i>Echinocereus schmollii</i>	<i>Pelecyphora</i> spp.
<i>Echinomastus (Sclerocactus) erectocentrus</i>	<i>Sclerocactus brevibamatus</i> subsp. <i>tobuschii</i>
<i>Echinomastus (Sclerocactus) mariposensis</i>	<i>Sclerocactus glaucus</i>
<i>Escobaria minima</i>	<i>Sclerocactus mesae-verdae</i>
<i>Escobaria sneedii</i> subspp.	<i>Sclerocactus nyensis</i>
<i>Mammillaria pectinifera</i>	<i>Sclerocactus papyracanthus</i>
<i>Mammillaria solisioides</i>	<i>Sclerocactus pubispinus</i>
<i>Melocactus conoidens</i>	<i>Sclerocactus wrightiae</i>
<i>Melocactus deinacanthus</i>	<i>Strombocactus</i> spp.
<i>Melocactus glaucescens</i>	<i>Turbincarpus</i> spp.
<i>Melocactus paucispinus</i>	<i>Uebelmannia</i> spp.
<i>Obregonia denegrii</i>	

¹⁹ CITES – Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora

Internationaler Schutz – Kakteen und CITES



Bild 349: WA I-Art *Ariocarpus fissuratus*



Bild 350: WA I-Art *Aztekium ritteri*



Bild 351: WA I-Art *Obregonia denegrii*



Bild 352: WA I-Art *Strombocactus disciformis*



Bild 353: WA I-Art *Turbinicarpus pseudopectinatus*



Bild 354: WA I-Art *Pelecyphora asseliformis*

Internationaler Schutz – Kakteen und CITES

Diese Liste bespricht dem Stand vom 1. Juli 2008; die aktuelle Fassung des Anhangs kann im Internet unter www.cites.org (dort *Official documents* → *Appendices* → *Appendices I, II and III*) eingesehen werden. Für alle wildlebenden Kakteen, die nicht im Anhang I aufgeführt sind, gelten die Bestimmungen von Anhang II. Cultivare der bunten, chlorophyllfreien Mutanten sind von den CITES-Bestimmungen ausgenommen, sofern sie auf eine der folgenden Unterlagen aufgepfropft sind: *Harrisia ‚Jusbertii‘*, *Hylocereus trigonus* oder *Hylocereus undatus*. Das ist so, um zu verhindern, dass jemand eine geschützte Art als Unterlage benutzt, um die Bestimmungen zu umgehen. Ferner sind ausgenommen Cultivare von *Opuntia microdasys* und die Züchtungen von *Hatiora x graeseri*, *Schlumbergera x buckleyi*, *Schlumbergera russelliana x Schlumbergera truncata*, *Schlumbergera orssichiana x Schlumbergera truncata*, *Schlumbergera opuntioides x Schlumbergera truncata*, *Schlumbergera truncata*, also die beliebten Oster- und Weihnachtskakteen.

Ausgenommen vom WA sind ferner folgende Pflanzenteile:

- a) Samen und Pollen – jedoch NICHT Samen von mexikanischen Kakteen,
- b) Sämlinge und Sprosse aus Gewebekulturen,
- c) Blüten von in Kultur vermehrten Pflanzen,
- d) Früchte, sowie Produkte daraus, von in Kultur vermehrten Pflanzen und
- e) Sprossglieder, sowie Produkte aus ihnen, von eingebürgerten von in Kultur vermehrten Pflanzen der Gattung *Opuntia* (Untergattung *Opuntia*).

Schutzmaßnahmen

„Wir können also nur hoffen, daß sich eines Tages auch diese Rarität wieder in unseren Sammlungen zeigen wird.“ Dr. Bohumil Schütz 1973 über *Astrophytum ‚crassispinum‘*

Warum sollen wir seltene Arten schützen? Das oft genannte Argument, der Mensch habe nicht das Recht, andere Arten auszurotten, ist zwar völlig richtig, wird aber nicht von jedem akzeptiert. Deshalb seien hier drei weitere stichhaltige und weniger moralinsaurer Gründe aufgeführt.

Warum schützen?

„Man hat viele unkultivierbare Exemplare in Massen gesammelt, und sicher auch manche der größeren Fruchträger umgehauen, da sehr viele Samen herübergebracht wurden.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930, zu *Cephalocereus senilis*

Es geht, erstens, um die nachhaltige Nutzung für die Heimatländer. Wer Kakteen ausgräbt und als ‚Importen‘ verkauft, kann jede Pflanze nur einmal nutzen, nur einmal aus ihr Gewinn erzielen. Das ändert sich aber, wenn ein Teil der Samen geerntet und verkauft wird. Dieser Nutzen scheint zunächst viel geringer zu sein, weil aber eine Pflanze über viele Jahre Samen produziert, ist der Erlös am Ende deutlich höher – vor allen Dingen ist er nachhaltig, weil bis zum natürlichen Tod der Mutterpflanze genug Nachwuchs herangewachsen ist. Eine noch bessere Art der Nutzung ist der in den letzten Jahren beliebt gewordene Ökotourismus. Während Kakteenfreunde früher an organisierten Sammelreisen, meistens nach Mexiko, teilnahmen, um eigene ‚Importen‘ zu erbeuten, sind heute Fotosafaris sehr beliebt. ‚Erlegt‘ werden die Kakteen nicht mehr mit Hacke und Schaufel sondern mit der digitalen Spiegelreflex und Videokamera. Diese Form der Nutzung ist besonders nachhaltig, weil man einen schönen Kaktus am Standort oder ein imposantes Biotop beliebig oft fotografieren kann, ohne dass sie dabei ‚verbraucht‘ werden. Eine besonders gute Form der nachhaltigen Nutzung ist die Anzucht von Kulturpflanzen in den Heimatländern selbst, was noch lange nicht selbstverständlich ist. In seinem Aufsatz von 1997 über den Rummel um *Geohintonia* schreibt Charles Glass: „Es gibt in Mexiko praktisch keine Gartenbaubetriebe, die einheimische Kakteen und andere Sukkulente heranziehen. Wir stehen vor der irrwitzigen Situation, dass mexikanische Kulturpflanzen für den mexikanischen Markt von holländischen oder kalifornischen Gärtnereien importiert werden müssen!“ Das ist quasi: ‚Importen‘ paradox.

Zweitens sind Kakteen oft Träger von pharmakologisch wirksamen Substanzen, das trifft nicht nur auf *Lophophora williamsii* und andere ‚Rauschgiftkakteen‘ zu, sondern auch auf etliche weitere Arten. Fast alle Kakteen besitzen Alkaloide. Wir haben hier mögliche Quellen für künftige Arzneimittel, von denen die meisten noch völlig unerforscht sind. Die Einheimischen wussten um die Wirksamkeit der Kakteen und haben seit eh und je Kakteen als Heilpflanzen genutzt. Die mexikanische Volksmedizin verwendet heute noch *Opuntia* als Heilmittel gegen Bluthochdruck, Diabetes und Übergewicht. Nicht bei allen Anwendungen kann die wissenschaftliche Medizin die Wirksamkeit dieser Drogen bestätigen, aber es gibt zum Teil sehr spannende Ergebnisse. Indonesische Ärzte haben aus *Pereskia bleo*, die ebenfalls in der Volksmedizin eine Rolle spielt, einen Extrakt herstellen können, der Krebszellen umbringen soll. Das wird nicht die letzte Entdeckung auf diesem Gebiet sein, aber solche Entdeckungen sind nur möglich, wenn die Kakteen erhalten bleiben.

Das letzte Argument, das ich anbieten möchte, hat wieder etwas mit Nachhaltigkeit zu tun, denn Artenschutz ist immer auch Nachwuchsschutz, Nachwuchspflege; und das gilt nicht nur für den Nachwuchs der Kakteen, sondern auch für den der Kakteenfreunde. Seit geraumer Zeit klagen die Ortsgruppen der Deutschen Kakteengesellschaft über Nachwuchsprobleme – die Beschäftigung mit den Dornigen wird immer mehr zu einem Hobby der Mittelalten und Älteren. Wie kann die Kakteenkunde für junge Leute attraktiver gemacht werden? Sicherlich nicht durch das Ausrotten der Arten. Welchen Reiz hat eine Mexikoreise für den künftigen Kakteenfreund, wenn man ihm Gipsfelsen zeigen kann, wo früher einmal die legendäre, jetzt aber leider erloschene *Geohintonia* wuchs? Wer würde für eine solche Reise viel Geld ausgeben? Nachhaltigkeit des Kakteenhobbys setzt den Erhalt der Arten und Standorte voraus, sonst wandert der Nachwuchs vielleicht zur Philatelie ab, wo es zwar wirklich hübsche Marken mit Kakteenmotiven gibt, die aber kein Ersatz sein können für die Beschäftigung mit der lebenden Pflanze.

Bild 355: *Yavia cryptocarpa*Bild 356: *Aztekium hintonii*Bild 357: *Turbinicarpus klinkerianus*

Wie schützen?

„Selbstverständlich gibt es auch unter den Kakteenjägern Leute, die keine Schongesetze kennen und alles über den Haufen hauen. Die mexikanische Regierung hat jetzt den Export der Senilissamen und -pflanzen verboten.“
Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Jeder Kakteenfreund sollte als Selbstverständlichkeit die CITES-Regeln beachten, also keine Einfuhr der geschützten Arten ohne die notwendigen Genehmigungen des Ausfuhr- und des Einfuhrlandes. Darüber hinaus hat die IOS (Internationale Organisation für Sukkulente-Forschung) einen Katalog mit Verhaltensregeln aufgestellt, deren Einhaltung für Wissenschaftler, Gärtnereien und private Sammler eine Ehrensache sein muss. Hier sind die IOS-Verhaltensregeln für den Liebhaber:

Verhaltensregeln für Kakteenfreunde

Machen Sie die erfolgreiche Kultur zu Ihrem Hauptziel und nicht die Größe Ihrer Sammlung oder die Seltenheit der Pflanzen.

Kaufen Sie ausschließlich in Kultur aufgezogene Pflanzen und denken Sie daran, dass Ihre Kaufentscheidung den Markt beeinflusst.

Kaufen Sie keine ‚Importen‘, auch nicht um ein einzelnes Stück zu retten. Wir wollen die Arten retten und keine Einzelstücke. Nur wenn die Importeure auf ihrer Ware sitzenbleiben, werden sie aufhören, Wildpflanzen zu importieren.

Erleben Sie die Freude der Aufzucht aus Samen. Einige der seltenen oder ‚schwierigen‘ Arten erfordern Geduld und Geschick, aber belohnen Sie um so mehr!

Führen Sie Buch darüber, wann und von wem Sie Ihre Pflanzen oder Samen bezogen haben und registrieren Sie alle Angaben: Sammelnummer, Standort und weitere Daten; sie sind für den ernsthaften Liebhaber genau so wichtig wie der Name auf dem Etikett.

Versuchen Sie seltenes und dokumentiertes Material zu vermehren und geben Sie die Pflanzen weiter an andere Liebhaber.

Benachrichtigen Sie die IOS, wenn Sie den Verdacht haben, dass ein Händler gegen die gesetzlichen Vorgaben verstößt.

Natürlich sind Kakteen am Standort nicht nur durch Kakteenjäger und illegales Aufsammeln bedroht, sondern auch durch Zerstörung der Lebensräume. Genau wie in Europa werden in den Heimatländern der Kakteen ständig neue Straßen gebaut, Siedlungen angelegt und Land urbar gemacht, um den Hunger der wachsenden Bevölkerung zu stillen. Hier helfen oft nur Umsiedlungen als Mittel der Wahl. Meistens sind sie erfolgreich, ebenso wie andere Biotop-Schutzmaßnahmen. In seinem Buch „The Cactus Family“ gibt Edward F. Anderson einige Beispiele für gelungene Rettungsaktionen: Als im US-Bundesstaat New Mexico der San Juan-Fluss aufgestaut werden sollte, hatte man große Befürchtungen um *Pediocactus knowltonii*, der an den Abhängen der Ufer wuchs. Obwohl der Wasserspiegel des Staudamms am Ende 15 Meter niedriger war als berechnet, die Pflanzen also nicht überflutet wurden, ging nach dem Bau des Staudamms die Population auf 250 Exemplare zurück. Nach dem Aufkauf von Flächen und deren Schutz durch Einzäunung stieg die Anzahl der Pflanzen in den darauf folgenden zwanzig Jahren wieder bis auf etwa 10.000 Stück an, von denen einige umgesiedelt wurden. Auch der natürliche Standort von *Echinocactus grusonii* in der Nähe von Zimapán in Mexiko war durch einen Dammbau gefährdet. Hier genehmigte die mexikanische Regierung eine Umsiedlungsaktion, die von der Freien Universität Mexiko-Stadt durchgeführt wurde. Durch die Baumaßnahmen und die Umsiedlung ist das natürliche Vorkommen am ursprünglichen Standort praktisch erloschen; die Art lebt aber weiter in den umgesiedelten Exemplaren sowie in unzähligen Kulturpflanzen.



Bild 358: *Echinocereus grusonii* – gibt's fast in jedem Blumenladen, am Standort praktisch erloschen

Auch *Pelecypora asseliformis* war das Objekt einer erfolgreichen Umsiedlung. Nördlich der Stadt San Luis Potosí sollte eine Autobahn gebaut werden und die geplante Trasse verlief unglücklicherweise durch ein Gebiet, in dem *Pelecypora asseliformis* vorkam. Auch hier konnte wieder mit der Genehmigung der Behörden eine Rettungsaktion durchgeführt werden, bei der einige hundert Exemplare von *P. asseliformis* und *Mammillaria aureilanata* in den botanischen Garten von San Miguel de Allende umgesetzt wurden.

Mit diesen Pflanzen können Erhaltungszuchten durchgeführt werden. Eine andere Möglichkeit sind Schutzsammlungen, die für den Erhalt einer ganzen Gattung eingerichtet werden. In ihrem bereits 1977 veröffentlichten ‚Aktionsplan‘ hat die IOS die Einrichtungen von solchen Schutzsammlungen vorgeschlagen, aber leider hat sich außer ein oder zwei löblichen Ausnahmen noch nicht viel getan. Im Frankfurter Palmengarten existiert eine Schutzsammlung *Notocactus* (heute zu *Parodia*), in der die zu dieser Gattung gehörigen Arten erhalten werden. Viele wertvolle Sammlungen sind in Privathand, in denen seltene und wertvolle Arten gepflegt werden. Auch diese Privatsammlungen können zum Schutz beitragen; wichtig sind Vermehrung und Dokumentation – eine Kooperation mit der IOS sollte von den Besitzern angestrebt werden.

Anderson erwähnt, dass parallel zu der Umsetzungsaktion von *Pediocactus knowltonii* ein Absolvent der Staatsuniversität von New Mexico ein Verfahren für die Vermehrung dieser Art durch Gewebekulturen entwickeln wollte. Für etliche Kakteenarten wurden mittlerweile erfolgreich Gewebekulturen angelegt, eine sehr vielversprechende Methode, über die im folgenden Abschnitt berichtet wird.

Neue Wege: Vermehrung durch Zellkulturen

„Gläser für Babynahrung sind hervorragende und kostengünstige Kulturgefäße.“
Rick Walker, Tissue Culture in the Home Kitchen (Gewebekultur in der Küche), 1998

Die Zell- oder Gewebekultur von Kakteen, die dazu dient, unter sterilen Bedingungen und in kurzer Zeit viele Pflanzen zu produzieren, ist durchaus keine ganz neue Idee. Bereits 1958 versuchte King Kakteen auf diese Weise zu vermehren. Doch erst nachdem Murashige und Skoog 1962 das nach ihnen benannte Standardmedium entwickelt hatten, machte diese Technik Fortschritte. In den 70er Jahren wurden erstmals erfolgreiche Gewebekulturen von *Mammillaria prolifera*, *M. hahniana* subsp. *woodsii* und *M. elongata* angelegt.

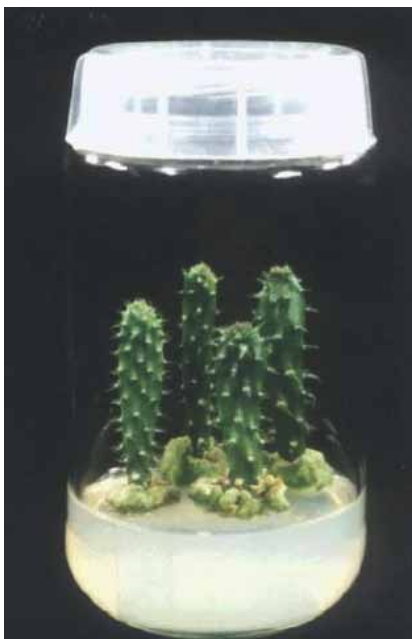


Bild 359: Gewebekultur von *Opuntia* in einem Gläschen (Aufnahme aus Gomes *et al.*, 2006)

Wie es geht

„Ich empfehle Schnellkochtöpfe für jede ernsthafte Arbeit mit Gewebekulturen.“
Rick Walker, Tissue Culture in the Home Kitchen (Gewebekultur in der Küche), 1998

Zellen oder Gewebe von Pflanzen werden unter sterilen Bedingungen, also keimfrei, auf oder in einem künstlichen Nährmedium, quasi ‚im Reagenzglas‘ vermehrt. Weil das Nährmedium alles enthält, was eine Pflanze zum Leben benötigt (Wasser, Mineralsalze, Zucker, Vitamine) wachsen die Gewebekulturen sehr rasch heran. Mit der Zugabe von Pflanzenhormonen kann gesteuert werden, ob das Gewebe in der Kultur wachsen oder sich zu neuen Pflanzen differenzieren soll. Pauschal gilt: Für Wachstum, also Zellteilungen, werden Auxine zugegeben, die Ausbildung von Seitensprossen wird durch Cytokinine angeregt, und für die Wurzelbildung wird ein hormonfreies Nährmedium verwendet (mehr zu Pflanzenhormonen siehe Kasten auf Seite 251).

Die Weiterkultur der bewurzelten Pflanzen erfolgt dann in Töpfen mit Bimskies oder Vermiculite, wobei wichtig ist, dass die jungen Pflanzen, die aus der künstlichen Atmosphäre der Laborgläser kommen, ganz langsam an die ‚harten‘ Bedingungen der Außenwelt herangeführt werden. Am Anfang werden die Töpfe mit einer Glasscheibe bedeckt und das Substrat wird stärker feucht gehalten als bei der normalen Topfkultur.

Das künstliche Medium von Murashige und Skoog (MS-Medium)

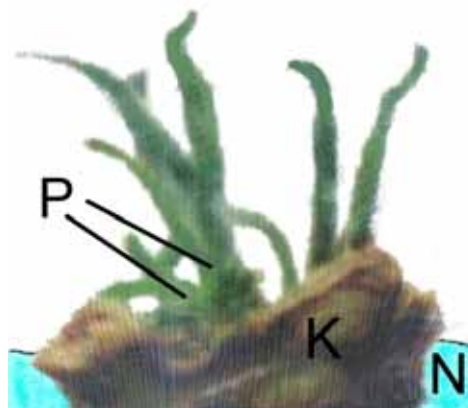
Basisrezept:

1) Mineralsalze: NH_4NO_3 400; KCl 65; KNO_3 80; KH_2PO_4 12,5; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 144; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 72; NaFe-EDTA 25; H_3BO_3 1,6; $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 6,5; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 2,7; KI 0,75

2) Organische Verbindungen: 3-Indolylessigsäure 2,0; Kinetin 0,2; Thiamin · HCL 0,1; Nikotinsäure 0,5; Pyridoxin · HCL 0,5; Glyzin 2,0; m-Inosit 100; Edamin 1.000; Rohrzucker 20.000; Agar 10.000.

Alle Angaben in Milligramm pro Liter Medium. Der pH-Wert wird vor dem Sterilisieren auf 5,7 eingestellt. Der Agar dient der Verfestigung des Mediums.

Bild 360: Kalluskultur von *Astrophytum caput-medusae* (Zeichnung nach einer Aufnahme von www.cactus-art.biz²⁰)



N = Nährmedium
K = Kallus
P = junge Pflanzen

Für die Gewebekultur eignen sich fast alle Teile der Pflanze: Areolen, Warzen oder Sämlinge für die sogenannte Meristemkultur und Wurzelspitzen oder Gewebestückchen, die man aus dem Mark aussticht, für die Kalluskultur. Bei allen Varianten wird die Mutterpflanze weitgehend geschont, am meisten natürlich bei den Entnahme von Wurzelspitzen. Leider ist die Kultur von Wurzelspitzen auch die schwierigste von allen.

²⁰ CACTUS ART Nursery, Ravenna, Italien

Meristemkultur

„Ich reinige meine Hände mit Seife und Wasser, und reibe sie mit Isopropanol ein. Einmalhandschuhe aus Plastik können bei Bedarf auch getragen werden.“ Rick Walker, Tissue Culture in the Home Kitchen (Gewebekultur in der Küche), 1998

Wir betrachten die praktische Durchführung an zwei Beispielen. Zuerst eine Meristemkultur, die von Sämlingen ausgeht (wir werden dann auch sehen, warum es ‚Meristemkultur‘ heißt). Nach Desinfizierung der Samen mit pilz- und bakterientötenden Mitteln werden sie in einer sterilen Glasschale auf feuchtem Filterpapier ausgesät. Zwei bis drei Wochen nach dem Auskeimen kommen die Sämlinge auf ein festes Nährmedium, das Auxin und Cytokinin enthält. Dadurch kommt es zu einer starken Zellteilung und zum Austreiben der seitlichen Meristeme, die Nebensprosse ausbilden. Wenn man will, dann ist der kleine Sämling mit seinen vielen Seitensprossen eine künstliche monströse Form! Nach drei bis vier Monaten werden die Seitensprosse mit einem Skalpell abgetrennt und auf die gleiche Art weiterkultiviert. Auf diese Weise erhält man bald große Mengen Sprossköpfe. Zur Bewurzelung werden diese auf einen hormonfreien Nährboden gesetzt, in den sie bald Wurzeln austreiben wie ein normaler Steckling. Nachdem das anhaftende Nährmedium sorgfältig von den Wurzeln abgespült wurde, kann die Pflanze in einen Topf mit Vermiculite oder Bimskies überführt werden. Wichtig ist das vollständige Abspülen, weil die Nährbodenreste leicht von Bakterien und Pilzen besiedelt werden. Die Töpfe werden zuerst mit einer Glasscheibe abgedeckt, die erst allmählich entfernt wird, damit sich die Pflanze langsam an die trockenere Umgebungsluft gewöhnen kann. Aus dem gleichen Grund wird das Substrat (Bims oder Vermiculite) jeden zweiten Tag befeuchtet.



Bild 361: *M. haageana* subsp. *san-angelensis*, Umstellung auf Topfkultur
(Aufnahme aus Rubluo et al, 2002 ©)

Kalluskultur

„Der Schlüssel für die erfolgreiche Übertragung der Pflänzchen in Erde ist das sehr sorgfältige Entfernen des Mediums von den Wurzeln.“ Rick Walker, Tissue Culture in the Home Kitchen (Gewebekultur in der Küche), 1998

Ausgangspunkt sind Wurzelspitzen oder Stücke des Markgewebes, das man mit einem speziellen Gerät – auch bei wildlebenden Exemplaren – sehr schonend ausstechen kann. Geerntet werden kleine Gewebezylinder von wenigen Millimetern Durchmesser und Länge. Diese werden nach der Behandlung mit keimtötenden Substanzen in Gefäße mit einem festen Nährboden überführt, der außer

den Mineralsalzen, Zucker und Vitaminen noch das Pflanzenhormon Auxin (aber kein Cytokinin!) enthält. An den Wundstellen der Wurzelspitze oder der Gewebestückchen bildet sich Kallus, eine Schicht undifferenzierter Zellen, wie bei einem normalen Steckling auch. Durch das Auxin im Nährboden kommt es aber, anders als beim Steckling, zu einer starken Kalluswucherung und damit zu unförmigen Zellklumpen, die weniger wie Kaktus aussehen als wie ein Häufchen grüner Panade oder Zitronat. Diese Kallusklumpen können immer wieder zerschnitten und die Teile in neue Gefäße überführt werden. Damit sich Sprosse ausbilden können, wird dem Nährboden Cytokinin beigegeben (bei manchen Arten Cytokinin und Auxin). Unter der Wirkung des Pflanzenhormons Cytokinin organisieren sich die undifferenzierten Kalluszellen zuerst zu Meristemen und dann zu Sprossköpfen, die ebenso wie bei der Meristemkultur abgetrennt und bewurzelt werden können.

Schwierigkeiten bei der Gewebekultur

„Viele von diesen Chemikalien sind gefährlich – erbgutverändernd oder krebserregend – und nicht wirklich dazu geeignet, um in der Küche verwendet zu werden.“ Rick Walker, *Tissue Culture in the Home Kitchen* (Gewebekultur in der Küche), 1998

Auf den ersten Blick sehen Zell- und Gewebekulturen so einfach aus, dass sie sogar dem erfahrenen Liebhaber offen zu stehen scheinen und tatsächlich gibt es in den USA (wo sonst?) etliche Pflanzenfreunde, die sich damit beschäftigen. Erst der zweite Blick offenbart die Probleme, besonders bei Kakteen. Es gibt kein Universalrezept, das auf alle Arten passt und deswegen muss für jede einzelne Art das Ablaufschema in langwierigen Versuchsreihen individuell ausgearbeitet werden. Das betrifft hauptsächlich die Art, die Konzentration sowie die Kombination der notwendigen Pflanzenhormone. Manche Arten brauchen zum Sprossen Auxin und Cytokinin, manche brauchen nur Cytokinin, bei einigen ist eine hohe Konzentration notwendig, bei anderen eine niedrige, bei manchen wirkt nur ein ganz bestimmtes Cytokinin und andere versagen und so weiter. Auch der Zuckergehalt des Nährbodens muss eventuell optimiert werden, da Kakteen hier oft sensibel sind. Zudem treten bei Gewebekulturen immer wieder glasig wirkende Sprosse auf (Hyperhydrizität), die sich nach Abtrennen nicht bewurzeln und damit wertlos sind. Darum verwundert es nicht, dass erst für wenige Kakteenarten praxistaugliche Verfahren entwickelt wurden, wie zum Beispiel für *Mammillaria san-angelensis* (*M. haageana* subsp. *san-angelensis*), *M. pectinifera*, *Escobaria minima*, *Pelecypora asseliformis*, *Coryphantha elephantidens*. Wegen der hohen Entwicklungskosten beschränken sich die Arbeiten auf seltene Arten oder solche, die kommerziell sehr wichtig sind (z.B. *Opuntia*). Für das neue *Astrophytum caput-medusae* wird im Moment eine Gewebekultur entwickelt (Bild 360).

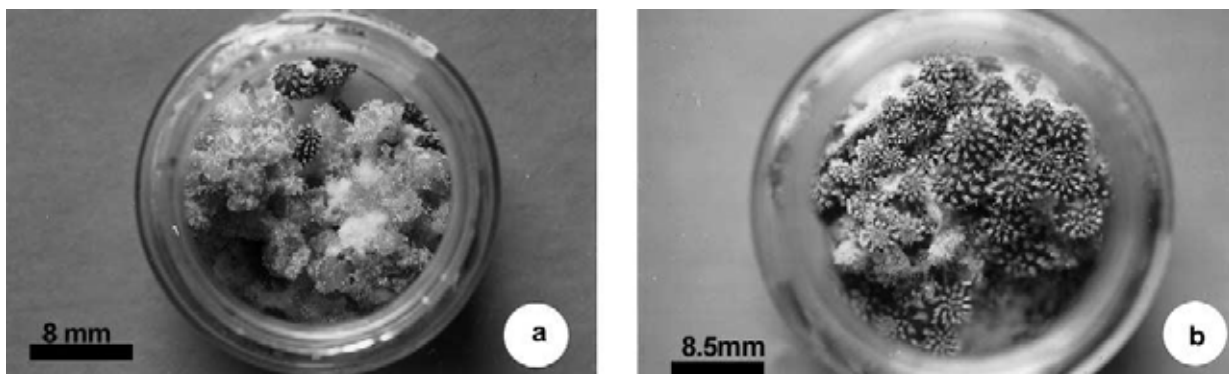


Bild 362: *M. haageana* subsp. *san-angelensis* in Kalluskultur (Aufnahmen aus Rublue et al, 2002 ©)

Pflanzenhormone

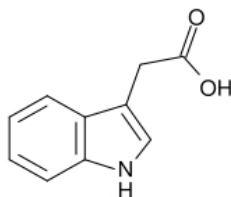
In Anlehnung an tierische Hormone werden bestimmte Wirkstoffe der Pflanze Pflanzenhormone oder auch Phytohormone genannt. Sie werden an einem Ort der Pflanze gebildet, gelangen durch Transport, meist über die Gefäße, zu anderen Teilen der Pflanze und entfalten dort bestimmte Wirkungen in äußerst geringen Mengen.

Anders als die tierischen Hormone, die sehr spezifische Wirkungen haben (Beispiel: Das Bauchspeicheldrüsenhormon Insulin, das den Blutzuckerspiegel senkt), können pflanzliche Hormone durchaus verschiedene Wirkungen entfalten, die vom Zielorgan und vom Alter oder vom Entwicklungszustand der Pflanze abhängig sind.

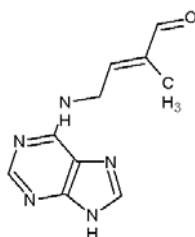
Im allgemeinen werden 5 Gruppen unterschieden:

1. Auxine
2. Cytokinine
3. Giberelline
4. Abscissine
5. Ethylen

Auxine werden in den Meristemen gebildet, hauptsächlich im Scheitelmeristem, wo sie die Apikaldominanz (Unterdrückung der Seitenknospen) bewirken. Entsprechend der Bildung an der Spitze der Pflanze erfolgt der Transport von oben nach unten über die Gefäße der Leitbündel (im Xylem), aber auch von Zelle zu Zelle. Auxine haben vielfältige Wirkungen: Wachstum durch Zellstreckung, im Kambium der Gefäßbündel auch Zellteilung, zum Beispiel bei der Bildung von Seitenwurzeln und gemeinsam mit Cytokininen bewirken sie die Bildung von Sprossen aus Kallus (Regeneration). Die Abbildung zeigt das natürlich vorkommende Auxin β -Indolyllessigsäure.



Der Hauptbildungsort für die **Cytokinine** sind wachsende Wurzelspitzen, aber auch junge Blätter. Ganz allgemein fördern sie die Zellteilung und hemmen Alterungsprozesse. Entsprechend dem Hauptbildungsort werden Cytokinine überwiegend von der Wurzel zur Spitze der Pflanze transportiert (über das Phloem der Gefäßbündel). Cytokinine können Gegenspieler der Auxine sein. Wenn der Kopf einer Pflanze abgeschnitten wird, dann erlischt die Apikaldominanz und Seitenknospen können austreiben. Warum? Die hemmende Wirkung des Auxins entfällt, gleichzeitig fördern die von der Wurzel stammenden Cytokinine die Entwicklung der Seitentriebe. Beim Zusammenwirken von Auxinen und Cytokininen kommt es weniger auf die absoluten Mengen sondern eher auf das Verhältnis der beiden an, was man sich bei den Gewebe- und Zellkulturen zunutze macht. Viel Auxin/wenig Cytokinin regt die Bildung von Wurzeln an, wenig Auxin/viel Cytokinin bewirkt dagegen die Ausbildung von Sprossen²¹. Die folgende Abbildung zeigt das künstlich hergestellte Kinetin, das im Gartenbau und auch bei Gewebekulturen eingesetzt wird.



Giberelline werden in Wurzelspitzen und Sprossmeristemen gebildet. Sie sind zuständig für Sproßstreckung, Aufhebung der Samenruhe und Blütenbildung. Theoretisch könnte man Kakteen mit Giberellinen behandeln und bekäme dann gedrungen und kompakt wachsende, blühwillige Exemplare.

Die **Abscissinsäuren** spielen eine wichtige Rolle bei Wassermangel, denn sie bewirken das Schließen der Spaltöffnungen und verstärken die Leitfähigkeit der Wurzeln. Zusätzlich können sie Ruhezustände auslösen, wie zum Beispiel die Samenruhe. Bildungsort können alle plastidenhaltigen (Chloroplasten, Leukoplasten) Zellen sein. Bei Abscissinsäuremangel im Samen kommt es zum vorzeitigen Auskeimen der Samen schon an der Mutterpflanze; die *Escobaria vivipara* hat davon ihren Namen bekommen, weil die Samen an der Mutterpflanze auskeimen, diese also ‚lebendgebärend‘ (lat. vivipara) ist.

²¹ Der aufmerksame Leser sieht hierin einen Widerspruch zu dem, was im Abschnitt über Gewebekulturen zu lesen war. Dort wurde ein hormonfreies Medium für die Bewurzelung der abgetrennten Sprosse verwendet. Zwar ist das Medium selbst hormonfrei, aber die Sprosse bilden ja auch eigene Pflanzenhormone und zwar viel Auxin, aber wenig Cytokinin.

Pflanzenhormone

Das **Ethylen** ist eine große Ausnahme unter den Pflanzenhormonen, weil es als einziges im wirksamen Zustand ein Gas ist. Es kann deswegen auch über die Luft transportiert werden, also von Pflanze zu Pflanze und wird deswegen auch als Pheromon bezeichnet. Es hemmt das Längenwachstum, fördert Breitenwachstum, sowie die Fruchtreifung, den Blattfall und den Abwurf der Blütenspitze vom Pericarpell, wobei eine vorgebildete Trennschicht aktiviert wird. Das Pericarpell mit dem Fruchtknoten verbleibt an der Pflanze und entwickelt sich zur Frucht.



Abwurfstelle mit Trennschicht bei *Cereus*

Pflanzenhormone im Kakteenhobby

Das abstrakte Thema der Pflanzenhormone hat durchaus vielfältige Beziehungen zum Kakteenhobby, die oft sogar ganz praktischer Art sind. Die Apikaldominanz und ihre Brechung durch das Abschneiden der Köpfe wurde schon erwähnt, aber Pflanzenhormone haben noch viel mehr zu bieten. Hier einige Beispiele, die wir auch in unseren Sammlungen beobachten können.

Wenn ein Steckling Neutrieb zeigt, dann gilt das in der Regel als sicheres Zeichen für eine erfolgreiche Bewurzelung und so ist es auch! Der Hormoncocktail, der von der wachsenden Wurzel geliefert wird (hauptsächlich Cytokinine, aber auch Giberelline und etwas Auxin) bringt die Scheitelknospe, manchmal auch die Seitenknospen zum Austreiben. Dass es nicht das von der Wurzel aufgenommene Wasser und die im Wasser gelösten Nährstoffe sind, die den Austrieb bewirken, kann man daran sehen, dass auch Stecklinge, die in einer Nährlösung stehen, also gut versorgt sind, erst dann Neutrieb zeigen, wenn die Wurzelbildung eingesetzt hat.

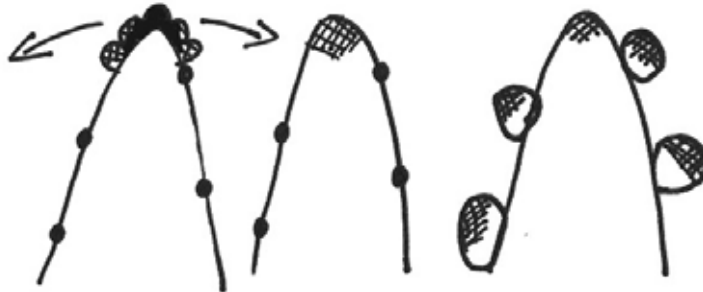
Nach der Bestäubung einer Blüte kommt es manchmal zum Fruchttansatz, aber nicht zur Fruchtreife. Dahinter stecken die Auxine! Pollen, auch der Pollen artfremder Pflanzen, bringt eine kleine Menge des Pflanzenhormons Auxin auf die Narbe und diese kleine Menge reicht aus, um den Fruchttansatz, das Anschwellen des Fruchtknotens zu verursachen. Wurde die Blüte nicht nur bestäubt, sondern auch befruchtet, dann liefern die sich entwickelnden Samenanlagen größere Mengen Auxin, die für die Fruchtreifung sorgen. Unterbleibt die Bildung der Auxine, weil keine Befruchtung erfolgte, dann wird der Fruchttansatz abgestoßen.



Fruchttansatz kurz vor dem Fruchtwurf (*Selenicereus pteranthus*)

Die bei vielen Sammlern geschätzten Cristaten und monströsen Formen sind beides Zeichen für eine gestörte Apikaldominanz und eine Folge veränderter Hormonbildung. Bei den Monströsen kommt es zum regellosen Austreiben vieler Seitenknospen gleichzeitig, die normalerweise vom Auxin der Scheitelknospe unterdrückt werden. Bei der Cristatform (auch Hahnenkamm genannt) wuchert sich das Apikalmeristem aus zu einem enorm vergrößerten bandförmigen Gebilde. Beide Erscheinungen können dann entstehen, wenn die Pflanze viel Cytokinin erhält, entweder eigenes oder von außen zugeführtes. Pflanzen, die von Bakterien der Art *Rhodococcus fascians* befallen sind, können verbänderte, cristatförmige Sprosse ausbilden, was durch die Cytokinine verursacht wird, die das Bakterium bildet.

Pflanzenhormone



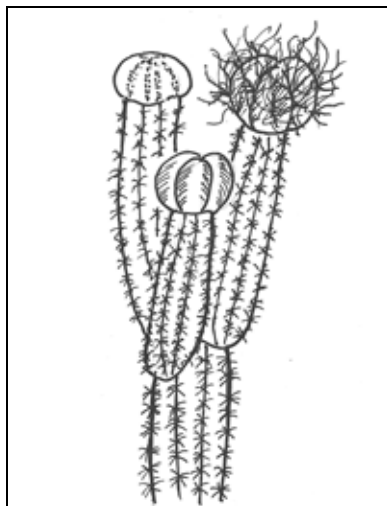
Schema zur Entstehung von Cristatformen und Monstrosität. Mitte: der Normalfall. Das Apikalmeristem wächst und produziert Auxin, die Seitenknospen werden gehemmt. Links eine Cristatform. Das Apikalmeristem vergrößert sich übermäßig stark; das Austreiben der Seitenknospen wird unterdrückt. Rechts eine monströse Form: Austreiben der älteren Seitenknospen bei weiterhin aktivem Apikalmeristem. (schraffiert: aktives Meristem, schwarz: inaktives Meristem)

Auch in die Praxis der Kakteenkultur haben künstlich hergestellte Pflanzenhormone schon seit langem Eingang gefunden. Um 1968 stellten die Kakteenfreunde G. Kilian und K. Lange ein Präparat her, das unter dem Namen ‚Kapromin‘ vertrieben wurde. Es wurde zur Förderung der Keimung von Kakteensamen verwendet und enthielt Giberellinsäuren und Cytokinine.

Das weithin bekannte ‚Wurzelfix‘ auf Auxin-Basis (mit Indolyl-3-Essigsäure, IES) war zwar nicht speziell für die Kakteenpflege konzipiert, sondern für den allgemeinen Erwerbsgartenbau, wurde aber von Kakteenfreunden gerne für die Stecklingsbewurzelung verwendet.

Beide Präparate ‚Kapromin‘ und ‚Wurzelfix‘, sind jetzt nicht mehr erhältlich. Doch heute sind andere Hormonpräparate als Bewurzelungshilfen im Handel, zum Beispiel Rhizopon A (sowie AA und B), Rhizopon AA ist auch in kleinen Gebinden zu 20 Gramm erhältlich, Hersteller: fleur-ami, Hübecker. Rhizopon A und AA enthalten β -Indolyllessigsäure, Rhizopon B Naphtyllessigsäure, also Auxine wie das legendäre ‚Wurzelfix‘.

Einer recht ausgefallenen Anwendung von Phytohormonen bedient sich der Kakteenfreund Dr. Muhammed Hasan aus Karachi, Pakistan. Er liebt – aus Gründen, die ihm möglicherweise selbst nicht ganz klar sind – mehrköpfige Propfungen auf hohen Säulen, die er ‚stock branch graftings‘ nennt. Zu diesem Zweck zieht er sich zunächst Kopfstecklinge der künftigen Unterlagen heran (z.B. *Arrojadoa penicillata*, *Harrisia grandiflora*, *Cereus forbesii*, *Cleistocactus winteri*, *Stenocereus thurberi*, *Myrtillocactus schenckii*, *Neobuxbaumia euphorbioides*).



Drei verschiedene *Astrophytum* gepfropft auf *Arrojadoa penicillata*

Sind diese kräftig in die Länge gewachsen, dann werden sie erneut geköpft. Anschließend sucht sich Dr. Hasan drei Areolen aus, einige Zentimeter unterhalb der Schnittstelle gelegen, und bestreicht sie mit einer Paste, die das künstliche Cytokinin 6-Benzylaminopurin enthält. Dieses Cytokinin regt die Areolen zum kräftigen Austreiben an. Es entstehen drei etwa gleich lange Seitensprosse, die idealerweise parallel nach oben streben, und die nach dem Erreichen einer gewissen Länge als Pfropfunterlagen für Kugelformen genutzt werden.

Kakteen als Nutzpflanzen

„Kakteen können in trockenen und halbtrockenen Gebieten gedeihen, wo sie für Wildtiere und den Menschen oft wichtige Ressourcen sind. In der Tat werden Kakteen seit mehr als 9000 Jahren verzehrt.“ Park S. Nobel, *Cacti, Biology and Uses*, 2002

Vielfältige Verwendungen

„Die Indianer wissen, daß Cactus-Holz unverweslich, und zu Rudern und Thürschwellen vortrefflich zu gebrauchen ist.“ Alexander von Humboldt, *Ansichten der Natur*, 1807

Die Zahl der Nutzungen von Kakteen durch den Menschen ist enorm. Überall dort, wo beide zusammenleben oder zusammenlebten, haben Menschen die Kakteen genutzt, das gilt sogar für Weltgegenden, in denen Kakteen erst nach der Entdeckung Amerikas heimisch wurden wie Südeuropa, wo Opuntien wegen ihrer Früchte angebaut werden.



Bild 363: Verwendung von Kakteenholz (*Echinopsis atacamensis*) als Tür eines Hauses (Aufnahme: Juan Acosta, Santiago, Chile ©)



Bild 364: Lebender Kakteenzaun (*Pachycereus marginatus*)

Die von Alexander von Humboldt erwähnte Nutzung von Kakteenholz hat dabei vielleicht die geringste Bedeutung, denn Kakteenholz ist nicht sehr fest, was seine Verwendbarkeit einschränkt. Lebende Zäune aus Säulenkakteen zur Abgrenzung von Äckern und Gehöften können wir heute noch in Mexiko sehen. Besonders gut eignen sich dafür unverzweigte Cereen, zum Beispiel *Pachycereus marginatus* (Bild 364); wie bei unseren Weidenhecken werden Kopfstücke in den Boden gesteckt, die sich dann bewurzeln und weiterwachsen. Wenn die einzelnen Stücke dicht genug beisammen stehen, dann wird daraus eine dornenbewehrte undurchdringliche Barriere, die bei manchen Arten sogar noch zusätzlich Frischobst liefert. Die Pimo in Niederkalifornien warfen zerquetschte Stücke von *Stenocereus gummosus* ins Wasser, um Fische zu betäuben, die sie dann bequem mit der Hand aufsammeln konnten. Ebenfalls in Niederkalifornien benutzten Indianer die dicht- und langdornigen Früchte von *Pachycereus pecten-aboriginum* als Haarbürsten; der Kaktus hat davon seinen Namen

bekommen, denn *pecten-aboriginum* bedeutet ja: ‚Kamm der Eingeborenen‘. Dornen von anderen Arten wurden als Nadeln für Handarbeit oder als Angelhaken verwendet. Unzählig sind natürlich die Verwendungen als Obst. Die Früchte von *Myrtillocactus geometrizans* wurden und werden verzehrt, entweder frisch oder in getrockneter Form wie Rosinen, die als Garrambullos bezeichnet werden. *Neobuxbaumia tetetzo* liefert die ‚Higos de Tetetzo‘, Früchte mit Geschmack und Konsistenz getrockneter Feigen. Von *Pereskia* werden die stark eiweißhaltigen Blätter als Salat verzehrt (carne de pobre – das Fleisch der Armen) und wieder die Früchte als Obst. Diese Früchte, grosselleires, sehen aus wie Stachelbeeren und wegen ihnen haben Botaniker zu Alexander von Humboldts Zeiten die Kakteen einmal zu den Stachelbeeren, damals Familie Grossulariaceae, stellen wollen.



Bild 365: Anzucht von Jungpflanzen in einer Kakteengärtnerei (Helmut Matk in Berlin)



Bild 366: *Echinocereus baileyi* in einer Spezialgärtnerei für winterharte Kakteen (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©)

Bevor auf einzelne Anwendungen ausführlicher eingegangen wird, soll daran erinnert werden, dass Kakteen für die auf sie spezialisierten Gärtnereien ja auch ‚Nutzpflanzen‘ sind, denn sie leben von deren Verkauf. Allein in Arizona sollen die Gärtnereien allein mit Opuntien pro Jahr 14 Millionen Dollar umsetzen. Man könnte fast schon von einer Industrie sprechen. Bei uns sind es eher kleine bis mittelständische Betriebe, teilweise aus der Liebhaberei hervorgegangen, teilweise Traditionsunternehmen, die sich seit Generationen in Familienbesitz befinden. Wenn ihr Anteil am Bruttosozialprodukt wahrscheinlich auch nicht sehr hoch ist, so tun sie doch etwas sehr wichtiges, denn mit ihren Pflanzen schenken sie ihren Kunden Freude. Die beiden Bilder zeigen die Anzucht von Jungpflanzen in der Kakteengärtnerei Matk, die ganz Berlin mit gängigen Pflanzen versorgt, aber auch einige Besonderheiten im Angebot hat, sowie einen Spezialbetrieb im Südwesten der Republik, der sich auf die Anzucht und den Vertrieb von winterharten Kakteen spezialisiert hat (Winter-Kaktus von Klaus Krätschmer in Odernheim bei Bad Kreuznach (<http://winter-kaktus.de>) – die einzige europäische Kakteengärtnerei mit Freilandkultur ohne Gewächshäuser überhaupt.

Ein All-round Kaktus: Der Saguaro

„Der große *Cereus giganteus* und die *Agave americana* sind häufig. Aus letzterer machen die Eingeborenen den Pulque, Mezcal und Schnaps; und der Petahaya oder *Cereus* bringt eine Frucht hervor, aus dem sie sehr schmackhafte Marmelade herstellen.“ Colonel A.B. Gray über Arizona, 1875



Bild 367: *Carnegiea gigantea*
(Aufnahmen: James H. Howes ©,
links; www.netstate.com ©, rechts)

Carnegiea gigantea oder Saguaro, Staatsblume und Wahrzeichen Arizonas, ist ein echter All-round Kaktus, von dem buchstäblich sämtliche Teile genutzt wurden. Für die verschiedenen Indianerstämme der Sonora waren die Pflanzen von überragender Bedeutung: die reifen Früchte wurden als Obst verzehrt, die Samen wurden zu Mehl vermahlen, zerstampftes und mit Wasser vermisches Fruchtfleisch wurde zur Gärung angesetzt, wodurch Wein und Essig gewonnen wurden und das Holz der abgestorbenen Riesenkakteen wurde beim Pueblobau als Balken eingesetzt. Ja, sie verwendeten sogar die holzschuh- oder kalebassenförmigen Gebilde, die sich bilden, wenn die vom Kaktusspecht ausgehackten Bruthöhlen vom Saguaro von Kallus umwallt werden, und zwar als Gefäße. Die Bedeutung des Saguaros für die Pimo war deswegen so groß, weil die Ernte der Früchte, die aufreißen wie ein Granatapfel – gegen Ende der Trockenzeit – in eine Periode des Nahrungsmangels fiel. Die Indianer pflegten deswegen eine große, fast kultische Verehrung für den Saguaro. Nach Anderson hatten sie neben einem Winterlager (auf den Hügeln) und einem Sommerlager (in den Tälern) noch ein Extra-Camp für die Zeit der Fruchtreife. Das war dort, wo viele Saguaros wuchsen. Die Ernte begann mit einer Zeremonie der Familien: jedes Mitglied der Familie nahm eine reife Frucht und verrieb das rote, saftige Fruchtfleisch auf der Brust. Der berauschende Wein, den sie aus den Früchten gewannen, wurde von den Schamanen und Regenmachern verwendet, um die bald einsetzenden Regen herbeizulocken. Mit der Reifezeit des Saguaros schloss sich für die Indianer der Jahreszyklus und es begann ein neuer.

Aber wie kamen die Pimo an die Früchte heran, die in Höhen von bis zu zehn oder sogar zwölf Meter reifen? Sie verwendeten dafür lange Stangen, die aus den verholzten Leitbündeln abgestorbener Saguaros gefertigt waren und die beim Tod eines Saguaros stehenbleiben wie die Stangen eines Gitterkäfigs. Er ist eben ein echter All-round Kaktus!

Der wichtigste Nutzkaktus überhaupt: Opuntia

„Zur Zeit wird *Opuntia ficus-indica* in mehr als 20 Ländern wegen ihrer Früchte angebaut und eine noch größere Landfläche ist der Kultur als Gemüse- und Futterpflanzen gewidmet.“ Park S. Nobel, Cacti, Biology and Uses, 2002

Das einzige Land der Welt, das einen Kaktus im Staatswappen und in der Flagge führt, ist Mexiko, und das hat natürlich einen Grund. In seinem unnachahmlich lebendigen Stil beschreibt Curt Backeberg den Entstehungsmythos: „Als die chichimekischen Wanderhorden, von Norden

einbrechend, das Land der Tolteken überfluteten, soll einem ihrer Stämme von den Priestern der Befehl mitgegeben worden sein, dort einen neuen Wohnsitz zu suchen, wo man einen Adler mit einer Schlange im Schnabel auf einem mit Kakteen bewachsenen Felsen antreffen würde. Das war, nach der Sage, am See von Texcoco der Fall, da, wo heute die Hauptstadt Mexico City liegt. Ihr ältester Name lautet daher: ‚Tenochitlan‘, ‚Platz des heiligen Sonnenkaktus‘.“ (aus „Wunderwelt Kakteen“).

Einer anderen Quelle zufolge gab der Gott Huitzilopochtli persönlich den Azteken den Befehl, nach einem solchen Ort zu suchen und nach jahrhundertelanger Wanderschaft entdeckten sie schließlich den Adler mit der Schlange im Schnabel, der auf einem Stein saß. Und das soll auf einer kleinen sumpfigen Insel im See Texococo gewesen sein. Dort gründeten sie im Jahr 1325 eine Stadt, die heute Mexico City genannt wird.

Eine sumpfige Insel im See, das scheint nicht recht zu Kaktus zu passen und Mythen müssen nicht immer haargenau der Wahrheit entsprechen, aber dass ein Kaktus das Staatswappen der Mexikaner ziert, ist völlig in Ordnung und fast noch mehr, dass es sich um eine *Opuntia* handelt, denn Mexiko ist das Land der Kakteen und seine Einwohner nutzen Kakteen seit eh und je in allen möglichen Formen, wobei der *Opuntia* bis heute die größte Bedeutung zukommt.



Bild 368: Aktuelles mexikanisches Staatswappen

Feldmäßig werden Opuntien aus vier Gründen kultiviert: Einmal als Obst (die bekannten Kaktusfeigen), dann als Gemüse (junge Sprossglieder), als Viehfutter (reife Sprosse) und für die Gewinnung des Cochenille-Farbstoffs aus der Opuntien-Blattlaus (siehe Abschnitt Cochenille – Farbstoff der Kakteenlaus ab Seite 270). Bereits die Azteken kannten mehrere verschiedene Sorten der Frucht-Opuntien, die sie nach der Farbe des Fruchtfleischs, der Größe der Früchte und ihrem Geschmack unterschieden: Iztacnochtli mit weißem Fleisch, Coznochtli mit gelben Früchten und die rötlichen Tlatonochtli, sowie Zacanochtli, eine kleine Sorte, und die säuerliche Xoconochtli. Auch heute ist Mexiko der weltgrößte Produzent für Opuntienfrüchte: auf etwa 70.000 Hektar Anbaufläche, die meisten davon im halbtrockenen Hochland (2000 Meter) in Mittelmexiko, werden mehr als 350.000 Tonnen geerntet. In Sizilien, dem wichtigsten europäischen Anbaugbiet, sind es immerhin auch schon 15.000 Hektar Anbaufläche. Der größte Teil der Ernte wird in Mexiko selbst verbraucht, und zwar meist als Frischobst, denn die Mexikaner verzehren im Schnitt fast 4 Kilogramm der Kaktusfeigen pro Jahr. Zum Vergleich: von der beliebten Erdbeere, die ebenfalls eine saisonale Frucht ist, verzehren die Deutschen pro Kopf und Jahr nur 2,5 Kilogramm.



Bild 369: Opuntienfrucht: hier die weißfleischige Sorte 'Cristallina' (Aufnahme aus Mondragon-Jacobo & Perez-Gonzalez, 1996 ©)



Bild 370: Seit 2008 gibt es von Coca-Cola ein Erfrischungsgetränk (The Spirit of Georgia), das mit Kakteenfeigen-Extrakt gefärbt wird

Für den feldmäßigen Anbau werden Stecklinge geschnitten, die 1 bis 3 Sprossglieder umfassen. Wenn die Schnittfläche nach 4- bis 6-wöchiger, trockener und schattiger Lagerung verheilt ist, werden sie in den Boden gesteckt, mit Abständen von 2 bis 4 Metern zwischen den Pflanzen und etwa 5 Metern Abstand zwischen den Pflanzenreihen. Schon nach zwei Tagen treiben die Stecklinge Wurzeln aus. Die Ernte beginnt 2 oder 3 Jahre nach der Pflanzung, erreicht ab dem siebten Jahr den vollen Ertrag und kann bis zu 20 Jahre lang dauern. Moderne mexikanische Sorten sind Rojo Pelona (rotes Fleisch), Cristallina (weißlich; Bild 369), Naranjona (gelb-orange) und Reyna (Königin), das ist die beliebteste von allen, mit hellgrünem Fruchtfleisch. Diese Sorten sind alles Abarten von *Opuntia ficus-indica*, die außerhalb von Mexiko auch als einzige Art feldmäßig kultiviert wird. Mexikaner bauen außerdem noch Sorten von *Opuntia amyclaea* an und ernten zusätzlich Früchte von wildwachsenden Arten (*O. megacantha*, *O. streptacantha*, *O. lindheimeri*, *O. joconostle*).

Für die Bauern im mexikanischen Hochland ist die *Opuntia* die einzige Frucht, die bei natürlichen Niederschlagsmengen von 400 bis 700 Millimetern pro Jahr ohne großen Pflegeaufwand gedeiht und dabei doppelt so hohe Einnahmen bringt wie der Anbau von Mais oder Bohnen. Obwohl mexikanische Opuntiabauern ihre Kulturen nicht bewässern und in der Regel auch nicht düngen, erreichen sie Erträge bis zu 20 Tonnen pro Hektar. Wieder die Erdbeere zum Vergleich: In Deutschland werden etwa 8-12 Tonnen pro Hektar geerntet. In Sizilien, wo man im Gegensatz zu Mexiko die Kulturen intensiv bewirtschaftet (wegen der Sommertrockenheit im Mittelmeerraum, die mit der Hauptwachstumszeit der Früchte zusammenfällt, muss der italienische Bauer seine Opuntiafelder bewässern), sind die Erträge sogar noch höher, was teilweise auch daran liegt, dass die Böden im mexikanischen Hochland oft basisch sind; eine Sache, die den Opuntien wie den meisten Kakteen weniger behagt. Die Italiener haben noch eine besondere Form der Kultur erfunden – die *Scozzolatura* – bei der im Frühling die jungen Blüten- und Sprossknospen abgeschlagen werden. Wer jetzt denkt, da betrügt sich der Bauer selbst um seine Ernte, der hat sich getäuscht, denn die solcherart misshandelten Pflanzen bringen im Sommer eine zweite Blüte hervor, deren Früchte viel größer sind und im Herbst reifen, wenn kaum frisches Obst auf dem Markt ist, und deswegen sehr hohe Erlöse bringen. Die *Scozzolatura* soll entstanden sein, als ein sizilianischer Dickschädel von Altbauer sich mit seinem Sohn zerstritt. Der Jungbauer hatte von der Methode des Fruchtausdünnens gehört und wollte das als fortschrittlich gesinnter Mensch auf seinen Opuntienäckern gerne einmal ausprobieren. Dieser vermeintliche Unfug erboste den Altbauern so sehr, dass er einen Stock nahm und in rasender, beleidigter Wut nicht nur *einige*, sondern *sämtliche* Knospen von den Pflanzen abschlug. Doch zu seiner großen Überraschung trieben die Opuntien im Sommer noch einmal Blüten und setzten Früchte an, die im Herbst heranreiften und ihm von den Kunden aus den Händen gerissen wurden. So kann selbst der menschliche Unverstand manchmal zum Fortschritt beitragen.

Die reife Frucht hat es in sich: Mit bis zu 15% Zuckergehalt ist sie schon eine kleine Kalorienbombe, liefert aber eher wenig Vitamine. Sie ist wohl mehr eine Frucht zum Genießen und weniger für die gesunde Ernährung. Mitteleuropäische Konsumenten greifen am liebsten zu roten Früchten, während der Sizilianer die Gelben schätzt; in Mexiko dagegen sind die Sorten mit grünem oder weißem Fruchtfleisch die begehrtesten. Auch in Israel werden Opuntienfeigen angebaut und zwar in der Negev-Wüste, wo der natürliche Niederschlag von nur 40-200 Millimeter nicht ausreicht, weshalb künstlich bewässert werden muss. Übrigens ist die Kakteenfrucht in Israel so beliebt geworden, dass sich die jungen, im Lande geborenen Israelis nach ihr benannt wurden: Sabras heißen sie, denn wie die Opuntienfeigen sind sie – außen stachelig, innen süß.

Die Verwendungsmöglichkeiten der Kakteenfeigen sind vielfältig, obwohl die meisten als Frischobst verzehrt werden. Man stellt aus ihnen Sirup und Säfte her, alkoholische Getränke, Marmeladen und Gelees, sowie die als Queso de tuna (Opuntienkäse) bekannten lebkuchartigen Fladen, die entstehen, wenn die zerquetschte Fruchtmasse flach ausgestrichen und an der Luft getrocknet wird. Die Farbstoffe der Schalen werden manchmal extrahiert und zum Färben anderer Lebensmittel verwendet (siehe Bild 370: Erfrischungsgetränk Spirit of Georgia).

Doch damit sind die Möglichkeiten von *Opuntia ficus-indica* noch lange nicht erschöpft. In Mexiko (und zwar nur in Mexiko) wird sie auch als Gemüse angebaut. Das sind dann natürlich andere Sorten als die Fruchtopuntien, nämlich *O. ficus-indica* ‚Milpa Alta‘, ‚Atlixco‘, ‚Copena‘ sowie *O. robusta* ‚Larreguin‘. Selbstverständlich ist man bei den Gemüse-Opuntien weniger am Blütenansatz, sondern mehr an neuen Sprossgliedern interessiert, denn diese sind es, die geerntet und verzehrt werden. Man kann das durch höhere Pflanzdichten erreichen und durch stickstoffreichen Dünger; Gaben von Phosphat und Kalium dagegen fördern die Blütenbildung. Geerntet werden die jungen Sprosse, wenn sie etwa 30 Tage alt oder 20 Zentimeter lang sind. Nach dem Entfernen der Dornen werden sie im Ganzen verkauft oder, in Streifen geschnitten, als Nopalitos in Konserven verpackt (siehe Bild 392 auf Seite 279). Mexikaner lieben diese Frucht, weil sie als gesund gilt und weil sie ihren Geschmack mögen: pro Jahr werden 600.000 Tonnen von ihnen produziert und verzehrt, letzteres fast ebenfalls ausschließlich im Land selbst, obwohl ein Teil der Ernte mittlerweile in den Export geht und im Ausland von Exil-Mexikanern mit Heimweh, oder von Bewohnern der reichen Industrieländer als eine besondere exotische Delikatesse gekauft werden.

Während die zarten jungen Sprossglieder dem Menschen als Gemüse munden, werden die ausgewachsenen und holzigeren Sprosse gerne als Viehfutter verwendet. Dazu nimmt man entweder dornlose Sorten oder die Dornen werden vor dem Verfüttern abgeflammt. Wegen der einseitigen Nährstoffzusammensetzung eignen sie sich allerdings nicht als Alleinfutter; wenn die grob zerteilten Sprosse an Rinder, Schafe oder Ziegen verfüttert werden, muss zusätzlich noch ein Rauhfutter wie Stroh oder Heu zugefüttert werden und ein Öl- und Eiweißlieferant wie Kuchen von Baumwollsaamen. In jüngster Zeit wird auch die Zufütterung von Öl praktiziert, das aus den Samen gepresst wird; und zwar aus Samen von --- *Opuntia ficus-indica*. Weitere Anwendungsmöglichkeiten betreffen den Schleim von Opuntien. Spross-Segmente von *Opuntia ficus-indica* enthalten ja etwa 19% Schleim – bezogen auf das Trockengewicht. Traditionell wird der Opuntien Schleim mit Kalk vermischt zum Weißeln von Häusern verwendet. Weil aber beim Rückschnitt der feldmäßig angebauten Opuntien sehr viele Spross-Segmente anfallen, sucht man auch nach industriellen Verwendungsmöglichkeiten, zum Beispiel als Verdickungsmittel für Lebensmittel, Medikamente und Kosmetika.

Die getrocknete Außenhaut (Epidermis) filtert aus giftigen Grubenabwässern durch Bindung die Schwermetalle heraus. Und deutsche Lebensmittelchemiker testen gerade in Hohenheim die Anwendung von Farbstoffen aus den Früchten (Betalaine) als Lebensmittelfarbstoffe, und es gibt bereits erste Ergebnisse (siehe dazu Bild 370, S. 258). Zusätzlich werden Opuntien als Heilmittel verwendet; darüber wird im Abschnitt Zeitgenössische Anwendungen auf Seite 265 zu berichten sein.

Heilige Rauschkakteen – Peyotl und San Pedro

„*Mescaline* n: (engl.) *mescaline*; Hauptalkaloid versch. mittel- und südamerikan. Kakteenarten (z.B. *Peyotl*); wegen seiner halluzinogenen Potenz traditionelles Rauchmittel (orale Aufnahme, v.a. als sog. *Mescal-buttons*, Pflanzenscheiben von *Lophophora williamsii*); erzeugt bes. Farbhalluzinationen; vgl. *Halluzinogene*“
 Pschyrembel, Klinisches Wörterbuch, 2004

Zwei sehr unterschiedliche Kakteen – *Echinopsis (Trichocereus) pachanoi* in Peru und *Lophophora williamsii* in Mexiko sowie den Südstaaten der USA – werden wegen ihres Alkaloidgehaltes von den Einheimischen für schamanische Rituale benutzt. Besonders gut erforscht ist der Kult um *Lophophora williamsii*, dem Peyotl, den es seit mindestens 6.000 Jahren gibt – in einer Höhle in Nord-Mexiko haben Archäologen *Lophophora*-Köpfe gefunden, die mit der Radiokarbon-Methode zur Altersbestimmung auf 5.800 Jahren datiert werden konnten (siehe Bild auf Seite 261 unten). Wissenschaftlich erforscht wurde der Peyotl erst sehr viel später. Der deutsche Chemiker und Pharmakologe Louis Lewin war wohl der erste Wissenschaftler, der sich mit dem Peyotl-Kult befasste und auch Pflanzen sammelte. Um seine Verdienste zu würdigen, benannte K. Schumann den Kaktus nach Lewin und stellte ihn zur Gattung *Anhalonium* (wobei er übersah, dass die Art bereits 1845 von Salm-Dyck als *Echinocactus williamsii* beschrieben worden war). Lewin untersuchte in seinem Labor die Inhaltsstoffe und isolierte ein Alkaloid, das er nach dem Gattungsnamen als Anhalonin bezeichnete. Später stellte sich jedoch heraus, dass das Meskalin der wichtigste psychoaktive Inhaltsstoff ist, der in seiner Wirkung dem synthetischen Halluzinogen LSD (Lysergsäurediäthylamid) gleicht. Unter dem Einfluss von Meskalin kommt es zu sehr intensiven Farb- und Geräuschhalluzinationen. Die Schranke zwischen dem Bewusstsein und dem Unterbewussten wird aufgehoben, so dass Vergessenes und verdrängte Erinnerungen wieder in das Bewusstsein eintreten können. Dieser Vorgang, den die indianischen Schamanen für ihre Prophezeiungen nutzten und westliche Drogenfreaks für einen vermeintlich bewusstseinsweiternden Rausch, wurde in der Medizin auf seine Brauchbarkeit als Heilmittel getestet. Psychiatrische Patienten, die in nüchternem Zustand einer Psychotherapie nicht zugänglich waren, sollten sich unter dem Einfluss der Droge öffnen und damit therapierbar werden. Weil diese Substanzen aber Psychosen (z.B. Schizophrenie) auslösen oder verschlimmern können, hat man solche Experimente recht bald aufgegeben.



Bild 371: *Echinopsis pachanoi*

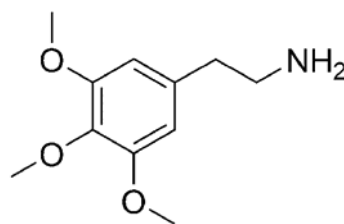


Bild 372: Meskalin



Bild 373: *Lophophora williamsii*

An den natürlichen Standorten in Mexiko und dem Süden der USA wurde der Peyotl – natürlich illegal – säckeweise eingesammelt, wobei man die aus der Erde ragenden Köpfe abschnitt, und in getrockneter Form an Rauschgiftfreunde verkaufte, welche die *mescal buttons* kauten oder in Scheiben geschnitten mit etwas Flüssigkeit einnahmen. Trotz dieser Nachstellungen waren die Bestände nie gefährdet, denn zum einen ist die Art recht häufig und hat ein sehr großes Verbreitungsgebiet, und zum zweiten verblieb bei dieser Methode der Ernte der wichtigste Teil der Pflanze, die lange Rübenwurzel, unbeschadet in der Erde. Jeder geköpfte Strunk trieb wieder aus und brachte etliche neue Köpfe hervor. Sehr viel ehrfürchtiger als die Drogenfreunde gingen allerdings die Indianer mit ihrer Drogenlieferantin um. Auf einer rituellen Pirsch suchten die Krieger nach den Spuren des weißen Hirsches, der unter der Erde (kopfunter) läuft und dessen Fußstapfen die grau-weißen Polster von

Lophophora sind. Wenn ein Peyotl gefunden wurde, dann schossen die Krieger einen symbolischen Pfeil in die Erde, um den weißen Hirsch zu erlegen. Erst dann wurde geerntet. Nicht weniger zeremoniell gestaltete sich die Einnahme der Droge. Nachstehend der Bericht des Chippewa-Indianers Sun Bear über seine Teilnahme an einer Peyotl-Zeremonie.

Eine Peyotl-Zeremonie



Zwei Peyotl-Buttons: links ein aktueller gebrauchsfertiger (getrocknet), rechts ein ca. 6000 Jahre altes Exemplar (Beide Aufnahmen aus Terry *et al.*, 2006 ©)

„Wir begannen, die Peyotlköpfe zu kauen; sie schmeckten wie Bitterschokolade, nur strenger. Nachdem wir sie aufgegessen hatten, brachte uns der Diener Peyotltee. Das Meskalin füllte mich aus, gab mir ein Gefühl der Tiefe und Weite, ein Gefühl der Öffnung, des Einsseins mit dem Universum. Alle Dinge, der Perlenschmuck, der Raum selbst, die Gesichter der anderen, wurden intensiver in der Wahrnehmung, jede Einzelheit trat deutlich hervor. Ich wurde ein Adler und schwebte, getragen von dem Gesang, über dem klaren, blauen Wasser eines Sees. Meine Adern füllten sich mit Liebe, und die Trommelschläge durchdrangen mich und vereinigten sich mit meinem Pulsschlag. Der Große Geist war allüberall. Die Zeit war stehengeblieben, und wir waren Wesen aus uralter Zeit und bedurften keiner Sprache.“ Und er fügte hinzu: „Niemand begeht die Peyotl-Zeremonie, nur um sich zu berauschen oder auf einen Trip zu gehen; das Meskalin lässt Kraft und Energie in uns einströmen.“

Gottesdienst mit Kaktus

„Seiner Wurzel wurden übernatürliche Eigenschaften zugeschrieben, und man glaubte, daß man nach dem Genuß die göttliche Gabe der Prophezeiung erlange. Die Missionare haben den Genuß des Peyotl verboten und nannten ihn die Teufelswurzel, da der mit ihm zusammenhängende Ritus und Aberglauben mit dem alten aztekischen Glauben zusammenhing.“ Rudolf Subik, Spitze Stacheln – bunte Blüten, 1968, über *Lophophora williamsii*

Heute sind in den USA alle Rauschdrogen, außer Whiskey und Whisky natürlich, streng verboten. Trotzdem gibt es eine legale Möglichkeit, *mescal buttons* zu konsumieren. Wenigstens in den südlichen Bundesstaaten. Man muss nur der *Native American Church* beitreten, der Kirche der Eingeborenen, in der Christentum, alte religiöse Bräuche der Indianer und der Verzehr des Peyotl vereinigt sind. Nach der bekannt großzügigen amerikanischen Auffassung von Religionsfreiheit ist die *Native American Church* eine anerkannte Religion, die allerdings bis vor kurzem nur Stammesangehörigen vorbehalten war. Im Juni 2004 gab jedoch das oberste Gericht von Utah der Klage eines weißen Amerikaners statt, der Mitglied dieser Kirche geworden war. Das Gericht entschied, dass die dortigen Mitglieder der *Native American Church* unabhängig von ihrer Rasse im Rahmen religiöser Zeremonien die halluzinogene Wirkung des Peyotl-Kaktus verwenden dürfen. Interessant ist das Zusammenfließen der alten Bräuche mit dem Christentum, das die europäischen Eroberer neben anderen Segnungen den Eingeborenen mitbrachten. In Peru wurde *Echinopsis pachanoi* nach der Christianisierung umbenannt in *San Pedro*; der alte Kaktus wird zum Heiligen Petrus, dem Himmelswächter, der die Tore zur Glückseligkeit zu öffnen vermag. Die Missionare mögen den alten Kult toleriert haben, um so möglichst viele Schäfchen zu bekommen. Im mexikanischen Bundesstaat Coahuila machten die Missionare gleich Nägel mit Köpfen; sie nannten eine ihrer Missionsstationen *El Santo de Jesús Peyotes* und es gab auch eine passende Heilige dazu, die *Santa Niña de Peyotes*.

San Pedro schließt den Himmel auf

„Bei meiner ersten ‚mesada‘ trank ich von ‚San Pedro‘, aber ich spürte keine halluzinogenen Wirkungen. Nach zwei Wochen des ‚Eintauchens‘ in andide Kultur und Praktiken sah ich Lichter.“ Vincenzo de Feo, Journal of Ethnopharmacology, 2003

Erst vor kurzem wurde der Kult um San Pedro näher beschrieben und es ist verblüffend, wie sehr er dem Peyotl-Kult gleicht und das, obwohl zwischen Mexiko und Peru einige tausend Kilometer Luftlinie liegen. Auch *E. pachanoi*²² wird nur für Rituale verwendet und nicht für den kleinen privaten Feierabendrausch. Der Schamane oder *Curandero* (d.h. Heiler), der den San Pedro für das Ritual erntet, muss spirituell rein sein und er wählt die Pflanzen sehr sorgfältig aus, die er ganz genau nach Zahl der Rippen, Länge der Dornen und der Farbe der Blüten zu unterscheiden weiß – ein San Pedro, der auf trockenem Felsen wächst, gilt als heilkräftiger als einer, der in feuchter Erde steht und noch weniger heilkräftig sollen kultivierte Exemplare sein. Die klein geschnittenen Sprosstücke werden mit Wasser aufgesetzt (200 Gramm auf 1 Liter) und mehrere Stunden gekocht, bis der Sud auf ein Viertel des ursprünglichen Volumens eingedampft ist. Im „Mesada“-Ritual, das nach Sonnenuntergang beginnt und bis Mitternacht dauern kann, geht dann der erkaltete Sud im Uhrzeigersinn solange von Hand bis Hand, bis jeder Teilnehmer drei Tassen voll getrunken hat. Die Wirkung der Alkaloide – wie beim Peyotl hauptsächlich das Meskalin – versetzt den Schamanen in einen Zustand der Körperlosigkeit, der Heilige Petrus – *San Pedro* – lässt ihn ein in das Paradies und bei den jetzt einsetzenden Visionen erschaut er die Krankheit seiner Patienten und die Heilmittel dagegen. Wenn es beim Patienten, der auch drei Tassen getrunken hat, zu heftigem Brechdurchfall kommt, dann gilt dies als ein gutes Zeichen, denn San Pedro hat den Kampf gegen die Krankheit aufgenommen.



Bild 374: Hier sind beide Rauschkakteen vereint: oben *Lophophora williamsii*, unten *Echinopsis pachanoi*

²² In gleicher Weise wird auch *Echinopsis peruviana* verwendet, deren Alkaloidgehalte noch höher sein sollen als bei *E. pachanoi*

Homöopathische Verwendung der Rauschkakteen

„AltaVista fand 612 Ergebnisse“ (Ergebnis einer Suche nach ‚Anhalonium lewinii‘ und ‚Homöopathie‘ mit der Internet-Suchmaschine Altavista)

Der Psychologe Carlos Castaneda machte Ende der 60er Jahre mit seinen Büchern ‚Der Weg des Kriegers‘ und ‚Die Lehren des Don Juan‘ den Peyotl und seine Verwendung als Halluzinogen in der Drogenszene sehr populär. *Lophophora williamsii* ist mit Sicherheit der bekannteste Kaktus bei den Kiffern und anderen Softdrögelern. In Italien, Frankreich und der Schweiz sind heute deswegen Besitz und Kultur von *Lophophora williamsii* verboten, was auch für *Echinopsis (Trichocereus) pachanoi* gilt, eben wegen des möglichen Alkaloidgehaltes, der sich eventuell unter dem Einfluss der mediterranen Sonne bilden könnte. In Mitteleuropa ist die Sonne zu schwach, als dass ein hier gepflegter Peyotl nennenswerte Mengen von Meskalin entwickeln könnte. Dennoch wird auch hier Peyotl geschluckt – speziell in Deutschland und zwar als Bestandteil einer homöopathischen Arznei.



Bild 375: *Anhalonium lewinii*-Tabletten (D4) gegen allgemeine Schwäche

Das Präparat *Anhalonium lewinii* (die Homöopathen bevorzugen die veraltete Bezeichnung) wird in den Verdünnungen D4 in Tablettenform und der Verdünnung D30 als Tropfen angeboten. Anwendungsgebiet: allgemeine Schwäche und geistige Minderfunktion (also genau das richtige für einen Autor mit Schreibkrise). Die Verdünnungsstufen – von den Homöopathen „Potenzierung“ genannt, weil durch das Verdünnen die Wirksamkeit gesteigert werden soll – sind so gewaltig, dass durch die Verarbeitung zu Arzneimitteln der Bestand des Peyotl nicht ernsthaft gefährdet ist. Für die D30-Tropfen wird 1 Teil Kaktus mit 10 Teilen Wasser vermischt und diese Verdünnung wird 30-mal wiederholt, so dass das Verhältnis von Kaktus zu Wasser am Ende 1 : 10³⁰ oder 1 zu 1.000.000.000.000.000.000.000.000.000 beträgt. Aus einem Gramm *Lophophora* könnten also theoretisch 10²⁴ Tonnen oder 10¹⁵ Kubikmeter Tropfen hergestellt werden, das langt erst mal eine Weile, denn diese Menge Tropfen wäre ein Vielfaches von der Gesamtmenge Wasser, die auf der Erde überhaupt vorhanden ist. Ein einziger *Lophophora*-Sämling würde ausreichen, um den Inhalt des Bodensees in eine homöopathische Arznei zu verwandeln! Bei den Tabletten ist das Verhältnis nicht ganz so eindrucksvoll, aber immerhin ergibt ein Gramm getrockneter Peyotl, mit Milchzucker verrieben, stattliche zehn Kilogramm Tabletten der Spezifikation D4.



Bild 376: *Selenicereus grandiflorus*, ein homöopathisches Herzmittel



Bild 377: *Selenicereus*, einzelner Spross



Bild 378: *Myrtillocactus geometrizans*, noch ein Herzmittel

Außer dem *Anhalonium lewinii* werden in der homöopathischen Medizin noch weitere Kakteen als Heilmittel verwendet. Mehrere pharmazeutische Betriebe produzieren Präparate aus den Blüten und

den Sproßachsen der Königin der Nacht – *Selenicereus grandiflorus* –, die gegen allerlei Herzbeschwerden verordnet werden können (Procordal® Gold, Cefangipect® N, Pascoe Angiopas Tropfen, Aranisan®-N Tropfen, Truw Gold Herztabletten). Die ‚Rote Liste‘, das Verzeichnis der zugelassenen Arzneimittel, führt in ihrer Ausgabe von 2005 nicht weniger als 30 Medikamente mit dem Bestandteil ‚Cactus‘ auf, zum Teil in abenteuerlichen Mischungen, beispielsweise in Kombination mit *Blatta orientalis* – das ist die große Küchenschabe. Des weiteren finden sich in der ‚Roten Liste‘ sechs Präparate mit der Cochenillelaus (*Dactylopius coccus*) als Wirkstoff, 5 davon sollen gegen Husten helfen, das sechste ist ein Grippemittel. Ein weiterer Anbieter stellt auf der Basis von *Myrtillocactus geometrizans* Arzneimittel gegen koronare Durchblutungsstörungen, Angina pectoris und für die Nachbehandlung von Herzinfarkten her. Er versichert: „Stärkere Wirkung als *Cactus grandiflorus*!“ Im Gegensatz zu dieser begeisterten Anpreisung schrieb die Kommission für die Prüfung von Arzneimitteln im Bundesanzeiger zu *Selenicereus*-Präparaten um einiges nüchterner: „Die Wirksamkeit bei den beanspruchten Anwendungsgebieten ist nicht belegt.“ und kommt kurz und bündig zur „Gesamt-Bewertung: NEGATIV“.

Kakteen als Medikamente

Traditionelle Anwendungen

„Da sind zuerst die *Ariocarpus retusus*, *trigonus*, *kotchoubeyanus* und wie sie alle heißen. Einige sind beliebte indianische Medikamente, obwohl ihr Verwendungszweck mir nicht ganz klar ist, da sich auch Tiere an ihnen gütlich tun.“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930

Natürlich nutzten die Menschen in den Heimatländern der Kakteen diese Pflanzen nicht nur für ihre Ernährung, sondern auch als Arzneimittel und sie tun das auch heute noch. Und wie in allen Volksmedizinen der Welt schließen die Schamanen vom Äußeren der Pflanze auf ihren möglichen Gebrauch. Indios der bolivianischen Regenwälder verwenden *Rhipsalis* gegen Schlangenbisse, was auf der Hand liegt, denn die herabhängenden, dünnen Triebe der epiphytischen *Rhipsalis* sehen schon ungefähr so aus wie kleine grüne Baumschlangen. Wenn es der Biss einer ungiftigen Schlange war, dann wird die Verordnung von *Rhipsalis* ganz sicher auch Erfolg haben.



Bild 379: Schlangengleich: *Rhipsalis bacchifera*

In Argentinien nehmen die Gauchos die fleischigen Blätter von *Quiabentia* zur Kühlung von Wunden; zum gleichen Zweck können aufgeschnittene Sprossglieder von *Opuntia* dienen. Wir müssen an der Wirksamkeit nicht zweifeln; sie geht aber sicher weniger auf geheimnisvolle Inhaltstoffe zurück, sondern eher auf die kühlende Wirkung.

Zeitgenössische Anwendungen

„Vom Kaktus wird berichtet, dass er von Akne bis zu Rheumatismus alles heilen kann, aber es gibt wenige medizinische Belege für diese Behauptung.“ Walter E. Splittstoesser, Journal of Arid Environments, 1996

In der mexikanischen Volksmedizin sind Präparate aus *Opuntia*-Gliedern sehr beliebte Mittel – so beliebt, dass gegenwärtig mehr als 30 Produkte auf dem Markt sind. Es handelt sich um Zubereitungen getrockneter Sprossglieder, die zu einem Pulver vermahlen und dann zu Kapseln, Tabletten und Dragees verarbeitet werden. Das wirksame Prinzip sollen die Rohfasern sein, die in Opuntien reichlich enthalten sind und bis zu 40 Prozent der Trockenmasse der Zubereitungen ausmachen. Sie werden in Pulver- oder Tablettenform („Tabletas de Nopal“) eingenommen gegen Diabetes, Übergewicht und zu hohe Blutfettwerte, teilweise einfach als Nahrungsergänzung, denn auch in Mexiko ist das Essen ballaststoffarm. Eine Wirkung bei Diabetes ist umstritten. In einer klinischen Studie konnte blutzuckersenkende Wirkung nachgewiesen werden, doch nur bei gesunden Personen und nicht bei Diabetikern; anderen Studien zufolge gab es gar keine Wirkung. Gegen Übergewicht und zu hohe Blutfettwerte helfen die *Opuntia*-Präparate ganz bestimmt – vorausgesetzt ihre Einnahme wird gleichzeitig von einer Ernährungsumstellung begleitet. Mittlerweile werden Nopal-Präparate auch in Deutschland vertrieben wie der ‚Dr. Nopal‘ in Bild 380.

Bild 380: Dr. Nopal – Pulver aus *Opuntia* – Nahrungsergänzungsmittel

Sorgt nach Angaben des Herstellers für einen gesunden Stoffwechsel, ein Mehr an Energie, schöne Haut, ausgeglichenen Säure-Basen-Haushalt.



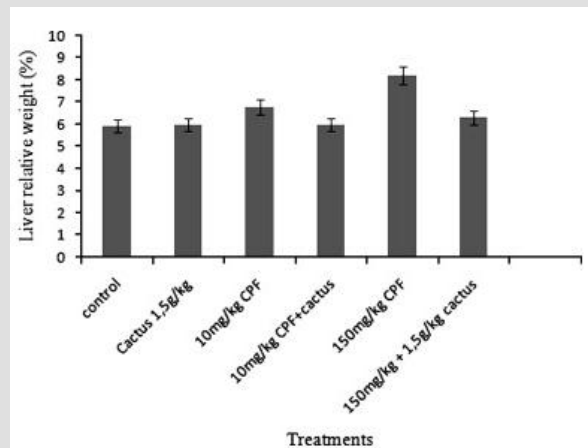
Auch in den Ländern, in denen Kakteen natürlicherweise nicht vorkommen, doch vom Menschen eingebürgert wurden, gibt es traditionelle Anwendungen von Kakteen als Medizinpflanzen. So wurden im Mittelmeerraum klassischerweise Opuntienblüten gegen Harninkontinenz, Blasenbeschwerden und Prostataleiden eingesetzt. Dieser Brauch hat sich in Sizilien, wo *Opuntia ficus-indica* angebaut wird, bis heute erhalten; ältere Männer trinken dort einen Tee aus *Opuntia*-Blüten zur Vorbeugung gegen Beschwerden der Harnorgane. Bei einer klinischen Studie, die vor einigen Jahren an der Ben Gurion-Universität in Israel durchgeführt wurde, linderten Blütenextrakte nach mehreren Wochen Anwendung bei männlichen Patienten tatsächlich den Harndrang, das Nachtröpfeln beim Wasserlassen und andere Miktionsbeschwerden. Bei 80% der Patienten wurde der nächtliche Harndrang vermindert. Die Ärzte führen die beobachteten Wirkungen auf den hohen Anteil an Flavonoiden und Beta-Sitosterin zurück. In einer weiteren Studie wurden die Befunde bestätigt; es soll zusätzlich noch zu einer Verbesserung der Potenz gekommen sein. Bei weiblichen Patientinnen mit Blasenschwäche wurde der Schließmuskel der Blase durch *Opuntia*-Blüten gestärkt, wodurch die Kontrolle über den Harnabgang verbessert wurde. Eine italienische Arbeitsgruppe untersuchte 2009 den chemischen Gehalt von *Opuntia ficus-indica* Blüten und fand 82 Milligramm Flavonoide pro Gramm Frischgewicht; also 8,2%. Mehr als die Hälfte davon entfielen auf das Flavonoid Isorhametin, gebunden an den Zucker Robinobiose. Dieser Stoff – Isorhametin-Robinobiosid – gilt als Hemmstoff eines Enzyms, das die Vorstufe Testosteron in seine eigentlich wirksame Form Dihydrotestosteron. Erst Dihydrotestosteron bringt die typisch männlichen Attribute wie Bartwuchs, tiefe Stimme und Muskelwachstum zur Ausprägung. Auch die Prostata (Vorsteherdrüse) wird durch Dihydrotestosteron angeregt. Damit erklärt sich der wohltuende Effekt bei Prostataleiden, weil das Flavonoid aus *Opuntia ficus-indica* Blüten eine hormonbedingte Vergrößerung der Prostata verhindern oder mildern kann.

Leberschützende Wirkung eines *Opuntia*-Extrakts?

Opuntia ficus indica extract protects against chlorpyrifos-induced damage on mice liver. Saida Ncibia, Mahmoud Ben Othmana, Amira Akachaa, Mohamed Naceur Krifib and Lazhar Zourgui. Food and Chemical Toxicology 46(2): 797-802. Copyright 2007 Elsevier Ltd

Opuntia ficus-indica wird traditionell in vielen Ländern als Heilmittel gegen eine Reihe von Krankheiten eingesetzt, wobei es entzündungshemmende, schmerzstillende, Blutzucker senkende, antioxidative oder antivirale Wirkungen entfalten soll. Verwendet werden nicht die Früchte, sondern die Sprossglieder. In der hier vorgestellten Arbeit wurden 2-3 Wochen alte Cladoden von *O. ficus-indica* nach der Ernte gewaschen, zerkleinert und nach Trocknen bei 37 °C zu Pulver zermahlen sowie anschließend bis zum Gebrauch bei 4 °C aufbewahrt. Verabreicht wurde eine wässrige Aufschwemmung des Pulvers in Mengen von 100 mg pro Kilogramm Körpergewicht und 1,5 g pro Kilogramm Körpergewicht.

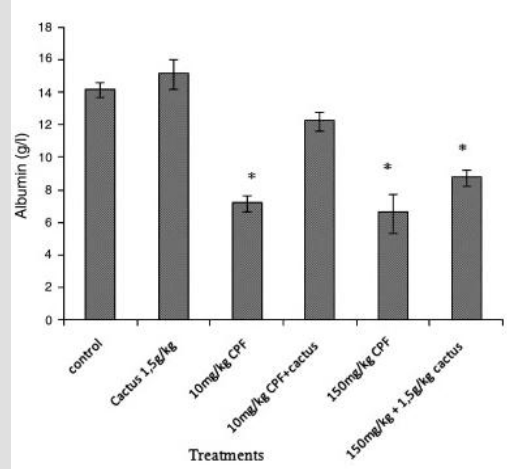
Chlorpyrifos (CPF) ist ein Thiophosphorsäureester (O,O-Diethyl-O-(3,5,6-trichlorpyridin-2-yl)thiophosphat), das als Insektizid weit verbreitet ist (in den USA verboten, in Deutschland noch zugelassen; z.B. Pennphos 100 CS, Mottenschutz Nexa Lotte, Nexion Insekten-Streumittel und Florissa Ameisen-Mittel). Die Giftwirkung (auf Insekten und Menschen) entsteht durch Hemmung der Acetylcholinesterase; bei dadurch verursachter Lähmung der Atemmuskulatur kann der Tod eintreten. Durch den Abbau in der Leber wirkt Chlorpyrifos auch schädigend auf dieses Organ. Die Autoren untersuchten die Wirkung von Chlorpyrifos auf die Leber von jungen Mäusen (Stamm Swiss) bei oraler Verabreichung und prüften den Effekt von gleichzeitig verabreichtem *Opuntia*-Extrakt. Getestet wurden Gaben von 10 mg und 150 mg Chlorpyrifos pro Kilogramm Körpergewicht. Bei der höheren Dosis starben 50% der Mäuse; wurde gleichzeitig *Opuntia*-Extrakt verabreicht, so starben keine Versuchstiere. Auf das relative Lebergewicht (ausgedrückt in Prozent des Körpergewichts) hatte Chlorpyrifos keinen statistisch nachweisbaren Effekt, obwohl die Lebern der behandelten Tiere in der Tendenz etwas vergrößert waren, wie untenstehende Abbildung zeigt.



Die Größe der Leber ist (statistisch nicht signifikant) erhöht

Im Gegensatz dazu wirkte Chlorpyrifos deutlich auf die Leberfunktionsparameter Albumin und alkalische Phosphatase. Albumin ist ein wichtiges Protein des Blutplasmas, das in der Leber gebildet wird und mehr als die Hälfte des Gesamteiweißes im Blutplasma ausmacht. Alkalische Phosphatase ist ein Enzym, das organische Phosphorsäuremonoester hydrolytisch spaltet. Es wird in der Leber gebildet und seine Aktivität im Blut kann als Maß für eine Leberschädigung gesehen werden.

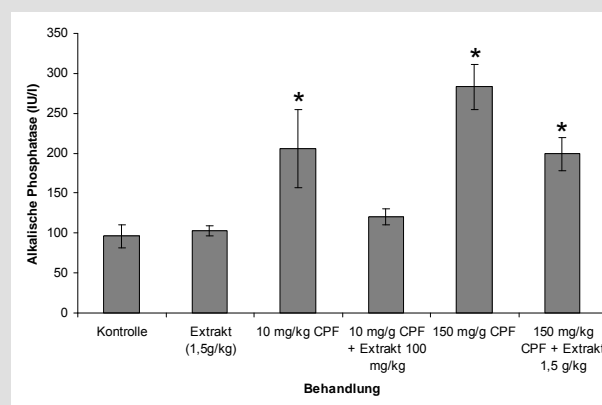
Leberschützende Wirkung eines *Opuntia*-Extrakts?



Bildung von Albumin als Marker für die Leberfunktion

Bei den Mäusen, die nur Chlorpyrifos erhielten, war die Bildung von Albumin vermindert (obige Grafik) und die Aktivität der alkalischen Phosphatase erhöhte (untere Grafik) – beides Hinweise auf eine Leberschädigung. Wurde gleichzeitig *Opuntia*-Extrakt verabreicht, dann war die Wirkung des Chlorpyrifos abgeschwächt. Bei einer Gabe von 10 mg Chlorpyrifos konnte dessen Wirkung ausgeglichen werden: Bildung von Albumin und alkalischer Phosphatase waren nicht von denen der Kontrolle zu unterscheiden. Bei der Gabe von 150 mg Chlorpyrifos jedoch wurde die Wirkung durch *Opuntia*-Extrakt zwar gemildert, aber nicht vollständig ausgeglichen.

Sehr schöne Ergebnisse. Leider hat die Arbeit einige Mängel. Es ist nicht klar, ob der *Opuntia*-Extrakt tatsächlich *entgiftend* wirkt, oder ob nicht vielmehr, wegen der gleichzeitigen Verabreichung, *Opuntia* die *Aufnahme* von Chlorpyrifos im Darm verhindert wird. Dann hätte *Opuntia* keine entgiftende Wirkung und die Resultate wären wertlos, weil in der Regel niemand weiß, wann er seinen Körper vor der Aufnahme von Giften schützen muss, es sei denn, jemand tränke eine Flasche Tequila leer, wobei allerdings die Wirkung durchaus erwünscht ist und nicht durch gleichzeitige Einnahme von *Opuntia*-Extrakt verhindert werden soll. Weitere Experimente sind notwendig, bei denen *Opuntia* erst *nach* der Giftgabe verabreicht wird.



Aktivität der alkalischen Phosphatase als Marker für die Leberfunktion

(Zwei Grafiken aus der besprochenen Arbeit; die dritte vom Autor mit Daten aus der Arbeit angefertigt.)

Der Siebendorn: Ein Kaktus gegen den Krebs?

„Über altmodische Sachen macht man sich gerne lustig. Wenn die Menschen daher die *Peireskia* sehen, lachen sie und sagen: 'Das soll ein richtiger Kaktus sein? Na so was! Das ist doch bloß ein ganz gewöhnlicher, langweiliger Strauch!'“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1929

Ziemlich frisch sind die Ergebnisse von zwei medizinischen Forschungsgruppen auf Malaysia. Dort ist *Pereskia bleo* schon so lange eingebürgert, dass sie sogar einen einheimischen Namen hat: *jarum tujuh bilah* sagen die Malaien zu ihr, auf Deutsch etwa „Siebendorn“, wegen der typischerweise sieben Dornen pro Areole. Und weil in der Volksmedizin *Pereskia bleo*, in Form der frischen Blätter oder als Aufguss, schon seit längerem gegen Krebs, Rheuma, Geschwüre und Entzündungen angewendet wird, nahmen Ärzte den Kaktus im Jahr 2005 unter ihre wissenschaftliche Lupe. Ihre Erfahrungen waren atemberaubend (und fast zu schön, um wahr zu sein): Ein alkoholischer Extrakt aus Pflanzen von *Pereskia bleo* trieb menschliche Brustkrebszellen der Linie T-47D in die Apoptose, also in den Zell-Selbstmord. Bei einer Konzentration von 2 µg/ml brachte sich die Hälfte der Krebszellen um.

Die Autoren (Tan *et al.*) spekulierten darauf, dass sich die Substanz identifizieren lässt, die für diese Wirkungen verantwortlich zeichnet und dass auf dieser Basis ein wirksames Medikament aus *Pereskia bleo* gewonnen werden kann. Gegen Brustkrebs – die häufigste tödlich verlaufende Krebserkrankung bei Frauen – und vielleicht auch gegen andere Krebsarten.



Bild 381: Langweiliger Kaktus, spannende Ergebnisse. Krebsmittel aus *Pereskia bleo*?

Kurze Zeit später bekam dieser Hoffnungsschimmer einen empfindlichen Dämpfer verpasst. Im Jahr 2007 überprüfte eine zweite Arbeitsgruppe, ebenfalls auf Malaysia ansässig, die Ergebnisse von 2005. Er *et al.* testeten die Wirkung von alkoholischen und wässrigen Extrakten aus Blättern von *Pereskia bleo* auf eine Brustkrebs-Zelllinie von Labormäusen (4T1). Auch hier wurde das Wachstum der Krebszellen gebremst, denn es traten nekrotische und apoptotische Prozesse auf, allerdings nur bei dem wässrigen, nicht bei dem alkoholischen Extrakt. Und um die Hälfte der Krebszellen zum Absterben zu bringen, waren viel höhere Konzentrationen als bei Tan *et al.* notwendig, nämlich mehr als 50 µg/ml. Zudem wurden nicht nur Krebszellen geschädigt, sondern auch völlig normale Körperzellen (die Kollagen bildenden Fibroblasten des Bindegewebes). Hinzu kam außerdem noch, dass der wirksame wässrige Extrakt zusätzlich mutagene Wirkungen hatte, also Schädigungen der DNA verursacht, die grundsätzlich das Potential besitzen, ihrerseits Krebs auszulösen, und zwar bei allen untersuchten Konzentrationen!

Damit stand Aussage gegen Aussage. Allerdings gab es wichtige Unterschiede. Tan *et al.* arbeiteten mit einer menschlichen Zelllinie, Er *et al.* mit Mauszellen. Mäuse sind keine Menschen, genauso wenig wie Menschen Mäuse sind. Starke Zellgifte wirken jedoch in beiden Spezies auf ähnliche Art und Weise.

Zwischenzeitlich (2009) hat sich eine andere Arbeitsgruppe um die einzelnen Inhaltsstoffe von *P. bleo* gekümmert und identifizierte einige Substanzen mit starker Giftwirkung gegen verschiedene Krebszelllinien bei gleichzeitig geringer Giftwirkung gegen Nicht-Krebszellen, also mögliche Kandidaten für ein künftiges Medikament. Die wichtigste dieser Substanzen war 2,4-Di-tert-butylphenol (mit Wirkung gegen Krebszellen ab 0,81 µMol gegen Wirkung auf Nicht-Krebszellen ab 20 µMol, also eine recht gute therapeutische Breite). Ob sich daraus wirklich ein Krebsmittel herstellen lässt, wird die Zukunft weisen.

Die Kakteen-Ärzte

Kakteen dienen nicht nur als Medizin, es gab auch (und gibt?) etliche Mediziner, die sich den Kakteen in ihrer Freizeit widmen. Überhaupt scheint es früher viel mehr Ärzte gegeben zu haben, die ein Pflanzen- oder Tier-Hobby pflegten, sei es die Aquaristik, die Terraristik, Orchideenzucht oder eben die Kakteenpflege. Heute scheint das ein wenig aus der Mode gekommen zu sein und deswegen wäre es schön, wenn der eine oder andere Kollege aus der Medizin, vielleicht in seiner Praxis, ein Plätzchen für die Dornigen hätte. Er müsste ja nicht gleich als Entdecker oder Autor neuer Arten brillieren.

Berühmte Mediziner, die sich mit Kakteen befassten:

Dr. Frédéric Albert Constant Weber (1830 – 1903), Generalarzt der französischen Armee in Mexiko und Autor von *Cleistocactus smaragdiflorus*, nach ihm wurde *Weberocereus* benannt



Weberocereus biolleyi

Dr. Louis Pfeiffer (1805 – 1877), Kassel, Autor zahlreicher neuer Arten, nach ihm wurde die Gattung *Pfeiffera* (heute *Lepismium*) benannt



Lepismium cruciforme

Dr. Georg Engelmann (1804 – 1884), beschrieb 1848 *Carnegiea gigantea* und 1856 *Ariocarpus fissuratus*, hat die Gattung *Echinocereus* aufgestellt, stammte aus Frankfurt am Main, ist nach St. Louis ausgewandert

Dr. Heinrich Poselger (1818 – 1883), besaß eine der größten Kakteen-Sammlungen in Berlin, bereiste 1849 – 1852 Mexiko sowie den Süden der USA und entdeckte 1851 *Astrophytum capricorne*, außerdem Entdecker von *Cocherniea poselgeri*, die als *Mammillaria poselgeri* von Hildmann nach ihm benannt wurde

Dr. F. von Haselberg, Sanitätsarzt in Stralsund und Kakteensammler, F. A. Hange benannte 1884 ihm zu Ehren den *Brasilicactus haselbergii* (heute *Parodia haselbergii*)

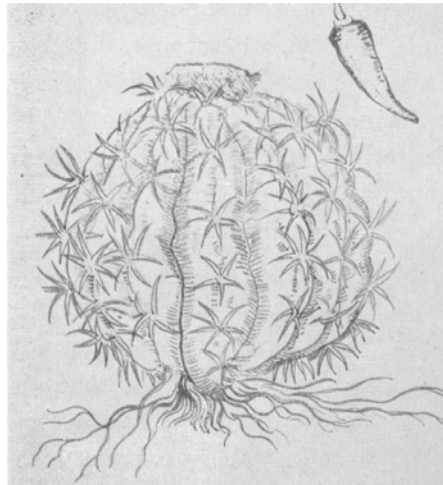
Dr. Joseph Gaertner (1732 – 1791), Arzt in Calw und botanischer Schriftsteller, stellte 1788 die Gattung *Rhipsalis* auf



Rhipsalis mesembryanthemoides

Dr. Fr. Mühlenpfordt, Arzt und Botaniker in Hannover, Autor von Namen, z.B. *Austrocylindropuntia subulata* als *Pereskia subulata* 1845

Die Kakteen-Ärzte



Melocactus von Tabernaemontanus

Aber die Reihe wird angeführt von dem Heidelberger Leibarzt Jacobus Theodurus Tabernaemontanus (d.h.: „der aus Bergzabern“), der in seinem 1588 in Frankfurt erschienenen „New Kreuterbuch“, einem der Frühwerke der botanischen Wissenschaft, bereits Säulenkakteen und einen *Melocactus* abbildete. Die Abbildung des *Melocactus* ist im übrigen erstaunlich genau: Cephalium, Frucht und die stark ausgeprägten Seitenwurzeln sind sehr naturgetreu wiedergegeben.

Cochenille – Farbstoff der Kakteenlaus

„In frühester Zeit glaubte man, daß das Cochenille aus der Kaktuspflanze selbst zu gewinnen sei. Erst im Anfang des 18. Jahrhunderts wurde mit Hilfe des Mikroskops endgültig festgestellt, daß das Cochenille von einer Laus her stammt, die auf diesem Kaktus lebt.“ Elly Petersen, Taschenbuch für den Kakteenfreund, 1927

Die Gewinnung von Cochenille, dem rotem Farbstoff der Läuse, die auf Kakteen leben, wurde bereits vor mehr als 2.000 Jahren von den Inkas und Azteken praktiziert. Sie gab sogar einer der Wirtspflanzen den Namen *Opuntia cochenillifera* (die Cochenille tragende). Die Kultur der Laus erfolgt aber hauptsächlich auf anderen Arten, wie zum Beispiel der robusten *Opuntia ficus-indica*. Als die Europäer Amerika eroberten, erkannten sie schnell die hohe Qualität des lichtechten Cochenille-Farbstoffes und die Spanier bauten ihn in ihren neuen Kolonien systematisch an, sowie später, als die Kolonien sich vom Mutterland lösten, auch vor ihrer Haustür, nämlich auf den Kanarischen Inseln, wo die Opuntien ebenso gut gedeihen wie in ihrer amerikanischen Heimat. Cochenillerot wurde zum Färben von Textilien, von Königsgewändern und von Uniformen, benutzt. Die berühmten Rotröcke der britischen Soldaten waren mit Cochenille gefärbt. Um ein Kilogramm Farbstoff herzustellen, sollen mehr als 140.000 Läuse nötig sein, weibliche Läuse, denn Männchen treten bei diesem Insekt nur kurzfristig auf und leben gerade lange genug, um die Weibchen zu befruchten. Diese sitzen Zeit ihres Lebens unbeweglich auf der *Opuntia*, bohren sie mit ihren Mundwerkzeugen an und saugen den Saft der Pflanze. Zum Schutz vor der Sonne und vor Feinden sondern sie einen weißlichen Wachsbelag ab (Bild 384); ihre eigentliche Farbe unter der Wachsschicht ist grau – der rote Farbstoff befindet sich im Innern der Tiere. Männchen sind kleiner als die Weibchen und besitzen Flügel – sie sind beweglicher, weil sie die Weibchen finden müssen. Wie erfolgt dann die Verbreitung der Läuse, wenn die Weibchen flügellos und unbeweglich sind? Sie machen es genau so wie die Spinnen im Altweibersommer: sie gehen in die Luft. Jungtiere des ersten Larvenstadiums (Nymphen) spinnen sich aus Wachs einen langen dünnen Faden, mit dem sie vom Wind erfasst und davongetragen werden.

Durch das Aufkommen der viel billigeren, chemisch hergestellten Farbstoffe gingen Bedeutung und Verwendung des Cochenillebaus stark zurück, zur Textilfärbung wird der Kakteenfarbstoff heute nicht mehr benutzt, die Einsatzgebiete beschränken sich auf das Färben von Lebensmitteln und Naturkosmetika sowie die Verwendung in der homöopathischen Heilkunst.



Bild 382: Campari, ein Bitterlikör, der gerne mit Orangensaft serviert wird, gefärbt mit dem Farbstoff der Cochenille-Laus

Hauptproduzenten von Cochenille sind gegenwärtig die Andenländer von Südamerika (vor allem Peru; Argentinien, Bolivien und Chile spielen eine kleinere Rolle), aber auch auf Lanzarote werden die Opuntien für die Gewinnung von Cochenillerot feldmäßig und „biologisch“ angebaut (Bild 383). Zur Ernte werden die Läuse mit einem Schaber abgestreift und zerquetscht, um den Farbstoff zu gewinnen (siehe Plastikscheren im Foto links unten). Die Lanzarotier erhoffen sich durch die Öko-Bewegung verbesserte Absatzchancen für ihren natürlichen Farbstoff. Klar, dass ihre Erzeugnisse frei sind von Insektengiften, denn die Ausbringung solcher Mittel würde ja auch die Läuse umbringen! Der Anbau der Opuntien erfolgt im Trockenfeldbau; die Erde wird weggegraben und dann mit Lavagrus (Lapilli) aufgefüllt. Der poröse Lavagrus saugt den Tau auf, der von den Wurzeln aufgenommen werden kann.



Bild 383: Opuntien-Plantage für die Cochenille-Gewinnung (Aufnahme: Dr. Jürgen Gad ©)

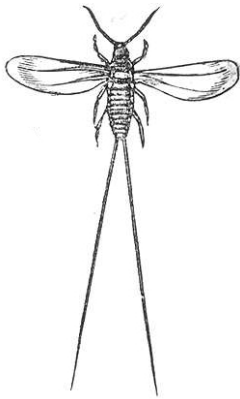


Bild 384: *Dactylopius coccus* (Aufnahme: Dr. Jürgen Gad ©); links ein geflügeltes Männchen, rechts ein Weibchen (aus Hartshorne 1881)

Am bekanntesten ist wohl die Verwendung zum Färben von Bitter-Likören (wie Campari), aber der Farbstoff wird auch in Naturkosmetikprodukten eingesetzt, wie zum Beispiel in Lippenstiften, Make-ups und Concealern der Bio-Marken Lavera und Laveré²³. Anhand des Codes für Lebensmittelfarbstoffe kann man feststellen, ob das echte Cochenillerot der Kakteenlaus verwendet worden ist oder ein künstliches Produkt. Der Farbstoff der Kakteenlaus hat den Code E 120 – und E 124 ist das chemisch erzeugte Cochenillerot A, das zum Beispiel für das Färben von Fruchtgummi verwendet wird.



Bild 385: Naturkosmetik mit Cochenille-Farbstoff

In der Heilkunde der Homöopathen spielt die Cochenille-Laus eine Rolle bei Hustenbeschwerden mit Würgeiz und Erbrechen von zähem, fadenziehenden Schleim, aber auch bei Raucherhusten und Asthma mit Krampfhusten. In diesen Fällen verschreibt der homöopathische Doktor ‚Coccus cacti‘ (veralteter Name für *Dactylopius coccus*) in den ‚Potenzierungen‘ D6 – D12.

Zu den Läusen gibt es noch eine schöne Anekdote. Die Spanier hatten damals quasi das Monopol auf Cochenillerot und verdienten viel Geld damit, weil sie die Preise selbst bestimmen konnten. Das wurmte den Engländern, denn sie wollten auch gerne in die Farbstoffproduktion einsteigen. Kakteen hatten sie ja schon, zwar nicht in Manchester, wo die Spinnereien standen, aber in ihren Kolonien in Indien und Ceylon. Es fehlten nur die Läuse. Sie haben dann, weil die Spanier natürlich keine hergeben wollten, aus Brasilien Kakteenläuse importiert, die ihnen allerdings im Nu ihre indischen Feigenkakteenbestände vernichtet haben. Die brasilianische Laus war nämlich die falsche – nicht die farbstoffproduzierende, sondern eine andere (*Dactylopius opuntiae*), die auch Feigenkakteen liebt und sie bei starkem Befall umbringen kann. Damit kam zwar die Farbstoffproduktion der Briten zu einem Ende, noch bevor sie überhaupt begonnen hatte, aber als Nebenprodukt hatte man ein Mittel gefunden,

²³ Deklariert als ‚Carmin CI 75470‘. Dabei handelt es sich um einen Farbstoff, der aus Cochenille durch Ausfällen mit Kaolin oder Alaun gewonnen wird. Im Gegensatz zu Cochenillerot ist dieser Karminlack nicht wasserlöslich.

mit dem man der Kakteenplage in Australien und Südafrika Herr werden konnte. Und so war es dann, neben einer kleinen Motte, auch die brasilianische Laus mit deren Hilfe etliche Millionen Quadratkilometer in Australien innerhalb weniger Jahre wieder kakteenfrei gemacht werden konnte.

Die Kakteenpest

„Erst entführte man sie aus der Heimat, hinüber nach Afrika und Australien, wo sie sich furchtbar dafür rächte“ Curt Backeberg, Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien, 1930 (über *Opuntia*)

Kakteen als ‚Schädlinge‘, dieser Weg führte immer über die Nutzung, auch im Mittelmeerraum, wo heute Opuntien in portugiesischen Naturschutzgebieten ein großes Problem sind. ‚Nutzung‘ ist hier freilich recht weit gefasst; der Begriff umfasst Opuntien als dekorative Zierpflanzen, zur Obstgewinnung und Zucht der Cochenille-Laus. In fast allen Ländern, in denen Opuntien ausgepflanzt wurden, verwilderten sie rasch und manchmal breiteten sie sich explosionsartig aus, wofür Australien das klassische, doch bei weitem nicht das einzige Beispiel ist. Verursacher der australischen Kakteenpest waren *Opuntia vulgaris* (heute zu *O. ficus-indica* gestellt), *O. inermis* und *O. stricta* (Bild 386 und Bild 387).

Im Jahr 1900 waren 40.000 Quadratkilometer Land von Opuntien besiedelt, was sie für die landwirtschaftliche Nutzung unbrauchbar machte. 40.000 Quadratkilometer oder 10 Millionen ‚acres‘: das entspricht der gesamten Fläche der Schweiz. 1925 waren es schon sechsmal so viel und jedes Jahr kamen weitere 4.000 Quadratkilometer dazu. Für die rasante Ausbreitung und Vermehrung sorgten nicht nur abgebrochene und verschleppte Sprossglieder, die bis zu zwölf Monate bewurzelungsfähig bleiben, sondern hauptsächlich die Samen, die gerne von Vögeln verzehrt werden und deren Verdauung sie überstehen. Nicht nur das, sondern die Keimfähigkeit wurde dadurch gesteigert. Jeder Kakteenfreund, der es schon einmal mit der Aussaat versucht hat, weiß dass Opuntiensamen nur sehr schwer zum Keimen zu bringen sind. Die harte Schale der Samen verhindert das Quellen; diese Schale muss man anschleifen oder anätzen – zum Beispiel mit einer Säure oder eben durch Verdauungssäfte. Aus dem gleichen Grund gelang es den Australiern nicht, die Opuntien mit Feuer zu bekämpfen, denn das Feuer vernichtete zwar die Pflanzen, erweckte aber buchstäblich den in der Erde ruhenden Samen zum Leben. Eine Bekämpfung mit dem starken Gift Arsenpentoxid wurde erwogen, jedoch als unbezahlbar zurückgewiesen.



Bild 386: *Opuntia stricta* – eine der Arten der Kakteenpest

Eine „Wasserpest“

„Überträgt nun der Mensch einzelne Gewächse oder Tiere auf einen anderen Kontinent, so kann es geschehen, daß der Fremdling dort so günstige Lebensbedingungen findet, daß er sich ungehemmt zu vermehren beginnt und zu einer Landplage wird.“ Walter Kupper, Kakteen, 1954

Grundsätzlich kann jede Pflanzenart sich explosionsartig vermehren, wenn sie in ein Gebiet gelangt, in der sie weder Feinde noch ernsthafte Konkurrenten hat. In Mitteleuropa kam es zu einer Pflanzenpest, als 1859 im Garten von Sanssouci (Potsdam) eine harmlose kleine Wasserpflanze (*Elodea canadensis*) ausgesetzt wurde. In kürzester Zeit vermehrte sich das neue Kraut dermaßen, dass es Kanäle und Gräben zuwucherte, wodurch es sich den Ekelnamen Wasserpest erwarb. Aber durch die Selbstregulationskräfte der Natur stellte sich bald ein Gleichgewicht ein und die Bestände gingen wieder zurück; heute ist die Wasserpest eine allgemein verbreitete hübsche Wasserpflanze, die jeder Kaltwasseraquarianer kennt und schätzt.

Auch den australischen Opuntien fehlten die Feinde, weshalb man auf die Idee kam, welche zu importieren. Von 150 ‚cactophilen‘ Insekten, die in ihrer amerikanischen Heimat als Kakteenschädlinge bekannt sind, wurden 50 Arten im Labor gezüchtet und für den Einsatz gegen die Opuntienpest getestet. Ausgesetzt wurden schließlich 11 oder 12 davon und den durchschlagenden Erfolg brachten zwei Arten: eine Verwandte der Cochenille-Laus, das *Dactylopius opuntiae*, die von den Engländern einst irrtümlicherweise anstelle der ‚echten‘ Cochenille-Laus in ihre indischen Kolonien eingeführt worden war, und eine kleine Motte, *Cactoblastis cactorum*, die man aus Argentinien eingeführt hatte.



Bild 387: Die Kakteenpest hat hübsche Blüten

Die wichtigere der beiden Arten ist die Kaktusmotte (Bild 388), eine entfernte Verwandte der Mehlmotte, die dem Hörensagen nach in manchen Küchen von Wohngemeinschaften anzutreffen sein soll. Bis zum Jahre 1930 wurden in Australien nicht weniger als 3 Milliarden *Cactoblastis*-Eier gezüchtet und ausgesetzt. Ab 1935 fingen die Opuntienbestände dann schließlich an, zurückzugehen. Das Weibchen der Kaktusmotte legt seine Eier in Form von dornenähnlichen Stapeln auf die Areolen; die ausschlüpfenden Larven, wunderschön zinnoberrot und schwarz gestreift, bohren Gänge in die Sprossglieder, die von ihnen ausgefressen werden und daraufhin absterben (Bild 389).

Bild 388: *Cactoblastis cactorum*

Obwohl es bei *Cactoblastis cactorum* verschiedene ‚Biotypen‘ gibt, die auf unterschiedliche Arten spezialisiert sind und auf diesen besser gedeihen als auf anderen, können grundsätzlich alle Opuntien befallen werden. Das hat einige aktuelle Konsequenzen, denn nach den Erfolgen in Australien erprobte man die biologische Schädlingsbekämpfung der Pest-Opuntien (mit unterschiedlichem Erfolg) auch in anderen Teilen der Erde, wie Südafrika, auf Mauritius, Hawaii und den Antillen. Von dort aus ist die Motte, möglicherweise über Kuba, im Jahre 1989 in die USA gelangt, wo sie jetzt in Florida die seltene *Opuntia (Consolea) corallicola* bedroht, von der gegenwärtig nur drei Populationen bekannt sind. Weitere potentielle Opfer der Motte sind die insgesamt 79 in Mexiko und im Süden der USA heimischen Opuntienarten (51 in Mexiko, 9 in den USA und 19 Arten, die in beiden Ländern vorkommen). Und gleichzeitig gefährdet der Vormarsch der Motte natürlich auch die kommerzielle, wirtschaftlich recht bedeutsame Opuntienzucht in Mexiko. Deshalb gibt es Programme des mexikanischen Landwirtschaftsministeriums, um eine mögliche Einwanderung über Florida, Süd-Texas und New Mexico zu vermeiden. Die größte Gefahr einer Invasion besteht im Import von befallenen Pflanzen. Die Karriere der kleinen Motte führte also vom ‚Schädling‘ zum ‚Nützlich‘ und wieder zurück zum ‚Schädling‘. Womit bewiesen wäre, wie relativ Bewertungen aus Menschensicht sein können.

Bild 389: Die Larven minieren in *Opuntia* (Aufnahme: ARS/USDA, Peggy Greb ©)

Aktuelle Pest in Portugal

„Aber irgendein halbfaules Glied, das man weggeworfen hat, wurzelt an und wird zum Prachtexemplar – da wo man es gar nicht wollte.“ Franz Buxbaum, Kakteenleben, 1980

Einen ganz anderen Weg bei der Bekämpfung von Opuntien geht Portugal, in dem aktuell das Naturschutzgebiet ‚Dom António Xavier Pereira Coutinho‘ in der Nähe von Lissabon betroffen ist. Es handelt sich wieder um *Opuntia stricta*, wobei *O. ficus-indica* noch eine Nebenrolle spielt. (Die Arten *O. leucotricha* und *O. monacantha* kommen auch vor, sind aber nicht invasiv.) Im Jahr 2001 waren mehr als 60 % der Fläche im Naturschutzgebiet von Opuntien besiedelt. Eine manuelle Beseitigung brachte keinen nachhaltigen Erfolg, denn obwohl man im Jahr 1985 alle *O. stricta* per Hand entfernt hatte, war zehn Jahre später die befallene Fläche größer als vor dieser Aktion. Deswegen heißt die Lösung in Portugal Gift, oder genauer gesagt: Herbizid, also Pflanzenvernichtungsmittel. Weil man in einem Naturschutzgebiet wegen der zu schützenden Arten ein Pflanzenvernichtungsmittel natürlich nicht flächendeckend (durch Spritzen etwa) ausbringen kann, musste man sich etwas anderes einfallen lassen. Von mehreren Methoden, die ausprobiert wurden, erwies sich das direkte Injizieren des Herbizids ‚Roundup‘ (manchem Gärtner als ‚Unkrautfrei‘ bekannt; Wirkstoff Glyphosat) in die Sprosssegmente als Methode der Wahl. Bei einer Konzentration von 45 Gramm Glyphosat pro Liter starben alle behandelten Pflanzen ab, wenn von dieser Lösung 2 Milliliter in die Pflanze injiziert wurden. Da aber zahlreiche Samen der Opuntien in der Erde schlummern und dort eine regelrechte ‚Samenbank‘ bilden, die viele Jahre lang keimfähig bleibt, wird man die Bekämpfung irgendwann wiederholen müssen.

Opuntien-Pest im östlichen Kapland



Undurchdringliches Opuntien Dickichte: links Kaalblad, rechts Doringblad (1931)

Nicht nur in Australien wurden Opuntien zur Plage, sondern auch in Indien, Ceylon, Mauritius, der Karibik und Südafrika, sowie (heute noch aktuell) in Europa. Weil Entstehung und Verlauf der Opuntienpest in Südafrika ein Negativbeispiel sind für die komplizierte Beziehung zwischen Mensch und Umwelt, soll sie hier ausführlicher behandelt werden.

Im Jahre 1750 reiste ein Farmer mit dem Namen van der Berg nach Kapstadt und brachte von dort zwei Opuntienmitglieder mit, die er als große Kostbarkeit auf seiner Farm auf dem Lande auspflanzte und in der Folge mit seinen Nachbarn teilte. So kam der Feigenkaktus in die südafrikanische Provinz, doch während er in der Großstadt und im westlichen, feuchteren Kapland eine harmlose, bizarre und exotische Zierpflanze blieb, brach im trockeneren Ostteil bald die Kakteenpest aus.

Europäische Siedler waren erst im späten 18. Jahrhundert in diesen trockenen, östlichen Teil des Kaplandes gekommen und hatten in blutigen Kriegen die Einheimischen vertrieben, die hier als Hirten, Ackerbauern oder Sammler gelebt hatten wie die Buschleute und Hottentotten, die ihrerseits zuvor von den Bantu vertrieben worden waren. Mit den Weißen kamen auch neue Weidetiere ins Land. Ihre umfangreichen Schaf- und Ziegenherden, die bald Millionenstärke erreichen, ließen sie frei auf dem ‚veld‘ weiden, wodurch das Land sehr rasch seiner natürlichen Vegetation beraubt wurde. (Zu der übrigens auch eine reichhaltige Sukkulente flora mit u.a. Mesembryanthemaceae gehörte.) Erosion und Versteppung waren die unvermeidliche Folge dieser Übernutzung. Hinzu kam eine Reihe von besonders niederschlagsarmen Jahren zwischen 1895 und 1905, die dafür sorgten, dass die Opuntien Bedingungen fanden wie in ihrer mittelamerikanischen Heimat.

Zunächst blieben die ‚prickly pears‘ auf die Gehöfte der weißen Siedler beschränkt, wo sie zur Zierde angepflanzt wurden oder als Hecken die ‚kraals‘ umzäunten, in die nachts das Weidevieh getrieben wurde. Doch allmählich verbreiteten sich die Kakteen über das Land, durch das Vieh, das auf die Weide zog, entlang der Verkehrsadern, durch Paviane,

Opuntien-Pest im östlichen Kapland

Landarbeiter und schwarze Siedler, die allesamt die süßen Früchte schätzen lernten. Ein Zeitgenosse gab zu Protokoll: „Die Samen reisten in den Därmen der Tiere, die Früchte verzehrt hatten, durch das Land, überquerten Zäune, Flüsse und Bergketten und tauchten an unvermuteten Orten wieder auf, aufgeweicht durch die Verdauung, genährt durch den Dung wachsen sie rasch heran“. Nach Augenzeugenberichten sprossen die Opuntiensämlinge „wie Gras“ aus den Kuhfladen heraus. Die weißen Siedler reagierten, indem sie Paviane und Schakale abschossen, denn auch denen schmeckten die süßen ‚prickly pears‘. Selbst entlang der Flüsse breiteten sie sich aus, vermutlich durch abgebrochene Sprossglieder, die vom Hochwasser stromabwärts getragen wurden.



Kap-Farmer beim Ausgraben von Opuntien (1908)

Dort, wo die Opuntien heranwuchsen, bildeten sie bald undurchdringliche Dickichte von bis zu vier Metern Höhe, die das Weideland unbrauchbar machten. Die Siedler entwickelten deswegen bald ein zwiespältiges Verhältnis zu dieser Pflanze, denn auch ihnen schmeckten die Früchte, und in Zeiten des Mangels dienten die Opuntien, vor allem das dornenlose ‚kaalblad‘, als Nottfutter (bedornete Arten hießen ‚doringblad‘). Der Verzehr hatte aber oft üble Folgen: Verletzungen durch Dornen und Glochiden, die oft so schlimm waren, dass das Vieh starb, oder heftige Durchfälle, verursacht durch das wasserhaltige, säuerliche Fleisch der Opuntien. Auch die landlosen Schwarzen ernteten die wilden Kakteenfeigen und zogen von Farm zu Farm, um sie den weißen Siedlern zu verkaufen, weshalb diese die Schwarzen mit den Kakteen assoziierten. Sie sagten: „Wo die Kaffer wohnen, ist die ‚prickly pear‘ nicht weit.“ Angeblich lebten sogar schwarze Diebesbanden in den undurchdringlichen Dickichten, wo sie sich von den Früchten ernährten und auszogen, um das Vieh der Siedler zu stehlen, das sie mit Hilfe von landlosen Weißen schlachteten, um anschließend das Fleisch zu verkaufen. Zum Teil waren diese landlosen Weißen ehemalige Farmer, deren Land durch die Opuntienpest unbrauchbar geworden war und die sich auf den Farmen der Landbesitzer zur Lohnarbeit verdingen mussten.

Bekämpfung in drei Schritten

Als endlich das Landwirtschaftsministerium sich entschloss, gegen die Pest vorzugehen, fand sie Fürsprecher unter den Siedlern, die ihr Land durch die Opuntien bedroht sahen, aber auch Widerstand von Farmern, die gelernt hatten, mit ihnen zu leben. Wenn man Mais beimischte, dann vertrug das Vieh das Kakteenfutter recht gut und die Früchte dienten nicht nur zum Frischverzehr, denn man konnte aus ihnen mit Erfolg Essig, Zucker, Sirup, Trockenfrüchte und sogar Hefe zum Brotbacken gewinnen. Zudem war die zunächst angesetzte mechanische Bekämpfung der Kakteen sehr mühsam, arbeitsintensiv und wenig erfolgreich. Damit die Strünke nicht neu austreiben konnten, mussten die Opuntien ausgegraben werden. Man stapelte sie aufeinander, zu Haufen, die hunderte von Metern lang und etliche Meter hoch sein konnten. Es dauerte drei Jahre, bis die Opuntien so ausgetrocknet waren, dass man sie verbrennen konnte. Wegen dieser Zähigkeit bekamen die Pflanzen den Namen ‚kan niet dood‘ (kann nicht sterben).

Vielversprechender schien zunächst der Einsatz von Arsen zu sein. Das Landwirtschaftsministerium führte bis 1910 mehr als 400 Tonnen Natrium-Arsenit ein, das verbilligt an die Siedler abgegeben wurde. Nun ist Arsen aber ein starkes Gift, das nicht nur den Opuntien gefährlich wurde, sondern auch allen übrigen Pflanzen, dem Vieh und den schwarzen Landarbeitern. Aber der Tod eines schwarzen ‚boys‘, der das Gift ausbringen musste, zählte kaum mehr als der Tod einer Kuh.

Im dritten Schritt entschied man sich nach dem australischen Vorbild zur biologischen Schädlingsbekämpfung mit der Motte *Cactoblastis* und der Laus *Dactylopius*. Das war 1913. Doch vor allem der Erfolg mit *Cactoblastis* blieb sehr hinter den Erwartungen zurück. Zwar konnten die Bestände verringert werden, aber ein durchschlagender Erfolg blieb lange Zeit aus. Man kam schließlich dahinter, woran es gelegen hatte: Die importierte *Cactoblastis* war in Australien auf *Opuntia ficus-indica* herangezogen worden und dabei hatte sich ein Biotyp entwickelt, der auf diesen Wirt spezialisiert war. In Südafrika dagegen war *Opuntia stricta* der hauptsächliche Verursacher der Pest und auf dieser gedieh der *ficus-indica*-Biotyp weit weniger gut. [*O. stricta* ist eventuell das ‚doringblad‘ der Siedler und *O. ficus-indica* das ‚kaalblad‘.] Erst als man den richtigen, den *stricta*-Biotyp aussetzte, konnte auch die Opuntienpest in Kapland besiegt werden. Die beiden nachstehenden historischen Aufnahmen verdeutlichen den durchschlagenden Erfolg. An den Bäumen im Hintergrund sehen wir, dass zweimal die gleiche Stelle fotografiert wurde – einmal vor der Maßnahme und dann hinterher. Im zweiten Bild sind die Opuntien bis auf wenige sterbliche Reste komplett verschwunden.

Opuntien-Pest im östlichen Kapland



Historische Aufnahmen (hier aus Australien). Links: vor der Bekämpfung, rechts nachher

Weitere Pest-Kakteen in Südafrika – die ‚Exoten‘

Als die Südafrikaner ihre ‚große Kakteenpest‘, die *Opuntia stricta*, im Griff hatten, konnten sie sich den ‚kleineren‘ Invasoren aus der Familie der Cactaceae widmen. Denn insgesamt gab es außer *O. stricta* noch weitere 13 (!) Arten, die als Unkräuter mehr oder weniger große Probleme bereiteten. Unter diesen gab es zwei relative Riesen: *O. ficus-indica* und *O. aurantiaca* mit 100.000 ha und ca. 900.000 ha befallender Fläche (Zahlen aus dem Jahr 1991). Bei diesen Arten war eine biologische Schädlingsbekämpfung mit der Motte *Cactoblastis cactorum* und der Blattlaus *Dactylopius opuntiae* erfolgreich. *Opuntia ficus-indica* hat sich zurückgezogen in kühlere Gegenden mit höherem Niederschlag, weil dort *D. opuntiae* relativ wirkungslos ist. Die anderen 11 ‚Exoten‘ sind *Austrocyllindropuntia exaltata*, *A. salmiana*, *Cereus repandus* (ex *peruvianus*), *Cylindropuntia imbricata*, *C. leptocaulis*, *C. rosea*, *Harrisia* (ex *Eriocereus*) *martinii*, *Opuntia dellenii*, *O. lindheimeri*, *O. spinulifera* und *Pereskia aculeata*. Diese haben meist nur lokale Bedeutung, so gab es zum Beispiel von *C. leptocaulis* 1991 nur zwei bekannte lokale Dickichte im südlichen Kapland. Doch wegen der schlechten Erfahrungen, die die Südafrikaner mit eingeschleppten Kakteen gemacht haben, ist man auf der Hut und bereitet Maßnahmen für die biologische Schädlingsbekämpfung vor, denn eine zweiten ‚doringblad‘-Seuche will natürlich niemand! Auch dazu werden wieder natürliche Feinde der Kakteen – Motten, Käfer und Läuse – im Labor gezüchtet und ausgebracht.

Die *Pereskia aculeata* fällt ein bisschen heraus, denn sie besiedelt nicht die trockneren Landesteile, sondern die tropischen und subtropischen Regionen an der Ostküste des Landes. *Pereskia* überwuchert und tötet die einheimische Flora, einschließlich großer, starker Bäume. Auch hier liegt der Ausgang der ‚Pest‘ wieder in den heimischen Gärten, *P. aculeata* als Zierpflanze gehalten wurde und entkam. Mit molekulargenetischen Analysen konnte die ursprüngliche Heimat dieser verwilderten Kulturpflanzen innerhalb des riesigen natürlichen Verbreitungsgebiets dieser Art ausgemacht werden: Die genetisch am nächsten verwandten *P. aculeata*-Populationen leben in Brasilien, Provinz Rio de Janeiro.

Kulinarisches: Rezepte mit Kakteen

„Ein gutes mexikanisches Gericht sind Nopales mit Tortillas und Frijoles, also Opuntienblätter mit Maisfladen und Bohnen.“ H.W. Fittkau über geeignete Diät für Kakteenjäger

Unsere kulinarischen Möglichkeiten sind hier gegenwärtig leider noch etwas begrenzt. Wir kennen Tunas, die bekannten Opuntienfrüchte (auch Kaktusfeigen und – im Englischen – prickly pears geheißen), dann die ebenfalls im Handel erhältlichen Pitahayas, Früchte von *Hylocereus* sowie die ‚gelben Pitahayas‘, Früchte von *Selenicereus megalanthus*. Das sind die köstlichsten der drei: sehr süß, sehr saftig, doch teuer und selten zu bekommen. Sie schmecken wie Ananas plus Pfirsich und Banane. Sie kommen aus Kolumbien oder Israel zu uns. Leider stört der hohe Preis (2008: ca. 4 Euro pro Stück). Die Frucht ist dornenlos und das Fruchtfleisch grau, genau wie bei den ‚roten Pitahayas‘ von *Hylocereus undatus*, mit vielen schwarzen Samenkörnern, die einfach mitgegessen werden. Beide werden der Länge nach halbiert und im einfachsten Fall ausgelöffelt.



Bild 390: Rote Pitahayas (*Hylocereus*)



Bild 391: Opuntienfrüchte



Bild 392: Nopalitos



Bild 393: Gelbe Pitahayas (*Selenicereus*)



Dann haben wir noch Nopalitos – in Streifen geschnittene und eingelegte Sprosse von Opuntien (*O. ficus-indica*), die man in speziellen Feinkostgeschäften für die lateinamerikanische Küche bekommt oder im Internet, z.B. bei Kakteen-Haage, Erfurt, bestellen kann. Ganze Sprossglieder von *Opuntia* müsste man sich selber ziehen (siehe Kasten Nopalitos aus eigenem Anbau, Seite 284). Gleiches gilt auch für Früchte von Mammillarien und Echinocereen, die in ihrer Heimat als Obst geschätzt werden. Essbar sind natürlich noch viel mehr Kakteen und mancher Kakteenfreund hat schon einmal beim Pfropfen ‚gekostet‘, was nicht unbedingt empfohlen werden kann, denn etliche Kakteen enthalten Alkaloide, zum Teil solche mit halluzinogener rauschhafter Wirkung, wie etwa *Lophophora williamsii* und die als Pfropfunterlage beliebte *Echinopsis (Trichocereus) pachanoi*. Also Vorsicht! Und zur Sicherheit besser das scharfe Pfropfmesser vor dem Naschen weglegen. Für den Fall, dass der eventuell einsetzende Drogenrausch ein heftiger sein wird.

Auf Rezepte aus dem Bereich finger food wurde in der folgenden Zusammenstellung bewusst verzichtet, obwohl dieses gerade groß in Mode ist, schließlich haben Kakteenfreunde häufiger mal Dornen in den Fingern, was bei Mahlzeiten zu irritierenden Erfahrungen führen könnte. Zusätzlich zu den angegebenen Rezepten kann gerne experimentiert werden, auch mit ungewöhnlichen Kombinationen; zum Beispiel passen die Aromen von Nopalitos gut zu denen von Koriander, Kümmel und Sojasauce. Nett wäre eine chinesische Frühlingsschnecke, deren Gemüsefüllung mit Nopalitos-Stückchen aufgepeppt wird. Oder ein altdeutscher Krautsalat mit Kaktus und Koriander. Oder ein

bunter Salat aus Nopalitos, Roter Bete und weißen dicken Bohnen, der ist auch optisch sehr nett. Oder ... Hier ist Ihre Phantasie gefragt und die Grenzen setzt nur der Geschmack, *siehe* Sie ruhig ein wenig, nach dem Motto: Was wäre dem Altmeister der Gastronomiekritik zum Thema Kaktus-Kulinarik alles eingefallen?

Opuntienfrüchte schälen

„Eine mir bekannte Dame wäre in Chile bei dem Versuch, eine Opuntiafrucht zu genießen, beinahe erstickt und konnte nur durch in den Mund eingeführte Röhrchen atmen, da durch die Stachelhärchen die Zunge und der Gaumen hoch und schmerzhaft angeschwollen waren.“ W. von Roeder, Der Kakteenzüchter, 1925



Bild 394: So schälen Profis

Ein Basisrezept. Die im Feinkosthandel erhältlichen Opuntienfrüchte haben zwar keine Dornen, aber sehr anhängliche und unangenehme Glochiden, die sich mit Widerhaken in die Haut bohren und nicht leicht zu entfernen sind. Darum Vorsicht beim Schälen! Man legt die Frucht auf Küchenkrepp (mehrlagig) und hält sie mit einer Gabel fest. Das obere und untere Ende abschneiden, dann die Schale mit einem neben der Gabel angesetzten und etwas schräg geführten Längsschnitt öffnen. Mit einer zweiten Gabel einstechen und die Schale abheben. Idealerweise öffnet sich die Frucht dann selbst, wie es auf der Briefmarke oben abgebildet ist. Bei den Früchten, die bei uns im Handel sind, haftet das Fruchtfleisch manchmal sehr fest an der Schale, weswegen beim Abheben der Schale die Frucht zu zerreißen droht. Deswegen ein Messer zwischen Schale und Fruchtfleisch schieben. Opuntienfrüchte schmecken gekühlt am besten; die Samen werden mitgegessen. Der Geschmack liegt zwischen Kiwi und Banane. Ist es trotzdem zu unliebsamem Kontakt zwischen Haut und Glochiden gekommen, hier noch ein Tipp, um diese zu entfernen. Auf die betroffene Stelle wird Kerzenwachs getropft. Wenn das Wachs erstarrt, hält es die Glochiden fest und beide können zusammen abgezogen werden. Für eine damenhaftere Methode der Entfernung eignen sich Gesichtsmasken (face peeling) und ganz harte Knochen warten einfach ein paar Tage, bis die Glochiden aus der Haut herausgewachsen sind. Im Handel werden oft grüne unreife Früchte angeboten; reife Früchte haben eine gelbe oder rote Schale und gleichfarbiges Fruchtfleisch. In Südamerika gibt es auch Sorten mit grüner Schale, aber die werden noch nicht in Europa verkauft.

Opuntienbowle Engelskuss

„Als ich gerade so ein Stück Frucht mit den unzähligen Körnern im Mund herumwälzte und einen Schluck Wein dazu trank, hatte ich plötzlich einen Geschmack auf der Seele, wie wenn ein Engel einen küsste!“ (Einer der Erfinder dieser Bowle über den Moment der Inspiration)

Ein Rezept der beiden Frankfurter Kakteenfreunde Wolfgang Polka und Wolfgang Ostermüller

4 Pfund Opuntienfrüchte

4 Flaschen Weißwein

2 Flaschen Sekt

5 Esslöffel Zucker

Opuntienfrüchte schälen und das Fruchtfleisch in Scheiben oder Würfel schneiden. Mit zwei Flaschen gut gekühltem Weißwein und dem Zucker ansetzen und eine dreiviertel Stunde ziehen lassen. Dann mit dem restlichen Wein und dem Sekt auffüllen. (Auf keinen Fall zuerst den Sekt einfüllen, denn wegen des Säuregehalts der Früchte gibt das viel Schaum.) Behutsam durchmischen, zum Beispiel mit einer Punschelle. Vorsicht vor den Fruchtfleischwürfeln! Sie sind zwar dornenlos, aber sie saugen den Alkohol auf und garantieren für einen wunderbar kaktüsslichen Schwips.

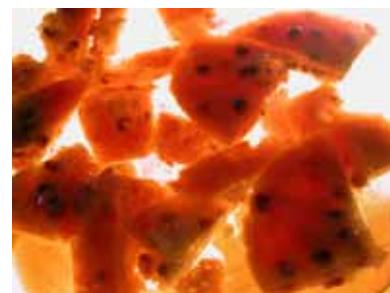


Bild 395: Opuntienbowle Engelskuss

Sommersalat El Nopal

Dazu brauchen Sie Nopalitos, das sind in Streifen geschnittene junge Sprossglieder von Opuntien. Nopalitos bekommen Sie als Konserven in Mexikoläden (in Berlin: Aqui España! in der Kantstraße), oder bei Kakteen-Haage. Es gibt meistens zwei Sorten: „natural“ und „en salmuera“ (wörtlich „in Salzlake“). Letztere sind ähnlich wie unsere Gewürzgurken eingelegt in Essig, mit Chili, Zwiebeln und Gewürzen. Sie schmecken wie eine Mischung aus grünen Bohnen und Senfgurke. Für den Salat eignen sich beide Sorten. Nopalitos sind sehr schleimig, denn der Schleim ist für den Kaktus wichtig, weil er viel Wasser binden kann. Wenn der Schleim stört, einfach vor Gebrauch im Sieb mit Wasser abspülen, so wie man es mit Okra-Schoten (Bamies) auch macht.

1 Glas Nopalitos, 200 Gramm

4 Tomaten

2 Paprikaschoten

1 Zwiebel
 1 kleine Dose Maiskörner
 je ½ kleine Dose dicke weiße Bohnen und Kidneybohnen
 zum Garnieren: Chili-Schoten und schwarze Oliven

Nopalitos abtropfen lassen, eventuell den Schleim abwaschen. Tomaten würfeln, Paprikaschoten putzen und in Streifen schneiden, Zwiebel schälen und kleinschneiden. Mit Essig, Öl, Salz, Pfeffer und Basilikum eine Salatsoße anrühren, mit Cayenne-Pfeffer oder ein paar Tropfen Tabasco-Sauce abschmecken, das Gemüse dazugeben, untermischen und gut ziehen lassen.



Bild 396: Krautsalat con Cactus



Bild 397: Bunter Teller mit Nopalitos



Bild 398: Sommersalat El Nopal

Tortillas gefüllt mit Kaktus und Bohnen

Mit diesem typischen Gericht, das eine Indianerin in Monterrey für ihn kochte, wurde der Kakteenjäger Hans Werner Fittkau an seinem ersten Tag in Mexiko willkommen geheißen.

1 Glas Nopalitos natural
 1 Dose Kidneybohnen
 2 kleine Zwiebeln
 1 Packung Tortillas

Tortillas in einer Pfanne ohne Öl von beiden Seiten kurz aufbacken. Die kleingeschnittenen Zwiebeln in etwas Sonnenblumenöl andünsten, Kidneybohnen und Nopalitos dazugeben. Dann mit Cayennepfeffer abschmecken. Die heißen Tortillas einzeln auf die Arbeitsfläche legen, das Gemüse so aufschichten, dass ringsum ein Rand bleibt, der auf einer Seite etwas breiter ist und dann vom schmalen Rand her aufrollen. Es sind also Enchillatas, wie die gerollten Tortillas heißen („wraps“ auf amerikanisch). Man kann die gefüllten Tortillas auch so zusammenfalten, dass kleine quadratische Taschen entstehen und diese backen – dann haben wir Chimichangas.

Rezept für Tortillas: 1 Teil Maismehl mit 1 Teil lauwarmem Wasser verkneten, bis der Teig nicht mehr an den Händen klebt. Flache Teigfladen formen und direkt auf der heißen Herdplatte oder in einer Pfanne backen.

Pizza Mexicana

Ein internationales Rezept: Die Basis ist italienisch, der Belag mexikanisch und der Koch deutsch.

- 1 Glas Nopalitos natur
- 1 kleine Zwiebel (am besten eine rote)
- 1 Dose Mais
- 1 Dose Kidneybohnen
- 4 Tomaten oder 1 kleine Dose Tomaten
- 2 Paprikaschoten
- 4 Peperonis
- 1 Pizzateig (fertig oder selbst gemacht)

- 500 Gramm Mehl
- ½ Würfel Hefe
- ¼ Teelöffel Salz
- 1 Prise Zucker
- 0,2 bis 0,3 Liter Wasser (lauwarm)
- eventuell etwas Olivenöl



Bild 399: Hier eine Variante mit Tomaten, Mozzarella und Kaktus

Das Grundrezept für den Teig: Die Hefe und die Prise Zucker in dem lauwarmen (!) Wasser auflösen (der Zucker ist nur, damit die Hefe was zum Knabbern hat und der Teig besser „geht“). Mehl mit dem Salz vermischen und nach und nach zu dem Hefewasser geben. Profis machen das per Sieb. Den Teig zuerst rühren, dann kneten. Der fertige Teig darf nicht mehr an den Fingern kleben; bei Bedarf noch etwas Mehl dazugeben. Etwas Olivenöl kann helfen, den Teig geschmeidiger zu machen. Den Teig in eine Schüssel geben, mit einem Handtuch abdecken und warm stellen. Den Teig eine halbe bis eine Stunde gehen lassen; er ist richtig, wenn sich sein Volumen ungefähr verdoppelt hat. Dann noch einmal durchkneten und auf einem mit Öl ausgestrichenem Blech ausrollen oder ausziehen. Der Rand muss ein bisschen höher sein. Mit den kleingeschnittenen Tomaten, Zwiebeln und Paprikastreifen belegen, abgetropften Mais und die Bohnen darüber. Die Nopalitos im Sieb abtropfen lassen und den Schleim abspülen. Dann Nopalitos mit den Peperonis auf der Pizza verteilen, das Ganze mit etwas Olivenöl beträufeln und mit frisch gemahlenem Pfeffer, Cayennepfeffer und Chilisauce schön scharf würzen. Im vorgeheizten Backofen auf der mittleren Schiene bei 200 °C etwa 20 Minuten lang backen.

Kaltes Kakteen-Curry

Opuntien werden fast weltweit angebaut, allerdings nicht überall als Gemüse. Dieses Rezept könnte das zumindest für den asiatischen Raum ändern.

Zutaten:

- 200 Gramm Nopalitos (natural oder en salmuera)
- 200 Gramm Tofu (Bioladen oder Asialaden)
- 3 kleine Zwiebeln
- Erdnussöl, Paprika edelsüß, Sojasoße

Den Schleim von den Nopalitos abspülen, dann etwas klein schneiden und mit Küchenkrepp trocken tupfen. Den Tofu würfeln und ggf. ebenfalls trocken tupfen. In heißem Erdnussöl den Tofu und die Nopalitos zusammen mit den gehackten Zwiebeln kurz anbraten (die Zwiebeln sollen bissfest bleiben). Nach dem Anbraten in einer Schüssel aufschichten, großzügig mit Paprika überpudern und mit Sojasoße beträufeln, gut durchmischen und ziehen lassen. (Nur Engländer geben den Paprika schon beim Braten zu, wodurch er verbrennt und abscheulich bitter wird.) Wird kalt als Beilage zu Reisgerichten serviert.

Portugiesische Brotpaprika mit Kaktus

Für den Kampf gegen die portugiesische Opuntien-Pest geeignet, denn hier werden Nopalitos benötigt. Nach einem Rezept von Hans Gerlach, etwas verändert.

Zutaten:

3 Scheiben Mischbrot

2 rote Paprikaschoten

4 Knoblauchzehen

2 Zwiebeln

200 Gramm Nopalitos (natural oder en salmuera)

Olivenöl, Lorbeerblatt, Pfeffer, Salz, eventuell Vinho Verde

Brot in Würfel schneiden und in Olivenöl leicht bräunen. Paprika vierteln, entkernen und mit Knoblauch und den Zwiebeln ebenfalls würfeln und in Olivenöl andünsten. Dann mit einer Tasse Flüssigkeit (Wasser, Gemüsebrühe oder Vinho Verde) löschen, Lorbeer dazu und 30 Minuten lang auf kleiner Flamme köcheln. Bei Bedarf Flüssigkeit nachgießen. Zwischenzeitlich die Brotwürfel auf Küchenkrepp lagern, damit das Öl aufgesaugt wird. Den Schleim der Nopalitos abspülen und mit Krepp trocknen. Dann den Kaktus zum Paprikagemüse geben, weitere 10 Minuten köcheln. Zum Schluss die Brotwürfel dazugeben und umrühren.

Gegrillter Kaktus zur Sommer-Party

Dazu braucht man eine große *Opuntia*, die man eh zurückschneiden will. Im Spätfrühling oder Frühsommer werden die frischen, diesjährigen Sprossglieder geerntet. Sorgfältig alle Glochiden, sowie eventuell vorhandene Dornen entfernen. Die geschälten Sprosse in einer Mischung aus Olivenöl, Sojasauce, Paprika (edelsüß) und Cayennepfeffer marinieren. Etwas abtropfen lassen und in Alufolie auf dem Grill garen. Der schwache Eigengeschmack der Opuntienscheiben ergibt zusammen mit der Sojasauce, dem Paprika und dem Cayennepfeffer eine ungewöhnliche aber interessante Mischung von Aromen. Cayennepfeffer nur sparsam verwenden! Ältere Glieder eignen sich nicht, weil die Leitbündel schon zu stark verholzt sind. Sie können nach sorgfältigem Entdornen an Landschildkröten (sofern vorhanden) verfüttert werden.

Nopalitos aus eigenem Anbau

An der Fachhochschule Wiesbaden, Standort Geisenheim, hat Werner Hoffmann vor einigen Jahren Anbauversuche von Gemüse-Opuntien im Freiland unter Folie durchgeführt. Was im milden Weinbauklima des Rheingaus gelang, das sollte Kakteenfreunden, die über ein Gewächshaus verfügen, auch möglich sein. In Geisenheim wurden ausgewachsene Sprosse von *Opuntia ficus-indica* im Herbst geschnitten und bei Temperaturen von 12-15 °C überwintert. Diese Muttersprosse wurden im Frühling bewurzelt und ab März im Freiland, im Folientunnel, weiterkultiviert. Ausgepflanzt wurde in Töpfe mit handelsüblichem Torfkultursubstrat (TKS) und wöchentlicher Düngung. Die jungen Sprosse können geerntet werden, wenn sie eine Länge von etwa 15 oder 20 Zentimetern erreicht haben.

Gewächshausbesitzer können für die Anzucht eigener Nopalitos den meist ungenutzten Raum unter den Tischen verwenden. Nach dem Antreiben und der Ernte dürfen sich die Pflanzen im Freiland erholen. Beim Putzen der geernteten Sprosse muss man ein wenig improvisieren. Dornen, Glochiden und die kleinen Blättchen müssen entfernt werden. In Mexiko verwenden die Nopal-Bauern dazu ein Gerät, das einem Schaber, wie er von Autofahrern zum Reinigen der Windschutzscheibe verwendet wird, nicht ganz unähnlich sieht. Die Sprossen werden dazu auf einen Tisch gelegt; eine Hand hält sie fest und die andere führt den Schaber über die Sprosse, wobei Dornen, Glochiden und Blätter abgeschert werden.

Kaktus-Suppe - ein Rezept aus dem Südwesten der USA

Dieses, ursprünglich sehr gehaltvolle, Rezept ist von Ed Baich (Baich's Bar and Grille), Houston. Ich habe mir erlaubt, es für den mitteleuropäischen Geschmack etwas zu verschlanken.

Zutaten:

50 Gramm (3 Esslöffel) Butter

½ Tasse Mehl

6 Tassen Gemüsebrühe

½ Tasse Schmand

1 Tasse Tomaten - in Würfeln

1 Schote grüner Chili - in Würfeln

¼ Broccoli - kleingeschnitten

1 Zwiebel - kleingeschnitten

1 Tasse Maiskörner aus der Dose

90 Gramm Yamsbohne (Mexikanische Kartoffel) - geschält und gestiftelt; ersatzweise Süßkartoffeln

3 mittelgroße *Opuntia*-Glieder - angebraten und gestiftelt (eine halbe aufheben zum Garnieren), ersatzweise Nopalitos im Glas

¼ Bündel Koriander - gewaschen und gehackt

Zum Garnieren: Opuntia-Stifte, Creme fraiche, Koriander

Zweidrittel der Butter bei mittlerer Hitze schmelzen. Mehl langsam zugeben (Sieb!) und mit dem Schneebesen einrühren. Die Mehlschwitze 2 bis 3 Minuten köcheln, bis sie glatt ist und eindickt. Langsam und unter ständigem Rühren 3 Tassen heiße Gemüsebrühe und den Schmand zugeben. Tomatenwürfel und Chili dazugeben. Hitze reduzieren und köcheln lassen. In der Zwischenzeit den Rest der Butter schmelzen und darin Broccoli, Zwiebeln, Maiskörner und Yamsbohne bei großer Hitze 3 Minuten lang anbraten. Opuntienstifte zugeben und noch eine Minute lang köcheln lassen. Hitze zurücknehmen und den Rest der Gemüsebrühe zugeben. Mit Mixer oder Pürierstab pürieren. Dann mit der Brühe vermischen und den gehackten Koriander einrühren. Anrichten und mit den übrigen Opuntia-Stiften, einem Klacks Schmand und Koriander garnieren.

Scones aus Saguaro-Mehl

Dieses Rezept wird nur seiner Exotik halber hier aufgeführt. Scones sind eine Art Mürbeteig-Gebäck, das die Engländer und Amerikaner gerne zum Tee oder Kaffee reichen, also eine Art angelsächsische Teilchen. Sie werden mit Honig, Marmelade oder Schlagsahne serviert. Ein Nachkochen des folgenden Rezeptes wird nicht empfohlen, es sei denn, Sie wohnen vor Ort, in Arizona, oder Sie wollen Ihren Samenhändler reich machen, denn Sie brauchen eine Menge Samenkörner von *Carnegiea gigantea* dafür. Das Rezept steht übrigens voll in der Tradition der Indianer von Arizona, die Saguaro-Samen zu Mehl verarbeitet haben.

¼ Tasse Saguaro-Samen

2 Tassen Weizenmehl

1/3 Tasse Zucker

½ Tütchen Backpulver

1 Messerspitze Salz

5 Teelöffel kalte Butter

1 geschlagenes Ei

2/3 Tasse Buttermilch

Zerlassene Butter zum Bestreichen und Saguaro-Samen zum Bestreuen

Die Saguaro-Samen fein mahlen, mit dem Weizenmehl, dem Salz und dem Backpulver vermischen. Die in Stücke geschnittene kalte Butter dazugeben und rasch verkneten, bis sich Streusel bilden. Dann das Ei und die Buttermilch dazugeben und zu einem weichen Teig verarbeiten. Den Teig in zwei gleiche Stücke teilen und runde Kuchen von etwa 20 Zentimeter Durchmesser formen. Jeden dieser Kuchen in sechs Stücke teilen, diese in Abständen auf ein gefettetes Backblech geben, mit der zerlassenen Butter bestreichen und den restlichen Samenkörnern bestreuen. Im vorgeheizten Backofen bei 200 °C Grad 15 bis 20 Minuten goldgelb backen. Abkühlen lassen und nach Belieben mit Puderzucker bestäuben.

Pitahaya-Sorbet

Die andere Kakteenfrucht, die seit einiger Zeit in den Feinkostabteilungen der großen Kaufhäuser angeboten wird, ist die Pitahaya. Das ist zwar ein Sammelbegriff für alle möglichen Cereen-Früchte, aber was bei uns verkauft wird, sind meistens Früchte von *Hylocereus* (rote Pitahayas), die in Israel und Südasien (Vietnam) feldmäßig angebaut werden und auch unter dem Namen Drachenfrucht in den Handel kommen. Angebaut werden überwiegend die Arten *Hylocereus undatus*, *H. costaricensis* und *H. polyrhizus*. Vom Geschmack her ist jedoch *Selenicereus megalanthus* die Königin der Kakteenfrüchte (gelbe Pitahayas). Im Gegensatz zu den Opuntienfrüchten sind Pitahayas völlig dornenlos, was von manchen Leuten als sehr angenehm empfunden wird. Das Fruchtfleisch ist weißlich-grau oder hellrot, der Geschmack der *Hylocereus*-Früchte erinnert an Brombeeren, ist aber viel milder. Früchte von *Selenicereus megalanthus* schmecken wie eine Mischung aus Ananas, Pfirsich und Banane. Die Samen, die einfach mitgegessen werden, kann man auch aussäen; sie keimen schon nach wenigen Tagen. Hier kann der Kakteenfreund schlemmen und sich Pflanzunterlagen für Sämlinge ziehen!

50 g Zucker

2 EL Ahornsirup oder Honig ohne starken Eigengeschmack

1 EL Zitronensaft

200 cl Wasser

Fruchtfleisch von zwei großen roten Pitahayas

eventuell 1 EL Brombeer- oder Himbeersirup

Wasser mit Zucker, Ahornsirup (bzw. Honig) und Zitronensaft kurz aufkochen, dann abkühlen lassen. Die Pitahayas schälen, das Fruchtfleisch in kleine Würfel schneiden und mit einer Gabel zerdrücken, bis eine gleichmäßige Masse entsteht. Einige der Würfel für die Garnitur zurückbehalten. Den Fruchtbrei zu dem erkalteten Sirup geben und beides gut vermischen. Diese Mischung in eine weite Schüssel füllen und in das Gefrierfach stellen. Nach ca. 30 Minuten die Masse mit dem Schneebesen durchrühren und wieder ins Gefrierfach stellen. Je öfter wir diesen Schritt wiederholen, desto geschmeidiger wird das Sorbet. Wenn die gewünschte Konsistenz erreicht ist, das Sorbet portionieren und mit den Pitahaya-Würfeln garnieren. Lässt sich mit Zitronen-Sorbet kombinieren, zu dem es geschmacklich gut passt. Wem das Aroma der Pitahayas zu schwach ist, kann dem Sorbet 1 Esslöffel Brombeer- oder Himbeersirup zugeben.

Rührkuchen nach Art von Dr. Nopal

Dies ist ein Rezept für einen Kuchen, der mit *Opuntia*-Rohfasern angereichert wurde. Es stammt aus einer Veröffentlichung von tunesischen Lebensmitteltechnikern, die nach einer Verwendungsmöglichkeit von *Opuntia*-Gliedern suchten (siehe auch untenstehenden Kasten). Ein Zusatz von max. 10 Prozent *Opuntia*-Pulver wurde als geschmacklich akzeptabel beschrieben.

225 g Weizenmehl
 25 g *Opuntia*-Pulver (getrocknete und gemahlene *Opuntia*-Glieder)
 250 g Zucker
 5 Eier
 63 g Backfett
 100 g Pflanzenöl
 1 Prise Salz
 1 EL Backpulver

Butter und Eier schaumig schlagen. Das *Opuntia*-Pulver unter das gesiebte Mehl mischen. Salz und Backpulver untermischen, dann das Backfett (z.B. Butter) in kleinen Stücken zugeben und verkneten. Anschließend portionsweise das Öl zugeben und rühren, bis ein geschmeidiger Teig entsteht, der reiend vom Lffel fllt. Diesen in eine gebutterte Kastenform geben und eine knappe Stunde lang bei 180 Grad backen. Das Foto zeigt eine Testserie mit unterschiedlichen Anteilen *Opuntia*-Pulver. Je mehr Pulver verwendet, desto dunkler wird die Kruste und desto grnstichiger wird die Krume. Und nicht nur das Auge, auch der Geschmack leidet ...

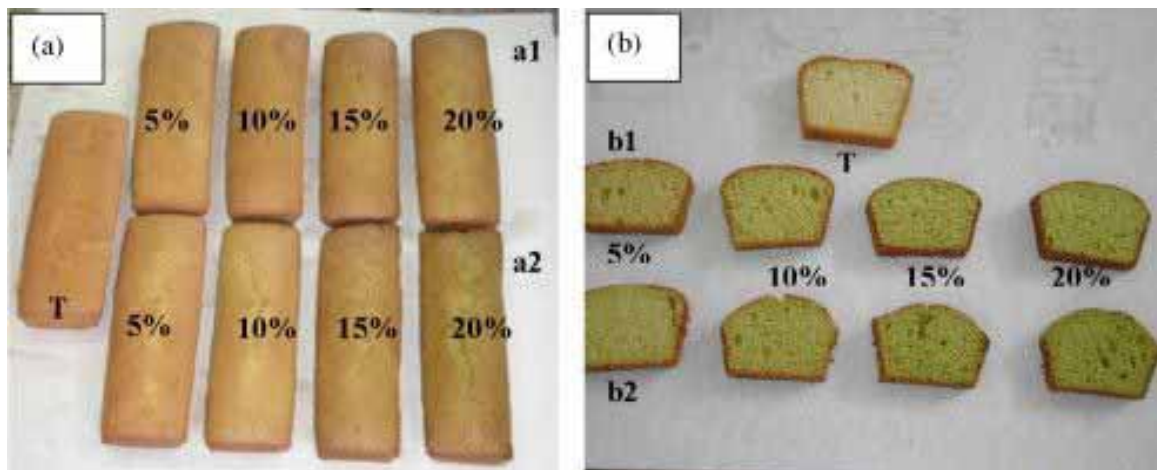


Bild 400: Varianten vom Rhrkuchen 'Dr. Nopal' mit unterschiedlichen Anteilen *Opuntia*-Pulver 5% bis 20%; T = ohne *Opuntia*-Pulver)
 Obere Reihe: dornige *O. ficus-indica* f. *amylova*, untere Reihe: dornlose *O. ficus-indica* f. *inermis*) Aufnahme aus Ayadi et al. 2009 ©)
 siehe auch untenstehenden Kasten

***Opuntia*-Sprosse als Nahrungsergänzung**

M.A. Ayadi, W. Abdelmaksoud, E. Ennouri and H. Attia: Cladodes from *Opuntia ficus indica* as a source of dietary fiber: Effect on dough characteristics and cake making. *Industrial Crops and Products* 30 (2009) 40-47. Copyright Elsevier Verlag

Die tunesischen Lebensmitteltechniker wollten zwei Fliegen mit einer Klappe schlagen. Auf der einen Seite stand der Wunsch – auch im Maghreb – sich gesünder, also ballaststoffreicher, zu ernähren. Andererseits gab es die Idee, die vielen wildwachsenden *Opuntien*, die im Mittelmeerraum einfach in der Gegend herumstehen, einer nützlichen Verwendung zuzuführen.

Ältere *Opuntia*-Glieder sind bekanntlich sehr reich an Rohfasern. Sie können leicht geerntet werden und fallen in Ländern, in denen feldmäßiger Anbau betrieben wird, zusätzlich beim Rückschnitt an.

Von zwei *Opuntia ficus-indica* Formen (*O. ficus-indica* f. *amylocea* mit Dornen und *O. ficus-indica* f. *inermis*, dornenlos) wurden 2- bis 3-jährige Segmente geerntet, gegebenenfalls von den Dornen befreit, gewaschen, in kleine Stücke geschnitten, bei 60 Grad getrocknet und anschließend zu Pulver vermahlen. Dieses Pulver ist arm an Kalorien, arm an Fetten, enthält aber auch nur wenig Eiweiß. Mit 46 Prozent ist der Rohfasergehalt sehr hoch. Polyphenole, wegen ihrer Rolle als Antioxidanten sehr geschätzt, sind ebenfalls reichlich vorhanden; mit ca. 8-9 Milligramm pro Gramm Trockengewicht werden Werte erreicht, die denen von Apfel-Trester nahe kommen. Apfel-Trester, das ist der Rückstand, der bei der Pressung von Apfelsaft entsteht, hat 10 Milligramm Polyphenole pro Gramm Trockengewicht.

Auch der Kalium-Gehalt ist beachtlich – mit ca. 3,5 Gramm pro 100 Gramm Trockengewicht entspricht er einer Menge, wie sie auch bei der Küchenkresse gemessen wird. Der Eisen-Gehalt ist nicht gigantisch, erreicht aber mit 15 bis 20 Milligramm pro 100 Gramm Trockengewicht die Größenordnung von *Spirulina*-Pulver. Merkwürdigerweise enthält die dornenlose Form deutlich mehr Eisen als die bedornete.

Mit diesem *Opuntia*-Pulver wurden Pulver-Mehl-Mischungen in unterschiedlichen Mengenverhältnissen hergestellt und im Backstudio 'Dr. Nopal' getestet (siehe oben stehendes Rezept). Bei der Zugabe von 5 Prozent Pulver unterschied sich der Geschmack der Kuchen nicht von dem der *Opuntia*-freien Kuchen. Zehn Prozent Pulver wurden von den Test-Essern noch als 'akzeptabel' eingestuft, doch was darüber hinaus ging, war kein Gaumenschmeichler mehr. Gleichzeitig wurde die Kruste der Kuchen mit steigendem Pulver-Anteil immer dunkler und der Teig immer grüner (bedingt durch das im Pulver enthaltene Chlorophyll) und fester.

Doch man kann aus der Not auch eine Tugend machen. Die Autoren schlussfolgern, das *Opuntia*-Pulver habe natürlicherweise die Farbe von Pistazien und könne daher in der Lebensmittelverarbeitung überall dort eingesetzt werden, wo eine grüne Farbe erwünscht ist ...

Anmerkungen zur Kultur

„Wenn eine Kaktee nicht recht wachsen will, so ist natürlich immer die Pflanze schuld, in manchen Fällen auch der Händler, doch gar selten denkt der Pfleger, daß er selbst einen Fehler gemacht hat.“ W. von Roeder, Der Kakteenzüchter, 1925

Am wichtigsten ist es wohl, nicht alle Arten über den gleichen Kamm zu scheren, sprich: in der Pflege gleich zu behandeln. Das gilt auch für Kakteen aus den verschiedenen Trockengebieten. Da gibt es welche, deren wichtigste Wachstumszeit in den Herbst fällt, manche wollen im Hochsommer eine Gießpause und manche möchten lieber halbschattig stehen statt in der prallen Sonne. Obwohl es Händler gibt, die zum Beispiel ‚Mammillarien-Erde‘ anbieten, kann es auch keine ‚Rezepte‘ für ganze Gattungen geben, weil die Ansprüche einfach zu verschieden sind. Eine *Mammillaria peninsularis* aus Niederkalifornien kennt ganz andere Bedingungen als eine *M. gaumeri* von Yucatán, das sind zwei Halbinsel-Bewohner, eine im Nordwesten von Mexiko und eine im Südosten. Einen wieder anderen Standort hat *Mammillaria glassii*, die man in der Waldstufe von Mexiko im Schatten von Kiefernwäldern fand. Der erfolgreiche Kultivateur beschafft sich möglichst viele Informationen zu Klima und Bodenverhältnissen, damit er seine Kultur darauf abstimmen kann. Wer das Glück hat, vor Ort Bodenproben entnehmen zu können für eine chemische Analyse ihrer Zusammensetzung, der achte darauf, seine Probe aus dem Wurzelraum der Pflanze zu nehmen. Gerade in Trockengebieten, wo Pflanzen oft auf ‚Vegetationsinseln‘ stehen, kann die Bodenbeschaffenheit einen Meter weiter bereits völlig unterschiedlich sein!

Winterruhe

„Die Ruhezeit ist für Kakteen das, was der Schlaf beim Menschen ist; im Innern des Körpers herrscht volles Leben, welches sich aber nach außen hin nicht bemerkbar macht.“ O. Rother, Der Lehrmeister im Garten und Kleintierhof, 1903

Fast alle Bücher sind sich in diesem Punkt einig: Kakteen der Trockengebiete müssen im Winter ruhen, weshalb sie es trocken und kühl haben möchten. Aber warum eigentlich? Von ‚trocken und kühl haben möchten‘ kann gar keine Rede sein, denn die Winterruhe, die wir praktizieren, ist nur den klimatischen Besonderheiten in Mitteleuropa geschuldet – und diese unterscheiden sich grundlegend von denen der Heimatländer der Kakteen. In Mitteleuropa ist der Winter dunkel, kalt und nass. Wir müssen also mit der Kultur aussetzen, aber nicht weil die Pflanzen das wollen, sondern weil unser Klima uns dazu zwingt. Natürlich gibt es auch in den Heimatländern der Kakteen Ruhezeiten, nur ist es dann nicht kalt und nass, sondern im Gegenteil: die Ruhezeiten fallen oft in die heißeste und sonnigste Jahreszeit. Auslöser für die Ruhe ist nicht die Temperatur, sondern der Wassermangel. Ähnliche Bedingungen wie in unserem Winter haben nur Kakteen aus den Grenzbereichen des Verbreitungsgebiets, also im äußersten Norden und im äußersten Süden. Dort ist es im Winter auch kalt und dunkel, wie bei uns, aber nicht nass, weshalb der Winterschutz, den man Freilandkakteen angeeignet lässt, auch kein Kälteschutz ist, sondern ein Nässeschutz, zum Beispiel in Form einer Überdachung (Bild 401).



Bild 401: Nässeschutz für Freilandkakteen im Winter

Manche Arten bestehen auf einer sommerlichen Ruhezeit, weil sie es von ihrer Heimat so gewohnt sind. Wenn also ein Kaktus in unserem Hochsommer trotz Sonnenschein und reichlicher Wassergaben das Wachstum einstellt und wenn ausgeschlossen werden kann, dass er wurzelkrank ist, dann zeigt er damit seinen Wunsch an, jetzt, in der heißesten Zeit des Jahres zu ruhen. Das vermeintlich versäumte Wachstum holt er dann in einer zweiten Wachstumsphase, im Frühherbst nach. Wenn solche Pflanzen trotzdem im Sommer gegossen werden, dann kommt es oft zur Wurzelfäule und die Pflanzen erwerben sich den Ruf ‚schwierig‘ in der Kultur zu sein.

Also: Nur weil wir müssen, verordnen wir unseren Kakteen im Winter eine künstliche Ruhepause. Wir stellen sie kühl auf, damit das Wachstum nicht angeregt wird, halten sie aus dem gleichen Grunde trocken, achten auf einen hellen Standort und lüften oft, weil beides, Licht und Frischluft, einem möglichen Pilzbefall abträglich ist. Viele Pfleger haben noch kleine Spezialrezepte für die Überwinterung, zum Beispiel alle drei bis vier Wochen ganz leicht wässern oder die Überwinterungstemperatur nicht konstant halten; das nennt man aus der Not eine Tugend machen oder Singen im Walde, denn auch wenn der Kaktus ruht, der Pflgetrieb und der Wunsch, ihm etwas Gutes angedeihen zu lassen, ruhen natürlich nicht.

Recht umstritten ist allerdings die Frage nach den winterlichen Wassergaben. Viele Pfleger scheuen davor zurück, ihre Pflanzen die ganzen lange Wintermonate über trocken stehen zu lassen. Geringe Wassermengen, alle vierzehn Tage oder noch seltener gegeben, sollen die feinen Faserwurzeln vor dem Absterben bewahren. Dazu ist folgendes anzumerken: Die Wurzelhaare, die für die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen zuständig sind, haben – auch während der Vegetationsperiode – eine Lebensdauer von wenigen Stunden bis Tagen; sie sterben also sowieso ab, auch wenn alle zwei Wochen gewässert wird. Bei länger anhaltender Trockenheit sterben auch die feineren Faserwurzeln, das macht aber nichts, weil sie im Frühjahr sehr rasch neu gebildet werden. Die Hauptwurzeln sind viel weniger empfindlich. Park S. Nobel hielt eine *Agave deserti* 180 Tage lang völlig trocken; nach dieser Zeit lebten noch 96% der Hauptwurzeln. Als endlich wieder gewässert wurde, bildeten sich innerhalb von 7-11 Tagen neue Seitenwurzeln aus und es setzte verstärktes Wachstum der Hauptwurzeln ein. Bei Kakteen sind die Verhältnisse ähnlich. Pfleger, die es gut meinen und trotzdem wässern, müssen damit rechnen, dass die Pflanzen anfangen zu treiben oder, was noch viel schlimmer ist, dass es zur Wurzelfäule kommt.

Wenn unsere klimatischen Verhältnisse andere wären, dann könnten wir unsere Pflanzen ohne weiteres durchkultivieren. Kakteenfreunde in Israel tun dies. In dem mediterran-subtropischen Klima von Israel wachsen im Garten frei ausgepflanzte Kakteen auch in den Wintermonaten weiter. Israel ist ja Winterregengebiet; Feuchtigkeit ist also vorhanden, die Sonne scheint auch und die Temperaturen sind zwar niedriger als im Sommer, reichen aber aus. Eine durchgehende Kultur ist erst recht im Gewächshaus möglich, weil hier die Temperaturen höher sind. Herbert Leyser aus Berlin, der 1936 nach Israel auswanderte (sicher nicht freiwillig), hat seine Kakteen auch im Winter in Ramatayim, in der Nähe von Tel Aviv, weiterkultiviert. Das Ergebnis: Rebutien, Gymnocalygien und Mammillarien hatten zwei Blühphasen, eine im Frühling und eine im Herbst; andere Arten, darunter *Astrophytum*, *Copiapoa*, *Cleistocactus*, *Cereus*, *Lobivia* und *Rebutia wessneriana*, blühten ohne Unterbrechung mindestens sechs Monate lang. Damit ist die Frage, ob Kakteen eine Trockenruhe benötigen, um zur

Blütenbildung zu kommen, ganz klar mit „nein“ beantwortet. Nicht eindeutig ist bisher geklärt, ob für die Blütenbildung eine Kälteruhe, also eine Absenkung der Temperatur, erforderlich ist. Da es auch in den Leyser'schen Gewächshäusern im Winter etwas kühler war als im Sommer, ist diese These nicht ganz von der Hand zu weisen. Allerdings sind Überwinterungstemperaturen von 4–10 °C, wie sie beispielsweise für Lobivien empfohlen werden, ganz sicher nicht notwendig. Wer sich davon überzeugen will, wie prächtig Kakteen im Gelobten Land gedeihen, der sehe sich auf der Web-Seite von Israel Fichman um (<http://www.israel-fichman.com/others/pages/0003.htm>).

Die israelischen Erfahrungen könnten uns auf die Idee bringen, unsere Pflanzen unter dem Einsatz moderner Technik (Heizung, Beleuchtung) auch im Winter durchzukultivieren. Technisch ist das durchaus machbar, denn auch die hohen Lichtstärken, die Kakteen benötigen, lassen sich mit Leuchstoffröhren und Quecksilberdampflampen erzeugen, aber die steigenden Energiepreise und das ökologische Gewissen lassen uns davon Abstand nehmen.

Über Winterharte

„In jedem Garten mit ein paar Quadratmetern sonniger, gut durchlässiger Lage kann ein erhöhter Steingarten für winterharte Kakteen angelegt werden. Suchen Sie eine Stelle an der Südwand von Haus, Gewächshaus oder Stall, und bauen Sie einen Steingarten aus Ziegelbruch, Kalkbrocken, Steinen (am besten weicher Sandstein) und zähem Lehm. Die folgenden winterharten Arten werden unfehlbar zu einem Erfolg werden: Opuntia Rafinesquii und var. arkansana, O. vulgaris, O. brachyarthra, O. Picolominiana, O. missouriensis, O. humilis, Cereus fendleri, C. Engelmanni, C. gonacanthus, C. phoeniceus, Echinocactus simpsoni, E. pentlandii, Mamillaria vivipara.“ W. Watson, Cactus Culture For Amateurs, 1889

Ja, die Energiepreise werden weiterhin steigen und unsere Geldbörse belasten, daran gemahnt uns besonders der Extremwinter 2009/2010. Da denkt mancher über Alternativen wie frostfreies Kalthaus oder winterharte Kakteen nach. Auf dem Sektor der „Winterharten“ gab es früher kaum mehr als ein paar struppige *Opuntia phaeacantha* in privaten oder öffentlichen Gärten, die winters ziemlich tot aussahen und im Sommer auch nicht viel besser. Mittlerweile führen viele Kakteengärtnereien in ihrem Sortiment auch winterharte oder angeblich winterharte Kakteen. Letztere sind zwar in den Katalogen mit verlockenden Angaben, wie ‚winterhart bis –18 °C‘ ausgezeichnet, machen aber nicht selten beim ersten ernsthafteren Frost schon schlapp. Woran das liegen kann, werden wir gleich sehen.

Zwei gebürtige Pfälzer traten als Pioniere der winterharten Kakteen in Deutschland hervor. Das waren Joseph Anton Purpus, seinerzeit Gartenoberinspektor im Botanischen Garten Darmstadt, und sein älterer Bruder, der Pflanzensammler Carl Albert Purpus. Carl Albert bereiste 1892/93 und 1900–1905 die südwestlichen USA und brachte zahlreiche (hoffentlich) frost- bzw. winterharte Pflanzen mit, die Joseph Anton im Rhein-Main-Gebiet auf ihre Tauglichkeit testete. Von den etwa 100 Arten und Formen, mit denen er experimentierte, waren nur einige wirklich winterhart, die anderen fielen dem deutschen bzw. mitteleuropäischen Matschwinter zum Opfer. Es war nicht unbedingt die Kälte, durch die die Pflanzen umkamen, sondern die Niederschläge, der feuchte Boden und ein daraus resultierender Pilzbefall.

In seiner 1925 erschienenen Schrift „Freiland-Kakteen“ schreibt Purpus: „Wir haben *Echinocereus coccineus* schon seit 1893 im Freien, ohne daß er jemals durch Frost gelitten hätte. Die Exemplare gedeihen anfangs vorzüglich und brachten jeden Sommer ihre prächtigen Blüten zur Entfaltung, nachdem sie aber etwas vernachlässigt und nicht mehr gegen allzu reichliche Niederschläge im Herbst und Winter geschützt wurden, sind sie merklich zurückgegangen. Die Temperatur in 2.200 m Höhe in den Grand Mesa [dem Standort] dürften mindestens unter [minus] 25–30 °C sinken, Kältegrade, wie sie selbst selten im nördlichsten Deutschland vorkommen. Wenn er bei uns nicht überall gedeiht und angepflanzt werden kann, so ist nicht die Kälte die Ursache, sondern unser viel zu feuchtes, niederschlagsreiches Klima.“



Bild 402: *Echinocereus coccineus*-Hybride, in Freilandkultur reich blühend (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©, bei Bad Kreuznach, <http://winter-kaktus.de>)

Ähnliches äußert er immer wieder, zu vielen anderen Arten. *Echinocactus whipplei* var. *glaucus* (heute *Sclerocactus*) wurde von C.A. Purpus in der Grand Mesa in einer Höhe von 1650–1900 m in stark mit Basaltgeröll durchsetztem Lehmboden gefunden. Das Verbreitungsgebiet ist sehr trocken. Im Rhein-Main-Gebiet war er frosthart, aber empfindlich gegen Nässe. Die Exemplare hielten sich lange Zeit, blühten und fruchteten jährlich, gingen aber schließlich an übermäßiger Feuchtigkeit zu Grunde. „Nur für mildere Gegenden und Schutz gegen Nässe [geeignet],“ lautete die Purpus' Schlussfolgerung. Nachdem eine winterliche Abdeckung wegen der Höhe der Pflanzen nicht mehr angebracht werden konnten, haben das die nässeempfindlichen Arten sehr übelgenommen und gingen nach und nach ein. Nur *Opuntia arborescens* (heute: *Cylindropuntia imbricata*) hielt sich auch weiter gut.

Tenor: Nicht die Kälte bringt die Pflanzen um, sondern unsere nassen Winter; die Todesursache ist vermutlich ein Pilzbefall, der sich im feuchten Boden an den abgestorbenen Wurzeln gut entfalten kann und schließlich in den Pflanzenkörper vordringt, wo er das Gewebe zerstört. Abhilfe schafft in solchen Fällen ein winterlicher Nässeschutz, wie er bereits oben vorgestellt wurde, aber dann sind die Pflanzen eben keine echten winterharten Freilandkakteen mehr.

Eine Fortsetzung der Geschichte beginnt im Jahr 1987/88 mit Klaus Krätschmer, meinem alten Schulfreund (wir entdeckten im Alter von 14 oder 15 Jahren unsere gemeinsame Liebe zu den „Dornigen“; der große Traum war, später einmal eine Kakteengärtnerei zu haben. Klaus hat es geschafft, während ich mich damit begnügen muss, mehr oder weniger intelligente Texte zu verfassen). Krätschmer ließ der Gedanke an eine offene Freilandkultur von winterharten Kakteen nicht mehr los.

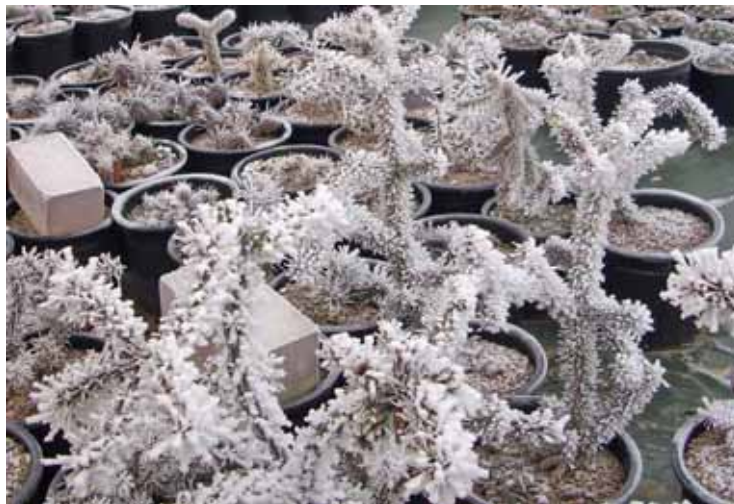


Bild 403: *Cylindropuntia imbricata* mit Rauhreif im Winter 2007 (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©)

Für eine offene Freilandkultur kamen eigentlich nur Arten in Frage, die an ihrem natürlichen Standort ähnliche Bedingungen vorfinden wie in unserem Winter. Nach dem Studium von Verbreitungskarten und Klimadaten schieden beispielsweise die Kakteen aus den Gebirgswüsten von Arizona, Nevada und Kalifornien (1.000–2.000 m) aus, denn dort ist es im Winter zwar kalt, aber trocken. Mit Deutschland vergleichbare Klimagebiete gibt es im Süden von Kanada, in den nördlichen und östlichen USA sowie in Patagonien (Süd-Chile, Süd-Argentinien). 1988 begann Krätschmer mit seinen Aussaatversuchen mit Standortsaatgut, das er sich von den Standorten besorgt hatte; insgesamt waren es ca. 1.000 verschiedene Aussaaten à 10–1.000 Korn. Die Todesrate war gewaltig. Etwa 95% der Pflanzen starben, bevor sie die Blühfähigkeit erreichten. Doch die überlebenden 5% waren hervorragend an unser Klima angepasst.

Aber nicht die hiesigen Klimabedingungen haben diese Matschwinter-Resistenz hervorgerufen – es war umgekehrt. Diese 5% besaßen schon vor der Aussaat die erforderlichen genetischen Anlagen, um in einem nassen, mitteleuropäischen Winter zu überleben. Die Natur macht es mit ihrer natürlichen Selektion genau so. Die Anlagen entstehen unabhängig von den späteren Umweltbedingungen und diese wählen nur aus. Gewinner ist der, der überlebt; alle anderen landen in einer finalen Sackgasse.

Bild 404:
Echinocereus
triglochidatus in
Freilandkultur im
Horrorwinter
2009/2010
(Aufnahme:
Klaus
Krätschmer,
Winter-Kaktus)



Durch diese Selektion entstanden winterharte Kakteen, wobei wir beachten müssen, dass der Begriff „winterhart“ sich immer auf die lokalen geographischen Gegebenheiten bezieht. Die Krätschmer'schen Pflanzen sind winterhart in Bezug auf das Weinbauklima im Südwesten. Winterhart bedeutet hier: frei ausgepflanzt ohne Regenschutz bei Temperaturen bis -20 °C und 500–700 mm Jahresniederschlag. In Gegenden mit mehr Niederschlag (z.B. schwäbische Alb, Oberbayern, Alpen) benötigen sie unter Umständen doch einen Nässeschutz. Das sollte auch im Hinblick auf die vorhergesagten klimatischen Veränderungen berücksichtigt werden. Laut IPCC erwarten uns zwar mildere, dafür aber feuchtere Winter. Der Niederschlag soll vorwiegend als Regen, nicht als Schnee fallen. Bei einer Überwinterungstemperatur von -10 °C verzehnfacht sich die Gattungs- wie auch Artenanzahl.

Um das Angebot seiner Gärtnerei – der einzigen europäischen Kakteengärtnerei mit Freilandkultur ohne Gewächshäuser – zu erweitern, kreuzte Krätschmer Pflanzen, die sich als nur bedingt winterhart oder als frosthart erwiesen (was bedeutet, dass sie einen Nässeschutz benötigen) mit den Winterharten. Das verfügbare Sortiment umfasst jetzt Arten und Hybriden der Gattungen *Echinocereus*, *Escobaria*, *Pediocactus*, *Opuntia*, *Cylindropuntia* und *Maihuenia* bei den Winterharten. Unter Einschluss von bedingt winterharten und frostharten Formen erweitert sich das Spektrum um weitere Echinocereen, *Coryphantha*, *Mammillaria*, Pedio- und Sclerokakteen, *Gymnocalycium*, *Mediolobivia*, *Pterocactus* und *Puna*. Andere sind im Test.

Noch viel größer sind Möglichkeiten und Formenfülle im frostfreien Kalthaus. Schätzungen zufolge können 60% aller Kakteenarten Temperaturen bis zu -2 °C zumindest kurzfristig problemlos ertragen, so dass man das Gewächshaus im Winter bei 0 °C betreiben kann. Im Vergleich zum üblichen Kalthaus mit seinen $6\text{--}8\text{ °C}$ im Winter reduzieren sich damit die Heizkosten um 90–95%. Auf die Wärmebedürftigen wie *Uebelmannia* oder *Discocactus* wird man dann allerdings verzichten müssen – oder man holt sie für den Winter in die gute Stube.

Bürohelden

„Wer ein großes Stück besitzt, zeigt es stolz seinen Freunden und sagt: Der hat schon einige Jährchen auf dem Buckel.“ Max Schleipfer, Mein Kakteenhelfer, 1972

Den Begriff „Bürohelden“ muss man nicht ganz so eng sehen – es geht um Pflanzen, die nicht nur in Büros, sondern auch an anderen Orten wie Apotheken, Werkstätten und Ateliers seit Jahren oder sogar Jahrzehnten ausharren und dabei eine beachtliche Größe erreichen können. Manche Kakteenarten sind für diese Rolle bestens geeignet, weil sie langlebig sind und widerstandsfähig und obendrein langsam wachsen. Gießfehler im Sinne von zu wenig Wasser während des Wachstums nehmen sie nicht allzu übel, trockene warme Heizungsluft im Winter wird vertragen, ja, selbst Lichtmangel halten sie teilweise lange aus. Schön sind solche Exemplare nicht immer und es gibt welche, bei deren Anblick dem echten Kakteenfreund geradezu das Herz brechen möchte, aber dennoch sind diese Stücke der ganze Stolz ihrer Besitzer, denn sie „wachsen“ ja und deswegen meint er, sie würden sich wohlfühlen.

Natürlich sind es sehr robuste Arten, die wir hier antreffen; Echinopsen finden sich häufig und Opuntien – teilweise aus dem Urlaub als Souvenir mitgebracht –, aber es gibt auch anderes zu sehen. Eine Verwaltungsfachangestellte beim Umweltbundesamt in Dessau pflegt einen fast 1,50 Meter hohen *Cleistocactus strausii* und eine Kollegin von ihr besitzt (neben vielen anderen Pflanzen) ein schönes altes Exemplar *Rhipsalis*, das regelmäßig blüht und weiße Beerenfrüchte ansetzt. Daneben findet sich *Hylocereus* und ab und zu eine *Mammillaria*.



Bild 405: Büroheld: *Hylocereus*, FU Berlin, Fachbereich Publizistik



Bild 406: Büroheldin: *Opuntia*, FU Berlin, Bibliothek der Geowissenschaften

Viel schlechter als dem *Hylocereus* von Bild 405, der in einer hellen Eingangshalle steht, geht es der *Opuntia* in der Bibliothek der Geowissenschaften an der Freien Universität Berlin. Sommers hat sie ihren Platz auf der ausgeschalteten Heizung an einem Westfenster, das leider durch ein Vordach stark verschattet ist (Bild 406). Im Winter steht sie auf einem Tisch, über einen Meter von diesem Fenster entfernt, was ihr sichtlich nicht gut bekommt.



Bild 407: Büroheldin: *Opuntia*, hier ein Detail

Ein viel günstigeres Schicksal wurde der *Echinopsis* von Bild 408 beschert; sie fand ihren Platz in sonniger Südwestlage im Atelier eines Goldschmiedes in Berlin-Wedding und blüht dort jedes Jahr Anfang August mit etwa 20 weißen ‚Trompeten‘.



Bild 408: Büroheldin *Echinopsis*, Goldschmied-Atelier

Nicht ganz so gut hat es der *Cleistocactus* aff. *palhuayensis* vom Robert Koch-Institut (Bild 409). Seinen eigentlich günstigen Stand an einem Südfenster kann er nicht recht nutzen, weil man ihn dort in die äußerste Ostecke abgeschoben hat. Vielleicht ist das auch der Grund, warum er trotz stattlicher Größe bisher noch nie geblüht hat.



Bild 409: Büroheld: *Cleistocactus* aff. *palhuayensis*, Robert Koch-Institut

Ein *Echinocactus grusonii*, der im Schaufenster eines Versicherungsmaklers steht, gab zunächst ein Rätsel auf. Es handelt sich um ein schönes Exemplar in unbeschatteter Südlage mit kräftigen Dornen, das aber einen abnorm säulenförmigen Wuchs aufweist. Eine neue Wuchsform des normalerweise völlig runden Kugelkaktus? Das Rätsel löste sich wie folgt: Jeden Tag werden die Fenster nach Feierabend mit Rolläden fest verschlossen; das gleiche geschieht am Wochenende und an allen Feiertagen. Dadurch steht der *Echinocactus* zusammen mit den anderen Pflanzen im Dunkeln, wodurch das Längenwachstum gefördert wird.



Bild 410: Büroheldin: *Schlumbergera*, Institut für Wasser-, Boden- und Luft hygiene, Berlin

Am prächtigsten gedeiht aber die *Schlumbergera* (Bild 410), eine Büroheldin im Institut für Wasser-, Boden- und Luft hygiene, Berlin, Corrensplatz. Auch sie hat südlichen Stand, steht aber hinter einem Fenster mit Hutzelscheibchen, die ein schön diffuses Licht erzeugen. Sie blüht jedes Jahr zur Weihnachtszeit überreich.

Jeder, der einmal in einem Büro gearbeitet hat, weiß, dass Pflanzen, die hier überdauern, hart im Nehmen sein müssen. Ihr Schicksal wird von ‚trial and error‘ bestimmt: Versuch und Irrtum! Teilweise sind es Stücke, die man vom Vorgänger ‚erbt‘, teilweise sind es Ableger, die man von Zuhause mitbringt und dazu kommen dann die Pflanzen, die einem die Kollegen zum Geburtstag schenken. Es gilt das Motto: wer durchhält, der bleibt, und wer aufgibt, der wandert in den Müll. Weil die Pflanzen im Büro selten nach den dort herrschenden Standortbedingungen ausgesucht werden, sondern nach Mode und Geschmack des Schenkenden, sind es sehr viele, die eingehen und auf dem Müll landen. Es bleiben die übrig, denen die Lichtverhältnisse, die Temperatur und das Gießwasser

wenigstens soweit behagen, dass sie nicht eingehen. Eine Art Selection á la Bureau. Unter denen, die ausdauern und überleben, finden wir recht oft Kakteen und andere Sukkulente.

Dabei wäre es so einfach für einen erfahrenen Kakteengärtner eine Liste geeigneter Arten zusammenzustellen; Arten, die mit relativ wenig Sonne auskommen, die im Winter Wärme und trockene Heizungsluft vertragen und Gießfehler nicht allzu übel nehmen.

UV-Licht

„Wenn ich Beobachtungen, die ich bei Verwendung dieser Glassorte machte, festhalte, so ergibt sich folgendes Bild: Zunächst erkennen wir die erstaunliche Tatsache, daß das Wachstum der Kakteen unter Uviolglas hinter dem der anderen zurückbleibt.“ W. von Roeder, Fehlerbuch des Kakteenzüchters, 1929, über seine Erfahrungen mit UV-durchlässigen Glas

Viele Kakteenfreunde sind schon lange fest davon überzeugt, dass Kakteen, zumindest die aus den Trockengebieten, für ihr Gedeihen ultraviolettes Licht (UV) benötigen. Nur wenn ausreichend UV-Licht gegeben wird, entwickeln sie die kräftige, charakteristische Bedornung und den gedrungenen, kompakten Wuchs, wie wir ihn von den natürlichen Standorten kennen. Zusätzlich soll UV die Blütenbildung anregen. Bis vor kurzem sagte die Wissenschaft ganz klar ‚nein‘ zu diesen Überzeugungen. Alle grünen Pflanzen, also auch die Kakteen, benötigen Licht aus zwei Gründen. Zum einen für die Photosynthese, bei der Licht für die Bildung von Zucker und Stärke benötigt wird – hier dient das Licht als *Energiequelle*. Genutzt wird der rote Bereich des Spektrums (nämlich von den Chlorophyllen) und der Blaubereich (von den Hilfspigmenten, Carotinoide und Chlorophyll B). Zum zweiten nutzt die Pflanze Licht als *Informationsquelle*. Dafür zuständig ist das sogenannte Phytochromsystem, das ebenfalls Licht aus dem roten Teil des Spektrums benötigt. Das Phytochromsystem stellt fest, von welcher Seite das Licht einfällt, wie stark es ist und wie lange es hell bleibt. Wie man leicht einsehen kann, sind diese Informationen wichtig für einen Sämling, der in einer Felsspalte ausgekeimt ist. Für ihn ist es lebensnotwendig, möglichst schnell zum Licht hin zu wachsen, um Photosynthese betreiben zu können, bevor die im Samen gespeicherten Reservestoffe erschöpft sind. Bei ständigem Dämmerlicht bewirkt Phytochrom verstärktes Längenwachstum und Hinwendung zur Lichtquelle. Steht der Sämling dauerhaft in stärkerem Licht, dann wird das Längenwachstum gehemmt. Eine sehr bekannte, aber wenig beliebte Wirkung des Phytochromsystems ist das ‚Vergeilen‘ (Etiement) und ‚Zum-Licht-hin-wachsen‘ von vielen Zimmerpflanzen bei zu dunklem Stand. Beim ‚Vergeilen‘ wird der Spross stark gestreckt, er bleibt dünn und die Areolen stehen weit voneinander entfernt; die Dornen können manchmal ganz normal ausgebildet sein, aber oft bleiben sie auch sehr klein und mickrig (für ein Beispiel siehe Bild 407).

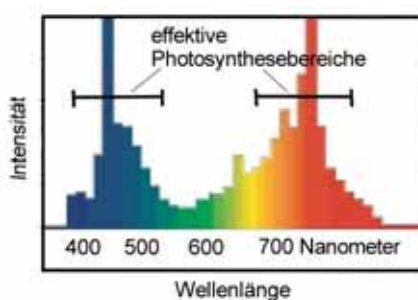


Bild 411: Lichtspektrum zur Pflanzenbeleuchtung

Doch zurück zum UV. Chlorophyll, sowie die Hilfspigmente der Photosynthese – die Carotinoide – und das Phytochrom arbeiten mit Rot- bzw. Blaulicht. Dem entsprechend hat die DIN-Kurve zur Pflanzenbeleuchtung zwei ausgeprägte Gipfel im Rotbereich und im Blaubereich des Spektrums. Wozu soll dann ein Kaktus UV benötigen? Tatsächlich hat man aber vor kurzem weitere lichtnutzende Pigmentsysteme bei Pflanzen gefunden: das Cryptochrom (von ‚krytisch‘, d.h. verborgen, weil es so schwierig war, dieses Pigment zu isolieren), das den Blaubereich und --- UV-A nutzt. Damit scheint

die Annahme der Kakteenfreunde bestätigt zu werden – offenbar waren sie der Wissenschaft wieder einmal voraus. Das Cryptochrom arbeitet eng mit dem Phytochromsystem zusammen, es ist also, wie dieses, für das Erkennen von Richtung und Qualität des Lichtes zuständig und steuert damit das Längenwachstum sowie (durch das Messen der Tageslänge) die Blütenbildung bei Kurz- und Langtagspflanzen.

Demzufolge wäre es angebracht, den Kakteen zusätzliches UV-Licht zukommen zu lassen. Doch Vorsicht! UV ist ein zweischneidiges Schwert – prinzipiell ist UV, wenigstens das kurzwelligere, energetisch stärkere UV-B, lebensfeindlich, weshalb sich alle Lebewesen vor zu starker UV-Strahlung schützen müssen. Dazu ein drastisches Beispiel aus der heimischen Lebenswelt. Jeder hat schon einmal auf Gehwegen oder im Park früh morgens nach einem heftigen nächtlichen Sommerregen ‚ertrunkene‘ Regenwürmer gesehen. Sie sind aber gar nicht ertrunken. Zwar hat sie der Regen durch Sauerstoffmangel aus ihren Wohnröhren getrieben, aber ertrunken sind sie nicht, sondern sie sterben den Lichttod. Um den weitgehend unpigmierten und normalerweise nur nächtlich aktiven Regenwurm umzubringen, reichen bereits die schwachen Strahlen der Morgensonne aus. Verantwortlich ist das UV-Licht.

Für Menschen und Kakteen ist das UV, wie schon gesagt, ein zweischneidiges Schwert. Einerseits benötigen wir eine gewisse Menge an UV-Licht um das wichtige Vitamin D bilden zu können, andererseits müssen wir uns vor einem Zuviel schützen, um keinen Sonnenbrand zu bekommen. Die schädigende Wirkung von UV-Licht beruht auf der Veränderung von DNA, der Erbsubstanz. Im harmlosen Fall gibt es nur Hautrötungen und das Abschälen der äußeren, beschädigten Haut, im schlimmsten Fall kann UV-Licht Hautkrebs verursachen.



Bild 412: Rotfärbung als Sonnenschutz, hier bei einer *Schlumbergera*

Bei Kakteen ist es ganz ähnlich. Erhalten Arten, die gerne halbschattig stehen, wie *Leuchtenbergia principis*, zu viel Sonne oder werden Pflanzen, die im dunklen, lichtarmen Winterquartier standen, ohne Gewöhnung der prallen Sonne ausgesetzt, dann bilden sie zum Schutz eine Rotfärbung aus, die sie vor dem aggressiven UV-Licht schützen sollen. Das ist sozusagen ihr Sonnenschutzmittel. In der Kultur können wir ihnen helfen, indem wir schattieren; in der Natur geht das nicht. Man hat festgestellt, dass bei *Carnegiea gigantea* in der Sonora zunehmend mehr UV-Schäden durch Braunwerden und Absterben von Gewebe festzustellen sind. Natürlich sind die Kakteen der Trockengebiete an die erhöhte Strahlung angepasst, aber durch die Ausdünnung der Ozonschicht in der Folge der Klimaveränderungen hat sich die UV-Strahlung auch in der Sonora erhöht: ganz offensichtlich über das auskömmliche Maß hinaus.



Bild 413: Braunwerden der Epidermis

Eine ganz ähnliche Beobachtung konnte schon W. von Roeder, von dem das Eingangszitat stammt, in den 1920er Jahren machen. Er testete an seinen Kakteen das UV-durchlässige UVIOL-Glas vom Jenaer Glaswerk Schott & Genossen, und stellte fest, dass das Wachstum der Pflanzen unter UVIOL-Glas hinter dem der anderen zurückblieb. Zusätzlich bemerkte er: „Die Verbrennungsgefahr unter dem UVIOL-Glas ist sehr stark erhöht.“ Mit unserem Wissen könnten wir ihm beide Beobachtungen erklären: durch das UV-Licht wird das Längenwachstum der Kakteen gehemmt, sie bleiben niedriger, und gleichzeitig kann es bei zu viel UV zu Lichtschäden kommen.



Bild 414: Anzeige für UVIOL-Glas von 1929

Das Braunwerden (Bild 413, hier bei einem *Pilosocereus*) beginnt an den Areolen und breitet sich von dort aus fortschreitend zu den Kämmen der Rippen und zu den Buchten aus. Als Gegenmaßnahme bildet die Pflanze verstärkt kutikuläres Wachs, das später in großen Flocken abschuppt. Wegen der dicken Wachsschicht, welche auch die Spaltöffnungen überdeckt, ist kein Gasaustausch mehr möglich. Das betroffene Gewebe leidet daher unter Sauerstoffmangel und stirbt ab. Wenn große Teile des Stammes verbräunt sind, geht die ganze Pflanze zugrunde. Obwohl die Wirkung von UV-Licht experimentell belegt ist, gibt es auch Meinungen, die das Braunwerden der Saguaros auf eine Überhitzung des Gewebes zurückführen. Und wieder andere Stimmen sagen, dass es sich um eine normale Alterserscheinung handelt.

Sonne vom Vorjahr

„Freilich ebenso sicher wissen wir, daß wir den reichen Kakteenflor vom verflossenen Jahr nicht, über die Jahreswende retten können und so hoffen wir, daß auch in diesem Jahr wieder die Sonne scheinen wird“ Max Schleipfer, Mein Kakteenhelfer, 1972

Viele Kakteenfreunde sind fest davon überzeugt: Wenn es in einem Jahr viel Sonne gibt, dann blühen ihre Kakteen im Folgejahr besonders reichlich. Doch bei den Kakteen der Trockengebiete werden die Blütenanlagen erst 3 bis 4 Monate vor der Blüte gebildet, da kann die Sonne des Vorjahres gar keine Rolle spielen, außerdem stellte sich die Frage, wie die Pflanze diese Information speichern sollte? Informationen über Lichtqualität und Lichtintensität werden vom Phytochrom-System erfasst, aber nicht langfristig gespeichert. Nerven und Gedächtnis hat die Pflanze nicht, so bleibt nur noch die – theoretische – Möglichkeit, Informationen über die Intensität und Dauer der Sonnenstrahlung vom Vorjahr in einer Speichersubstanz zu bewahren. Diese Speichersubstanz gibt es – es ist die Stärke, aber die Stärke wird in der langen Ruhezeit im Winter zum größten Teil aufgebraucht.

Ein Kakteenfreund aus Worms hat sich einmal die Mühe gemacht, die Blühfreudigkeit seiner Kakteen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren zu protokollieren. Im ersten Jahr war der Sommer warm und sonnig, im zweiten Jahr kühl und verregnet. Hier ist das Ergebnis seiner Aufzeichnungen: Im zweiten Sommer blühten 25 Pflanzen (von 120) früher, 85 später und 1 zur gleichen Zeit wie im Vorjahr. Neun Pflanzen blühten gar nicht. Das ist nicht weiter überraschend, denn bei kühler Witterung setzen alle Lebensprozesse später ein. Wie aber war es mit dem Blütenflor? Hier auch diese Zahlen: Mehr Blüten als im Vorjahr brachten 25 Pflanzen, weniger Blüten 70 Pflanzen und gleichviel 16 Pflanzen. Also ganz eindeutig. Wenn die These mit der Wirkung der vorjährigen Sonne stimmen würde, hätte es umgekehrt genau sein müssen! Mehr Blüten im verregneten Jahr, weil das Vorjahr besonders schön war.

Unsere Obstbäume legen ihre Blühanlagen sehr frühzeitig an, schon ein Jahr vor der Blüte und das können sie sich auch leisten, weil sie in einem Gebiet mit gleichmäßigem Klima leben. Selbst wenn es Jahre mit heißen und trockenen Sommern gibt und Jahre mit kalten nassen Sommern, dann gleicht sich doch, über die Jahre gerechnet, die Summe von Sonnenscheindauer und Niederschlag in etwa aus. Anders ist es in den Heimatgebieten der Kakteen. Wärme und Licht sind im Überfluss vorhanden; der Niederschlag ist hier der begrenzende Faktor. Und dieser Niederschlag kann unterschiedlich stark sein. In manchen Jahren fällt die Regenzeit sogar ganz aus. Darum ist es für den Kaktus ‚sinnvoll‘, die Blütenanlagen kurzfristig, also erst nach dem Beginn der Regenzeit anzulegen.

Gewebe muss reifen

„Wenn der August vorbei ist, fällt nur noch wenig oder gar kein Regen, und die Cactuspflanzen sehen ziemlich verschrumpelt aus, was ungesund wirkt, aber in Wirklichkeit ein Zeichen der Reife ist.“ W. Watson, Cactus Culture for Amateurs (Kakteenkultur für Amateure), 1889

Genau wie die Äpfel müssen Kakteen im Herbst ausreifen. Und wenn sie überreif sind, dann fallen sie vom Baum und man kann sie nur noch für den Most verwenden. Im Ernst: Kakteen sind natürlich kein Kernobst und reifen können sie auch nicht. Trotzdem liest man immer wieder, das Gewebe der Kakteen müsse vor der Winterruhe ‚ausreifen‘. Das ist falsch. Wenn die Tage kürzer werden und die Temperatur niedriger, dann stellen die meisten Kakteen allmählich ihr Wachstum ein, dabei gibt es einige Anpassungen im Stoffwechsel. Zum Beispiel verändern die Zellmembranen ihre Zusammensetzung, damit sie auch bei niedrigeren Temperaturen noch funktionieren können. Dadurch kann eine gewisse Härte gegen niedrige Temperaturen erreicht werden. Kommt die Kälte zu rasch, dann können tropische Pflanzen auch bei Temperaturen über Null ‚erfrieren‘. Haben sie Zeit, sich langsam anzupassen, dann werden sie ‚härter‘.

Außer den Arten, die im Herbst ihre Hauptwachstumszeit haben, stellen die Kakteen der Trockengebiete jetzt ihr Wachstum ein. Abgesehen von den Formen, deren Spross-Segmente ein begrenztes Wachstum haben, wie *Armatocereus*, *Dendrocereus*, *Jasminocereus* und so gut wie alle Optuntien, führen Kakteen im nächsten Frühjahr ihr Sprosswachstum ansatzlos weiter. Auch dies ist ein Zeichen dafür, dass da kein Gewebe ‚ausgereift‘ ist.

Die ‚harte‘ Kultur

„Ja im Sommer da können sie nicht heiß genug haben, denn überall wo Kakteen vorkommen, sind die Sommertemperaturen meist sehr hoch, die Niederschläge gering, das Klima extrem, teilweise selbst im Winter, Verhältnisse, wie wir sie in Deutschland nicht entfernt haben.“ J. A. Purpus, 1925

Kakteenfreunde sagen manchmal, sie würden ihre Pflanzen ‚hart‘ ziehen, und sie sagen es mit Stolz, weil die ‚harte‘ Kultur als besonderes Gütekriterium gilt. Doch was ist unter einer ‚harten‘ Kultur eigentlich zu verstehen? Etwas übertrieben könnte man es so ausdrücken: Pralle Sonne, so viel möglich, kein Schatten, hohe Temperaturen, wenig Wasser. Schon Purpus, der Darmstädter Gartenoberinspektor, meinte, das wäre genau das richtige für Kakteen, weil es den Verhältnissen am Standort entspräche. Doch das ist leider falsch. Bevor ich darauf eingehe, muss ich die Verfechter der ‚harten‘ Kultur noch ein wenig ärgern. Wenn sie es wirklich ernst meinen würden, dann müssten sie pro Art mindestens 10.000 Korn aussäen, die Sämlinge nach einigen Wochen Feuchtigkeit monatelang dürrsten lassen und großer Hitze aussetzen. Bei dieser ‚harten‘ Kultur würden, wie in der Natur, die meisten sterben, und man hätte von den kleinen Kugelformen nach vielleicht fünf bis zehn Jahren ein Viertel Dutzend blühfähiger Exemplare. Oder gar keine.

Im Kapitel Ökophysiologie haben wir gesehen, dass die meisten Kakteen der Trockengebiete eine ‚Amme‘ brauchen, um die ersten Jahre überleben zu können. Die Amme sorgt für Schatten, mildere Temperaturen (was auch die krassen Tag-Nacht-Unterschiede betrifft) und für mehr Feuchtigkeit. Die Natur bietet also ‚harte‘ Bedingungen an, doch die Kakteen mögen es lieber ein bisschen sanfter. Das wissen auch viele Gärtner, denn sie schattieren fleißig, lüften viel, um zu hohe Temperaturen zu vermeiden, und geben regelmäßig Wasser.

Denn auch dies scheint zu einer ‚harten‘ Kultur zu gehören: Das Substrat völlig austrocknen lassen und dann klatschnass gießen, bis „die Brühe unten rauskommt!“. Aber auch das ist nicht unbedingt das große 1X1 der Kakteenkultur. Im unten stehenden Kasten werden die Ergebnisse von zwei mexikanischen Botanikerinnen vorgestellt, die sich dafür interessierten, inwiefern verschiedene Grade von Schattierung und Wassergehalt des Bodens das Wachstum junger Sämlinge beeinflussen können. Oder anders ausgedrückt: sie ahmten im Gewächshaus die Funktion einer Amme nach und beobachteten was passierte. Für ihre Experimente wählten sie drei langsam wachsende Arten: *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* und *Coryphantha werdermannii*. An dieser Stelle soll nur über den Einfluss der Bodenfeuchtigkeit eingegangen werden. Durch (genau berechnete) tägliche (!) Wassergaben wurden in verschiedenen Versuchsreihen konstante Bodenfeuchten von 5%, 25% und 60% gehalten. Diese Bodenfeuchten entsprachen den Wasserpotentialen in mexikanischen semiariden Gebieten vor, während und nach der Regenzeit. Zum Vergleich: Bei der oben beschriebenen Methode des Klatschnass-Gießens und Austrocknenlassens hätten wir zuerst eine Bodenfeuchte von 100%, die dann auf 5% oder Null abfällt.

Die Sämlinge der drei empfindlichen Arten haben die leichte Dauerfeuchte nicht nur gut vertragen, sondern wuchsen am besten bei einer konstanten Bodenfeuchtigkeit von 60%! Wir können daraus getrost schließen, dass die ‚harte‘ Gießmethode nicht unbedingt optimal ist. Besser ist es, während der Wachstumsperiode den Pflanzen eine leichte, aber ständige Dauerfeuchte zu bieten, was bei der Kultur in größeren Gefäßen leichter gelingt als bei einer Ansammlung von vielen kleinen Töpfchen. Wir verstehen jetzt, warum im Beet oder in größeren Kulturschalen ausgepflanzte Kakteen so gut wachsen. Bei kleinen Töpfchen müsste man täglich mit einer Pipette hantieren und eine genau abgezählte Menge Wasser zugeben (die man obendrein erst noch durch Experimente bestimmen müsste) – das ist natürlich viel zu mühsam. Hier könnten Bewässerungsmatten, wie sie im Erwerbsgartenbau verwendet

werden, sehr hilfreich sein. Kakteen-Uhlig schreibt: „Zur Verbesserung des Wasserhaushaltes empfehlen wir ‚Bewässerungsmatten‘, die Feuchtigkeit nachliefern. Man kann die Bewässerungsmatte in eine Plastikkiste legen, mit ‚Nadelfolie‘ abdecken und die Aussaat- und Pflanzgefäße daraufstellen.“

Wachstum unter standortnahen Bedingungen

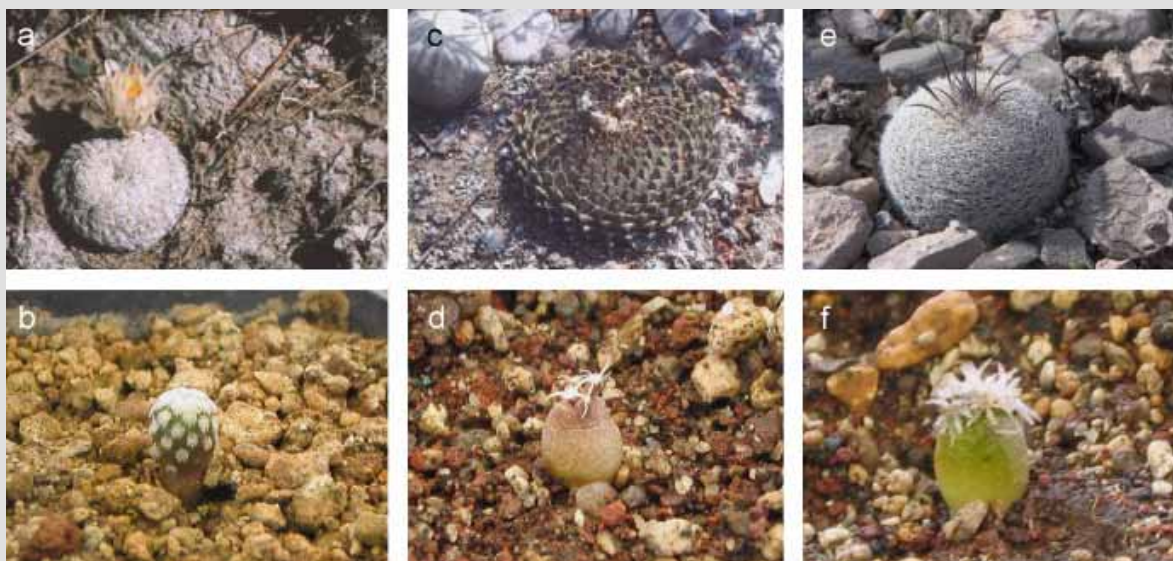
A. Martínez-Berdeja and T. Valverde: Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* 72 (2008) 1766-1774. Copyright Elsevier Verlag

Kakteensämlinge wachsen oft unter dem Schutz von Ammen, die für günstigere Umweltbedingungen sorgen (höhere Feuchtigkeit, geringere Lichtintensitäten [physikalischer Fachbegriff: Quantenstromdichten]) sorgen. Die Autoreninnen untersuchten den Einfluss von drei Feuchtigkeitsstufen (5%, 25% und 60%) sowie von zwei Lichtintensitäten (100% = $243 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und 40% = $102 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) auf das Wachstum von drei seltenen und langsam wachsenden Kugelkakteen (*Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* und *Coryphantha werdermannii*).

Kulturbedingungen: Die Sämlinge wurden in $6 \times 5,5 \times 5$ cm große Töpfe gepflanzt, die mit einem Gemisch aus schwarzem, vulkanischem Grus und Sand im Verhältnis von 2:1 gefüllt waren. Es erfolgte eine Anfangsbewässerung mit 55 ml Düngerlösung (9% Stickstoff, 45% Phosphat und 15% Kalium) pro Topf; danach wurde immer nur mit Leitungswasser gegossen, und zwar täglich mit jener Menge, die notwendig war, um ca. 50% Bodenfeuchte zu halten. Nach 5 Monaten Akklimatation begannen die Versuchsreihen, die 6 Monate lang dauerten. Drei Feuchtigkeitsstufen und zwei Lichtintensitäten wurden untersucht.

Durch (zuvor ermittelte) tägliche Wassergaben wurden konstante Bodenfeuchten von 5%, 25% bzw. 60% erhalten. (Diese Werte entsprechen den Wasserpotentialen in mexikanischen semiariden Gebieten vor, während und nach der Regenzeit.) Unterschiedliche Lichtintensitäten wurden durch das Auflegen von durchsichtigen Plastikdeckeln und Gaze auf die Töpfe erzielt (100% Lichtintensität = Plastikdeckel, 40% = Plastikdeckel plus Gaze). Die Pflanzen standen in einem Gewächshaus in Mexico City.

Alle drei Arten zeigten niedrige relative Wachstumsraten zwischen $0,002$ und $0,012 \text{ g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ – also 2 Promille bis 1,2 Prozent Zuwachs pro Tag. In anderen Worten: Eine Verdoppelung des Gewichts dauerte knapp 100 bis 500 Tage! Der langsamste Wachser war *O. denegrii*, der schnellste *M. pectinifera*. Die nachfolgende Abbildung zeigt Sämlinge im Alter von 6 Monaten.



Mammillaria pectinifera, *Obregonia denegrii* und *Coryphantha werdermannii*. Obere Reihe: adulte Pflanzen am Standort; untere Reihe: 6 Monate alte Pflanzen im Gewächshaus

Wachstum unter standortnahen Bedingungen

Die erreichten durchschnittlichen Endgewichte der Sämlinge (nach 6 Monaten Versuchsdauer; also im Alter von 11 Monaten) waren 0,032 Gramm Trockengewicht für *M. pectinifera*, 0,010 Gramm Trockengewicht für *O. denegrii* und 0,013 Gramm Trockengewicht für *C. werdermannii* (jeweils Gewicht der gesamten Pflanze – Körper und Wurzeln; Mittelwerte über alle Feuchtigkeitsstufen und alle Lichtintensitäten). Wenn wir von einem Wassergehalt von ca. 90 Prozent ausgehen, dann sind das Gewichte von 0,32, 0,10 und 0,13 Gramm Frischgewicht – die Abbildung verdeutlicht, wie klein die Pflanzen im Alter von 6 Monaten waren! Zum Vergleich: das Gewicht einer frisch geernteten Erbse liegt zwischen 0,3 und 0,4 Gramm.

Bei höherer Bodenfeuchtigkeit wuchsen alle drei Arten deutlich besser. Für *M. pectinifera* verdreifachte sich das Endgewicht, wenn die Bodenfeuchtigkeit 60% statt 5% war. Für *C. werdermannii* war sogar eine Verfünffachung zu verzeichnen. Geringer war die Wirkung bei *O. denegrii*, aber hier hatte die Bodenfeuchtigkeit einen deutlichen Einfluss auf das Verhältnis zwischen Wurzel und Spross. Bei geringer Feuchtigkeit (25%) war der Zuwachs der Wurzel stärker als der Zuwachs des Sprosses (Verhältnis 1,1:1,0 [Wurzel:Spross]; bei höherer Feuchtigkeit (60%) war er geringer (Verhältnis 0,8:1,0 [Wurzel:Spross]).

Trotz dieser Ergebnisse ist die ‚Plastizität‘ (d.h. die Abhängigkeit des Wachstums von der Bodenfeuchtigkeit) der untersuchten Kakteen gering im Vergleich zu der von anderen Pflanzen, die viel stärker auf vermehrte Wassergaben reagieren.

Entgegen der Erwartung der Autorinnen hatte die Lichtintensität keinen nachweisbaren Einfluss auf das Wachstum. Das würde bedeuten, dass die Schattierung durch eine natürliche Amme sich nicht positiv auswirkt (negativ allerdings auch nicht). Nun ist es allerdings so, dass die hier verwendeten Lichtintensitäten (oder Quantenstromdichten) bereits deutlich unter denen am offenen Standort liegen. Es wurde mit 243 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (100%) und 102 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (40%) gearbeitet, in Wüsten oder wüstenähnlichen Gebieten werden aber 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und mehr gemessen. Dies bedeutet: 100% Lichtintensität im Gewächshaus sind bereits im Vergleich zum Freiland ‚schattiert‘; also kann mit dieser Versuchsanordnung der Schattierungseffekt der natürlichen Amme gar nicht gemessen werden.

(Abbildung aus der besprochenen Arbeit von A. Martínez-Berdeja and T. Valverde ©)

Chlorophyllmangel Mutanten

„Die rote Spitze von meiner Kaktee ist abgefallen und jetzt wächst ihr ein grüner Arm. Ich glaube, sie heißt *Gymnocalycium mihanovichii*.“ (Im Internet gefunden)

Viele Kakteenfreunde haben bei ihren Aussaaten schon farblose oder bunte Sämlinge entdeckt, die – wenn sie nicht gepfropft werden – bald absterben. Die Farblosigkeit beruht auf einem Mangel an Blattgrün (Chlorophyll), ohne das keine grüne Pflanze überleben kann. Wird auf eine Unterlage gepfropft, dann überleben sie, behalten aber ihre Farbe bei bzw. die farblosen werden gelb oder rot. Interessanterweise kann die Färbung von der Unterlage abhängig sein; chlorophyllfreie *Turbinicarpus schmiedickeanus* subsp. *macrochele* wurden auf *Echinopsis bridgesii* rosa, auf *E. deserticola* jedoch gelb. Sehr bekannt und auch unter Nicht-Kakteenanern beliebt sind die kleinen gelben ‚Bananen‘ von *Echinopsis chamaecereus* (früher *Chamaecereus silvestrii*) und die roten oder gelben Formen von *Gymnocalycium mihanovichii*. Die bunte Färbung wird durch Betalaine verursacht, die typischen Farbstoffe der Kakteen, die auch den Blüten ihre Färbung verleihen. Schon die Wildform des *Gymnocalycium mihanovichii* ist reich an Betalainen, weshalb die Pflanzen bräunlich erscheinen (rot plus grün gibt braun); erst wenn das Chlorophyll fehlt, werden die Betalaine sichtbar, die rote, gelbe und violette Töne erzeugen können. Wir sehen bei den Mutanten (Bild 416 bis Bild 418) also nur das, was vorher schon da war, aber vom Chlorophyll überdeckt wurde. Auch ‚normale‘ Kakteen können erröten, nämlich dann, wenn sie zu viel Sonne bekommen. Dann zeigen sich die Betalaine in ihrer zweiten Funktion (neben der als Blütenfarbstoffe): als Sonnenschutzpigment. Bei den chlorophylllosen

Mutanten ist der Sonnenschutz noch viel wichtiger als bei den ‚normalen‘, weshalb sie in größerer Menge gebildet werden.



Bild 415: *Gymnocalycium mihanovichii* Wildtyp



Bild 416: Chlorophyllose Formen von *Echinopsis chamaecereus* (gelb) und *Gymnocalycium mihanovichii* (orange, rot, gelb)

Es hat den Anschein, als würden bei Kreuzungen verschiedener Arten häufiger farblose Keimlinge auftreten. Dafür kann die Wissenschaft eine Erklärung anbieten. Die Chloroplasten, Träger des Chlorophylls und der Ort, an dem die Photosynthese stattfindet, waren vor Urzeiten einmal eigenständige, freilebende Bakterien. Diese Bakterien oder Blaualgen, wie sie auch genannt werden (engl.: blue-green bacteria), gingen mit den Vorläufern der grünen Pflanzen eine enge Symbiose ein, in deren Verlauf das Bakterium seine Eigenständigkeit verlor und in die Pflanzenzelle eingeschlossen wurde. Warum Pflanze und Bakterium sich zu einer Symbiose gefunden haben, wissen wir nicht, aber es ist klar, dass es für beide von Vorteil gewesen sein muss. Beide Partner der Symbiose hatten ihre eigene Erbsubstanz, ihre eigene DNA, die zunächst auch sauberlich getrennt blieb. Die DNA der Bakterienzelle hatte alle Informationen, um eine Photosynthese zu betreiben und die DNA der Pflanzenzelle die Informationen für den übrigen Stoffwechsel. Aber mit der Zeit verwandelte sich die Bakterienzelle in einen Chloroplasten. Dabei kam es zu einer Verschiebung der Verhältnisse: Erbmaterial von der Bakterienzelle wurde in den Kern der Pflanzenzelle ausgelagert. Das bedeutet: damit funktionsfähige, grüne Chloroplasten entstehen können, muss ein Teil ihrer ‚Bausteine‘ im Zellkern gebildet und anschließend in den Chloroplast gebracht werden. Ein anderer Teil der

„Bausteine“ entsteht im Chloroplasten selbst, wo beide zusammengesetzt werden müssen. Das ist ein komplizierter Vorgang, der nur dann fehlerfrei ablaufen kann, wenn alle „Rädchen“ dieser biochemischen Maschine exakt ineinander greifen. Bei einer Kreuzung von zwei Pflanzen erhalten die Nachkommen die Chloroplasten von der Mutterpflanze, aber nicht vom väterlichen Teil. Die Kern-DNA bekommen die Nachkommen aber von beiden Eltern, sie erhalten also, um bei diesem Bild zu bleiben, immer zwei „Bauanleitungen“, eine vom Vater und eine von der Mutter. Wenn beide identisch sind oder wenigstens weitgehend identisch, dann ist alles in Ordnung. Wenn die „Bauanleitungen“ von artverschiedenen Eltern kommen und sehr unterschiedlich sind, kann es zu Störungen kommen. Angenommen, die väterliche Variante der „Bauanleitung“ setzt sich durch und dominiert über die weibliche – dann kann es gut sein, dass die im Zellkern gebildeten Teile nicht zu den im Chloroplast gebildeten passen und keine funktionstüchtigen Chloroplasten entstehen können.



Bild 417: *Gymnocalycium mihanovichii*, dunkelrote Form



Bild 418: *Gymnocalycium mihanovichii*, olivgrüne Form

Kakteenfreunde aus dem ehemaligen Ostblock kennen Rezepturen, um chlorophyllose Varianten künstlich zu erzeugen und zwar durch Temperaturschocks. Dazu werden junge Sämlinge beispielsweise zuerst für einige Zeit in den Kühlschrank gestellt und danach sofort Temperaturen von 40 °C ausgesetzt. Durch den plötzlichen Temperatursprung sollen die grünen Chloroplasten unwiderruflich zerstört werden. Auch bei unabsichtlich überhitzten Aussaaten treten manchmal Mutanten auf; so passierte es dem Autor dieser Zeilen mit *Myrtillocactus geometricans*.

Warum gibt es Varianten in allen möglichen Gelb- und Rottönen, aber keine blauen und weißen? Weiße Formen gibt es ja, nur bleiben diese nicht lange weiß, denn entweder färben sie sich um und werden wenigstens blassgelb oder sie sterben ab. Das liegt an der Wirkung des Lichtes. Der UV-Anteil des Sonnenlichts ist grundsätzlich lebensfeindlich, weil er unkontrollierte chemische Reaktionen auslösen kann. Die Pflanze schützt sich durch die Ausbildung von Schutzpigmenten oder sie geht zugrunde. Man könnte einen weißen Kaktus am Leben erhalten, indem man ihn auf eine grüne Unterlage pflöpft und jedes Licht vom Pflöpfung abschirmt. Die weiße Farbe kommt übrigens nicht durch einen Farbstoff zustande, sondern durch luftgefüllte Zwischenräume zwischen den Zellen, den sogenannten Interzellularen. Der Eindruck von ‚weiß‘ entsteht dabei durch Reflektion des Lichts, genau wie beim Schnee.

Und blaue Formen? Schließlich gibt es auch Kakteen mit wenigstens teilweise blauen Blüten – entweder mit Blauschimmer (*Disocactus speciosus*; früher *Heliocereus*) oder blauen Spitzen (*Disocactus amazonicus*; früher *Wittia*). Warum also keine blauen Körper? Bei diesen Blüten geht der Eindruck ‚blau‘ nicht auf einen blauen Farbstoff zurück, sondern auf physikalische Effekte.

Etwas über Pflanzsubstrate

„Es gibt einige tiefere Geheimnisse der echten Kakteenerde, die kein Kakteenzüchter verraten wird, und wenn man ihn ans Rad flicht.“ Karel Čapek, Das Jahr des Gärtners, 1932

„Die beste Erdmischung für Kakteen ist folgende: 1 Teil Rasenerde, 1 Teil Dungerde, 1 Teil Torfmull, 1 Teil scharfer Sand, 1 Teil Kalkschutt (Bauschutt).“ W. Vorwerk, in Harry Maaß, Die Schönheit unserer Kakteen, 1929

Wenn Kakteenfreunde zusammenkommen und sich über Substrate unterhalten, dann gibt es mindestens ebenso viele Rezepte wie Anwesende, und die meisten Rezepte sind richtig. Wie das? Es ist so wie in der Medizin: Wer heilt, hat recht, und wenn es ein Homöopath oder ein Wünschelrutengänger ist. Wenn der Kaktus wächst und gedeiht, dann ist das Substrat genau richtig für ihn, dabei gibt es sehr ausgefallene Mischungen. Manche verwenden sogar Katzenstreu, allerdings keine gebrauchte. Wegen der Vielzahl ‚richtiger‘ Pflanzsubstrate sollen hier keine Rezepte angegeben werden, sondern nur Hinweise. Für die meisten Kakteen aus den Trockengebieten gilt die LLL-Formel; locker, luftig und leicht sauer. Warum? Weil die Wurzelhaare, an denen sich die Nahrungsaufnahme der Pflanze abspielt, eine Lebensdauer von nur wenigen Stunden oder höchstens Tagen besitzen und deswegen – in der gesamten Vegetationsperiode – ständig neu gebildet werden müssen, sollte das Substrat oder Erdgemisch möglichst locker sein, um diesen empfindlichen Gebilden keinen unnötigen Widerstand entgegen zu setzen. Und warum luftig? Weil die Wurzeln kein Chlorophyll besitzen und keine Photosynthese betreiben können, haben sie einen Stoffwechsel wie Tiere. Sie müssen atmen und brauchen dazu Sauerstoff, den sie der Bodenluft entnehmen. Bei Sauerstoffmangel gehen Wurzeln unweigerlich zugrunde. Das ist die Ursache der Gießfehler bei vielen Topfpflanzen: bei stehender Feuchtigkeit tötet nicht das Wasser die Wurzeln, sondern der Mangel an lebensnotwendigem Sauerstoff, weil das Wasser die Bodenluft verdrängt hat. Als Faustregel kann gelten: etwa ein Drittel (Volumenanteil) der Erdmischung sollte Luft sein.

Leicht sauer, also ein pH-Wert zwischen 5,5 und 6,5 ist für die meisten Kakteen ideal. Wir haben bereits gesehen, dass die Wurzel der Kakteen mit dem Boden Stoffe austauscht. Sie gibt Kohlensäure (Wasserstoff und Hydrogencarbonat) ab und nimmt im Tausch dagegen die Ionen der Mineralstoffe auf. Sie ist also so etwas wie ein lebendiger Ionenaustauscher. Wenn der Boden zu basisch ist, dann funktioniert das nicht, weil die schwache Säure der Kakteenwurzel dazu „verbraucht“ wird, um die Bodenreaktion zu neutralisieren und keine Nährstoffe aus dem Boden lösen kann. Ist der pH-Wert zu niedrig, also zu sehr im sauren Bereich, dann sind einige der wichtigen Spurenelemente, wie Molybdän und Bor, in der Bodenlösung nur gering verfügbar und können nicht von der Pflanze aufgenommen werden, denn die Wurzel kann immer nur das aufnehmen, was im Bodenwasser gelöst ist. Zudem werden in sauren Böden große Mengen Aluminium freigesetzt, die für die Pflanze giftig sind. Eine der Ursachen des Waldsterbens war die Freisetzung von Aluminium durch den sauren Regen.

Was ist mit Torf oder torfhaltigen Pflanzsubstraten? Bei erfahrenen Kakteenpflegern sind solche Mischungen verpönt, obwohl etliche Arten sehr gut in ihnen gedeihen. (Die Kaktüsschen, mit denen der Blumenhändler von Zeit zu Zeit sein Sortiment erweitert, stehen fast immer in Torfkultursubstraten.) Der Torf erfüllt die LLL-Formel in idealer Weise, denn er ist tatsächlich locker, luftig und leicht sauer. Er hat zudem noch die wunderschöne Eigenschaft, eine hohe Bindekapazität für Pflanzennährstoffe zu haben, er bindet sie fest genug, um nicht mit dem Gießwasser ausgewaschen zu werden, aber gleichzeitig so locker, dass sie den Pflanzenwurzeln zum „Ionenaustausch“ zur Verfügung stehen. Übrigens, ordnet man sandige, torfhaltige und tonhaltige Substrate nach dieser Eigenschaft, also nach ihrer Bindekapazität für die Pflanzennährstoffe an, dann ergibt sich die Reihenfolge (mit steigender Bindekapazität): Sande, Tone, Humusstoffe, von denen letztere im Torf reichlich enthalten sind. Trotzdem sind torfhaltige Substrate für die Kakteen aus den Trockengebieten nicht zu empfehlen, aber nicht deswegen, weil Torf unnatürlich ist. Unnatürlich sind auch Mischungen mit Granitgrus, Bims Kies und Lavalit, die am Standort der meisten Kakteen nicht vorkommen. Trotz seiner guten Eigenschaften ist der Torf, besonders für wurzelempfindliche Kakteen, aus zwei Gründen

bedenklich. Erstens kann er die Feuchtigkeit unter Umständen länger halten als erwünscht, wodurch Fäulnis einsetzen kann, und zweitens bietet der Torf mit seinen organischen Bestandteilen die Grundlage für ein reiches Bodenleben mit Pilzen, Bakterien und Fliegenlarven, die der Gesundheit der Kakteen nicht unbedingt zuträglich sind. Auf die bakterielle Bodenflora kann der Kakteenpfleger verzichten, weil er die notwendigen Pflanzennährstoffe in mineralischer Form – als Nährsalze – zugibt, denn diese müssen, anders als organischer Dünger, nicht erst von den Bakterien aufgeschlossen werden. Und Pilze und Fliegenlarven können die Wurzeln direkt schädigen, indem sie sich von ihnen ernähren. (Die Pilze im Torfkultursubstrat sind selbstverständlich andere als die zuvor erwähnten symbiotischen Wurzelpilze der Kakteen, denn die leben am Standort, nicht im Torf.)

Lehm ist im Gegensatz zu Torf ein beliebter Bestandteil von Erdmischungen und wird auch von einigen Autoren empfohlen. Er hat aber zwei Nachteile. Zum einen kann Lehm Beimengungen von Kalk enthalten, die den pH-Wert erhöhen, was von vielen Kakteen nicht vertragen wird. Und dann können lehm- oder tonhaltige Erden bei Trockenheit zu einer steinharten Masse verbacken, was den zarten Wurzeln ebenfalls abträglich ist. „Festgemauert in der Erden, kann das nie ein Kaktus werden“, dichtete einmal ein spöttischer Kakteenfreund und er hatte nicht ganz unrecht. Das Backverhalten von Lehm wird aber durch den Anteil von Ton bestimmt – Lehme sind Mischungen aus Ton und Sand – und durch die Zugabe von Sand lässt die Neigung zum Verbacken vermindern.

Die Vorliebe für leicht saure Substrate gilt selbstverständlich nicht für einige Spezialisten, die natürlicherweise auf Gipsbergen (*Aztekium*, *Geohintonia*) oder kalkhaltigen Böden (*Echinomastus*, *Epithelantha*, *Sclerocactus*) oder auf alkalihaltigem Schwemmland (manche *Ariocarpus*) wachsen. Für diese Arten wird man Gips oder Kalk zur Erde geben wollen; notwendig ist es aber nicht, wenn den Pflanzen über die Düngung ausreichend Kalzium und Magnesium zugeführt wird. Gips ist, chemisch gesehen Kalziumsulfat, und hat einen neutralen pH-Wert (bitte nicht verwechseln mit gebranntem Heimwerker- oder Modellier-Gips, dem durch das Brennen Kristallwasser entzogen wurde und der deswegen stark wasseranziehend ist²⁴); Kalk ist entweder reines Kalziumkarbonat oder eine Mischung aus Kalzium- und Magnesiumkarbonat und hat einen leicht basischen pH-Wert. Ist über die bevorzugte Bodenreaktion nichts bekannt, dann wählt man am besten ein neutrales Medium, wie zum Beispiel Lavagrus (Lavalit). In ihm gedeihen praktisch alle Arten, man kann ihn sogar für Hydrokulturen der Epiphyten (*Rhipalis*, *Lepismium*, *Hatiora*, *Epiphyllum*) verwenden. Anders als die meisten Kakteen der trockenen und halbtrockenen Standorte gedeihen Arten von *Pereskia* und *Quiabentia* sehr gut in Substraten mit basischem pH-Wert (worauf bereits Prof. Buxbaum hingewiesen hat). Sie lassen sich daher problemlos in Hydrokulturen mit dem wohlbekannten Blähton ziehen, der eine ausgesprochen basische Reaktion hat (bis zu pH 9,5).



Bild 419: Aquarienkies mit Epoxidharz beschichtet

Zum Abdecken und als oberste Schicht für empfindliche Wurzelhalse wird in letzter Zeit verstärkt feiner Quarzkies verwendet. Das sieht dann zwar ein bisschen nach Aquarium aus, hat aber den großen Vorteil, dass der Quarzkies sehr rasch abtrocknet. Für echte Profis gibt es sogar Kies, der mit Kunstharz (Epoxidharz) beschichtet wurde und daher absolut wasserabstoßend ist; ein so ummanteltes Kieskörnchen kann gar kein Wasser mehr aufnehmen. Den gibt es sogar in etlichen bunten Farbtönen. Und sollten die Kakteen trotzdem eingehen, dann kann man sich anschließend ein Aquarium zulegen.

²⁴ Wer seinen Erden Gips zugeben möchte, verwendet entweder natürlich vorkommenden Gips, z.B. aus dem Odenwald, oder er mischt gebrannten Gips mit Wasser, lässt ihn abbinden und pulverisiert ihn dann.

Manche Kakteenfreunde bevorzugen eine Abdeckung mit Granitkies, der zwar deutlich schwerer ist, aber vom Aussehen her weniger an Fischzucht oder Badestrand erinnert.

Natürliche Sammlungen – mit schönem ‚Unkraut‘

„Der Texaner zum Beispiel, der nach neuem Kulturland sucht, rottet dort zuerst einmal mit modernen Rodemaschinen die *Homalocephala texensis* aus. Der Landmann haßt sie wegen ihres Massenauftritts, für ihn sind sie nur ein lästiges Unkraut.“ Curt Backeberg, Wunderwelt Kakteen, 1974

Das nachfolgende ist natürlich eine Provokation und wie alles Provozierende ist es ernst gemeint, wenn auch nicht unbedingt bierernst. Es soll eine Anregung sein; die Idee stammt aus der Aquaristik und läuft dort unter dem Stichwort ‚biologisches Aquarium‘, ein Begriff, der sicher nicht ganz glücklich gewählt wurde, weil schließlich jedes Aquarium ein biologisches ist. Gemeint ist vielmehr, dass in der biologischen Aquaristik ein Lebensraum gestaltet wird, der sein natürliches Gesicht behalten darf. Also nicht nur dynamische Turbo-Salmler und Hochzucht-Guppys im keimfreien Kristallglas-Becken, sondern auch Wasserpflanzen, an denen die abgestorbenen Blätter stehenbleiben dürfen, auf dem Boden eine natürliche (und biologisch aktive) Mulmschicht und Schnecken dürfen auch am Leben bleiben. Natürlich ist das Ganze kein sich selbst erhaltendes biologisches Gleichgewicht, denn dazu ist ein Aquarium zu klein – man müsste sich schon einen ausgewachsenen See ins Wohnzimmer stellen. Und gepflegt werden muss das biologische Aquarium natürlich auch. Es geht mehr um das Bild und um die natürliche Erscheinung. Wenn wir jetzt an die Sammlungen vieler Kakteenfreunde denken, mit den in Reih und Glied stehenden Pflanzen, oft im praktischen Vierkanttopf, dann gibt das ein doch sehr montones Bild, dem etwas mehr Natürlichkeit nicht schaden könnte. Viele Freunde pflanzen ihre Kakteen deswegen in einem Beet aus oder füttern die vielen kleinen Töpfe in ein Substrat ein, damit es weniger nach Handelsgärtnerei aussieht, und manche pflegen auch durchaus ‚Beiwerk‘ in Form der sogenannten anderen Sukkulente und Caudiformen oder verwendeten Tillandsien mit passenden Pflegeansprüchen, um das strenge Bild etwas aufzulockern. Das ist ein Schritt in die richtige Richtung, aber ich würde hier noch etwas weiter gehen.

Wenn wir Aufnahmen von den Standorten der Kakteen betrachten, dann sehen wir sie oft von einer vielgestaltigen Begleitflora umgeben. Bei den Epiphyten der tropischen Wälder sind das – neben dem ‚Wirtsbaum‘ natürlich – Moose, Farne, Bromelien und Orchideen, die zusammen mit den Kakteen in Astgabeln oder Rindenspalten wachsen. In den Trockengebieten wachsen zusammen mit unseren Kakteen Gräser, Agaven, Yuccas und Dornbüsche wie die *Fouquieria splendens*, der Sagebrush *Artemisia tridentata* und der Kreosot (*Larrea divaricata*). Obwohl die letzten drei sehr typisch und oft landschaftsprägend sind, kommen sie für eine Beikultur nicht in Frage – sie sind einfach zu großwüchsig und zu dominant und würden unsere Kakteen in den Hintergrund drängen. Ich denke bei den Beipflanzungen eher an kleinbleibende Gräser, Kräuter und Farne, nur ist hier leider die Beschaffung von pflanzengeographisch korrektem Material ein Problem; der Handel hat sie nicht im Angebot und das Mitnehmen beim nächsten Amerika-Urlaub verbietet sich wegen der geltenden Naturschutz-Bestimmungen von selbst. Als Behelf können einheimische Kräuter dienen, von denen hier sechs geeignete vorgeschlagen werden (Bild 420 bis Bild 425). Sie wurden so ausgewählt, dass sie unter den Kulturbedingungen der Kakteen gedeihen, im Wuchs unaufdringlich sind, also kein schattenwerfendes großblättriges Laub bilden und zierliche Blüher sind, mit nett anzusehenden Blütenchen, ohne den Kakteen Konkurrenz zu machen. Man pflanzt sie in eigene, kleine Töpfe mit magerer Erdmischung, damit sich ihr Wachstum kontrollieren lässt und plaziert sie im Hintergrund, vor und zwischen den Säulen der Cereen. Der Gemeine Knorpellattich und der Mauerlattich bilden bodenständige Rosetten, von denen sich die dünnen, fast unbeblätterten Blütenstiele erheben. Die Gewöhnliche Grasnelke sieht im nichtblühenden Zustand aus wie ein niedriges, blaubereiftes Gras. Zum größeren Verwandtschaftskreis der Kakteen, nämlich zu den Caryophyllales und zur Familie der Nelkengewächse gehört die Steinbrech-Felsennelke; sie hat nadelförmige Blätter, wird nur wenige Zentimeter hoch und treibt ihre kleinen Blütenchen unermüdlich von Mai bis September. Ebenfalls ganz schmale, fast nadelförmige Blätter haben der Lein und die Kornblume. Beide blühen blau und ergänzen damit die Farbenpalette der Kakteen aus den Trockengebieten auf das Schönste.

Bild 420: Knorpellattich (*Chondrilla juncea*)Bild 421: Mauertattich (*Mycelis muralis*)Bild 422: Gewöhnliche Grasnelke (*Armeria maritima*)Bild 423: Steinbrech-Felsennelke (*Petrohragia saxifraga*)Bild 424: Österreichischer Lein (*Linum austriacum*)Bild 425: Kornblume (*Centaurea cyanus*)

Alle sechs genannten Pflanzenarten wachsen wild im Berliner Stadtgebiet und zwar sonnenexponiert auf Magerrasen- und Trockenrasen-Formationen. Vorsicht! Die Gewöhnliche Grasnelke und der Österreichische Lein stehen unter Naturschutz; bitte nicht der Natur entnehmen. Anstelle der Steinbrech-Felsennelke kann auch das Gipskraut verwendet werden (*Gypsophila muralis*). Wie ihr Name sagt, wächst es auf gips- und kalkhaltigen Böden und ist damit die richtige Begleitpflanze für *Ariocarpus*- und *Astrophytum*-Arten. Weiter kommen in Frage: schwachwüchsige Gräser, trockenheitsresistente Farne, wie z.B. kleinbleibende *Polypodium*-Arten aus dem Mittelmeerraum.

Natürlich sind etliche der vorgeschlagenen Pflanzen ‚Unkräuter‘, aber dieser Begriff ist relativ; Unkraut ist alles, was nach menschlicher Auffassung am falschen Ort wächst und das sind – an ihren Standorten – die Kakteen in den Augen der einheimischen Bevölkerung auch sehr häufig.

Gemeinsam mit anderen: Dornige Gesellschaften

„Es ist angenehm lau. Wir sitzen bei Paul im Gewächshaus und haben schöne Gedanken. Die rote Königin der Nacht blüht, zwar nur ein Bastard, aber ein schöner. Plötzlich fragt mich Paul: ‚Bist Du in einem Verein?‘“ Glossenautor aculeatus in der Stachelpost, 1970

Manche freuen sich einfach nur an ihren Dornigen – wer sie aber besonders liebt, der baut ihnen einen Glastempel, und wer die Geselligkeit pflegen möchte und den Austausch mit anderen Kakteenfreunden, der wird Mitglied in einer der vielen Kakteengesellschaften. Die folgende Zusammenstellung gibt einen Überblick über Vereinigungen von Kakteenfreunden in den europäischen Ländern, jedoch ohne Anspruch auf Vollständigkeit. Länder mit traditionell starken und sehr aktiven Kakteengesellschaften sind, außer der Schweiz, Österreich und Deutschland, die Niederlande, Belgien, Großbritannien, Ungarn, die Tschechische Republik und Malta; aber die ‚kleineren‘ Kakteenländer, zu denen früher zum Beispiel auch Italien und Frankreich zählten, haben hier enorm aufgeholt.

Die meisten Kakteengesellschaften geben eine eigene Mitgliederzeitschrift heraus; sie organisieren Kakteenbörsen und regelmäßige Treffen von Mitgliedern in Ortsgruppen und Zweigvereinen mit Fachvorträgen, geselligem Beisammensein und Gedankenaustausch. Manche bieten eine jährliche Samenverteilung an, ermöglichen den Bezug von Bedarfsartikeln (Töpfe, Erden, Pflanzenschutzmittel) zu ermäßigten Preisen; darüber hinaus unterhalten sie umfangreiche Bibliotheken mit Fernleihe und alle haben sie Tips für die Pflege der dornigen Gesellen und den Bezug von Pflanzen. Die jährlichen Mitgliedsbeiträge sind in der Regel gering.

Belgien: Cactussen en Vetplanten v.z.w.; Internet: <http://users.online.be/cactusvetplant>

Dänemark, Schweden, Norwegen:

Nordisk Kaktus Selskab; Kontakt: Michael Nielsen, Løvsangervej 9, Thurø, DK-5700 Svendborg, Tel. 62 20 76 40; E-mail: emkc@christensen.mail.dk; Internet: <http://www.nks.kaktus.dk>

Deutschland:

„Wer sich noch näher über die so artenreiche Familie der Kakteen informieren will und ihnen ein noch eingehenderes Interesse entgegenbringt, findet reichlich Belehrung durch die Deutsche Kakteen-Gesellschaft deren Organ, die Zeitschrift für Sukkulentenkunde, alles ins Fach Schlagende ausführlich behandelt und jeder billig gestellten Anforderung aufs beste genügt.“ F. Thomas, Zimmerkultur der Kakteen, 1928

Deutsche Kakteen-Gesellschaft e.V. (DKG); Kontakt: DKG e.V., Geschäftsstelle, Oos-Straße 18, D-75179 Pforzheim; Tel. 7231/28 15 50;
Internet: <http://www.dkg.eu/cms/>

In der DDR schlossen sich die Kakteenfreunde im Rahmen des Kulturbundes der DDR zu örtlichen Fachgruppen zusammen. In Leipzig wurde 1957 die erste Fachgruppe (FG) der Kakteen- und Sukkulantenfreunde gegründet, etliche weitere folgten. Im Zentrum der Aktivitäten standen Versammlungen, Kakteenschauen und Ausstellungen; mit Kakteenfreunden in Polen, Ungarn, der Tschechoslowakei und der Sowjetunion existierte ein reger Austausch. Die Fachzeitschrift ‚Kakteen/Sukkulanten‘ und die ‚Literaturschau Kakteen‘ hatten ein hohes Niveau. Trotz aller Schwierigkeiten wie Devisenmangel, mangelnde Reisemöglichkeiten, eingeschränkte Kontakte zu dem nicht-sozialistischen Ausland brachten die Kakteenfreunde der DDR erstaunliche Leistungen hervor. Doch mit dem Ende der DDR wurde auch der Kulturbund abgewickelt. Der Versuch des noch bestehenden Zentralfachausschusses Kakteen und andere Sukkulanten, eine Vereinigung mit der DKG der BRD herbeizuführen, schlug fehl. Manche der Fachgruppen wurden unabhängig weitergeführt, während einige Gruppen und Einzelmitglieder sich der DKG anschlossen.

Estland:

Kaktusekasvatajate Klubi (Estonian Cactus Club); E-mail: kaktuseklubi@kaktuseklubi.org.ee;
Internet: <http://www.kaktuseklubi.org.ee>

Frankreich:

Association de Recherche et d'Information sur les Déserts Et les Succulentes (A.R.I.D.E.S); Kontakt: Claude Thareau, Le Massauvas, F-87140 Compreignac, France; Tel. 05 55 71 31 77; E-mail : claude.thareau@libertysurf.fr; Internet: <http://www.arides.info>

Association internationale des amateurs de cactus et plantes succulentes (AIAPS); viele Ortgruppen, zum Beispiel im Elsass, Kontakt: Arnaud Winnlen, 2 a, rue de la Réguisheim, F-68190 Ungersheim; E-mail: arsowin@club-internet.fr; Internet: <http://www.aiaps.org>

Griechenland:

Ελληνικής Εταιρείας Κάκτων και άλλων Παχυφύτων (Ε.Ε.Κ.Α.Π.) – Hellenic Cactus Society; Kontakt: EEKAP, Mr Kimon Mangos, 27 Dimokritou Street, Argypoli 164-51, Griechenland; Internet: http://users.otenet.gr/~meter/English/index_e.htm

Großbritannien:

The British Cactus and Succulent Society (BCSS); Kontakt: David V Slade, 15 Brentwood Crescent, Hull Road, York, YO10 5HU; Tel. 01904 410512; E-mail: membership@bcss.org.uk; Internet: <http://www.bcss.org.uk>

Israel:

Cactus and Succulent Society of Israel; Kontakt: Ilana Leave, P.O.Box 21533 Tel Aviv 61214 Israel; Tel. +972-54-728200; Internet: <http://www.cacti.co.il>

Italien:

Associazione Italiana Amatori della Pianta Succulente (AIAS); Kontakt: Via Val Trompia 88, I-00141 Roma; E-mail: segreteria.nazionale@aias.info; Internet: <http://www.cactus.it>

Malta:

The Cactus and Succulent Society of Malta; Kontakt: René Zahra , "Dar ix-Xewk", Triq il Gistakor, Ghaxaq ZTN 11, Malta; E-mail: rene@orbit.net.mt; Internet: <http://www.cactus-mall.com/malta/>

Niederlande und Belgien:

Nederlands/Belgische Vereniging van Liefhabbers van Cactussen en andere Vetplanten; Kontakt: Succulenta, D.H. Roozegaarde, Banninkstraat 5, NL-7255 AT Hengelo (Gld), Nederland; E-mail: h.roozegaarde@planet.nl; Internet: <http://www.succulenta.nl>

Österreich:

Gesellschaft Österreichischer Kakteenfreunde (GÖK); Kontakt: Wolfgang Papsch, Wiener Straße 28, A-8720 Knittelfeld; Tel.: +43 (0) 35 12-42113; Internet: <http://www.cactus.at>

Polen: Polskie Towarzystwo Miłośników Kaktusów (PTMK); Kontakt: Bożeny Dubieleckiej; E-Mail: Bozena.Dubielecka@uw.edu.pl; Internet: <http://www.republika.pl/kaktusklub>

Rumänien: Situl colectionarilor de cactusi si plante succulente (Cactus Romania); Internet: <http://www.cactusi.com>

Schweiz: Schweizerische Kakteen-Gesellschaft (SKG) / Association Suisse des Cactophiles (ASC); Kontakt: René Deubelbeiss; E-mail: president@kakteen.org; Internet: <http://www.kakteen.org>

Slowenien:

Društvo prijateljev kaktusov Slovenije (DPKS); Kontakt: Na trati 2, SI-4248 Lesce, Slowenien; Internet: <http://www.kaktus.si>

Spanien:

Asociación Amigos de los cactus y otras succulentas (ASAC) / Amics dels Cactus i Altres Succulentes; Kontakt: Hotel d'Entitats Sanfeliu, Passeig dels Cirerers 56-58, ES-08906 L'Hospitalet de Llobregat, Barcelona; E-mail: asac@asac-cactus.com; Internet: <http://www.asac-www.cactus.com>

Tschechien:

Společnost českých a slovenských pěstitelů kaktusů a sukulentů (SČSPKS) – Society of Czech and Slovak Cacti and Succulent Growers; E-mail: podesva@post.cz; Tel. 573 350 892; Internet: <http://www.cs-kaktusy.cz>

Ungarn:

Magyar Kaktuszgyűjtők Országos Egyesülete; Internet: <http://www.kaktuszgyujtok.hu>

Magyar Pozsgásgyűjtők Közhasznú Egyesülete; Kontakt: Debrecen 4015, postafiók 82; E-mail: macko@movinet.hu; Tel.: (06 52) 481-985; Internet: <http://dkke.movinet.hu>

Außerhalb Europas ist als größte und sicher bedeutendste Vereinigung von Kakteenfreunde die der **USA** zu nennen:

The Cactus and Succulent Society of America (CSSA); Kontakt: Mindy Fusaro, PO Box 2615, Pahrump, NV 89041-2615, U.S.A.; Tel. 775 751 1320; Internet: <http://www.cssainc.org/>

Die größte überregionale Organisation, die sich mit Kakteen und anderen Sukkulente beschäftigt, ist die **IOS**. Sie ist in erster Linie ein Zusammenschluss von Fachbotanikern, ist aber auch offen für die Aufnahme von Nicht-Wissenschaftlern, die die Arbeit der IOS unterstützen möchten. Über eine Mitgliedschaft wird auf Antrag entschieden; der Jahresbeitrag ist 60 Schweizer Franken. Internet: <http://www.iosweb.org/home.html>

Benutzte Quellen

- Altesor A. and E. Ezcurra (2003): Functional morphology and evolution of stem succulence in cacti. *Journal of Arid Environments* 53: 557-567 [Morphologie]
- Anderson, Edward. F. (2001): *The Cactus Family*. Timber Press, Portland, Oregon [Ökophysiologie, Artenschutz, Nutzung]
- Andrade, J.L. and P.S. Nobel (1997): Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29(3): 261-270 [Wasserhaushalt]
- Anonymus (2006): *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)*. Regnum Vegetabile 146. A.R.G. Gantner Verlag KG. ISBN 0080-0694
- Applequist, W.L. and R.S. Wallace (2001): Phylogeny of the Portulacaceae cohort based on *ndhF* sequence data. *Systematic Botany* 26(2): 406-419 [Molekularbiologie, Phylogenie, Systematik]
- Archibold, O.W. (1995): *Ecology of World Vegetation*. Chapman & Hall [Ökophysiologie, Ammen]
- Arena, G., Spada, M.F. Nocifora, R. and M. Matera (2006): A proving of *Opuntia vulgaris*. *Homoeopathic Links* 19:e1-e3 [Nutzung, Medizin, Homöopathie]
- Arias, S., Terrazas, T., Arreola-Nava, H.J., Vazquez-Sanchez, M. and K.M. Cameron (Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *J. Plant Res.* 118(5): 317-328 [Molekularbiologie, Phylogenie]
- Arita H.T. and D.E. Wilson (1987): Long-nosed bats and agaves: The Tequila Connection. *Bats Magazine* 5(4): 3-5 [Blütenbiologie, Rolle der Fledermäuse]
- Ayadi, M.A., Abdelmaksoud W., Ennouri M. and H. Attia (2009): Cladodes from *Opuntia ficus indica* as a source of dietary fiber: Effect on dough characteristics and cake making. *Industrial Crops and Products* 30: 40-47 [Kakteen als Nutzpflanzen, Rezepte]
- Backeberg, C. (1930): *Kakteenjagd zwischen Texas und Patagonien* [Nomenklatur, Zitate]
- Backeberg, Curt (1974): *Wunderwelt Kakteen*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena [Zitate]
- Bardorff, Wilhelm (1963): *Blick ins Buch der Natur*. Deutsche Buch-Gemeinschaft, Darmstadt
- Barthlott, W. and I. Capesius (1974): Wasserabsorption durch Blatt- und Sprossorgane einiger Xerophyten. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 72: 443-455 [Wasseraufnahme durch die Dornen]
- Barthlott, W. und Voit G. (1979): Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: Ein raster-elektronenmikroskopischer Überblick. *Pl. Syst. Evol., Wien* 132(3): 205-229
- Barthlott, Wilhelm (1977): *Kakteen*. Belsler, Stuttgart [Blütenbiologie, Blütenbau]
- Bashan, Y., Davis, E.A., Carillo-Garcia, A. and R.G. Linderman (2000): Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. *Applied Soil Ecology* 14: 165-175 [Ammen, Mykorrhiza bei Kakteen]
- Bashan, Y., Li, C.Y., Lebsky, V.K., Moreno, M. and L.E. de-Bashan (2002): Primary colonization of volcanic rocks by plants in arid Baja California, Mexico. *Plant Biology* 4: 392-402 [Bodenkunde, Besiedlung von Lava, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus thurberi*, *Mammillaria fraileana* und *Opuntia cholla* sind Erstbesiedler von Lavafeldern in Niederkalifornien]

- Bashan, Y., Vierheilig, H., Salazar, B.G. and L.E. de-Bashan (2006): Primary colonization and breakdown of igneous rocks by endemic, succulent elephant trees (*Pachycormus discolor*) of the deserts in Baja California, Mexico. *Naturwissenschaften* 93: 344-347 [Bodenkunde, Besiedlung von Felsen]
- Becker, H. F. (1962): Reassignment of *Eopuntia* to *Cyperacites*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 89(5): 319-330 [Ein fossiler 'Kaktus']
- Bernal-Salazar, S. and T. Terrazas (2005): Wood anatomical variation of *Neobuxbaumia tetetzo*: A columnar Cactaceae. *Journal of Arid Environments* 63: 671-685 [Morphologie]
- Blair, A.W. and P.S. Williamson (2008): Effectiveness and importance of pollinators to the star cactus (*Astrophytum asterias*). *Southwestern Naturalist* 53: 423-430 [Blütenbiologie von *Astrophytum asterias*]
- Blair, A.W. and P.S. Williamson (2010): Pollen dispersal in star cactus (*Astrophytum asterias*). *Journal of Arid Environments* 74: 525-527 [Blütenbiologie von *Astrophytum asterias*]
- Blasius, B., Beck, F., Lüttge, U. (1998): Oscillatory model of the crassulacean acid metabolism. *Plant, Cell and Environment* 21: 775-784 [CAM]
- Bornkamm, Reinhard (1990): Die Pflanze. Ulmer, Stuttgart
- Bowers, J.E. (1997): Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology* 133: 37-44 [Ökophysiologie, Überleben der Sämlinge, Alterskohorten]
- Bowers, J.E. (2005): Influence of climatic variability on local population dynamics of a Sonoran Desert platyopuntia. *Journal of Arid Environments* 61: 193-210 [Klimaveränderungen, Populationsdynamik]
- Boyle, T.H. and E.F. Anderson (2002): Biodiversity and Conservation. In: P.S. Nobel (ed.) *Cacti, Biology and Uses* [Artenschutz]
- Brehme, Siegfried (1987): Ratschläge für den Kakteenfreund. Neumann Verlag, Radebeul
- Breitmeyer, C.M. and T.A. Markow (1998): Resource availability and population size in cactophilic *Drosophila*. *Functional Ecology* 12: 14-21 [Kakteen als Teil einer Lebensgemeinschaft, Kakteen-Fruchtfliegen]
- Bronn, H.G. (1851-1852): *Lethaea geognostica* oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formation bezeichnendsten Versteinerungen. Stuttgart. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei [*Mammillaria desnoyersi*]
- Butterworth, C.A., Cota Sanchez, J.H. and R.S. Wallace (2002): Molecular systematics of Tribe Cactaeae (Cactaceae: Cactoideae): a phylogeny based on *rpl16* intron sequence variation. *Syst. Bot.* 27(2), 257-270 [Molekularbiologie]
- Butterworth, C.A. and R.S. Wallace (2004): Phylogenetic studies on *Mammillaria* (Cactaceae) – insights from chloroplast sequence variation and hypothesis testing using the parametric bootstrap. *American Journal of Botany* 91: 1086-1098 [Molekularbiologie]
- Butterworth, C.A. (2006): Resolving „Nyffeler’s puzzle“ – the intriguing taxonomic position of *Blossfeldia*. *Haseltonia* 12: 3-10 [Molekularbiologie]
- Butterworth, C.A. and E.J. Edwards (2008): Investigating *Pereskia* and the earliest divergences in Cactaceae. *Haseltonia*, 14: 46-53 [Evolution]
- Buxbaum, F. (1956/60): Morphologie der Kakteen I. Spross und Wurzel. [Morphologie]
- Buxbaum, F. (1956/60): Morphologie der Kakteen II. Blüte. [Morphologie, Blütenbau]
- Buxbaum, F. (1956/60): Morphologie der Kakteen III. Die Frucht. [Morphologie]
- Buxbaum, Franz (1959): Kakteen-Pflege biologisch richtig. Kosmos, Stuttgart [Zitate, Bodenkunde]
- Buxbaum, Franz (1980): Kakteenleben. Albrecht Philler Verlag, Minden [Ökophysiologie, Rolle der Ameisen]

- Carillo-Garcia, Á., Bashan, Y. and G.J. Bethlenfalvay (2000): Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil* 218: 207-214 [Bodenkunde, Überleben von Sämlingen]
- Carrillo-Garcia, A., Bashan, Y., Díaz Rivera, E. and G.J. Bethlenfalvay (2000): Effects of resource-island soils, competition, and inoculation with *Azospirillum* on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the giant cactus of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 8(1): 65-73 [Bodenkunde, Rolle der Bakterien]
- Carrillo-Garcia, Á., León de la Luz, J.L., Bashan, Y. and G.J. Bethlenfalvay (1999): Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7(4): 321-335 [Ammen, Mykorrhiza, Bodenpilze]
- Chandra, S., Eklund, L. and R.R. Villareal (1998): Use of cactus in mortars and concrete. *Cement and Concrete Research* 28(1): 41-51 [Nutzung von *Opuntia*-Schleim bei der Herstellung von Mörtel und Beton]
- Chaney, R. W. (1944): A fossil cactus from the Eocene of Utah. *American Journal of Botany*, 31(8): 507-528 [Ein fossiler 'Kaktus']
- Clark-Tapia, R., Alfonso-Corradó, C., Eguiarte, L.E. and F. Molina-Freaner (2005): Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 92(2): 272-278 [Ökophysiologie, vegetative Fortpflanzung]
- Cockell, C.S., Southern, A. and A. Herrera (2000): Lack of UV radiation in Biosphere 2 – practical and theoretical effects on plants. *Ecological Engineering* 16: 293-299 [bei UV-Mangel bilden Kakteen keine Flavonoide]
- Contreras, C & T. Valverde (2002): Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102 [Artenschutz]
- Cornejo, D.O. and B.B. Simpson (1997): Analysis of form and function in North American columnar cacti (Tribe Pachycereeae). *American Journal of Botany* 84(11): 1482-1501 [Morphologie]
- Côrtez, F.J.E., Vasconcellos-Neto J., Garcia M.A., Teixeira de Souza, A.L. (1994): Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26: 295-301 [Verbreitung der Samen]
- Cota-Sánchez J.H. (2004): Vivipary in the Cactaceae: its taxonomic occurrence and biological significance. *Flora* 199: 481-490 [Viviparie]
- Cota-Sánchez J.H. and D.D. Abreu (2007): Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *Journal of Experimental Botany* 58(14): 3865–3873 [Viviparie]
- Crozier B.S. (2004): Subfamilies of Cactaceae Juss, including Blossfeldioideae Subfam. nov. *Phytologia* 86: 52-64 [Molekularbiologie, Phylogenie. Systematik]
- Crozier B.S. (2005): Systematics of Cactaceae Juss: phylogeny, cpDNA evolution and classification, with emphasis on the genus *Mammillaria* Haw. (Dissertation, University of Texas, Austin) [Molekularbiologie, Phylogenie. Systematik]
- Czihak, G., Langer, H., Ziegler, H. (1990): *Biologie. Ein Lehrbuch.* Springer, Heidelberg
- Darwin, Charles (1845): *The Voyage of the Beagle.* Nachdruck von Wordsworth Classics of World Literature
- Darwin, Charles (1841): *The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle.* Smith, Elder & Co., London 1838–1843
- De Feo, V. (2003): Ethnomedical field study in northern Peruvian Andes with particular reference to divination practices. *Journal of Ethnopharmacology* 85: 243-256 [Nutzung, Meskalin, *Echinopsis pachanoi*]
- De la Barrera, E. and P.S. Nobel (2003): Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* 53: 297-306 [Ökophysiologie, Samenkeimung, Lichtkeimung]

- de Medeiros, L.A., de Ribeiro, R.C.S., Gallo, L.A., de Oliveira, E.T. and M.E.S.P. Demattê (2006): *In vitro* propagation of *Notocactus magnificus*. Plant, Cell, Tissue and Organ Culture 84: 165-169 [Gewebeulturen]
- de Viana, M.L., Sühling, S. and B.F.J. Manly (2001): Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with potential nurse plants. Plant Ecology 156(2): 193-197 [Ammen]
- del Carmen Mandujano, M., Montaña, C., Méndez, I. and J. Goluboy (1998): The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. Journal of Ecology 86: 911-921 [Blütenbiologie, vegetative Fortpflanzung]
- de Leo, M., Bruzual de Abreu, M., Pawlowska, A.M., Cioni, P.L. and A. Braca (2009): Profiling the chemical content of *Opuntia ficus-indica* flowers by HPLC-PDA-ESI-MS and GC/EIMS analyses. Phytochemistry Letters, im Druck [*Opuntia*-Blüten als Arzneimittel]
- DeLoach, C.J. (1997): Biological Control of Weeds in the United States and Canada. In: Assessment and Management of Plant Invasions (J.U. Luken, J.U. Thieret, eds.) Springer [Kakteenpest]
- Diaz, L. and A.A. Cocucci (2003): Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. Plant Biology 5: 531-539 [Blütenbiologie, Kolibris, Bienen]
- Dicht, R. F. and A. D. Lüthy (2001): A new conspectus of the Genus *Coryphantha*. Cactaceae Systematics Initiatives 11: 5 [Systematik]
- Dicht, R.F. and A.D. Lüthy (2005): *Coryphantha*, Cacti of Mexico and Southern USA [Systematik]
- Dimmitt, M.A. (1997): How plants cope with the desert climate. *sonorensis* 17(1)
- Drezner, T.D. (2005): Regeneration of *Carnegiea gigantea* (Cactaceae) since 1850 in three populations in the northern Sonoran Desert. Acta Oecologica (online first) [Ökophysiologie, Überleben von Sämlingen, Ammen, Wachstum, Alterskohorten]
- Drezner, T.D. (2006): Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. Journal of Arid Environments 65: 46-61 [Ökophysiologie, Saguaro, Ammen]
- Drezner, T.D. Saguaro (*Carnegiea gigantea*, Cactaceae) age-height relationships and growth: the development of a general growth curve. American Journal of Botany 90(6): 911-914 [Ökophysiologie, Wachstum]
- Dubrowsky J.G. and G.B. North (2002): Root Structure and Function. In: P.S. Nobel (ed.) Cacti, Biology and Uses [Morphologie, Wurzeln]
- Durell, Gerald (1961): The Whispering Land. Penguin Books, England [Zitat, Kakteen unter Wasser im Chaco Boreal]
- Ebert, T.A. (2005): Density dependent responses of cacti, *Cylindropuntia bigelovii* and *C. echinocarpa* (Cactaceae), in the desert of Southern California, USA. Journal of Arid Environments [Ökophysiologie, vegetative Fortpflanzung]
- Edwards, E. J., Nyffeler, R. and M. J. Donoghue (2005): Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* paraphyly for the transition to the cactus life form. American Journal of Botany 92: 1177-1188 [Molekularbiologie, Phylogenie]
- Edwards, E. J. and M. Diaz (2006): Ecological physiology of *Pereskia guamacho*, a cactus with leaves. Plant, Cell and Environment 29: 247-256 [Ökophysiologie]
- Edwards, E.J., Nyffeler, R. and M.J. Donoghue (2005): Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. American Journal of Botany 92(7): 1177-1188 [Molekularbiologie, Evolution, Systematik]
- Eggli, U. and L.E. Newton (2004): Etymological Dictionary of Succulent Plant Names. Birkhäuser, 2004, 266 Seiten [Bedeutung der Namen]

- Endler, Johannes und Franz Buxbaum (1955): Pflanzenfamilie der Kakteen. Albrecht Philler Verlag, Minden [Systematik]
- Ennouri, M., Fetoui, H., Bourret, E., Zeghal, N. and H. Attia (2006): Evaluation of some biological parameters of *Opuntia ficus indica*. I. Influence of a seed oil supplement diet on rats. *Bioresource Technology* 97: 1382-1386 [Nutzung, Futtermittel, Opuntien als Ölpflanzen]
- Er Hui Meng, En-Hsiang Chenga and Ammu Kutty Radhakrishnan (2007): Anti-proliferative and mutagenic activities of aqueous and methanol extracts of leaves from *Pereskia bleo* (Kunth) DC (Cactaceae). *Journal of Ethnopharmacology*, 113 (3), 448-456 [Kaktus gegen Krebs]
- Escobar, H.A., Villalobos, V.M., Villegas, A.M. (1986): *Opuntia* micro propagation by axillary proliferation. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 7: 269-277 [Gewebekulturen]
- Essl, F. and J. Kobler (2009): Spiny invaders – Patterns and determinants of cacti invasion in Europe. *Flora* (online first; doi:10.1016/j.flora.2008.06.002), 10 Seiten [Verbreitung der Kakteen]
- Estrada-Luna, A.A., López-Peralta, C. and E. Cárdenas-Soriano (2002): In vitro micrografting and the histology of graft union formation of selected species of prickly pear cactus (*Opuntia* spp.). *Scientia Horticulturae* 92: 317-327 [Pfropfung]
- Evans, L.S., Cantarella, V.A., Kaszczak, L., Krempasky, S.M. and K.H. Thompson (1994): Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): physiological effects, rates of browning and relation to sun/shade conditions. *Environmental and Experimental Botany* 34(2): 107-115 [Ökophysiologie, UV, Verbräunung]
- Evans, L.S., Sahi, V. and S. Ghersini (1995): Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): relative health and rates of surficial injuries of a population. *Environmental and Experimental Biology* 35(4): 557-562 [Ökophysiologie, UV, Verbräunung]
- Evans, L.S., Sullivan, J.H. and M. Lim (2001): Initial effects of UV-B radiation on stem surfaces of *Stenocereus thurberi* (organ pipe cacti). *Environmental and Experimental Botany* 46: 181-187 [Ökophysiologie, UV-Schäden, Verbräunung]
- Fabre, A., Gauqueli, T., Vilsante, F., Ortega, A. and H. Puig (2006): Phosphorus content in five representative landscape units of the Lomas de Arequipa (Atacama Desert-Peru). *Catena* 65: 80-86 [Bodenkunde]
- Fambrini, M., Bonsignori, E., Rapparini, F., Cionini, G., Michelotti, V., Bertini, D., Baraldi, R. and C. Pugliesi (2006): *stem fasciated*, a recessive mutation in Sunflower (*Helianthus annuus*), alters plant morphology and auxin level. *Annals of Botany* 98: 715-730 [Cristaten, Pflanzenhormone]
- Flores-Martínez, A., Ezcurra, A. and S. Sánchez-Colón (1998): Water availability and the competitive effect of a columnar cactus on its nurse plant. *Acta Oecologica* 19(1): 1-8 [Konkurrenz zwischen Amme und Kaktus]
- Foxcraft, L.C., Rouget, M., Richardson, D.M. and S. Mac Fayden (2004): Reconstructing 50 years of *Opuntia stricta* invasion in the Krüger National Park, South Africa: environmental determinants and propagule pressure. *Diversity and Distribution* 10: 427-437 [Kakteenpest, Süd-Afrika, Bekämpfung]
- Frey, W. und R. Lösch (2004): Lehrbuch der Geobotanik. [Entstehung und Verbreitung]
- Galizzi, F.A., Felker, P., González, C. and D. Gardiner (2004): Correlations between soil and cladode nutrient concentrations and fruit yield and quality in cactus pears, *Opuntia ficus indica* in a traditional farm setting in Argentina. *Journal of Arid Environments* 59: 115-132 [Bodenkunde, pH]
- Garralla, S. and A.C. Cuadrado (2007): Pollen morphology of *Austrocyllindropuntia* Backeb., *Maihueniopsis* Speg., *Opuntia* Mill. and *Tephrocactus* Lem. (Cactaceae, Opuntioideae) of Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 146: 1-17 [Systematik]
- Giusti, P., Vitti, D., Fiocchetti, F., Colla, G., Saccardo, F. and M. Tucci (2002): In vitro propagation of three endangered cactus species. *Scientia Horticulturae* 95: 319-332 [Gewebekulturen]
- Glass, Charles (1997): The *Geohintonia* Circus. *The Cactus and Succulent Journal* (U. S.) 69(1): 3-7 [Rummel um *Geohintonia*]

- Godínez-Alvarez, H. and A. Valiente-Banuet (1998): Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31 [Bodenkunde, Überleben der Sämlinge]
- Godínez-Álvarez H., Valverde T., Ortega-Baes P. (2003): Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69(2): 173-203
- Godínez-Álvarez, H. (2004): Pollination and seed dispersal by lizards: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 77(3): 569-577 [Ökophysiologie, Verbreitung der Samen]
- Gomes, F.L.A.F, Fernandes Heredia, F., Barbata e Silva, P., Facó, O. and F.d.A. de Paiva Campos (2006): Somatic embryogenesis and plant regeneration in *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Scientia Horticulturae* 108: 15-21 [Gewebekulturen]
- Goodheart, H.P. and A.C. Huntley (2001): Cactus dermatitis. *Dermatology Online Journal* 7(2): 10 [Glochiden]
- Gorelick, R. (2008): Early cactus evolution. *Haseltonia* 14: 3-5 [Evolution]
- Grant, B.R. and P.R. Grant (1981): Exploitation of *Opuntia* by birds on the Galápagos. *Oecologia* 49: 179-187 [Kaktusfink]
- Grant, V. & K.A. Grant (1979): Pollination of *Echinocereus fasciculatus* and *Ferocactus wislizenii*. *Plant Systematics and Evolution* 132: 85-90 [Blütenbiologie, Bienenblüten, Käfer besuchen, bestäuben aber nicht]
- Grant, V. and K.A. Grant (1979): Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132: 321-325 [Blütenbiologie, Bienenblüten]
- Grant, V. and K.A. Grant (1979): The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133: 29-37 [Blütenbiologie, Bienenblüten, gemischter Besucherkreis, Vogelblüten, Nachtfalterblüten, Fledermausblüten]
- Griffith, M.P. (2004): The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): New molecular evidence. *American Journal of Botany* 91(11): 1915-1921 [Phylogenetik]
- Grunert, Ch., Viedt, G., Kaufmann, H.-G. (1977): Kakteen und andere schöne Sukkulenten. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin
- Guillén, S., Benítez, J., Martínez-Ramos, M. and A. Casas (2009): Seed germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 73: 407-413 [Samenkeimung]
- Gulmon, S.L., Rundel, P.W., Ehleringer, J.R. and H.A. Mooney (1979): Spatial relationships and competition in a chilean desert cactus. *Oecologia* 44: 40-43 [*Copiapoa*, Atacama, Wasserhaushalt]
- Haage, Walther (1957): Freude mit Kakteen. Neumann Verlag, Radebeul
- Hartmann, S., Nason, J.D. and D. Bhattacharya (2002): Phylogenetic origins of *Lophocereus* (Cactaceae) and the senita cactus-senita moth pollination mutualism. *American Journal of Botany* 89(7): 1085-1092 [Blütenbiologie, Der große Kaktus und die kleine Motte]
- Hartshorne, Henry (1881): *The Household Cyclopaedia*. [Cochinelle-Laus]
- Haustein, E. (ohne Jahr): Kakteen. Albrecht Philler Verlag, Minden
- Hernández, H. M. and R. T. Bárcenas (1995): Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: 1. Distribution patterns. *Conservation Biology* 9(5): 1176-1188 [Artenschutz]
- Hershkovitz, M.A. and E.A. Zimmer (1997): On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46:217-232 [Molekularbiologie, Phylogenie, Alter der Kakteen]
- Hershkovitz, M.A. and E.A. Zimmer (2000): Ribosomal DNA evidence and disjunctions of Western American Portulacaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15(3): 419-439 [Molekularbiologie, Phylogenie, Alter der Kakteen]

- Hoffmann, J.H., Impson, F.A.C. and C.R. Volchansky (2002): Biological control of cactus weeds: implications of hybridization between control agent biotypes. *Journal of Applied Ecology* 39: 900-908. [Kakteenpest, Bekämpfung, *Dactylopius*]
- Hoffmann, Werner (1963): Das kleine Kakteenbuch. Bertelsmann, Gütersloh
- Hoffmann, Werner (1988): Kakteen und standortgerechte Landnutzung - Die Bedeutung pflanzlicher Ressourcen. Veröffentlichungen aus Lehre, Forschung und Weiterbildung der Fachhochschule, Wiesbaden, Band 6 [Anbau von Nopalitas]
- Holland, J.N. (2002): Benefits and costs of mutualism: demographic consequences in a pollinating seed-consumer interaction. *Proc. Biol. Sci.* 269(1498): 1405-1412 [Blütenbiologie, Der große Kaktus und die kleine Motte]
- Holland, J.N. and D.L. DeAngelis (2002): Ecological and evolutionary conditions for fruit abortion to regulate pollinating seed-eaters and increase plant reproduction. *Theoretical Population Biology* 61: 251-263 [Blütenbiologie, Der große Kaktus und die kleine Motte]
- Holland, J.N. and T.H. Fleming: Mutualistic interactions between *Upiga virescens*, a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* – Pyralidae – Cactaceae – statistical data included (1999). In: T.H. Fleming (ed.) *Ecology* [Blütenbiologie, Der große Kaktus und die kleine Motte]
- Holland, J.N., Bronstein, J.L. and D.L. DeAngelis (2004): Testing hypothesis for excess flower production and low fruit-to-flower ratios in a pollinating seed-consuming mutualism. *OIKOS* 105: 633-640 [Blütenbiologie, Der große Kaktus und die kleine Motte]
- Holland, J.N., DeAngelis, D.L. and S.T. Schultz (2004): Evolutionary stability of mutualism: interspecific population regulation as an evolutionarily stable strategy. *Proc. Biol. Sci.* 271(1550): 1807-1814 [Blütenbiologie, Der große Kaktus und die kleine Motte]
- Holland, J.N., Chamberlain, S.A. and K.C. Horn (2010): Temporal variation in extrafloral nectar secretion by reproductive tissues of the senita cactus, *Pachycereus schottii* (Cactaceae), in the Sonoran desert of Mexico. *Journal of Arid Environments*, im Druck [Ameisen, extraflorale Nektarien]
- Hook, Heinz (2008): *Astrophytum* Lem. (Cactaceae). 280 Seiten im Format 21 x 29,7 cm, 681 Abbildungen. Eigenverlag [Cristata-Blüte]
- Howell, D.J. (1974): Bats and pollen: Physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 48(2): 263-276 [Blütenbiologie, Fledermäuse]
- Huang, B. and P.S. Nobel (1993): Hydraulic conductivity and anatomy along lateral roots of cacti: changes with soil water status. *New Phytologist* 123: 499-507 [Wurzeln]
- Humboldt, Alexander von (1986): *Ansichten der Natur*. Franz Greno, Nördlingen (Nachdruck von 1807) [Zitate]
- Hunt, D. (2003): Weirdest of them all? New genus or ...? *Notulae systematicae lexicon cactearum specantes III. Cactaceae Systematics Initiatives: Bulletin of the International Cactaceae Systematics Group* 15(4): 1-2, 5-6 [Namen von *Astrophytum caput-medusae*]
- Hunt, D. (2003): *Astrophytum caput-medusae* D. Hunt – *Astrophytum* subg. *Stigmatodactylus* D. Hunt replaced *Digitostigma*. *Notulae systematicae lexicon cactearum specantes III. Cactaceae Systematics Initiatives: Bulletin of the International Cactaceae Systematics Group* 16(4): 5-11 [Namen von *Astrophytum caput-medusae*]
- Hunt, D. (2005): Editorial: rule-changes validate *Digitostigma*. *Cactaceae Systematics Initiatives: Bulletin of the International Cactaceae Systematics Group* 20:4 [Namen von *Astrophytum caput-medusae*]
- Ibarra-Cerdeña, C.N., Iñiguez-Dávalos, L.I. and V. Sánchez-Cordero (2005): Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of México. *American Journal of Botany* [Blütenbiologie, Fledermäuse]
- Inglese, P., Basile, F. and M. Schirra (2002): Cactus Pear Fruit Production. In: P.S. Nobel (ed.) *Cacti, Biology and Uses* [Nutzung, Tunas]

- Jäger, E. J. und K. Werner (2000): Rothmaler. Exkursionsflora von Deutschland. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Joralemon, D. (1984): The role of hallucinogenic drugs and sensory stimuli in Peruvian ritual healing. *Culture, Medicine and Psychiatry* 8: 399-430 [Nutzung, Meskalin, *Echinopsis pachanoi*]
- Kaiser, D. (1989): Restposten Natur. Das schmutzige Geschäft mit geschützten Tieren und Pflanzen. Heyne, München [Artenschutz]
- Kaspar, Robert (1984): Wie kam der Apfel auf den Baum. Dem Leben auf der Spur. Ueberreuter, Wien
- Kausch, W. (1965): Beziehungen zwischen Wurzelwachstum, Transpiration und CO₂-Gaswechsel bei einigen Kakteen. *Planta* (Berl.) 66: 229-238 [Wurzelwachstum nach Trockenperiode]
- Kiesling, R. and O. Ferrari (2003): *Yavia cryptocarpa* – conservation action on a new and interesting cactus. *BCSJ* 21(1): 21-25 [Artenschutz]
- Knippers, R., Philippsen, P., Schäfer, K. P., Fanning, E. (1990): Molekulare Genetik. Georg Thieme, Stuttgart [Molekularbiologie]
- Koch, K., Bhushan, B. and W. Barthlott (2009): Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Material Science* 24: 137-178 [Wasseraufnahme über die Dornen]
- Koch-Isenburg, Ludwig (1965): Pflanzen und Blumen im Haus. Deutsche Buch-Gemeinschaft, Darmstadt [Zitate]
- Koopowitz, H. and H. Kaye (1990): Plant Extinction – A Global Crisis. Christopher Helm, London [Artenschutz]
- Krätschmer, Klaus (2010): Winterharte Kakteen in Deutschland. <<http://winterkaktus.de/Info/Winterharte%20Kakteen.htm>; aufgerufen am 08.03.2010> [Winterharte Kakteen]
- Kupper, Walter und Pia Roshardt (1954): Kakteen. Verlag Silva-Bilderdienst, Zürich [Zitate]
- Lajtha, K., Kolberg, K. and J. Getz (1997): Ecophysiology of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*) in the Saguaro National Monument: relationship to symptoms of decline. *Journal of Arid Environemts* 36: 579-590 [Ökophysiologie, UV, Verbräunung]
- Latorre, C., Betancourt, J.L., Rylander, K.A., Quade, J. and O. Matthei (2003): A vegetation history from the arid prepuna of northern Chile (22-23°S) over the last 13500 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194: 223-246 [Fossiler Nachweis von Kakteen in Nagetier-Kötel]
- Leirana-Alcocer, J. and V. Parra-Tabla (1999): Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, Mexico. *Journal of Arid Environments* 41: 421-428 [Ökophysiologie, Überleben von Sämlingen, Ammen]
- Leuenberger, B.E. (2008): *Pereskia*, *Maihuenia*, and *Blossfeldia*—taxonomic history, updates, and notes. *Haseltonia* 14: 54-93 [Evolution]
- Libbert, Eike (1991): Allgemeine Biologie. Gustav Fischer, Jena
- Lichtenzweig, J., Abbo, S., Nerd, A., Tel-Zur, N. and Y. Mizrahi (2000): Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *American Journal of Botany* 87(7): 1058-1065 [Blütenbiologie, Nutzung, Pollenschlauchwachstum]
- Lindsey, D. and W.E. Lindsey (1988): Cactus spine injuries. *The American Journal of Emergency Medicine* 6(4): 362-369 [Entfernung von Glochiden]
- Loik, M.E. and P.S. Nobel (1991): Water relations and mucopolysaccharide increases for a winter hardy cactus during acclimation to subzero temperatures. *Oecologia* 88: 340-346 [Wasserhaushalt, Frosthärte]
- Loza-Cornejo, S. and T. Terrazas (2003): Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 116: 27-35 [Morphologie]

- Lux, A. and R. Kopunec (1992): Gaseous and liquid phase water uptake by the stem surface of *Astrophytum* (Cactaceae). *Environmental and Experimental Botany* 32(1): 75-81 [Wasserhaushalt, Aufnahme von Wasser durch Flöckchen]
- Maaß, H. (1929): Die Schönheit unserer Kakteen [Zitate]
- Malainine, M.E., Dufresne, A., Dupeyre, D., Mahrouz, M., Vuong, R. and M.R. Vignon (2003): Structure and morphology of cladodes and spines of *Opuntia ficus-indica*. Cellulose extraction and characterisation. *Carbohydrate Polymers* 51: 77-83 [Aufbau der Dornen]
- Mandujano, M.C., Golubov, J. and C. Montaña (1997): Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 36: 259-266 [Samenruhe, Verbreitung von Samen durch Fruchtesser]
- Martínez-Ávalosa, J.G., Golubov, J., Mandujano, M.C. and E. Jurado (2007): Causes of individual mortality in the endangered star cactus *Astrophytum asterias* (Cactaceae): The effect of herbivores and disease in Mexican populations. *Journal of Arid Environments* 71: 250-258 [Populationsdynamik]
- Martínez-Berdeja, A. and T. Valverde (2008): Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environment* 72: 1766-1774 [Wachstum unter halbnatürlichen Bedingungen, Ammenfunktion]
- Martorell, C. and E.M. Peters (2005): The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 199-207 [Ökophysiologie, Artenschutz, Bodenkunde]
- Martorell, C. and P. Patiño (2006): Globose cacti (*Mammillaria*) living on cliffs avoid high temperatures in a hot dryland of Southern Mexico. *Journal of Arid Environments* [Ökophysiologie]
- Mascarua-Esparza, M.A., Villa-Gonzalez, R. and J. Caballero-Mellado (1988): Acetylene reduction and indoleacetic acid production by *Azospirillum* isolates from Cactaceous plants. *Plant and Soil* 106: 91-95 [Bodenkunde, Rolle der Bakterien, *Azospirillum*]
- Mauseth J.D. and B.J. Plemons (1995): Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *American Journal of Botany* 82(10): 1199-1205 [Morphologie, Leitbündel]
- Mauseth, J.D. (1979): A new method for the propagation of cacti: sterile culture of axillary buds. *The Cactus and Succulent Journal (U. S.)* 51: 186-187 [Gewebekulturen]
- Mauseth, J.D. (2004): Giant shoot apical meristems in cacti have ordinary leaf primordia but altered phyllotaxy and shoot diameter. *Annals of Botany* 94: 145-153 [Meristeme, Blattanlagen]
- Mauseth, J.D. (2006): Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany* 98: 901-926 [Morphologie]
- McAuliffe, J.R. (1984): Sahuaro-nurse tree association in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia (Berlin)* 64: 319-321 [Ammen, Mord an der Amme]
- Mcintosh, M.E. (2005): Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology* 19: 727-734 [Blütenbiologie, Bienenblüten]
- Mellink, E. and M.E. Riojas-López (2002): Consumption of *Platyopuntias* by Wild Vertebrates. In: P.S. Nobel (ed.) *Cacti, Biology and Uses* [Prädation, Fraßschutz der Dornen]
- Méndez, E., Guevara, J.C. and O.R. Estevez (2004): Distribution of cacti in *Larrea* spp. shrublands in Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 58: 451-462 [Ammen]
- Millington, S.J. and P.R. Grant (1983): Feeding ecology and territoriality of the Cactus Finch *Geospiza scandens* on Isla Daphna Major, Galápagos. *Oecologia* 58: 76-83 [Kaktusfink]
- Misra, A.K., Mishra, A.S., Tripathi, M.K., Chaturvedi, O.H., Vaihiyanathan, S., Prasad, R. and R.C. Jakhmola (2005): Intake, digestion and microbial protein synthesis in sheep on hay supplemented with prickly pear cactus [*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.] with or without groundnut meal. *Small Ruminant Research* 2005: 1-10 [Nutzung als Futterpflanzen]
- Mohamed-Yasseen, Y., Barringer, S.A. and W.E. Splittstoesser (1996): A note on the uses of *Opuntia* spp. in Central/North America. *Journal of the Arid Environments* 32: 347-353 [Nutzung]

- Mohammed-Yasseen, Y., Barninger, S.A., Splittstoesser, W.E., Schnell, R.J. (1995): Rapid propagation of tuna (*Opuntia ficus-indica*) and plant establishment in soil. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 42(1): 117-119 [Gewebeulturen]
- Molina-Freaner, F. and L. E. Eguiarde (2003): The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: Contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90(7): 1016-1024 [Blütenbiologie]
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martínez, A., Fleming, T.H. and A. Valiente-Banuet (2004): Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-west México. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127 [Blütenbiologie, Fledermäuse]
- Mondragon-Jacobo, C. and S. Perez-Gonzalez (1996): Native cultivars of cactus pear in México. p. 446-450. In: J. Janick (ed.), *Progress in new crops*. ASHS Press, Arlington, VA [Nutzung, Opuntien im Obstbau]
- Montanucci, R.R. (2009): Intrageneric taxonomy of *Astrophytum* (Cactaceae), with remarks on the status of *Digitostigma*. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 3(1): 251-256 [Namen von *Astrophytum caput-medusae*]
- Monteiro, A., Cheia, V.M., Vasconcelos, T. and I. Moreira (2005): Management of the invasive species *Opuntia stricta* in a Botanical Reserve in Portugal. *Weed Research* 45: 193-201 [Kakteenpest, Portugal, Bekämpfung]
- Montiel, S. and C. Montaña (2000): Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology* 146: 221-229 [Samenverbreitung, Fortpflanzung durch Samen, *Opuntia rastrera*, 1 Sämling pro 3 Millionen Samen]
- Moran, V.C. & H.G. Zimmermann (1991): Biological control of joined cactus, *Opuntia aurantiaca* (Cactaceae), in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37: 5-27 [Kakteenpest in Süd-Afrika]
- Moran, V.C. & H.G. Zimmermann (1991): Biological control of cactus weeds of minor importance in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37: 37-55 [Kakteenpest in Südafrika, 'kleinere' Arten]
- Mulas, M.: Flower removal time and fruit quality in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Mill.). *ISHS Acta Horticulturae* 438: III International Congress on Cactus Pear and Cochineal [Scozzolatura]
- Munguía-Rosas, M.A., Jácome-Flores, M.E., Sosa, V.J. and L.M. Quiroz-Cerón (2009): Removal of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae) seeds by ants and their potential role as primary seed dispersers. *Journal of Arid Environments* 73: 578-581 [Ameisen]
- Murashige, T. and F. Skoog (1962): A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum* 15: 473-497 [Gewebeulturen]
- Nagy, M.L., Pérez, A. and F. Garcia-Pichel (2005): The prokaryotic diversity of biological soil crusts in the Sonoran Desert (Organ Pipe Cactus National Monument, AZ). *FEMS Microbiology Ecology* 54: 233-245 [Bodenkunde]
- Nassar, J. M., Hamrick, J.L. and T. H. Fleming (2003): Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany* 90(11): 1628-1637 [Blütenbiologie]
- Nassar, J.M. and N. Ramírez (2004): Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248: 31-44 [Blütenbiologie, Kolibris und Bienen]
- Nassar, J.M., Hamricks, J.L. and T.H. Fleming (2001): Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Heredity* 87: 69-79 [Blütenbiologie, Kolibris]
- Ncibia, S., Ben Othmana, M., Akachaa, A., Krifib, M.N. and L. Zourgui (2008): *Opuntia ficus indica* extract protects against chlorpyrifos-induced damage on mice liver. *Food and Chemical Toxicology* 46(2): 797-802 [Kakteen als Heilpflanzen]

- Nerd, A., Tel-Zur, N. and Y. Mizrahi (2002): Fruits of Vine and Columnar Cacti. In: P.S. Nobel (ed.) Cacti, Biology and Uses [Nutzung, Pitahayas, Anbau in Israel]
- Neumann, K. H. (1995): Pflanzliche Zell- und Gewebekulturen. Ulmer, Stuttgart [Gewebekulturen]
- Nobel, P. S. and T. L. Hartsock (1990): Diel patterns of CO₂ exchange for epiphytic cacti differing in succulence. *Physiologia Plantarum* 78: 628-634 [Gashaushalt]
- Nobel, P.S. (1977): Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado Desert. *Oecologia* 27: 117-133 [Wasserhaushalt]
- Nobel, P.S. (1983): Spine influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. *Plant, Cell and Environment* 6: 153-159 [Dornen schattieren und kühlen]
- Nobel, P.S. and E. de la Barrera (2002): High temperatures and net CO₂ uptake, growth, and stem damage for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Biotropica* 34(2): 225-231 [Gasstoffwechsel, Photosynthese, CAM]
- Nobel, P.S. and E. de la Barrera (2003): Tolerances and acclimation to low and high temperatures for cladodes, fruits and roots of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *New Phytologist* 157: 271-279 [Temperatur]
- Nobel, P.S. and E.G. Bobich (2002): Environmental Biology. In: P.S. Nobel (ed.) Cacti, Biology and Uses [Ökophysiologie]
- Nobel, P.S., Geller, G.N., Kee, S.C. and A.D. Zimmerman (1986): Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant, Cell and Environment* 9: 279-287 [Temperaturen, Hitzetoleranz]
- Nobel, Park S., Herausgeber (2002): Cacti. Biology and Uses. University of California Press, Berkeley [Nutzung, Blütenbiologie, Ökophysiologie]
- North, G.B. and Nobel, P.S. (1998): Water uptake and structural plasticity along roots of a desert succulent during prolonged drought. *Plant, Cell and Environment* 21: 705-713 [Wasserhaushalt, Wurzeln]
- Nyffeler, R. (2002): Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnk/matk and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany*, 89(2): 312-326 [Molekularbiologie, Phylogenie]
- Nyffeler, R. and U. Eggli (1997): Comparative stem anatomy and systematics of *Eriosyce* sensu lato (Cactaceae). *Journal of Botany* 80: 767-786 [Morphologie, Leitbündel]
- Nyffeler, R., Eggli, U., Leuenberger, B.E. (1997): Noteworthy idioblastic sclereids in the stems of *Eulychnia* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 84(9): 1192-1197 [Morphologie, Leitbündel]
- Ohnishi, M. et al. (2004): Antioxidant activity and hypoglycemic effect of ferulic acid in STZ-induced diabetic mice and KK-A(y) mice. *Biofactors* 21(1-4): 315-319 [Wirkung bei Diabetes]
- Oliveira, P.S., Rico-Gray, V., Díaz-Castelazo, C. and C. Castillo-Guevara (1999): Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* 13: 623-631 [Ameisen]
- Olvera-Carrillo, Y., Márquez-Guzmán, J., Barradas, V.L., Sánchez-Coronado, M.E. and A. Orozco-Segovia (2003): Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S.D., a cactus from the México valley. *Journal of the Arid Environments* 55: 29-42 [Samenkeimung, Samenruhe]
- Olvera-Carrillo, Y., Méndez, I., Sánchez-Coronado, Márquez-Guzmán, J., M.E., Barradas, V.L., Huante, P. and A. Orozco-Segovia (2009): Effect of environmental heterogeneity on field germination of *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. *Journal of the Arid Environments* 73: 414-420 [Samenkeimung]
- Olvera-Carrillo, Y., Márquez-Guzmán, J., Sánchez-Coronado, M.E., Barradas, V.L., Rincón, E. and A. Orozco-Segovia (2009): Effect of burial on the germination of *Opuntia tomentosa*'s (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. *Journal of the Arid Environments* 73: 421-427 [Samenkeimung]

- Ortíz, F., Stoner, K.E., Pérez-Negrón, E. and A. Casas (2010): Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, im Druck [Blütenbiologie, Bienenblüte]
- Otero-Arneiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E. and A. Valiente-Banuet (2003): Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: Reproductive biology. *American Journal of Botany* 90(4): 593-602 [Blütenbiologie]
- Palleiro, N., Mandujano, M.C. and J. Golubov: Aborted fruits of *Opuntia microdasys* (Cactaceae): insurance against reproductive failure. *American Journal of Botany* [vegetative Fortpflanzung, Jungpflanzen aus abgeworfenen Früchten]
- Palomino, G., Dolezel, J., Cid, R., Brunner, I., Méndez, I. and A. Rubluo (1999): Nuclear genome stability of *Mammillaria san-angelensis* (Cactaceae) regenerants induced by auxins in long-term in vitro culture. *Plant Science* 141: 191-200 [*Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis*] [Gewebekulturen]
- Parker, K.C. (1988): Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio* 78: 125-140 [Ammen]
- Paterson, I.D., Downie, D.A. & M.P. Hill (2009): Using molecular methods to determine the origin of weed populations of *Pereskia aculeata* in South Africa and its relevance to biological control. *Biological Control* 48: 84-91 [Kakteenpest in Süd-Afrika]
- Peters, E.M., Martorell, C. and E. Ezcurrac (2008): Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 593-601 [Ammen]
- Petersen, E. (1927): Taschenbuch für den Kakteenfreund [Zitate]
- Petit, S. and C.E. Freeman (1997): Nectar production of two sympatric species of columnar cacti. *Biotropica* 29(2): 175-183 [Blütenbiologie, Nektar]
- Petit, S. and L. Pors (1996): Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar feeding bats on Curaçao. *Conservation Biology* 10(3): 769-775 [Blütenbiologie, Fledermäuse, Verbreitung der Samen]
- Pimienta-Barrios, E. and R.F. del Castillo (2002): Reproductive Biology. In: P.S. Nobel (ed.) *Cacti, Biology and Uses* [Blütenbiologie, Verbreitung der Samen]
- Pimienta-Barrios, E., Pimienta-Barrios, E. and P.S. Nobel (2004): Ecophysiology of the pitayo de Queretaro (*Stenocereus queretaroensis*). *Journal of Arid Environments* 59: 1-17 [Ökophysiologie, Mykorrhiza, Lichtkeimung]
- Porsch, Otto (1939): Das Bestäubungsleben der Kakteenblüte. Cactaceae. *Jahrbücher der Deutschen Kakteengesellschaft*, 1939 [Blütenbiologie]
- Puente, M.E., Li, C.Y. and Y. Bashan (2004): Microbial populations and activities in the rhizoplane of rock-weathering desert plants. II. Growth promotion of cactus seedlings. *Plant Biology* 6(5): 643-650 [Bodenkunde, Rolle der Bakterien]
- Puente, M.E., Li, C.Y. and Y. Bashan (2009): Rock-degrading endophytic bacteria in cacti. *Environmental and Experimental Botany* 66: 389-401 [Bodenkunde, Bodenbildung, Rolle der Bakterien]
- Puente, M.E., Li, C.Y. and Y. Bashan (2009): Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 66: 402-408 [Rolle der Bakterien]
- Purpus, J. A. (1925): Freiland-Kakteen. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft*, Nr. 35 [Zitate]
- Ramadan, M.F. and J.T. Mörsel (2003): Oil cactus pear (*Opuntia ficus-indica* L.). *Food Chemistry* 82: 339-345 [Nutzung, Opuntien als Ölpflanzen]
- Raschig, W. (1971): Die botanischen Kakteenamen. Verlag der Stachelpost, Mainz-Kostheim [Bedeutung der Namen]

- Rauh, W. (1979): Kakteen an ihren Standorten. Parey, Berlin und Hamburg [Zitate]
- Raveh, E. Nerd, A. and Y. Mizrahi (1998): Responses of two hemiepiphytic fruit crop cacti to different degrees of shade. *Scientia Horticulturae* 73: 151-164 [Ökophysiologie]
- Reyes-Agüero, J.A., Aguirre, J.R. and Valiente-Banuet (2006): Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 2006: 1-36 [Blütenbiologie]
- Reyes-Olivas, A., García-Moya, E. and L. López-Mata (2002): Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52: 431-445 [Ammen]
- Rihm, W. (1971): Merkwürdiges *Astrophytum myriostigma*. *Stachelpost* 7(33): 358-359 [Meristeme]
- Rincón, E., Huante, P. and Y. Ramírez (1993): Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on biomass production by the cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *Mycorrhiza* 3: 79-81 [Bodenkunde, Rolle der Mykorrhiza-Pilze]
- Riojas-López, M.E. (2006): Rodent communities in two natural and one cultivated "nopaleras" (*Opuntia* spp.) in north-eastern Jalisco, Mexico. *Journal of Arid Environments* 67: 428-435 [Bodenkunde]
- Rodríguez-Ortega, C., Franco, M. and M.C. Mandujano (2006): Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* (online first) [Verbreitung der Samen, Zurückhaltung, Serotinie]
- Rojas-Aréchiga, M. and C. Vázquez-Yanes (2000): Cactus and seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104 [Verbreitung der Samen, Samenbank, Samenruhe, Keimung]
- Rosas, M.M., Monroy de la Rosa, M.A., Goldammer K.M., Chávez-Avila, V.M. (2001): Micropropagation of *Turbiniacarpus laui* Glass et Foster, an endemic and endangered species. *In Vitro Cellular and Development Biology – Plant* 37(3): 400-404(5) [Gewebekulturen]
- Rowley, G. (2003): What is an areole? *BCSJ* 21(1): 4-11 [Areolen]
- Rubluo, A., Marín-Hernández, T., Duval, K., Vargas, A. and J. Márquez-Guzmán (2002): Auxin induced morphogenetic responses in long-term in vitro subcultured *Mammillaria san-angelensis* Sánchez-Mejorada (Cactaceae). *Scientia Horticulturae* 95: 341-349 [*Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis*] [Gewebekulturen]
- Ruedas, M., Valverde T. and J. A. Zavala-Hurtado (2006): Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* 29: 155-164 [Ökophysiologie]
- Ruiz, A., Santos, M. and J. Cavellier (2000): Estudio fenológico de Cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Columbia. *Biotropica* 32(3): 397-407 [Blütenbiologie]
- Ruiz, T.G., Zaragoza, S.R. and R.F. Cerrato (2008): Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, México. *Journal of Arid Environments* 72: 1202-1212 [Ammenfunktion]
- Schill, R., Barthlott, W. (1973): Kakteendornen als wasserabsorbierende Organe. *Naturwissenschaften* 60, 202-203 [Wasseraufnahme durch die Dornen]
- Schill, R., Barthlott, W., Ehler, N. Rauh, W. (1973): Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen an Cactaceen-Epidermen und ihre Bedeutung für die Systematik. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz* [Zitat]
- Schleipfer, M. (1972): Mein Kakteenhelfer [Kultur, Zitate]
- Schleipfer, M. (1975): Mein Kakteenhelfer [Kultur, Zitate]
- Schlumpberger, B.O., Clery, R.A. and W. Barthlott (2006): A unique cactus with scented and possibly bat-dispersed fruits: *Rhipsalis juengeri*. *Plant Biology* 8: 265-270 [Blütenbiologie, Verbreitung der Samen, Duft, Fledermäuse]
- Schlumpberger, B.O. and R.A. Raguso (2008): Geographic variation in floral scent of *Echinopsis ancistrophora* (Cactaceae); evidence for constraints on hawkmoth attraction. *Oikos*, accepted 8. February 2008, Online early [Blütenbiologie, Duft, Nachtfalterblüten]

- Schmidt, J.O. and S.L. Buchmann (1986): Floral biology of the saguaro (*Cereus giganteus*) I. Pollen harvest by *Apis mellifica*. *Oecologia* 69: 491-498 [Blütenbiologie, Honigbienen ernten Pollen]
- Schroeder, D. (1992): *Bodenkunde in Stichworten* [Bodenkunde]
- Sdenz-Hermández, C. and J. Corrales-Garcia (2002): Nopalitos, Mucilage, Fiber, and Cochineal. In: P.S. Nobel (ed.) *Cacti, Biology and Uses* [Nutzung, Medizin]
- Sepúlveda, E., Sáenz, C. Aliaga, E. and C. Aceituno (2007): Extraction and characterization of mucilage in *Opuntia* spp. *Journal of Arid Environments* 68 (2007) 534-545 [Nutzung von Schleim aus Opuntien]
- Sim, K.S, Sri Nurestri, A.M., Sinniah, K.H. and A.W. Norhanom (2010): Acute oral toxicity of *Pereskia bleo* and *Pereskia grandifolia* in mice. *Pharmacognosy Magazine* 6(21): 67-70 [Mögliche Verwendung von *Pereskia bleo* als Krebsmittel]
- Simon, W. (1971): Formen von *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (oder das Ende einer Illusion). *Stachelpost* 7(33): 345-346 [Chaos, Variabilität der Arten]
- Singh Bhau, B. (1999): Regeneration of *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. (Cactaceae) from root explants. *Scientia Horticulturae* 81: 337-344 [Gewebekulturen]
- Sitte, P., Weiler, E.W., Kadereit, J.W., Bresinsky, A., Körner, C. (2002): *Strasburger. Lehrbuch der Botanik*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg [Pflanzenhormone]
- Snyman, H.A. (2006): A greenhouse study on root dynamics of cactus pears, *Opuntia ficus-indica* and *O. robusta*. *Journal of Arid Environments* 65: 529-542 [Wurzelwachstum]
- Snyman, H.A. (2006): Root distribution with changes in distance and depth of two-year-old cactus pears *Opuntia ficus-indica* and *O. robustus* plants. *South African Journal of Botany* 72: 434-441 [Flachwurzeln]
- Sri Nurestri, A.M., Sim, K.S., Norhanom, A.W. and Y. Hashim (2009): Cytotoxic components of *Pereskia bleo* (Kunth) DC. (Cactaceae) leaves. *Molecules* 14: 1713-1724 [Mögliche Verwendung von *Pereskia bleo* als Krebsmittel]
- Stachelpost, *Mitteilungsblätter für Kakteenfreunde*. Verlag Christfriede Kilian, Mainz-Kostheim. 1964 – 1974 [Zitate]
- Stanley, S.M. (1999): *Earth System History*. W. H. Freeman [Die beiden Amerikas]
- Starmer, W.T., Schmedicke, R.A. and A.A. Lachance (2003): The origin of the cactus-yeast community. *FEMS Yeast Research* 3: 441-448 [Kakteen als Teil einer Lebensgemeinschaft, Kakteen-Hefen]
- Stiling, P., Moon, D. and D. Gordon (2004): Endangered cactus restoration: mitigating the non-target effects of a biological control agent (*Cactoblastis cactorum*) in Florida. *Restoration Ecology* 12(4): 605-610 [Kakteenpest, Bekämpfung, *Cactoblastis*, Artenschutz]
- Stone-Palmquist, M.E. and J.D. Mauseth (2002): The structure of enlarged storage roots in cacti. *International Journal of Plant Sciences* 163: 89 [Speicherwurzeln]
- Strong, A.W. and P.S. Williamson (2007): Breeding system of *Astrophytum asterias*: an endangered cactus. *The Southwestern Naturalist* 52: 341-346 [Blütenbiologie von *Astrophytum asterias*]
- Storch, V., Welsch, U., Wink, M. (2001): *Evolutionsbiologie*. Springer, Heidelberg [Was ist eine Art?]
- Stümpke, H. (2001): *Bau und Leben der Rhinogradentia*. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2001, ISBN 3-8274-1196-3
- Subíl, R. und J. Kaplická (1968): Spitze Stacheln – bunte Blüten. [Zitate]
- Sulloway, F.J. (2006): Is Lonesome George Really Lonesome? eSkeptic. The Email Newsletter of the Skeptics Society. <http://www.skeptic.com/eskeptic/06-07-28.html> [Opuntia und Geochelone]
- Suzán-Azpiri, H. and V.J. Sosa (2006): Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *Journal of Arid Environments* 65: 351-362 [Ammen]

- Tan, M.L., Sulaiman, S.F., Najimuddin, N., Samian, M.R. and T.S. Tengku Muhammad (2005): Methanolic extract of *Pereskia bleo* (Kunth) DC. (Cactaceae) induces apoptosis in breast carcinoma, T47-D cell line. *Journal of Ethnopharmacology* 96: 287-294 [Kaktus gegen Krebs?]
- Téllez-Valdés O. and P. Dávila-Aranda (2003): Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Conservation Biology* 17(3): 846-853 [Klimaveränderung]
- Terrazas Salgado, T. and J.D. Mauseth (2002): Shoot Anatomy and Morphology. In: P.S. Nobel (ed.) *Cacti, Biology and Uses* [Morphologie]
- Terry, M.K. (2005): A tale of two cacti: studies in *Astrophytum asterias* and *Lophophora williamsii*. PhD dissertation, Texas A&M University, College Station. [Blütenbiologie von *Astrophytum asterias*]
- Terry, M. Steelman K.L., Guilderson T., Dering P. and M.W. Rowe (2006): Lower Pecos and Coahuila peyote: new radiocarbon dates. *Journal of Archaeological Science* 23: 1017-1021 [*Lophophora williamsii*]
- Thomas, F. (1928): *Zimmerkultur der Kakteen*. Verlag von J. Neumann-Neudamm [Kultur, Zitate]
- Thomé, Otto Wilhelm (1904): *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*
- Trejo-González, A., Gabriel-Ortiz, G., Puebla-Pérez, A.M., Huízar-Contreras, M.D., Munguía-Mazariegos, M.d.R., Mejía-Arregiun, S. and E. Calva (1996): A purified extract from prickly pear cactus (*Opuntia fuliginosa*) controls experimentally induced diabetes in rats. *Journal of Ethnopharmacology* 55: 27-33 [Wirkung bei Diabetes]
- USFWS – United States Fish and Wildlife Service (2003): Recovery Plan for Star Cactus (*Astrophytum asterias*). United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Albuquerque, New Mexico [Blütenbiologie von *Astrophytum asterias*]
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres A., del Coro Arizmendi, M. and A. Casas (2004): Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *Reproductive Biology* [Blütenbiologie, Fledermäuse]
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M.C. and P. Dávila (1997): Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341 [Blütenbiologie, Fledermäuse]
- Valiente-Banuet, A., Santos-Gally, R., Arizmendi M.C. and A. Casas (2006): Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of the Arid Environments* (online first) [Blütenbiologie, Fledermausblüte wird tags auch von Bienen besucht]
- Valverde, P.L. and J.A. Zavala-Hurtado (2006): Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 64: 193-208 [Artenschutz]
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M. and S. Castillo (2004): Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170(2): 167-184 [Populationsdynamik, Bodenkunde, Lava]
- van Sittert, L. (2002): 'Our irrepressible fellow-colonist': the biological invasion of prickly pear (*Opuntia ficus-indica*) in the Eastern Cape c.1890-c.1910. *Journal of Historical Geography* 28(3): 397-419 [Kakteenpest in Südafrika, Bekämpfung]
- Velazco Macias, C.G. and M. Nevárez de los Reyes (2002): Nuevo género de la familia Cactaceae en el es Estado de Nuevo León, México: *Digitostigma caput-medusae* Velazco et Nevárez sp. Nov. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* 47:76-86 [Namen von *Astrophytum caput-medusae*]
- Velazco C.G. and M. Nevárez (2003): A new genus of the cactus family from the state of Nuevo Leon in Mexico - *Digitostigma caput-medusae* Velazco and Nevarez - *British Cactus and Succulent Journal* 21 (2): 58-65 [Namen von *Astrophytum caput-medusae*]
- Villaseñor, I.M. and M.R.A. Lamadrid (2006): Comparative anti-hyperglycemic potentials of medicinal plants. *Journal of Ethnopharmacology* 104: 129-131 [Wirkung bei Diabetes]

Vite, F., Prtilla, E., Zavala-Hurtado, J.A., Valverde, P.L. and A. Díaz-Solís (1996): A natural hybrid population between *Neobuxbaumia tetetzo* and *Cephalocereus columna-trojana* (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 32: 395-405 [natürliche Hybridisierung]

Volchansky, C.R., Hoffmann, J.H. and H.G. Zimmermann (1999): Host-plant affinities of two biotypes of *Dactylopius opuntiae* (Homoptera: Dactylopiidae): enhanced prospects for biological control of *Opuntia stricta* (Cactaceae) in South Africa. *Journal of Applied Ecology* 36: 85-91 [Kakteenpest, Süd-Afrika, *Dactylopius*, Bekämpfung]

von Roeder, W. (1925): *Der Kakteenzüchter*. [Zitate]

von Roeder, W. (1929): *Fehlerbuch des Kakteenzüchters*. [Zitate]

Wallace, R.S. and A.C. Gibson (2002): Evolution and Systematics. In: P.S. Nobel (ed.) *Cacti, Biology and Uses* [Molekularbiologie, Phylogenie]

Wallace, R.S. and J.H. Cota (1996): An intron loss in the chloroplast gene *rpoC1* supports a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Curr. Genet.* 29: 275-281 [Molekularbiologie, Phylogenie]

Watson, W. (1889): *Cactus Culture For Amateurs*. [Kultur, Historisches, Zitate]

Weightman, B. (2003): *Mammillaria scheinvariana* submerged. *BCSJ* 21(1): 45-48 [Artenschutz]

Weiss, I., Mizrahi, Y. and E. Raveh (2010): Effect of elevated CO₂ on vegetative and reproductive growth characteristics of the CAM plants *Hylocereus undatus* and *Selenicereus megalanthus*. *Scientia Horticulturae* 123, 531-536 [Klimawandel, Wirkung erhöhter CO₂-Konzentration auf Kakteen]

Wezel, A. (2006): Variation of soil and site parameters on extensively and intensively grazed hillslopes in semiarid Cuba. *Geoderma* 134: 152-159 [Bodenkunde]

Zimmermann, H.G., and V.C. Moran (1991): Biological control of prickly pear, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37: 29-35 [Kakteenpest]

Zimmermann, H.G., Moran, V.C. and J.H. Hoffmann (2006): The renowned cactus moth, *Cactoblastis cactorum*: its natural history and threat to native *Opuntia* floras in Mexico and the United States of America. *Diversity and Distribution* 6: 259-269 [Kakteenpest, Bekämpfung, *Cactoblastis*, Artenschutz]

Abbildungsverzeichnis

Bild 1: <i>Maihueniopsis clavarioides</i> (Wildform).....	10
Bild 2: <i>Maihueniopsis clavarioides</i> (monströse Form): sicher keine „Negerhand“! (Aufnahme: W. v. Roeder ©)...	10
Bild 3: Carl von Linné.....	11
Bild 4: <i>Species Plantarum</i>	11
Bild 5: <i>Lophophora williamsii</i>	12
Bild 6: <i>Echinopsis</i> Hybride ‚Apricot‘ (Aufnahme: Helga Januschkowetz, Andreae Kakteenkulturen ©).....	12
Bild 7: <i>Astrophytum asterias</i> , mit dem typischen roten Schlund (Hier eine Hybride mit <i>A. capricorne</i>).....	18
Bild 8: <i>Eriosyce subgibbosa</i>	20
Bild 9: <i>Mammillaria coahuilensis</i> (Aufnahme: Michael Wolf ©).....	20
Bild 10: Kein Moos! <i>Neobuxbaumia polylopha</i>	21
Bild 11: <i>Aztekium hintonii</i>	22
Bild 12: <i>Astrophytum caput-medusae</i>	23
Bild 13: <i>Pereskia aculeata</i> Zuchtform ‚Godeseffiana‘ mit rötlichen Blättern.....	28
Bild 14: <i>Cereus jamacaru</i> , der Mandacaru.....	30
Bild 15: <i>Mammillaria spinoissima</i>	34
Bild 16: <i>Mammillaria bombycina</i>	34
Bild 17: Seeigel-Skelett.....	35
Bild 18: <i>Astrophytum asterias</i>	35
Bild 19: Die ‚echte‘ Schildkrötenpflanze, <i>Dioscorea elephantipes</i> , die leider ‚Elefantenfuß‘ heißt.....	36
Bild 20: <i>Selenicereus testudo</i> , sich an ihren Topf anschmiegend, wie sie es mit einem Baumstamm machen würde, wenn sie einen hätte (links: Habitus der Pflanze an Baumstamm; Zeichnung nach einer Aufnahme von W. Rauh).....	36
Bild 21: <i>Ferocactus histrix</i> , der ‚Stachelschwein‘-Kaktus.....	37
Bild 22: <i>Astrophytum caput-medusae</i> – fast wie ein Tintenfisch.....	37
Bild 23: <i>Hattoria salicornioides</i> ähnelt dem Queller unserer Küsten (siehe Insert rechts).....	37
Bild 24: <i>Cochemiea poselgeri</i>	40
Bild 25: <i>Echinocactus platyacanthus</i> (Aufnahme: Royal Botanic Gardens Kew, England ©).....	42
Bild 26: <i>Uebelmannia pectinifera</i> subsp. <i>horrida</i> (Aufnahme: Royal Botanic Gardens Kew, England ©).....	43
Bild 27: <i>Tacinga wernerii</i> (Aufnahme: Royal Botanic Gardens Kew, England ©).....	44
Bild 28: <i>Acanthocalycium spiniflorum</i>	45
Bild 29: <i>Disocactus (Aporocactus) flagelliformis</i>	46
Bild 30: <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i>	46
Bild 31: <i>Astrophytum capricorne</i>	47
Bild 32: <i>Astrophytum caput-medusae</i> (juvenile Warzen, ohne Blütenareolen).....	47
Bild 33: <i>Astrophytum myriostigma</i>	48
Bild 34: <i>Astrophytum ornatum</i>	48
Bild 35: <i>Aztekium hintonii</i> (in Kultur).....	48
Bild 36: <i>Aztekium hintonii</i> (am Standort) Aufnahme: Carlos Velazco ©.....	48
Bild 37: <i>Blossfeldia liliputana</i> : der kleinste Kaktus von allen.....	49
Bild 38: <i>Brasiliopuntia brasiliensis</i> : der größte Kaktus von allen.....	49
Bild 39: <i>Browningia hertlingiana</i>	49
Bild 40: <i>Calymmanthium substerile</i> (junger Spross).....	49
Bild 41: (links) <i>Cereus validus</i>	50
Bild 42: (rechts) Abbildung von Cereen aus der ‚Historia Generalis Plantarum‘ von Jacques Daléchamps (1586)50	50
Bild 43: <i>Cintia knizeii</i>	50
Bild 44: <i>Cleistocactus hyalacanthus</i>	51
Bild 45: <i>Cleistocactus samaipatanus</i>	51
Bild 46: <i>Coryphantha retusa</i>	51
Bild 47 (links) <i>Cumulopuntia rossiana</i>	52
Bild 48: (rechts) <i>Cumulopuntia pentlandii</i>	52
Bild 49: <i>Discocactus horstii</i>	52
Bild 50: <i>Disocactus nelsonii</i>	53
Bild 51: <i>Echinocactus grusonii</i>	53

Bild 52: <i>Echinocereus pectinatus</i>	54
Bild 53: <i>Echinocereus pulchellus</i>	54
Bild 54: (links) <i>Echinopsis crassicaulis</i>	55
Bild 55: (rechts) Bienen-Kugeldistel (<i>Echinops sphaero-cephalus</i>).....	55
Bild 56: <i>Echinopsis eyriesii</i>	55
Bild 57: <i>Echinopsis</i> -Hybride 'Aurora'	55
Bild 58: <i>Echinopsis mirabilis</i>	55
Bild 59: <i>Echinopsis obrepanda</i>	56
Bild 60: <i>Echinopsis pampana</i>	56
Bild 61: <i>Echinopsis pentlandii</i>	56
Bild 62: <i>Echinopsis terscheckii</i>	57
Bild 63: <i>Epicactus</i> -Hybride 'Louise Paetz'	57
Bild 64: <i>Eriosyce taltalensis</i> subsp. <i>paucicostata</i>	58
Bild 65: <i>Espostoa guentheri</i>	58
Bild 66: <i>Ferocactus echidne</i>	58
Bild 67: <i>Ferocactus pottsii</i>	58
Bild 68: <i>Ferocactus ironicus</i> (Aufnahme: Dr Jürgen Gad ©)	59
Bild 69: <i>Frailea castanea</i>	59
Bild 70: <i>Gymnocalycium bodenbenderianum</i>	60
Bild 71: <i>Gymnocalycium bruchii</i>	60
Bild 72: <i>Harrisia pomanensis</i>	60
Bild 73: <i>Hattoria sailcornioides</i>	61
Bild 74: <i>Hylocereus undatus</i>	61
Bild 75: <i>Hylocereus minutiflorus</i>	61
Bild 76: <i>Leuchtenbergia principis</i>	62
Bild 77: <i>Lophophora williamsii</i> "hinter Gittern"	62
Bild 78: (links) <i>Mammillaria albiflora</i>	63
Bild 79: (rechts) Die ebenfalls von Wärzchen bedeckte Rotalge <i>Gigartina</i> , vormals <i>Mammillaria</i> . (Eine einzelne Warze ist vergrößert dargestellt.)	63
Bild 80: <i>Mammillaria chionocephala</i>	63
Bild 81: <i>Mammillaria guelzowiana</i>	63
Bild 82: <i>Mammillaria surculosa</i>	63
Bild 83: <i>Mammillaria zephyranthoides</i>	63
Bild 84: <i>Melocactus matanzanus</i>	64
Bild 85: <i>Myrtillocactus geometrizans</i>	64
Bild 86: Gemeine Myrte (<i>Myrtus communis</i>) aus: Thomé (1904): Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz	64
Bild 87: <i>Neobuxbaumia euphorbioides</i>	65
Bild 88: <i>Opuntia anacantha</i>	65
Bild 89: <i>Opuntia dejecta</i>	65
Bild 90: <i>Oreocereus trollii</i>	66
Bild 91: <i>Ortegocactus macdougallii</i>	66
Bild 92: <i>Pachycereus pringlei</i> (4 Jahre alt).....	67
Bild 93: <i>Parodia ocampoi</i>	67
Bild 94: <i>Parodia herteri</i>	67
Bild 95: <i>Parodia magnifica</i>	67
Bild 96: <i>Parodia schwebsiana</i>	67
Bild 97: <i>Pelecyphora strobiliformis</i>	68
Bild 98: <i>Pereskia grandifolia</i>	68
Bild 99: Heckenrose	68
Bild 100: <i>Pilosocereus leucocephala</i>	69
Bild 101: <i>Pterocactus kuntzei</i>	69
Bild 102: <i>Rauhocereus riosaniensis</i>	69
Bild 103: <i>Rebutia minuscula</i>	69
Bild 104: <i>Rebutia neocumingii</i>	70
Bild 105: <i>Rhipsalis teres</i>	70
Bild 106: <i>Schlumbergera truncata</i>	71
Bild 107: <i>Selenicereus testudo</i> (junge Frucht).....	71
Bild 108: <i>Stenocactus</i> aff. <i>ochoterenanus</i>	72
Bild 109: <i>Strombocactus disciformis</i>	72
Bild 110: <i>Tephrocactus articularis</i>	73
Bild 111: <i>Thelocactus bicolor</i>	73
Bild 112: <i>Turbincarpus flaviflorus</i>	74
Bild 113: <i>Turbincarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>macrochele</i>	74
Bild 114: <i>Turbincarpus viereckii</i>	75
Bild 115: <i>Uebelmannia pectinifera</i> subsp. <i>flavispina</i> (links) und <i>Uebelmannia pectinifera</i> subsp. <i>pectinifera</i> (rechts)	75

Bild 116: <i>Yavia cryptocarpa</i> (Kulturexemplar).....	76
Bild 117: <i>Yavia cryptocarpa</i> am Standort (Aufnahme: Juan Acosta, Santiago, Chile ©).....	76
Bild 118: Phytolaccaceae, <i>Phytolacca americana</i>	82
Bild 119: Carophyllaceae, <i>Lychnis flos-cuculi</i>	82
Bild 120: Chenopodiaceae, <i>Salsola kali</i>	82
Bild 121: Aizoaceae, <i>Lithops salicola</i>	82
Bild 122: Didiereaceae, <i>Alluadia ascendens</i> (hinten), <i>Didierea trollii</i> (vorne).....	82
Bild 123: Portulacaceae, <i>Amacampseros alstonie</i>	82
Bild 124: Polyporater Pollen von <i>Tephrocactus alexanderi</i> (Aufnahme aus Garralla und Cuadrado, 2007©).....	88
Bild 125: Kladogramm der Kakteen.....	90
Bild 126: Phylogramm der Kakteen (nach Nyffeler, verändert).....	95
Bild 127: Phylogramm der Cactoideae (nach Nyffeler, verändert).....	96
Bild 128: Sehr variable Art: <i>Parodia microsperma</i>	98
Bild 129: <i>Astrophytum ornatum</i>	98
Bild 130: <i>Astrophytum ornatum</i> 'glabrescens'.....	98
Bild 131: Verschiedene ‚Varietäten‘ von <i>Astrophytum asterias</i> (nach W. Simon, verändert).....	100
Bild 132: Eine der ersten Landpflanzen: <i>Rhynia</i>	113
Bild 133: „ <i>Eopuntia douglassii</i> “ aus dem Tertiär (Aufnahme: Ralph W. Chaney, 1944 ©).....	115
Bild 134: Die beiden Amerikas vor ca. 50 Millionen Jahren: getrennt (Abb. erstellt mit einer Simulation der University Berkeley).....	117
Bild 135 (links): Riesenschildkröte <i>Geochelone nigra ephippium</i> auf Pinzón an <i>Opuntia galapageia</i> var. <i>macrocarpa</i> (nach Sulloway).....	120
Bild 136 (rechts): Kaktusfink <i>Geospiza scandens</i> an <i>Opuntia</i> (Aufnahme: Paul Hofmann ©).....	120
Bild 137: <i>Rhipsalis baccifera</i> subsp. <i>horrida</i> aus Madagaskar.....	124
Bild 138: <i>Pereskia quisqueyana</i>	125
Bild 139: <i>Quiabentia zehntneri</i>	125
Bild 140: <i>Maihuenia poeppigii</i>	125
Bild 141: Dauerhaft grüne Rinde bei einem etwa 30 Jahre alten <i>Pachycereus pringlei</i>	126
Bild 142: Borkenbildung an noch jungem Stamm, <i>Calymmanthium substerile</i>	126
Bild 143: Laubblattartige Flachsprosse, <i>Brasiliopuntia brasiliensis</i>	126
Bild 144: <i>Austrocylindropuntia subulata</i> mit spindelförmigen Blättern.....	127
Bild 145: <i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	127
Bild 146: <i>Selenicereus validus</i>	128
Bild 147: <i>Selenicereus anthonyanus</i>	128
Bild 148: <i>Selenicereus chrysocardium</i>	128
Bild 149: <i>Selenicereus pteranthus</i>	128
Bild 150: Eine Amme: <i>Larrea divaricata</i>	135
Bild 151: Unter ihrem Schutz gedeihen Kakteen.....	135
Bild 152: <i>Echinocereus leucanthus</i> , große unterirdische Wurzelknolle und dünne Sprosse.....	140
Bild 153: <i>Opuntia fragilis</i> nach vier Monaten Trockenheit (links).....	144
Bild 154: rechts dieselbe Pflanze eine Woche nach der ersten Bewässerung.....	144
Bild 155: Jungpflanze von <i>Selenicereus megalanthus</i>	145
Bild 156: <i>Copiapoa dealbata</i> in der Atacama, Carrizal Bajo (Aufnahme: Juan Acosta ©).....	147
Bild 157: <i>Browningia candelaris</i> (Aufnahme: Juan Acosta, Santiago, Chile ©).....	148
Bild 158: <i>Pediocactus simpsonii</i> (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©, bei Bad Kreuznach, http://winter-kaktus.de).....	149
Bild 159: Sonora, Arizona mit <i>Carnegiea gigantea</i> (Aufnahme: USFS ©).....	150
Bild 160: <i>Hintonia mexicana</i> am Standort (Aufnahme: Carlos Velazco ©).....	151
Bild 161: Mächtige Wurzel eines <i>Cleistocactus</i> von 1,20 m Höhe.....	155
Bild 162: Durstiger Mann trinkt von einem <i>Ferocactus</i> (historische Aufnahme).....	155
Bild 163: Unterschiedliche Wurzeltypen. Links oben: <i>Eriosyce taltalensis</i> mit kurzer Pfahlwurzel; rechts oben: <i>Eriosyce odieri</i> mit langer Pfahlwurzel; links unten: <i>Leuchtenbergia</i> mit Rübenwurzel; rechts unten: <i>Escobaria</i> spec. mit Faserwurzeln.....	156
Bild 164: Dieser Blattsteckling von <i>Quiabentia zehntneri</i> hat eine Wurzelknolle entwickelt.....	157
Bild 165: Wurzelhaare im Boden (nach Strasburger); schwarz: Bodenpartikel, weiß: Luft; zwischen Bodenpartikeln und Luft befindet sich das Bodenwasser.....	157
Bild 166: Drüsendornen (?) bei <i>Calymmanthium</i>	160
Bild 167: Starke Nektarbildung an der Blütenachse von <i>Hylocereus monacantha</i>	160
Bild 168: Desgleichen; ein Detail.....	160
Bild 169: <i>Selenicereus wercklei</i> , Sprossspitze mit Blättern.....	164
Bild 170: Junger Kakteendorn, Wachstumszone grün, oberer Teil noch nicht verholzt.....	165
Bild 171: Sich häutende Dornen bei <i>Quiabentia verticillata</i>	165
Bild 172: Fiederdornen bei <i>Mammillaria carmenae</i>	165
Bild 173: Opuntien-Baum, Cereen-Baum, Säule.....	166
Bild 174: <i>Austrocylindropuntia pachypus</i>	166
Bild 175: Strauchform bei einer Opuntie (links), bei einem Cereus (rechts).....	167
Bild 176: Wandersprossen.....	167

Bild 177: Kurzsäule, Kugelform, Flachkugel.....	168
Bild 178: „Türkenkopf mit Fez“: Briefmarkenblock der Turks & Caicos-Inseln (Karibik).....	168
Bild 179: Polsterbildung durch dichotome Teilung der Sprossköpfe (links), durch Seitensprosse (Mitte) oder durch kompakten Wuchs der Strauchform (links).....	168
Bild 180: Längs- und Querschnitte durch Kakteensprosse. Die unterschiedlichen Bereiche treten bei dem angetrockneten Querschnitt (Mitte) deutlicher hervor. Der Längsschnitt zeigt den Verlauf der Leitbündel.	170
Bild 181: Querschnitt durch die äußere Rinde von <i>Lepismium</i> (Zeichnung nach einer Aufnahme von James D. Mauseth); SZ = Schließzellen.....	170
Bild 182: <i>Astrophytum myriostigma</i> , Übergang von der Rippenform zu Warzen (cv. ‚Kikko‘ und cv. ‚Lotusland‘)	171
Bild 183: Warzen wachsen an der Basis (<i>Astrophytum caput-medusae</i>); Wachstumszone grün markiert. An der Spitze der Warze steht die sterile Areole, darunter, von ihr abgespalten, die Blühareole, die Blüten und Seitensprosse hervorbringt.....	172
Bild 184: Längsschnitt durch das Apikalmeristem von <i>Oroya</i> (Zeichnung nach einer Aufnahme von nach James D. Mauseth); BP = Blattprimordium, SP = Dornenprimordium, L1, L2 und L3 = Schichten des Apikalmeristems.....	172
Bild 185: Stark etiolierte <i>Mammillaria</i> aff. <i>wildii</i> vom Bahnhof Zoo, bei der das Rindengewebe zwischen den Podarien (Warzen) deutlich zu sehen ist. Rechts ein Detail aus dem Bereich der Spitze, links dito ein Ausschnitt von der Basis mit alten Blütenresten.....	173
Bild 186: Kontraktile Gefäße (nur ein einzelnes, symbolisches Gefäß eingezeichnet); rechts geschrumpft.....	174
Bild 187: Bei <i>Mammillaria perbella</i> sind sehr gut die rechts und links herumlaufenden Spirallinien zu sehen, in denen die Warzen angeordnet sind; bei <i>Ferocactus wislizenii</i> sind die rechtsläufigen Linien zu Rippen geworden.....	174
Bild 188: Rosettenform: <i>Ariocarpus fissuratus</i>	174
Bild 189: Langwarzen bei <i>Leuchtenbergia principis</i>	175
Bild 190: Lamellenträger <i>Stenocactus</i> aff. <i>ochoterenanus</i>	175
Bild 191: Vermeintliche Blattbildung: <i>Lepismium houlettianum</i>	175
Bild 192: <i>Selenicereus chrysocardium</i> , Jugendspross, der in die zweizeilige Form umschlägt.....	175
Bild 193: <i>Astrophytum myriostigma</i> : Jugendform mit Dornen.....	176
Bild 194: <i>Astrophytum caput-medusae</i> : Jugendform der Warzen (Mitte) und Altersform (links und oben).....	176
Bild 195: <i>Myrtillocactus geometrizans</i> : Jugendform mit Warzen.....	176
Bild 196: Schematischer Aufbau der Kakteenblüte.....	177
Bild 197: Sehr sprossähnliche Blüte (<i>Austrocylindropuntia subulata</i>).....	178
Bild 198: <i>Opuntia stricta</i> (links: Blütenknospe, rechts: Sprossknospe), im Abstand von 1, 2 und 3 Wochen fotografiert.....	178
Bild 199: Sprossende Frucht (<i>Opuntia macrocentra</i>).....	178
Bild 200: Durch mehrfache Sprossung entstandene Fruchtketten bei einer <i>Opuntia</i>	178
Bild 201: Blütenknospen wachsen zu Seitensprossen aus (<i>Astrophytum myriostigma</i> ‚Huboki‘).....	179
Bild 202: Blütenbau der Kakteen (links: <i>Selenicereus</i> , Mitte: <i>Peniocereus</i> , rechts: <i>Echinopsis</i>): Pericarpell, Receptaculum und Tepalen sind deutlich zu erkennen.....	179
Bild 203: Blütenknospe von <i>Calymmanthium substerile</i> , den Achsenbecher sprengend (Aufnahme: James D. Mauseth ©).....	180
Bild 204: Blütenstand bei <i>Pereskia grandifolia</i>	181
Bild 205: Juveniler Spross beim Efeu.....	181
Bild 206: Blühzone (Cephalium) von <i>Espostoa guentherii</i>	181
Bild 207: Blühzone (mit Blütenstand) beim Efeu.....	181
Bild 208: Cephalien. Links <i>Melocactus</i> -Cephalium; rechts <i>Pachycereus militaris</i> (Aufnahme: James D. Mauseth ©).....	182
Bild 209: Mehrblütige Areolen bei <i>Myrtillocactus geometrizans</i> (links) und <i>Rhipsalis elliptica</i> (rechts).....	183
Bild 210: Blühfähige Kurzsprosse bei <i>Neoraimondia gigantea</i> (Aufnahme: James D. Mauseth ©).....	184
Bild 211: Areolen (<i>Catalpa bignonioides</i>).....	185
Bild 212: Areolen (<i>Pachycereus hollianus</i>).....	185
Bild 213: <i>Pereskia lychnidiflora</i> : das Tragblatt steht unter der Areole.....	186
Bild 214: <i>Pereskia lychnidiflora</i> : das neue Blatt steht über der Areole.....	186
Bild 215: Junge und alte Areole (<i>Pereskia aculeata</i>).....	186
Bild 216: Blüten über den Areolen (<i>Echinocereus pectinatus</i>).....	186
Bild 217: <i>Pereskia aculeata</i> : Neue Dornen aus alter Areole.....	187
Bild 218: Flachspross einer <i>Brasiliopuntia brasiliensis</i> an einem zylindrischen Seitenspross mit jungen Areolen.....	187
Bild 219: Stamm einer <i>Brasiliopuntia brasiliensis</i> mit Altersareolen.....	187
Bild 220: Wurzeln aus dem Leitbündelring eines Stecklings (<i>Echinocereus</i>).....	188
Bild 221: Bewurzelte Blattstecklinge, oben <i>Quiabentia zehnthneri</i> , unten <i>Pereskia sacharosa</i>	188
Bild 222: <i>Astrophytum myriostigma</i> mit Sprossen aus den Buchten zwischen den Rippen (nach W. Rihm, verändert).....	189
Bild 223: <i>Astrophytum myriostigma</i> mit neuer Rippe aus dem Zentralzylinder.....	189
Bild 224: Dichotome Teilung bei <i>Mammillaria compressa</i>	191
Bild 225: Dichotome Teilung bei <i>Mammillaria parkinsonii</i>	191
Bild 226: Dichotome Teilung bei einer kleinen <i>Astrophytum asterias</i> -Hybride.....	191
Bild 227: Verbreiteter Scheitel bei <i>Echinopsis cinnabarina</i>	192

Bild 228: <i>Cereus repandus (peruvianus)</i> , monströse Form.....	193
Bild 229: <i>Austrocyliodropuntia cylindrica</i> , Kammform	193
Bild 230: <i>Astrophytum myriostigma</i> Cristate	193
Bild 231: <i>Echinopsis bridgesii</i> "Frauenglück" (eher ein Männerglück bzw. ein Fischmaulkaktus; im Englischen: penis plant; rechts daneben die Normalform).....	193
Bild 232: Monstrosität und Kammform in derselben Pflanze: <i>Cereus spegazzinii</i>	193
Bild 233: <i>Astrophytum myriostigma</i> cv. ‚Huboki‘	194
Bild 234: <i>Astrophytum myriostigma</i> mit verbänderter Blüte (Aufnahme: Heinz Hoock ©).....	194
Bild 235: <i>Celosia argentea</i> 'Bombay' mit verbänderter Blüte (Aufnahme: Bonnie Panda.phant ©); rechts ein Detail	195
Bild 236: Pfropf-Chimäre ‚Percy‘; <i>Ortegocactus</i> plus <i>Opuntia compressa</i> (Zeichnung nach einer Aufnahme von www.cactus-art.biz ©)	195
Bild 237: <i>Pereskia sacharosa</i>	196
Bild 238: Junge Dornen (<i>Quiabentia zehntneri</i>)	197
Bild 239: <i>Mammillaria hahniana</i>	197
Bild 240: <i>Mammilloidya candida</i>	197
Bild 241: <i>Rebutia spinoissima</i>	197
Bild 242: <i>Espostoa melanostele</i>	198
Bild 243: <i>Oreocereus celsianus</i>	198
Bild 244: Poröse Dornen bei <i>Pelecypora asseliformis</i> ; a) Areolen, b) einzelne Dornen (aus: Koch, Bhushan und Barthlott, 2009).....	199
Bild 245: Guttation bei <i>Pseudorhopsalis</i>	199
Bild 246: Ameisen an außenblütigen Nektardrüsen bei <i>Weberocereus bradei</i>	200
Bild 247: Flöckchen zur Wasseraufnahme (<i>Astrophytum</i>)	200
Bild 248: <i>Pilosocereus pachycladus</i> : Schutz durch Wachsschicht.....	203
Bild 249: Drei Frauen im Bett mit fünf Männern: <i>Passiflora racemosa</i>	205
Bild 250: <i>Rebutia pygmae</i>	206
Bild 251: <i>Rebutia albopectinata</i>	206
Bild 252: <i>Disocactus martinianus</i>	206
Bild 253: <i>Echinopsis ancistrophora</i>	206
Bild 254: <i>Rebutia spegazziniana</i>	207
Bild 255: <i>Parodia ayopayana</i>	207
Bild 256: <i>Parodia concinna</i>	207
Bild 257: <i>Echinopsis cinnabarina</i>	207
Bild 258: <i>Cumulopuntia pentlandii</i>	207
Bild 259: <i>Mammillaria duoformis</i>	207
Bild 260: <i>Gymnocalycium mihanovichii</i>	207
Bild 261: <i>Echinopsis aurea</i>	207
Bild 262: <i>Astrophytum ornatum</i>	208
Bild 263: <i>Parodia aureicentra</i>	208
Bild 264: <i>Parodia penicillata</i>	208
Bild 265: <i>Ferocactus glaucescens</i>	208
Bild 266: <i>Rebutia lanata</i>	208
Bild 267: <i>Parodia leninghausii</i>	208
Bild 268: <i>Parodia microsperma</i>	208
Bild 269: <i>Opuntia decumbens</i>	208
Bild 270: <i>Opuntia cardiosperma</i>	209
Bild 271: <i>Echinopsis thelegona</i>	209
Bild 272: <i>Parodia magnifica</i>	209
Bild 273: <i>Echinopsis haematantha</i>	209
Bild 274: <i>Mammillaria baumii</i>	209
Bild 275: <i>Coryphantha cornuta</i>	209
Bild 276: <i>Coryphantha radians</i>	209
Bild 277: <i>Ferocactus hamatacanthus</i>	209
Bild 278: <i>Echinocereus fendleri</i>	210
Bild 279: <i>Echinopsis hertrichianus</i>	210
Bild 280: Außergewöhnlich mit grünen Blüten: <i>Parodia graessneri</i>	210
Bild 281: Blüten von <i>Selenicereus</i> : am frühen Morgen schon verwelkt.....	211
Bild 282: Bienenblüte, rot, aber mit andersfarbiger Narbe (grün) und Saftmalen am Blütenblattgrund: <i>Echinocereus viereckii</i>	212
Bild 283: Wie Bild 282, Saftmale mit Farbfilter deutlicher hervorgehoben. Wird von der Biene als ultraviolett gesehen.....	212
Bild 284: Fledermaus an Blüte von <i>Carnegiea gigantea</i> (Aufnahme: USFS ©).....	213
Bild 285: Typische Fledermausblüte: <i>Coleocephalocereus</i>	213
Bild 286: <i>Espostoa guentheri</i> (Aufnahme: Jürgen Gad ©).....	213
Bild 287: Nachtfalter an <i>Harrisia</i>	214
Bild 288: <i>Epiphyllum oxypetalum</i> , halb geöffnet	214

Bild 289: <i>Epiphyllum oxypetalum</i> , Knospe	214
Bild 290: <i>Epiphyllum caudatum</i> , nach der Blüte	214
Bild 291: <i>Harrisia bonplandii</i>	215
Bild 292: <i>Selenicereus wercklei</i>	215
Bild 293: <i>Hylocereus undatus</i>	215
Bild 294: Kolibri an <i>Opuntia dejecta</i> (siehe auch Bild 89 auf Seite 65), Aufnahme: Will Campbell ©, http://www.wildbell.com)	215
Bild 295: Kolibriblüte Typ II: <i>Cleistocactus smaragdiflorus</i>	216
Bild 296: Kolibriblüte Typ II: <i>Cleistocactus strausii</i>	216
Bild 297: Kolibriblüte Typ III: <i>Schlumbergera truncata</i>	216
Bild 298: Fast schon eine Tagfalterblüte mit langer Röhre und schmaler Öffnung: <i>Disocactus amazonicus</i> (links); fast schon windblütig mit frei exponierter Narbe und Staubblättern: <i>Rhipsalis (Pseudorhipsalis) pilocarpa</i> (rechts); Zeichnungen vom Autor nach Aufnahmen von W. Barthlott	217
Bild 299: Ameise als Nektardieb auf <i>Rhipsalis elliptica</i>	218
Bild 300: Erhaltener Griffel bei <i>Cereus hildmannianus</i>	219
Bild 301: Samenanlage und Pollenschlauch	220
Bild 302: Bei <i>Pilosocereus leucocephalus</i> leuchtet das blutrote Fruchtfleisch aus dem weißen ‚Pelz‘ des Cephaliums hervor.....	220
Bild 303: Trockenfrucht (neben Blütenknospe; <i>Frailea castanea</i>).....	221
Bild 304: Hohlfrucht mit Blütenrest (<i>Eriosyce odieri</i>)	221
Bild 305: Fleischige Frucht, bei Reife aufreißend (<i>Echinopsis thelegonoides</i>).....	221
Bild 306: Frucht von <i>Rhipsalis juengeri</i> (Aufnahme: Boris O. Schlumpberger ©).....	221
Bild 307: Goethes Opuntiasämlinge	223
Bild 308: <i>Mammillaria hernandezii</i> (linke Aufnahme: Mats Winberg ©).....	224
Bild 309: Viviparie bei einer Frucht von <i>Epiphyllum phyllanthus</i> (Zeichnung nach einer Aufnahme aus Cota- Sánchez und Abreu ©)	224
Bild 310: Schema Kakteensamen (nach W. Barthlott und G. Voit).....	225
Bild 311: <i>Pereskia aculeata</i>	226
Bild 312: <i>Hylocereus undatus</i>	226
Bild 313: <i>Pachycereus pringlei</i>	226
Bild 314: <i>Astrophytum myriostigma</i>	226
Bild 315: <i>Melocactus peruvianus</i>	228
Bild 316: <i>Melocactus bahiensis</i>	228
Bild 317: <i>Epithelantha micromeris</i> subsp. <i>greggii</i>	229
Bild 318: <i>Mammillaria prolifera</i>	229
Bild 319: <i>Echinocereus coccineus</i> var. <i>gurneyi</i>	229
Bild 320: <i>Coryphantha cornuta</i>	229
Bild 321: <i>Ferocactus glaucescens</i>	229
Bild 322: <i>Ferocactus glaucescens</i>	229
Bild 323: <i>Ferocactus glaucescens</i>	229
Bild 324: <i>Disocactus biformis</i>	229
Bild 325: <i>Ferocactus echidne</i>	230
Bild 326: <i>Cleistocactus smaragdiflorus</i>	230
Bild 327: <i>Rhipsalis micrantha</i>	230
Bild 328: <i>Rhipsalis bacchiifera</i>	230
Bild 329: <i>Brasilopuntia brasiliensis</i>	230
Bild 330: <i>Opuntia stricta</i>	230
Bild 331: <i>Selenicereus validus</i>	230
Bild 332: <i>Selenicereus validus</i>	230
Bild 333: <i>Neobuxbaumia euphorbioides</i>	231
Bild 334: <i>Neobuxbaumia euphorbioides</i>	231
Bild 335: <i>Cleistocactus buchtienii</i>	231
Bild 336: <i>Cleistocactus buchtienii</i>	231
Bild 337: <i>Pseudorhipsalis ramulosus</i>	231
Bild 338: <i>Harrisia pomanensis</i>	231
Bild 339: <i>Rhipsalis elliptica</i>	231
Bild 340: <i>Epiphyllum spec.</i>	231
Bild 341: <i>Opuntia fragilis</i>	232
Bild 342: <i>Aloe variegata</i>	236
Bild 343: <i>Aloe polyphylla</i> (Aufnahme: Kenneth .A. Goldberg ©).....	236
Bild 344: (links) <i>Astrophytum asterias</i> (hier eine Hybride);.....	237
Bild 345: (rechts) <i>Aztekium hintonii</i> am Standort (Aufnahme: Carlos Velazco ©)	237
Bild 346: <i>Geohintonia mexicana</i> , ein Sämling am Standort (Aufnahme: Carlos Velazco ©)	239
Bild 347: <i>Echinocactus platyacanthus</i> (Aufnahme: Dr. Jürgen Gad ©)	240
Bild 348: <i>Astrophytum capricorne</i>	241
Bild 349: WA I-Art <i>Ariocarpus fissuratus</i>	243
Bild 350: WA I-Art <i>Aztekium ritteri</i>	243

Bild 351: WA I-Art <i>Obregonia denegrii</i>	243
Bild 352: WA I-Art <i>Strombocactus disciformis</i>	243
Bild 353: WA I-Art <i>Turbinicarpus pseudopectinatus</i>	243
Bild 354: WA I-Art <i>Pelecyphora asseliformis</i>	243
Bild 355: <i>Yavia cryptocarpa</i>	245
Bild 356: <i>Aztekium hintonii</i>	245
Bild 357: <i>Turbinicarpus klinkerianus</i>	245
Bild 358: <i>Echinocereus grusonii</i> – gibt's fast in jedem Blumenladen, am Standort praktisch erloschen.....	246
Bild 359: Gewebekultur von <i>Opuntia</i> in einem Gläschen (Aufnahme aus Gomes <i>et al.</i> , 2006).....	247
Bild 360: Kalluskultur von <i>Astrophytum caput-medusae</i> (Zeichnung nach einer Aufnahme von www.cactus-art.biz ©).....	248
Bild 361: <i>M. haageana</i> subsp. <i>san-angelensis</i> , Umstellung auf Topfkultur (Aufnahme aus Rubluo <i>et al.</i> , 2002 ©).....	249
Bild 362: <i>M. haageana</i> subsp. <i>san-angelensis</i> in Kalluskultur (Aufnahmen aus Rubluo <i>et al.</i> , 2002 ©).....	250
Bild 363: Verwendung von Kakteenholz (<i>Echinopsis atacamensis</i>) als Tür eines Hauses (Aufnahme: Juan Acosta, Santiago, Chile ©).....	254
Bild 364: Lebender Kakteenzaun (<i>Pachycereus marginatus</i>).....	254
Bild 365: Anzucht von Jungpflanzen in einer Kakteengärtnerei (Helmut Matk in Berlin).....	255
Bild 366: <i>Echinocereus baileyi</i> in einer Spezialgärtnerei für winterharte Kakteen (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©, bei Bad Kreuznach, http://winter-kaktus.de).....	255
Bild 367: <i>Carnegiea gigantea</i> (Aufnahmen: James H. Howes ©, links; www.netstate.com ©, rechts).....	256
Bild 368: Aktuelles mexikanisches Staatswappen.....	257
Bild 369: Opuntienfrucht: hier die weißfleischige Sorte 'Cristallina' (Aufnahme aus Mondragon-Jacobo & Perez-Gonzalez, 1996 ©).....	258
Bild 370: Seit 2008 gibt es von Coca-Cola ein Erfrischungsgetränk (The Spirit of Georgia), das mit Kakteenfeigen-Extrakt gefärbt wird.....	258
Bild 371: <i>Echinopsis pachanoi</i>	260
Bild 372: Meskalin.....	260
Bild 373: <i>Lophophora williamsii</i>	260
Bild 374: Hier sind beide Rauschkakteen vereint: oben <i>Lophophora williamsii</i> , unten <i>Echinopsis pachanoi</i>	262
Bild 375: <i>Anhalonium lewinii</i> -Tabletten (D4) gegen allgemeine Schwäche.....	263
Bild 376: <i>Selenicereus grandiflorus</i> , ein homöopathisches Herzmittel.....	263
Bild 377: <i>Selenicereus</i> , einzelner Spross.....	263
Bild 378: <i>Myrtillocactus geometrizans</i> , noch ein Herzmittel.....	263
Bild 379: Schlangengleich: <i>Rhipsalis bacchifera</i>	264
Bild 380: Dr. Nopal – Pulver aus <i>Opuntia</i> – Nahrungsergänzungsmittel.....	265
Bild 381: Langweiliger Kaktus, spannende Ergebnisse. Krebsmittel aus <i>Pereskia bleo</i> ?.....	268
Bild 382: Campari, ein Bitterlikör, der gerne mit Orangensaft serviert wird, gefärbt mit dem Farbstoff der Cochenille-Laus.....	271
Bild 383: Opuntien-Plantage für die Cochenille-Gewinnung (Aufnahme: Dr. Jürgen Gad ©).....	271
Bild 384: <i>Dactylopius coccus</i> (Aufnahme: Dr. Jürgen Gad ©); links ein geflügeltes Männchen, rechts ein Weibchen (aus Hartshorne 1881).....	272
Bild 385: Naturkosmetik mit Cochenille-Farbstoff.....	272
Bild 386: <i>Opuntia stricta</i> – eine der Arten der Kakteenpest.....	273
Bild 387: Die Kakteenpest hat hübsche Blüten.....	274
Bild 388: <i>Cactoblastis cactorum</i>	275
Bild 389: Die Larven minieren in <i>Opuntia</i> (Aufnahme: ARS/USDA, Peggy Greb ©).....	275
Bild 390: Rote Pitahayas (<i>Hylocereus</i>).....	279
Bild 391: Opuntienfrüchte.....	279
Bild 392: Nopalitos.....	279
Bild 393: Gelbe Pitahayas (<i>Selenicereus</i>).....	279
Bild 394: So schälen Profis.....	280
Bild 395: Opuntienbowle Engelskuss.....	281
Bild 396: Krautsalat con Cactus.....	282
Bild 397: Bunter Teller mit Nopalitos.....	282
Bild 398: Sommersalat El Nopal.....	282
Bild 399: Hier eine Variante mit Tomaten, Mozzarella und Kaktus.....	283
Bild 400: Varianten vom Rührkuchen 'Dr. Nopal' mit unterschiedlichen Anteilen <i>Opuntia</i> -Pulver 5% bis 20%; T = ohne <i>Opuntia</i> -Pulver) Obere Reihe: dornige <i>O. ficus-indica</i> f. <i>amylavea</i> , untere Reihe: dornenlose <i>O. ficus-indica</i> f. <i>inermis</i>) Aufnahme aus Ayadi <i>et al.</i> 2009 ©) siehe auch untenstehenden Kasten.....	287
Bild 401: Nässeschutz für Freilandkakteen im Winter.....	290
Bild 402: <i>Echinocereus coccineus</i> -Hybride, in Freilandkultur reich blühend (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©, bei Bad Kreuznach, http://winter-kaktus.de).....	292
Bild 403: <i>Cylindropuntia imbricata</i> mit Rauhreif im Winter 2007 (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©, bei Bad Kreuznach, http://winter-kaktus.de).....	292
Bild 404: <i>Echinocereus triglochidatus</i> in Freilandkultur im Horrorwinter 2009/2010 (Aufnahme: Klaus Krätschmer, Winter-Kaktus ©, bei Bad Kreuznach, http://winter-kaktus.de).....	293

Bild 405: Büroheld: <i>Hylocereus</i> , FU Berlin, Fachbereich Publizistik.....	294
Bild 406: Büroheldin: <i>Opuntia</i> , FU Berlin, Bibliothek der Geowissenschaften.....	294
Bild 407: Büroheldin: <i>Opuntia</i> , hier ein Detail.....	295
Bild 408: Büroheldin <i>Echinopsis</i> , Goldschmied-Atelier.....	295
Bild 409: Büroheld: <i>Cleistocactus</i> aff. <i>palhuayensis</i> , Robert Koch-Institut.....	296
Bild 410: Büroheldin: <i>Schlumbergera</i> , Institut für Wasser-, Boden- und Luft hygiene, Berlin.....	296
Bild 411: Lichtspektrum zur Pflanzenbeleuchtung.....	297
Bild 412: Rotfärbung als Sonnenschutz, hier bei einer <i>Schlumbergera</i>	298
Bild 413: Braunwerden der Epidermis.....	299
Bild 414: Anzeige für UVIOL-Glas von 1929.....	299
Bild 415: <i>Gymnocalycium mihanovichii</i> Wildtyp.....	304
Bild 416: Chlorophyllose Formen von <i>Echinopsis chamaecereus</i> (gelb) und <i>Gymnocalycium mihanovichii</i> (orange, rot, gelb).....	304
Bild 417: <i>Gymnocalycium mihanovichii</i> , dunkelrote Form.....	305
Bild 418: <i>Gymnocalycium mihanovichii</i> , olivgrüne Form.....	305
Bild 419: Aquarienkies mit Epoxidharz beschichtet.....	307
Bild 420: Knorpellattich (<i>Chondrilla juncea</i>).....	309
Bild 421: Mauerlattich (<i>Mycelis muralis</i>).....	309
Bild 422: Gewöhnliche Grasnelke (<i>Armeria maritima</i>).....	309
Bild 423: Steinbrech-Felsenelke (<i>Petrorhagia saxifraga</i>).....	309
Bild 424: Österreichischer Lein (<i>Linum austriacum</i>).....	309
Bild 425: Kornblume (<i>Centaurea cyanus</i>).....	309

Index

A

Abscissinsäure 251
Acanthocalycium spiniflorum 45
 Achsenbecher 177
 adaptive Radiation 119
Agave deserti 290
 Aizoaceae 83
 Alkaloide 84
Aloe polyphylla 236
 Ameisen 159, 200, 225
 Ameisen und Nektarien 160
 Ameisen, Schutz vor Schädlingen 160
 Amme 134, 136, 138, 204, 301
 Amme, Mord an der 138
 ANDERSON 104, 246, 256
 Anhalonin 260
 Anhalonium 110, 260
Anhalonium lewinii 263
 Annuelle 139
 Antillen 118
 Äpfelsäure 143
 Apikaldominanz 192, 251
 Apikaldominanz, erloschene 193
 Apikalmeristem 172, 188
 gestörte Entwicklung 192
 Apomorphie 87
 Areole **185**
 Areolen 88, 178, **185**
 Areolen, alte Dornenbildung 186
 Areolen, dornenlose 187
 Areolen, mehrblütige 183
 Arillus 89
Ariocarpus 110, 140, 150, 174
Ariocarpus fissuratus 243
 dry whiskey 237
Ariocarpus kotschoubeyanus 46
Armatocereus 104
 Arsenpentoxid 273
 Art (Definition) 80
 ASC 312
 Association Suisse des Cactophiles 312
 Astreignung 165

Astrophytum 88, 91, 93, 150, 174
 Wasseraufnahme durch Flöckchen 201
Astrophytum asterias 18, 35, 99, 152, 235, **236**
 Blütenbiologie 222
 dichotome Teilung 191
Astrophytum capricorne 47, 241
Astrophytum caput-medusae 37
Astrophytum caput-medusae 23, 24, 25, 37, 47, 171, 175, 176
 Entdeckung 25
 Kalluskultur 248
 sterile und fertile Areole 190
 Warzenpfropfung 190
Astrophytum myriostigma 48, 171, 237
 Cristatform 193
 Cristatform der Blüte 194
 Huboki 179, 194
 Jugendform 176
 Querschnitt durch Flöckchen 201
 Sämling 226
 Sprosse aus den Buchten 189
 zusätzliche Rippe 189
Astrophytum ornatum 48, 99, 208
 Atacama 147
 Atemhöhle 170
 Ausgangsgestein 161
 Ausläufer, unterirdische 233
Austrocylindropuntia 117
Austrocylindropuntia pachypus 167
Austrocylindropuntia subulata 127, 177
 Autorennamen 22
 Auxin **251**
 Apikaldominanz 192
Azospirillum 136
Aztekium 40
Aztekium hintonii 22, 48, 150, 235, 237
Aztekium ritteri 150, 243

B

BACKEBERG 100, 103, 256
 Bakterien 136
 Bakterien (nützliche) 161
 Bakterien, endophytische 137
 Ballaststoffe 288
 BARTHOLOTT 104, 105, 177, 198, 221
 Baum 165, 166
 Befruchter 211
 Befruchtung 219
 Beschreibung 17
 Bestäuber 211
 Betalaine 84, 86, 303
 Bienenblüten 211
 Bimskies 161
 Bindevermögen von Böden 161
 Bioinformatik 93
 Blattbasen 127, 171
 Blattdornen 164
 Blätter der Kakteen 164
 Blattprimordien 172
 Blattstecklinge 188
Blossfeldia 104, 117
Blossfeldia liliputana 49, 95, 140
 Blossfeldioideae 97, 104, 108
 Blühzonen **181**
 Blüten
 Blühdauer 211
 Riesen und Zwerge 210
 Blüten ("gemischter Besucherkreis") 217
 Blüten (Bienen) 211
 Blüten (Fledermaus) 213
 Blüten (Kolibris) 215
 Blüten (Nachtfalter) 214
 Blüten (verschiedene Besucher) 216
 Blüten (Vögel) 215
 Blütenbiologie **205**
 Blütenfarbstoffe 84
 Blütenhüllblätter 130
 Blütenröhre 180
 Blütenstände 181
 Böden der Trockengebiete 161
 Boden,
 Zusammensetzung 161
 Bodenbildung 161

Bodenfeuchtigkeit 301
 Bodenkunde **161**
 Bodenlebewesen 161
 Bodenluft 156, 161
 Bodenpartikel 156
 Bodenwasser 156, 158, 161
 Borkebildung 126, 170
Brachycereus 104, 120, 122
Brasiliopuntia 127
Brasiliopuntia brasiliensis 49, 141, 156
 Dornen aus alten Areolen 187
 Braunwerden 298
 BRITTON UND ROSE 100, 103
 Brombeer-Typ 167
 Bromelien 119
Browningia candelaris 148, 164
 Blühzone 183
Browningia herlingiana 49
 Browningieae 97, 108
 Bundesamt für Naturschutz 242
 Bürohelden 294
 BUXBAUM 124, 130, 171, 177, 183, 225, 307

C

C3 126, 143
 C3-Photosynthese 126
 Caatinga 117, 118, 150
 Cactaceae 96, 108, 118
Cactoblastis cactorum 123, 274, 275
 Cactoideae 89, 95, 107
Cactospiza pallida 121
Cactus **13**
 Cactus and Succulent Society of America 312
Cactus chinensis 31
Cactus indicus 31
 Calymmantheae 107
Calymmanthium 96, 117, 126
Calymmanthium substerile 49, 160, 173, 180, 206
 Blüte 180
 CAM 89, 126, 143, 145
 Campari 271

- Carnegiea gigantea* 134, 138, 144, 150, 154, 256, 298
 Caryophyllales 78, 81, 86, 88
Celosia argentea 'Bombay' 195
 Cephalien **181**
 Cephalium **181**
 Cereaceae 97, 107
Cereus 14
Cereus insularis 146
Cereus jamacaru 30
Cereus repandus Felsenkaktus 192
Cereus spegazzinii 193
Cereus validus 50
 Chaco 118, 150
 CHARLES 105
 Chlorenchym 154, 169
 chlorophyllfreie Kakteen erzeugen 305
 Chlorophyllfreie Kakteen **303**
 Chloroplasten 92, 304
Cintia knizeii 50
 CITES **242**
Cleistocactus hyalacanthus 51
Cleistocactus samaipatanus 51
Cleistocactus smaragdiflorus 216
Cleistocactus strausii 216
Cleistocactus tupizensis 155
Cochemia 39, 130
 Cochenille 270
Conolophus subcristatus 122
 Consolea 127
Consolea corallicola 104
Copiapoa 96, 105, 118, 147
Copiapoa cinerea 155
Coryphantha 105, 160
 Axille 190
Coryphantha arizona 159
Coryphantha cornuta 209
Coryphantha elephantidens 250
Coryphantha pallida 138
Coryphantha radians 209
Coryphantha retusa 51
Coryphantha werdermannii 301, 302
 Crassula 143
 Crassulacean Acid Metabolism 126, 143
 Crassulaceen-Säure Stoffwechsel 126
 Crassulaceen-Säure Stoffwechsel 143
 Cristaten 192, 251
 Cristatform bei Blüten 194
 Cristatformen 172
 CROZIER 97, 104, 108
 Cryptochrom 297
 CSSA 312
Cumulopuntia pentlandii 52, 207
Cumulopuntia rossiana 52
 Cuticula 169
Cylindropuntia bigelovii 165
Cylindropuntia leptocaulis 127, 141
Cytokinin 251
- D**
- Dactylopius coccus* 272
Dactylopius opuntiae 272, 274
 DARWIN 12, 31, 120
 Deutsche Kakteen-Gesellschaft 310
 Diagnose 17
 Dichotomie 191
 DICHT 105
 Didieraceae 83
Digitostigma caput-medusae 24, 25
Discocactus 105, 150
 Cephalium 181, 182
Discocactus horstii 52
 Wasseraufnahme durch Dornen 198
Disocactus 151
Disocactus amazonicus 206
Disocactus flagelliformis 46
Disocactus martinianus 206
Disocactus nelsonii 53, 151, 180
Disocactus speciosus 206
 DKG 310
 Dornen 164, **196**
 dornenlose Formen 203
 Schutzfunktionen 197
 Wasseraufnahme 198
- Dornenanlagen 172
 Dr. Nopal 265
 Drüsendornen 160
- E**
- Echinocactus* 150
Echinocactus grusonii 53, 246
Echinocactus platyacanthus 240
Echinocereus 105, 149, 150
Echinocereus (Wilcoxia) leucanthus 140
Echinocereus engelmannii 136
Echinocereus fendleri 210
Echinocereus pectinatus 54
Echinocereus pulchellus 54
Echinocereus sciurus 136
Echinocereus stoloniferus 233
Echinops sphaerocephalus 55
Echinopsis 105, 150, 152
Echinopsis ancistrophora 206
Echinopsis atacamensis 148
 Holz **254**
Echinopsis aurea 207
Echinopsis bridgesii 'Frauenglück' 193
Echinopsis chamaecereus 303
Echinopsis chilensis 148
Echinopsis cinnabarina 207
Echinopsis crassicaulis 55
Echinopsis eyriesii 55
Echinopsis haematantha 209
Echinopsis hertrichianus 210
 Echinopsis Hybride 'Apricot' 12
Echinopsis mirabilis 55
Echinopsis obrepanda 56
Echinopsis pachanoi 84, 260, 261, **262**
Echinopsis pampana 56
Echinopsis pentlandii 56
Echinopsis terscheckii 57
Echinopsis thelegona 209
 Echinopsis-Hybride 'Apricot' 13
 Echinopsis-Hybride 'Aurora' 55
 EGGLI 105, 106
 Eianlagen 177, 205
 EIBL-EIBESFELDT 122
 Eisenholzbaum 140
 Eiszeiten 118, 129
 El-Niño-Phänomen 146
 Embolie der Wurzel 155
 Endosperm 219
 Entwicklungslinien (Samen) 225
 Entwicklungslinien der Kakteen 89
 Entwicklungstendenzen 130
Eopuntia douglassii 115
 Eozän 115
 Epicactus-Hybride 'Louise Paetz' 57
 Epidermis 165, 169
 Wasseraufnahme 200
Epiphyllum 143, 175
Epiphyllum phyllanthus 159
Epiphyllum 151
Epithelantha bokei 237
 Epitheton 11
 Epitypus 18
 Erhaltungszuchten 247
Eriosyce 20, 105, 147, 148
Eriosyce subgibbosa 20
Eriosyce taltalensis subsp. paucicostata 58
 Erstbeschreibung 17
Escobaria 149
Escobaria minima 250
Escobaria missouriensis 151
Escobaria vivipara 15, 144, 149, 224
Espositoa guentheri 8
Espositoa melanostele 198
Ethylene 251
 Etiolement 173
Eulychnia 148
- F**
- Faserwurzeln 156
 Faultierkötel 115
 Felswüsten 147
 Fernando Noronha 146
Ferocactus 150, 156

- Ferocactus cylindraceus* 134, 154, 158
Ferocactus echidne 58
Ferocactus glaucescens 208
Ferocactus hamatacanthus 209
Ferocactus histrix 36, 37
Ferocactus pottsii 58
Ferocactus wislizenii 174
Ferrocactus ironicus 59
 Ferulasäure 84, 86
 Festigungsgewebe 112
 Feuchtpuna 148
 FICHMAN 291
 Fiederdornen 165
 Fingerling 177
 Flachspross bei 'Blattkakteen' 175
 Flachwurzler 155
 Fledermaus 213
 Fledermausblüten 213
 Forma 79
 Fortpflanzung, ungeschlechtliche 232
Frailea 96, 106, 150
Frailea castanea 59
Frailea grahliana 173
 FRIČ 20, 236
 FRIEDRICH 105
 Fruchtansatz 251
 Fruchtblätter 129, 177
 Fruchtfleisch 219
 Fruchtformen 220
 Vielfalt **228**
 Fruchtketten 178
 Fruchtknoten 177, 205
 Fruchtknoten, unterständig 130
 Funiculus 219
- G**
- Galapagos 120, 121, 123
 Garrambullos 255
 Gärtnerei für Importe 241
 Garuaküstennebel 147
 Gasstoffwechsel der Kakteen 158
 Gefäße für die Wasserleitung 112
 Ge grillter Kaktus zur Sommer-Party 284
 Geisenheim 284
 Generationswechsel 205
Geochelone nigra 120
Geohintonia mexicana 150, 235, 239
 Geophyten 139, 140
- Geospiza* 215
Geospiza magnirostris 121
Geospiza scandens 121
 Geradzeilen 129, 174
 Gesellschaft
 Österreichischer Kakteenfreunde 311
 Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase 130
 Gestaltwandel 182
 Gestaltwechsel 176
 Gewebekultur **247**
 Gewöhnung, schrittweise 145
Giberellin **251**
 Gips 307
 Gipsfelsen 150
 GLAETZLE 105
 GLASS 239
 Glochiden 89, 165, 228
 Glyphosat 276
 GÖK 311
 Gondwana 113
 Griffel 180
 grosselleires 255
 Guttation 199
Gymnocalycium 97, 150, 152
Gymnocalycium bodenbenderianum 60
Gymnocalycium bruchii 60
Gymnocalycium mihanovichii 207, 303, 305
- H**
- Haagea* 20
Haageocereus 147
 Halbwüsten 149
 Halluzinationen 260
Harrisia 104, 152
Harrisia pomanensis 60
Hattiora 39, 151
Hattiora salicornioides 61
Hattiora salicornioides 37, 38
 Hawaii 123
 HAWORTH 21
 HENNIG 87
 Herbarium 42
 Herbariummaterial 17
 Herzbeschwerden 264
 Herztabletten 264
 Hexenbesen 194
 Higos de Tetetzo 255
 Hilum 225
 HINTON 239
- Hitze 144
 Hochland, mexikanisches 150
 Hochplateau der Anden 148
 HOCHSTÄTTER 107
 HOFACKER 106
 HOFFMANN 284
 Holotypus 17, 18
 Homonym 14
 Homöopathie 263
 HOOCK 194
 Hormonpräparate 251
 Höschendornen 165
 HUMBOLDT 254
 Humus 161
 HUNT 106
 Hydrokultur 307
 Hylocereae 107, 118
Hylocereus 152
Hylocereus minutiflorus 61
Hylocereus monacanthus 160, 164
Hylocereus undatus 61, 145
 Hyperhydrität 250
 Hypocotyl 225
 Hypodermis 169
- I**
- ICBN 14
 Incaica 40
 Integumente 225
 International Cactaceae Systematics Group 101, 103, 104
 International Code of Botanical Nomenclature 14
 Interzellularen 158, 171
 Ionenaustausch (Wurzel) 158
 Ionenaustauscher 158, **306**
 IOS 245, 312
 Isotypus 18
 Israel 290
- J**
- Jasminocereus* 104, 120, 122
 Jugendform 176
 Jura 113
- K**
- Kakteen als Medikamente **264**
 Kakteen als Nutzpflanzen **254**
 Kakteenblüte **177**
 Kakteenblüte, Bau der 179
 Kakteendornen **196**
 Kakteenfrüchte **228**
 Kakteengärtnereien 255
 Kakteenholz 254
 Kakteenmotte 123
 Kakteenpest **273**
 Kakteenpest in Kapland 276
 Kakteenpest in Portugal 276
 Kakteenzaun 254
 Kaktusfink 121
 Kaktus-Suppe 285
 Kalk 307
 Kalkstein 161
 Kallus 188
 Kalluskultur 249
 Kälte 144
 Kaltes Kakteen-Curry 283
 Kälteschutz 289
 Kaltzeiten 118
 Kamm der Eingeborenen 255
 Kammformen 192
 Kapland 276
 Karbon 113
 KARWINSKY 35, 235
 KATTERMANN 20, 23, 105
 Keimblätter 164, 225
 Keimzellen 205
 Kerneudikotyledonen 78, 87
 Kiefernwälder 151
 KILIAN 251
 KING 247
 Kladistik 87
 Kladogramm 88
 Kladogramm der Kakteen 90
 Klammerautoren 23
 Knollen 157
 Kohlendioxid 158, 159
 Kohlendioxyd 143
 Kohlendioxydgehalt der Luft 145
 Kolibri Blüten 215
 kontraktile Gefäße 173
 Konvergenz 101
 KRÄTSCHMER 144, 255, 292
 Kreide 113
 Kriechsprosse 167
 Kugelform 167
 Kuhreiher 124
 Kulturbund der DDR 311
 Kurzsäulen 167
 Küstennebel 147

L

L1-Schicht 172
 L2-Schicht 172
 L3-Schicht 172
 Lamellenträger 175
 LANGE 251
 Langwarzen 175
 Laubblätter bei
 Kakteen 164
 Lava 120
 Lavalit 161
 Lectotypus 18
 Lehm 307
 Leitbündelring 170
Leuchtenbergia
principis 62, 136
 Warzenstecklinge
 188
 LEWIN 260
 LEYSER 290
 Lichtintensität 302
 Lichtmangel 294
 Lichtspektrum zur
 Pflanzenbeleuchtung
 g 297
 LINNÉ 11, 13, 103, 205
 LLL-Formel **306**
Lobivia 152
 Loma-Vegetation 147
Lophophora williamsii
 12, 31, 62, 84, 140,
 260
 als Medikament
 263
 LSD 260
lumper 103
 LÜTHY 105, 106
 Lysergsäurediäthylami
 d 260

M

Magnolie 129
Maihuenia 39, 125,
 126, 127
Maihuenia patagonica
 149
 Maihuenioideae 89,
 95, 107, 117, 167
Maihueniopsis
clavarioides 10
Maihueniopsis darwinii
 149
Maihueniopsis
subterranea 140
Mammillaria 21, 29,
 106, 130, 150
 Axille 190
 hoch entwickelte
 Blüte 180
 Serotinie **226**
 Spaltung der
 Vegetationspunk
 te 186
Mammillaria (Alge)
 21

Mammillaria aff. *wildii*
 173
Mammillaria albiflora
 63
Mammillaria annua
 141
Mammillaria
aureilanata 247
Mammillaria baumii
 209
Mammillaria
bombycina 34
Mammillaria
brandegeei 140
Mammillaria carmenae
 165
Mammillaria
chionocephala 63
Mammillaria
coahuilensis 20
Mammillaria
colonensis 161
Mammillaria crucigera
 161
Mammillaria desnoyeri
 115
Mammillaria
desnoyeri 116
Mammillaria duoformis
 207
Mammillaria elegans
 151
Mammillaria elongata
 247
Mammillaria gaumeri
 147, 289
Mammillaria glassii
 151, 289
Mammillaria
guelzowiana 63
Mammillaria haageana
 subsp. *san-*
angelensis 249, 250
Mammillaria hahniana
 subsp. *woodsii* 247
Mammillaria haudeana
 224
Mammillaria
hernandezii 224,
226
Mammillaria
longimamma 175
 Warzenstecklinge
 188
Mammillaria luethy
 224
Mammillaria
magnimamma 161
Mammillaria
microcarpa 136
Mammillaria napina
226
Mammillaria
pectinifera 250,
 301, 302
Mammillaria
peninsularis 289

Mammillaria perbella
 174
Mammillaria plumosa
 165
Mammillaria
poeselgeri 136
Mammillaria prolifera
 247
Mammillaria ruestii
 151
Mammillaria saboe
 224
Mammillaria
solisioides **226**
Mammillaria
sonorensis 31
Mammillaria
spinoissima 34
Mammillaria surculosa
 63
Mammillaria theresae
 224
Mammillaria thornberi
 233
Mammillaria
zephyranthoides 63
Mammillaria,
 Milchgänge 169
 Mammillarien-Erde
 289
 Mark 170
 MATK 255
matK-Gen 95, 97
 Mato Grosso 150
Matucana 148, 149
Matucana aurantiaca
 164
 MAUETH 160, 172
Melocactus 14, 168,
 211
 Cephalium 181
Melocactus
matanzanus 64
Melocactus melocactus
 14
Melocactus peruvianus
 144, 148
 Meristem 165, **188**
 Meristemkultur 249
mescal buttons 260
 Mesembryanthemaceae
 83
 Meskalin 84, 260
 METZING 106
 Mexiko 117
 micrografting 190
 Mikropyle 225
 Miktionsbeschwerden
 265
 Milchgänge 169
 Mimese 204
 Minas Gerais 150
 Mineralsalze 158
 Mistelzweig-Kaktus
 124
 mistletoe cactus 124
 Mitochondrien 92

Mojave 150
 Molekularbiologie 92
 Monströsen 251
 Monstrosität 192
 Motte *Upiga virescens*
 233
 MS-Medium 248
 Mucopolysaccharide
 145
 MURASHIGE 247
 Mutation 93
Mutualismus 160, 233
 Senita und Motte
 233
 Mykorrhiza 136, 161
Myrtillocactus 130
Myrtillocactus
geometrizans 64,
 176, 255
 als Medikament
 264
 mehrblütige
 Areolen 183

N

Nabel 225
 Nachhaltigkeit 245
 Nachtabsenkung 143
 Nachtfalterblüten 214
 Nacktpflanzen 112
 Namensträger 17
 Nässeschutz 289
Native American
Church 261
 Naturkosmetik mit
 Cochenille 272
 Naturschutz **235**
Navajoa 40
 Negerhand 10
 Nektar 212
 Nektarausscheidung
 160
 Nektardiebe 218
 Nektardrüsen 200
 Nektarien, extraflorale
 160
 Nektarkammer 180
Neobesseyia 21, 149
Neobuxbaumia 21
Neobuxbaumia
euphorbioides 65,
 161
Neobuxbaumia
polylopha 21
Neobuxbaumia tetetzo
 39
Neobuxbaumia tetetzo
 255
Neochilenia 21
Neogomesia 21
Neolloydia 20
Neoporteria 20
Neoraimondia 21, 147
Neoraimondia gigantea
 184

- blühfähige
Kurzspresse
184
Neotenie 176
Neotypus 18
Neowerdermannia 21
Neukombinationen 23
NEVÁREZ 24
Nibble Cactus 29
Niederkalifornien 150
Nierenkoliken 30
NOBEL 156, 158, 290
nomen conservandum
21, 27
nomen illegitimum 27
nomen invalidum 27
nomen nudum 27
nomen provisorium 27
Nopalea 39
Nopalitos 259, 279
Nopalitos, Anbau bei
uns 279, 284
Notocactaceae 97, 106,
107
Notocactus 106
Nutzung von Kakteen
254
Nutzung, nachhaltige
244
NYFFELER 95, 97, 104,
105, 106
- O**
- Oberhaut 165, 169
Obregia denegrii 302
Obregonia 174
Obregonia denegrii
243, 301
Ökotourismus 244
omnipotent 188
Opuntia 14
als Nutzpflanze **256**
Pfröpfungen 190
samenlose Früchte
221
vegetative
Fortpflanzung
232
Opuntia anacantha 65
Opuntia bergeriana 19
Opuntia cardiosperma
209
Opuntia chaffeyi 140
Opuntia cochenillifera
270
Opuntia compressa
144, 149
Pfröpfchimäre 195
Opuntia decumbens
208
Opuntia dejecta 65
Opuntia echios 120
Opuntia ficus-indica
30, 273
dornenlose Form
288
Opuntia fragilis 144,
149, 232
Opuntia galapageia
120
Opuntia helleri 120
Opuntia humifusa 131
Opuntia inermis 273
Opuntia insularis 120
Opuntia joconostle 39
Opuntia megacantha
123
Opuntia megasperma
120
Opuntia phaeacantha
131
Opuntia polyacantha
149
Opuntia puberula 156
Opuntia saxicola 120
Opuntia stricta 160,
177, 273, 276
Knospenentwicklun
g 177
Opuntia-Extrakt
leberschützende
Wirkung 266
Opuntien
(Cochinillebau)
270
Opuntien
(Fruchtanbau) 257
Opuntien (Gemüsebau)
259
Opuntien (Heilmittel)
265
Opuntien
(**Nahrungsergänzu
ng**) 6, 265, 288
Opuntien (Viehfutter)
259
Opuntien als
Schädlinge 273
Opuntienbowle
Engelskuss 281
Opuntienfeigen 259
Opuntienfrüchte
schälen 280
Opuntioideae 89, 95,
107
Oreocereus 148, 149
Oreocereus celsianus
198
Oreocereus trollii 66
Oroya 149
Oroya peruviana 172
Ortegocactus
macdougallii 66
Pfröpfchimäre 195
Orthostichen 129, 174
OSTERMÖLLER 281
- P**
- Pachycereeae 108, 118
Pachycereus
marginatus **254**
Pachycereus militaris
181, 182
*Pachycereus pecten-
aboriginum* 254
Pachycereus pringlei
67, 126, 135, 137
Pachycereus schottii
233
Paloverde 138
Pampas 152
Panamastraße 118
Parallelismus 102
Parastichen 129, 174
Paratypus 18
Parodia 100, 106, 152
Parodia aureicentra
208
Parodia ayopayana
207
Parodia concinna 207
Parodia graessneri
206, 210
Parodia herteri 67
Parodia leninghausii
208
Parodia magnifica 67,
209
Parodia microsperma
97, 208
Parodia ocampoii 67
Parodia ottonis 233
Parodia penicillata
208
Parodia schwebsiana
67
Parodia subterranea
140
Patagonien 146
Pediocactus 149
Pediocactus knowltonii
151, 246
Pediocactus simpsonii
144
PEIRESC, Nicolas-
Claude Fabri de 27
Pelecyphora
asseliformis 243,
247, 250
Wasseraufnahme
durch Dornen
198
Pelecyphora
strobiliformis 68
Peniocereus greggii
140
penis plant 193
PEP 143
Pereskia 10, 14, 27,
95, 104, 111, 117,
125, 126, 130, 141,
255
Blütenstände 181
Pereskia aculeata
Dornenbildung
185, 186
Pereskia aculeata
'Godeseffiana' 28
Pereskia bleo 268
mögliches
Krebsmittel 268
Pereskia grandifolia
68, 181
Pereskia quisqueyana
147, 235
Pereskia sacharosa
177, 196
Pereskioideae 89, 107,
117
Pericarpell 177, 179
Perisperm 84, 86, 130,
219, 225
Perm 113
Peru 117
Petalen 180
Peyotl **260**
Peyotl (Gottesdienst)
261
Peyotl-Buttons 261
Peyotl-Zeremonie 261
Pfehlwurzeln 157
Pflanzenhormone **251**
im Kakteenhobby
251
Pflanzsubstrate **306**
Pfröpf-Chimäre ‚Percy‘
195
Pfröpf-Chimären **195**
Pfröpfen 188
biologische
Prozesse **190**
Differenzierung der
Zellen 190
nekrotische Schicht
190
Phasenwechsel 176,
183
Phloem 170
Phosphoenolpyruvat
143
Phosphoenol-
Pyruvatcarboxylase
143
Photosynthese **142**
Photosynthese bei
Trockenheit 154
pH-Wert 306
Phytochromsystem
297
Phytohormone **251**
PILBEAM 106
Pilosocereus
leucocephala 69
Pilze (nützliche) 161
Pimo 254
Pitahayas (gelb) 279
Pitahayas (rot) 279
Pitahaya-Sorbet 286
Pizza Mexicana 283
Platz des heiligen
Sonnenkaktus 257
Plazenta 177
Plesiomorphie 87
PLUMIER 27
pluripotent 188

Podarien 127, 129,
171, 173
Podarium 89
poikilohydre Pflanzen
139, 140
POLKA 281
Polkörper 219
Pollen 212, 222
Pollendiebe 218
Pollenschläuche 205
Polster 168
polyporate Pollen 89
Polysaccharide 144
Porfiria schwartzii 20
PORSCH 217
Portugal 276
Portugiesische
Brotpaprika mit
Kaktus 284
Prioritätsregel 20
Propfungen,
mehrköpfige 251
Prostatabeschwerden
31, 265
Psilophytales 112
Pterocactus 223
Pterocactus australis
149
Pterocactus kuntzei 69
Pterocactus tuberosus
140
Puebloa 40
Puna 148
PURPUS, Carl Albert
291
PURPUS, Joseph Anton
291

Q

Quartär 118
Quarzkies 307
Querschnitt durch die
Rindenschicht 170
Queso de tuna 259
Quiabentia 117, 125
Quiabentia verticillata
165
Quiabentia zehntneri
157

R

Ramatayim 290
Ranker 168
Rasen 168, 169
RAUH 104, 124, 144,
147
Rauhocereus
riosaniensis 69
rbcL-Gen 97
Rebutia 106, 152
Rebutia albopectinata
206
Rebutia lanata 208
Rebutia marsoneri 100
Rebutia minuscula 69

Rebutia neocumingii
70
Rebutia pygmae 206
Rebutia spegazziniana
207
Receptaculum 130,
177, 179
Regenwald,
immergrüner 151
Registrierung eines
Namens 19
Reifung 300
Rhipsalideae 97, 108,
118
Rhipsalidoideae 97,
108
Rhipsalis 123, 124,
130, 143, 151
hoch entwickelte
Blüte 180
Rhipsalis baccifera 14,
124
Rhipsalis baccifera
subsp. *horrida* 176
Rhipsalis elliptica 218
mehrblütige
Areolen 183
Rhipsalis juengeri 221
Rhipsalis teres 70
Riesenschildkröten
120, 121
RIHM 189
Rippen 171
Kühlfunktion 204
Rocky Mountains 149
Rohböden 161
Rohfasern 288
Rose von Jericho 140
Rosettenform 174
Rosskastanie 118
Rotfärbung 298
Roundup 276
rpl2-Intron, Verlust des
84, 86
rpoB-Gen 97
Rübenwurzeln 157
Rückbildung der
Laubblätter 127
Rückschlagmutanten
171
Rührkuchen nach Art
von Dr. Nopal 287

S

Sabras 259
Saguaro 138, 150, 154,
256
Samen (Aufbau) 225
Samenbank 139
Samenbank (in der
Pflanze) 223
Samenfarne 113
Samenpflanzen 78
Samenschale 225
Samenstrang 219
San Pedro 260, 262
Sauerstoff 158
Saugkraft der Pflanze
156
Saugkraft des Bodens
155
Säule 166
Scheinfrucht 179, 221
Scheitelgrube 177
Scheitelmeristem 172,
188
Schleim 170
Schleimgänge 169
Schlumbergera 130,
152
Schlumbergera
truncata 71, 180
Schrägzeilen 174
Schrumpfung, aktive
144
Schrumpfung,
kontrollierte 173
Schuppen 164
Schutzsammlung
Notocactus 247
Schutzsammlungen
247
Schweizerische
Kakteen-
Gesellschaft 312
Schwestergruppen 88
Sclerocactus 107
Sclerocactus
papyracanthus 237
Sclerocactus whipplei
151
Scones aus Saguaro-
Mehl 285
Scozzolatura 258
Seeigelkaktus 37
Seidenglanz 210
Selenicereus 128, 152,
175
Selenicereus
anthonyanus 128
Selenicereus
chrysocardium 128,
129, 175
Selenicereus
grandiflorus 128,
211
als Medikament
264
Selenicereus
megalanthus 145,
279
Selenicereus pteranthus
251
Selenicereus testudo
35, 71, 128
Selenicereus validus
128
Selenicereus wittii 168
Selenicereus wercklei
164
sensu latiore 27
sensu stricto 27
Sepalen 180

Serotinie 223, 226
Siebröhren-Plastiden
vom P(III)-Typ 84,
86
Silur 112
SKG 312
SKOOG 247
Soehrensia 148
Sommersalat El Nopal
281
Sonnenschutz 204
Sonora 150
Spaltöffnungen 169
Spechtfink 121
Species Plantarum 11,
13
Spiralmuster 174
Spiralzeilen 129
Spirit of Georgia 259
splitter 103
Staubblätter 177, 180
Staubblattkreise 129
Stecklingsbewurzelung
251
Stecklingsvermehrung
188
Stenocactus 150, 175,
176
Stenocactus aff.
ochoterenanus 72
Stenocereus eruca 15,
167, 233
Stenocereus gummosus
254
Stickstoff 161
stock branch graftings
251
Stolonen 233
Strauch 165, 167
Strombocactus
disciformis 72, 243
Strophiola 100, 225
Sturmschwalbe,
arktische 124
Sukkulenz 139
Synapomorphien 87
Synapomorphien der
Kakteen 88
Syntypus 18

T

TABERNAEMONTANUS
269
TAYLOR 105, 106
Temperaturabsenkung
143
Temperaturanstieg 146
Tenochitlan 257
Tepalen 130, 177, 179
Tephrocactus 149
Tephrocactus
articularis 73
Tertiär 113
Testa 130, 225
Texas Living Rock
237

Thelocactus bicolor
34, 73
Thelocactus setispinus
160
Nektardrüsen 200
Tiefbohrer 139, 140
Tillandsien 119
Torfkultursubstrat 284,
306
Tortillas gefüllt mit
Kaktus und Bohnen
282
Trias 113
Trichocereae 97, 107
Trichocereus
kappelrockianus 19
Trichome 201
trnK-Intron 95
trnL-trnF-Bereich 95
Trockenwälder 149
Turbinacarpus
flaviflorus 74
Turbinacarpus
pseudopectinatus
243
Turbinacarpus
schmiedickeanus
subsp. *macrochele*
74
Turbinacarpus
subterraneus 140
Turbinacarpus viereckii
75
Turks Head Cactus
168
Typusexemplar 17

U

Uebelmannia 150
Uebelmannia
gummifera 169
Uebelmannia
pectinifera subsp.
flavispina 75
Uebelmannia
pectinifera subsp.
pectinifera 75
UHLIG 302
Umsiedlungen 246
Unkraut 308
Upiga virescens 233
Ur-Kaktus 125
Utahia 40
UVIOL-Glas 299
UV-Licht 297

V

Varietät 79
Vegetationspunkt(e)
der Areole 185
VELAZCO 24
Verdunstungsschutz
204
Vergeilung 173
Verhaltensregeln für
Kakteenfreunde
246
Vermiculit 161
Vielfachzucker 144
Viviparie 224

Vogelblüten 215
VON ROEDER 299

W

Wachsschicht 204
Wachstum von
Sämlingen 6, 302
Wandersprosse 167
Warmzeiten 118
Warzen 171
Warzenpfropfung 190
Washingtoner
Artenschutzüberein-
kunft **242**
Wassergaben im
Winter 290
Wassermangel 139
Wasserpest 274
Wasserpotenzial 155
Wasserspeicher 154,
170
Wasserverlust durch
die Blüte 158
Weberocereus bradei
161
Nektardrüsen 200
Winde 168
Winterharte 291
Winterruhe 289
Wuchsformen 165
Wurzel, abwerfen 156
Wurzel, Funktion 156
Wurzel, Neubildung
156

Wurzelbildung 251
Wurzelhaare 156, 157,
290
Wurzeln 155
Wurzeln im Winter
290
Wurzelwachstum 156

X

Xerophyten 139, 140,
141
Xylem 170

Y

Yavia cryptocarpa 76

Z

ZAPPI 105
Zellkern 92
Zellkultur **247**
Zellzwischenräume
144, 158, 171
Zerstörung der
Lebensräume 152
Zerstörung von
Lebensräumen 246
ZUCCARINI 18
Zwergstrauchheiden
149



Selenicereus chrysocardium