

Morphologie der Kakteen

(F. Buxbaum)

I. Sproß und Wurzel

1. Der Dicotylensproß

Um den Bauplan der Kakteen zu verstehen, muß er — da die Kakteen zu den zweikeimblättrigen (dicotylen) Blütenpflanzen gehören — zum grundtypischen Aufbau einer dicotylen Pflanze in Beziehung gebracht werden, wobei es zweckmäßig erscheint, beim grundtypischen Bauplan des Keimlings zu beginnen. Der sogenannte Dicotylenhabitus ist ja in der Gattung *Pereskia* — bis auf das Auftreten der Areolen — unverändert gegeben.

Keimling

Solange der dicotyle Keimling noch im Samen ruht, kann man an ihm einen Wurzelpol und einen Sproßpol unterscheiden; letzterer trägt die beiden Keimblätter (*Cotyledonen*). Nach der Keimung bildet der Wurzelpol eine Keimwurzel (*Radicula*) aus, zwischen den Keimblättern erkennt man nun den jungen Sproßscheitel (*Plumula*). Der zwischen der Keimwurzel und den Keimblättern liegende (Stengel-)Teil heißt Hypokotyl, das nach Heranwachsen des Sproßscheitels unterste Stengelglied zwischen den Keimblättern und den untersten Stengelblättern ist das Epikotyl. Das Hypokotyl spielt gemeinsam mit der Primärwurzel eine Rolle bei der Bildung des Wurzelstuhles oder Wurzelhalses oder bei Entstehung einer Rübenwurzel.

Zwischen Wurzel und Sproß bestehen einige grundsätzliche Verschiedenheiten.

1. Die Wurzel enthält ein zentrales Gefäßbündel, bei dem (ursprünglich, vor allf. Dickenwachstum) Gefäßteil und Siebröhrenteil radial angeordnet abwechseln.

Der Sproß besitzt einen peripher unter der Rinde gelegenen Ring ± zahlreicher Gefäßbündel, deren jedes außen Siebteil, innen Gefäßteil enthält. Der Gefäßbündelring umschließt das Mark.

2. Verzweigungen der Wurzel entstehen aus dem zentralen Gefäßbündel, also in der Tiefe.

Verzweigungen des Sprosses oberflächlich. Wo sie scheinbar aus der Tiefe vordringen, (*Rhipsalis*, *Gymnocalycium* u. a.), handelt es sich um eine nachträgliche Umwallung des seitlichen Vegetationspunktes durch Rindengewebe.

3. Der Sproß trägt immer Blattorgane, deren Ursprungspunkt wir Knoten (Nodien) nennen und in deren Achseln seitliche Vegetationspunkte liegen, die zur Verzweigung führen (können). Zwischen den Knoten liegen die Internodien.

Die Wurzel trägt keine Blattorgane; ihre Verzweigung ist daher nicht an sichtlich vorbestimmte Punkte gebunden. Wohl aber können auch an Wurzeln sekundär Sproßvegetationspunkte entstehen, die zur Ausbildung von Wurzelschößlingen führen.

Die Blattorgane bestehen aus

Unterblatt Blattgrund (u. U. mit Blattscheide) — (Nebenblätter)
und Oberblatt (Blattstiel) — (Blattspreite).

Eingeklammerte Teile können fehlen; z. B. auch die Blattspreite bei Schuppenblättern, die daher nur aus dem Unterblatt bestehen.

Das Unterblatt spielt eine wesentliche Rolle im Bauplan der Kakteen.

Die Blätter besitzen normal eine Oberseite und eine Unterseite, sind also „dorsiventral“ gebaut, wobei die Oberseite auch Ventralseite oder adaxiale Seite, die Unterseite aber die dorsale oder abaxiale Seite genannt wird.*)

*) Z. B.: Klettert man auf einen Baum, so ist der Bauch (*venter*) zum Baum (*adaxial*), der Rücken (*dorsus*) vom Baum (*abaxial*) gelegen. So liegt auch das Blatt vor der Entfaltung!

In das Blatt treten normal 3 Gefäßbündel ein: ein mittleres auf der Rückseite (Dorsalmedianus) und zwei seitliche (laterale). Wird daher die Blattoberseite unterdrückt, was bei stielrunden Blattstielen nur im Stiel, bei stielrunden, schildförmigen oder tütenförmigen Blättern (peltate Blätter) auch in der Spreite der Fall ist, so treten die lateralen Gefäßbündel gegenüber dem Dorsalmedianus zu einem Ventralmedianus zusammen. Diese Einheiten scheinen unwichtig, sind jedoch zum Verstehen des Blütenbaues der Kakteen unentbehrlich.

Die Vegetationspunkte in den Blattachsen (Augen) kommen bei anderen Dicotylen nicht immer zur Entwicklung; sie können als „Schlafende Augen“ aber viel später doch zum Austreiben kommen, z. B. nach Rückschnitt der Äste. Durch sekundäre Verschiebung können sie aus der Blattachsel des Tragblattes entweder auf den Hauptsproß (Abstammungsachse) oder auf das Unterblatt des Tragblattes verschoben werden. Überdies können sie durch „seriale Spaltung“ in zwei bis mehr Vegetationspunkte geteilt werden, wobei sie sich zunächst in einer Richtung strecken und dann in zwei Vegetationspunkte zerfallen. Auch dieser Vorgang ist überaus wichtig zum Verständnis des Kakteenprozesses.

Der Axillarsproß (Seitensproß) beginnt mit 2 seitlichen Vorblättern. Bei *Pereskia aculeata* sind diese zu kräftigen Kletterdornen umgewandelt, bei höheren Kakteen meist sehr reduziert. Auf die Vorblätter folgen gewöhnlich noch mehrere Niederblätter, häufig als Knospenschuppen ausgebildet.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß man nach Art der Entwicklung Langtriebe mit mehr oder weniger unbeschränktem, und Kurztriebe mit beschränktem Längenwachstum unterscheidet.

Durch diese Gliederung des grundtypischen Bauplanes des dicotylen Sproßsystems ist nicht nur die Grundlage zum Verständnis des so vielgestaltigen Kakteenkörpers gegeben, es sind damit auch jene Fachausdrücke erläutert, die für die weitere morphologische Bearbeitung unentbehrlich sind.

2. Der Kakteen sproß

Die Primitivform: Pereskia

Die Gattung *Pereskia* gleicht im Habitus noch vollkommen anderen dicotylen Holzgewächsen und bildet niedere Bäume, Sträucher oder Klettersträucher mit reicher Verzweigung und normaler Belaubung. Sukkulente sind nur die Blätter. Der Unterschied gegenüber anderen Dicotylen liegt im Voraneilen der Entwicklung aller Axillarsprosse, die nun zur Areole werden. Bei *P. aculeata*, die der primitivsten Untergattung *Eupereskia* angehört und ein Kletterstrauch ist, entwickelt die Axillarknospe zunächst nur die zwei Vorblätter in Gestalt von hakenförmigen Kletterdornen und Wollfilz. Erst etwas später entstehen weitere, nadelförmige Dornen („Stacheln“). Wurde der Trieb aber geköpft, so wächst der Axillarsproß aus und trägt nun schuppenförmige Niederblätter und dann Laubblätter, die genau die Stellung einnehmen, wie sonst die Stacheln. Die Stachelbildung unterbleibt dann. Schon damit ist der Beweis erbracht, daß die Stacheln (korrekt müßten sie „Dornen“ genannt werden!) umgeformte Blattorgane sind, was noch durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von LEINFELLNER und besonders BOKE erhärtet wurde.

Bei *Pereskia sacharosa* entsteht im 2. Jahr aus der Mitte der Areole ein Kurztrieb mit 1 bis 2 Blättern, so daß der Eindruck entsteht, als ob auch alte Sprosse noch Blätter hervorbringen könnten.

Die Blätter

Nur die Gattung *Pereskia* sowie unter den Opuntioideae *Quiabentia* und *Peresklopsis* haben noch normale breite Blätter, die sich aus kleinem Blattgrund ohne eigentlichem Blattstiel verbreitern. Die zwergige Hochgebirgsgattung *Maibuenia* unter den Pereskioideae und alle anderen Opuntioideen haben bereits eine reduzierte mehr oder weniger stielrunde Spreite, die zwar bei einigen Arten, z. B. *Cylindropuntia subulata*, sehr ansehnlich sein kann, jedoch in der Regel bald abfällt.

Bei der Entwicklung eines Opuntienblattes bildet sich am Vegetationskegel des Sprosses zunächst ein kleiner Höcker, das Blattprimordium (Blattanlage). Dieses verlängert sich und schnürt sich etwas oberhalb der Basis ein. Diese Einschnürung wird später zur Grenze zwischen Unterblatt und Oberblatt. Schon in diesem Stadium bildet sich auf der Oberseite des Basalteiles ein neuer Vegetationskegel, die Anlage der Areole, die jetzt schon die ersten Dornanlagen hervorbringt.

Während dieser Basalteil bei *Pereskia* in der Entwicklung gegenüber der Spreite zurückbleibt, ist er bei *Cylindropuntia* bereits so weit gefördert, daß das Unterblatt schon sehr auffällig wird und schließlich zu einem größeren oder kleineren Höcker, dem Podarium wird. Da aber die Größenzunahme des Podariums erst erfolgt, nachdem bereits die Areolenanlage ausgebildet ist, wird sie mit dem Podarium emporgehoben und liegt nun im erwachsenen Zustand mehr oder weniger auf der Spitze des Podariums, dicht hinter der Blattspreite bzw. nach deren Abfallen dicht über der Abbruchsnarbe.

Bei den Ceroideen bleibt — mit ganz wenigen Ausnahmen — die Spreite der Blattorgane des Sprosses (im Gegensatz zu jenen der Blüte) in so frühem Entwicklungsstadium in der Entwicklung stehen, daß sie am ausgewachsenen Organ nicht mehr wahrnehmbar ist. Dafür wird das Wachstum des Unterblattes (Podariums) enorm gefördert und dieses wird so zur Warze, oder, wenn die Podarien dicht übereinander stehend in Längslinien zusammenfließen, zur Rippe. Die Areolen stehen nun natürlich auf der Rippe, also ebenfalls durch das Heranwachsen der Unterblätter auf diese emporgehoben. Mitunter kommt es aber dazu, daß um die Areole herum noch eine so starke Dickenzunahme des Podariumgewebes erfolgt, daß die Areole direkt umwallt wird („Versenkte Areolen“). Man kann die Entwicklung des Unterblattes und Reduktion der Spreite meist sehr schön an den Blattorganen der Blüte beobachten, deren oberste noch eine große Spreite und kleines Podarium besitzen, während die untersten meist relativ große Podarien, doch nur eine winzige schuppenförmige Spreite entwickeln.

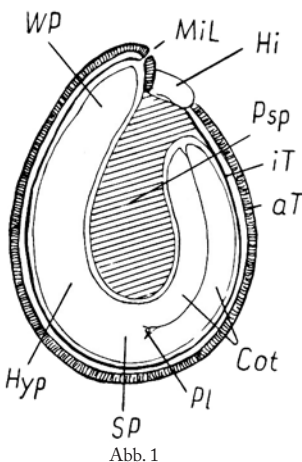


Abb. 1

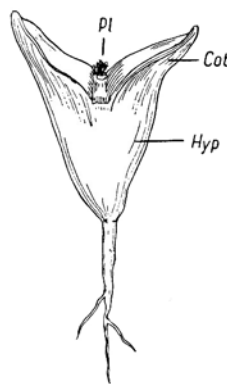


Abb. 2

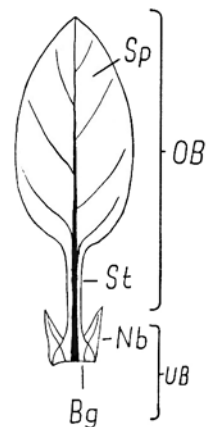


Abb. 3

Abb. 1. Schematisierter Schnitt durch den Samen von *Pereskia sacharosa* (der primitivste Samentyp der Familie). WP = Wurzelpol, Hyp = Hypokotyl, SP = Sproßpol mit Cot = Cotyledonen (Keimblättern), und Pl = Plumula (Sproßscheitel) des Embryo, Psp = Perisperm (Nährgewebe), Hi = Hilum (Nabel), MiL = Micropylarloch (Austrittsloch der Keimwurzel bzw. Öffnung der Samenanlage), iT = innere, aT = äußere Testa (Samenschale).

Abb. 2. Junger Sämling von *Pachycereus pringlei*. (Bezeichnung wie in Abb. 1.)

Abb. 3. Schema eines Dicotylenblattes. OB = Oberblatt bestehend aus St = Blattstiel und Sp = Blattspreite, UB = Unterblatt, bestehend aus Bg = Blattgrund und Nb = Nebenblättern.

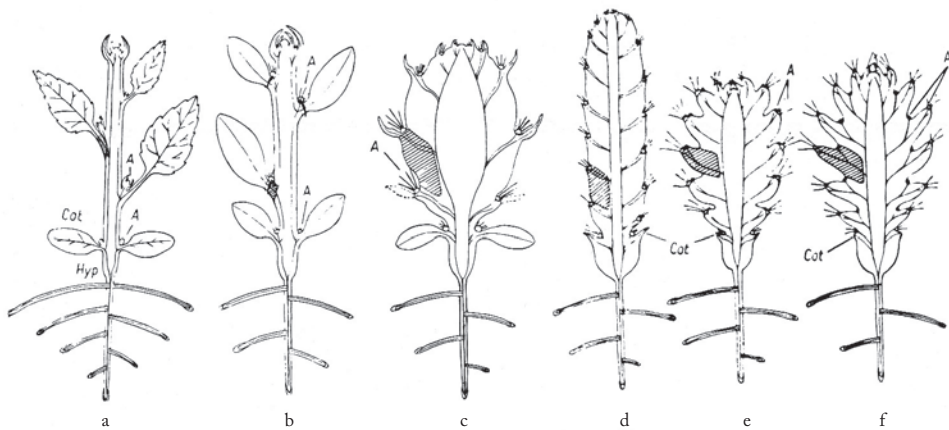


Abb. 4

Abb. 4 a—f. Vergleichsschemata des Sproßaufbaues von A. Typischer Dicotylen sproß (Sachs'sches Schema zu Goethe's „Urpflanze“, dem Bautypus einer höheren Pflanze); B. *Pereskia aculeata*; C. *Opuntia*; D. *Cereus* (Säulenform mit Rippenbildung); E. *Thelocactus* (Echinocactoide Form mit Warzenbildung); F. Mammillarienstufe (Warzenform mit vollendeter Serialspaltung der Areole).

Erläuterungen: Cot = Cotyledonen, Hyp = Hypokotyl, A = Axillarknospe (Auge) bzw. Areole. In B. ist noch fast normaler Dicotylenhabitus, doch sind die Axillarknospen bereits zu Areolen ausgewachsen, die (bei dieser Art) mit zwei kräftigen Vorblatttdornen beginnen. In C. ist die Spreite sehr verkleinert und hinfällig, das Unterblatt zum Podarium ausgebildet, auf das die Areole verschoben ist. Sukkulenz hier noch stark vom Mark (innerhalb der Gefäßstränge) hervorgerufen. In D. ist die Spreite gänzlich unterdrückt, auch die Keimblätter sehr reduziert, die Podarien zu Rippen vereint. In E. erfolgt die Serialspaltung der Areole in Stachelbüschel und Blüten,- (bzw. Seitensproß-) Vegetationspunkt (schwarz) sehr spät. Daher liegen beide noch nebeneinander auf der Warzenspitze. In F. erfolgt die Serialspaltung schon im Scheitel, vor dem Heranwachsen des Podariums zur Warze. Der Blütenvegetationspunkt wird daher nicht mit gehoben und bleibt in der Warzenachsel. Die Keimblätter sind hier schon auf unscheinbare Höcker reduziert.

II. Die Areolen

Die Axillarsproßnatur der Areolen und damit die Blattnatur der Dornen („Stacheln“) ist lange Zeit unerkannt geblieben, weil sie durch zwei Eigentümlichkeiten verschleiert wurde. Erstens durch die in Abb. 4 dargestellte Verlagerung aus der Blattachsel auf das Unterblatt (Podarium) und zweitens durch den einsymmetrischen Bau.

Ein Axillarsproß ist normal vollkommen radiär symmetrisch gebaut, d. h. die Blattorgane sind gleichmäßig rings um den Sproßscheidungspunkt angeordnet. Dieser Bau konnte bei Areolen nur ganz ausnahmsweise (von Leinfellner an Areolen des Receptaculum von *Selenicereus macdonaldiae*) gefunden werden. In den typischen Kakteenareolen ist der abaxiale (untere) Teil gefördert, so daß der Vegetationsscheidungspunkt auf den adaxialen (oberen) Rand der Areole verlagert wird, während die dornentragende Areole dem abaxialen Teil des Axillarsprosses entspricht und sich daher von unten nach oben entwickelt. Wenn überhaupt Dornen an der adaxialen Seite des Vegetationskegels gebildet werden, so sind diese stark reduziert, z. B. als Glochiden ausgebildet. Die bei *Pereskia aculeata* als hakenförmige Kletterdornen ausgebildeten Vorblätter des Axillarsprosses (der Areole) werden in den meisten Fällen reduziert, können aber an jungen Areolen oft noch als feine Haardornen gefunden werden.

Entsprechend der exzentrischen Entwicklung der Areole erfolgt die Bildung der Dornen normalerweise in Richtung von unten nach oben, wobei häufig die anfangs noch kreisrunde Areole allmählich länglich wird, wodurch z. B. auch die pectinate (kammförmige) Anordnung der Dornen zustande kommt. Während in höheren Entwicklungsstufen der *Cereoideae* die Dornenbildung begrenzt ist, d. h. nach einer bestimmten Zahl von Dornen keine weiteren mehr entstehen, kann die Areole primitiverer Formen jahrelang tätig bleiben und fortlaufend neue Dornen hervorbringen, sofern nicht die Bildung eines Seitensprosses oder einer Blüte den Vegetationskegel weiterwachsen läßt und die Dornenbildung beendet. Diese fortschreitende Entwicklung von unten nach oben kann dadurch verschleiert werden, daß die später angelegten Dornen den früheren im Wachstum voraneilen.

Dieser einsymmetrische Bau der Areole muß als erster Schritt zur „seriellen Spaltung“ des Axillarsprosses gedeutet werden. Unter „Serialer Spaltung“ versteht man die Erscheinung, daß durch Teilung des Sproßscheidungspunktes einer Axillarknospenanlage zwei bis mehrere Axillarsprosse entstehen. Diese können beiderseits des ursprünglichen Scheitels seitlich (lateral) oder über ihm (adaxial = aufsteigend) oder zwischen ihm und dem Tragblatt (abaxial = absteigend) gebildet werden. Die Kakteenareole neigt zum aufsteigenden Typus.

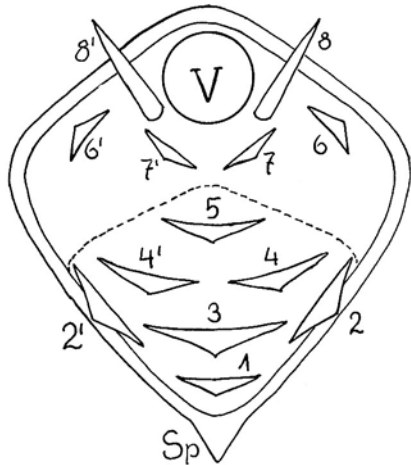


Abb. 5. Diagramm einer blühfähigen Areole von *Leuchtenbergia principis*, als Beispiel einer exzentrischen Areole. Entwicklungsreihe der Dornen (Papierstacheln) durch Numerierung angezeigt. Sämlinge entwickeln nur die Dornen 1, 2, 2' und 3. Ältere, doch noch nicht blühfähige Areolen die Dornen bis zur strichlierten Linie. Sp = Spreitenrudiment des Tragblattes (d. h. der Warze). V = Vegetationsspitze, die zur Blüte auswächst. Die Dornen 8 und 8' sind kurze Pfiemenstacheln.

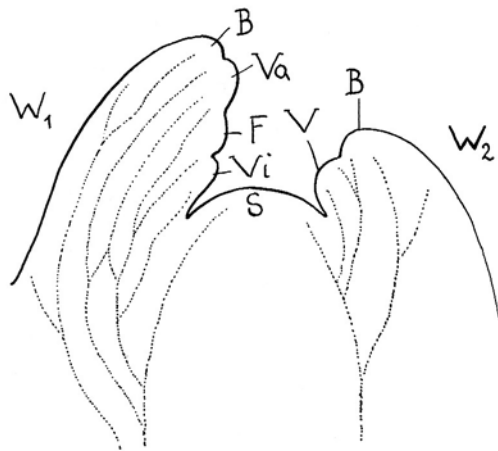


Abb. 6. Schematisierter Längsschnitt durch den Vegetationsscheidungspunkt von *Coryphantha*, zur Darstellung der Serialspaltung des Areolen-Vegetationsscheidungspunktes. S = Sproßscheidungspunkt, W₁ ältere, W₂ jüngste Warzenanlage. B = Spreitenrudimente. V = der noch ungeteilte Areolen-Vegetationsscheidungspunkt von W₂. An W₁: Va = äußerer Teil Stachelbüschel, F = Furchenanlage. Vi = innerer Teil (Axillenanlage des Vegetationsscheidungspunktes) des ursprünglich ungeteilten (V) Areolenanlage. (Nach Ganong.)

Dies kommt darin zum Ausdruck, daß bei hoch abgeleiteten *Cereoideae* der Scheitel des Axillarsprosses so verlagert wird, daß zwischen dem Dornen tragenden Teil und dem zu einem Seitenproß oder einer Blüte auswachsenden Teil eine Furche entsteht, die sich oberseits längs der Warze (= Podarium!) erstreckt („Coryphantha-Stufe“) und schließlich die Serialspaltung schon in einem so frühen Stadium der jungen Anlage vollendet wird, daß ein zur Areole auswachsender abaxialer (äußerer) und ein blütentragender adaxialer (innerer) Teil, die Axille, von vornherein getrennt werden, also keine Verbindungsfurche mehr bestehen bleibt (Mammillaria-Stufe). Daß es sich hier nur um graduelle Verschiedenheiten handelt, erkennt man daran, daß in manchen Gattungen (z. B. *Pelecypora*) die Blüten aus dem oberen Rand der Areole, aus einer Furche oder aus der Axille entstehen können und ferner daran, daß die eigenartigen Drüsendorne der *Coryphantha* Sect. *Glanduligerae* an jungen Pflanzen über dem Stachelbüschel an der Warzenspitze, bei alten (blühfähigen) in der Axille stehen. Dasselbe gilt von den zahlreichen Seitensprossen der *Escobaria* (*Pseudocoryphantha*) *vivipara*.

Fälschlich als „Furchen“ bezeichnete Einfaltungen an der Oberseite eines Podariums können aber auch dadurch zustande kommen, daß durch das sekundäre Wachstum des Podariumgewebes die Areole und evtl. die Podariumoberseite umwallt wird, also gewissermaßen eine Quetschfalte entsteht (z. B. *Gymnocalycium saglionis*). Diese Erscheinung hat also nichts mit der Furchenbildung durch Serialspaltung zu tun.

Dieser verwandt (im morphologischen Sinne, also „homolog“) ist aber die Verlängerung der Areole bis an die nächst folgende, wie sie bei *Echinocactus ingens* und Verwandten sowie bei verschiedenen *Pachycereidinae* (z. B. *Stenocereus marginatus*) vorkommt. (Abb. 7).

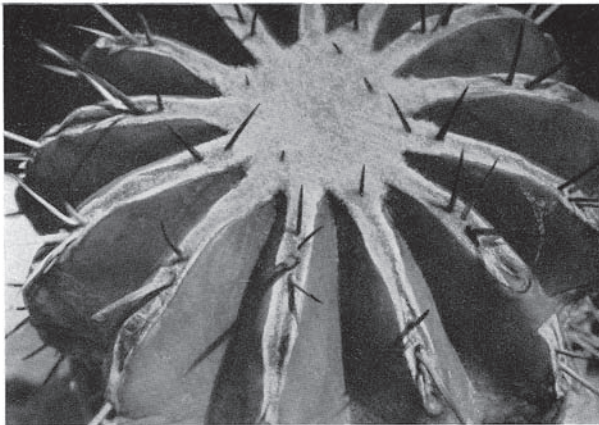


Abb. 7. Scheitel eines jungen *Echinocactus ingens*, die zusammenfließenden Areolen zeigend.

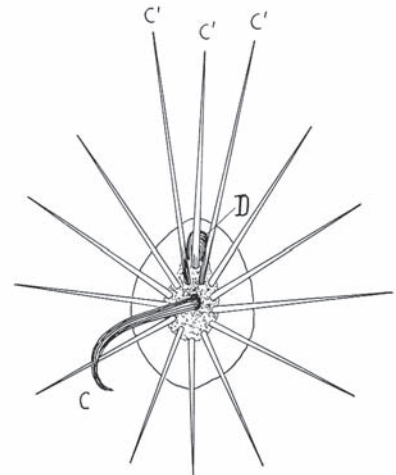


Abb. 8. Areole eines jüngeren *Hamatocactus setispinus*. C der vorstehende hakenförmige Mittelstachel. C' die 3 nach oben gerichteten und in die Ebene der Randstacheln verlegten weiteren Mittelstacheln. D = Drüsendorne.

Die „Stacheln“ der Kakteen sind morphologisch richtig ausgedrückt Dornen, d. h. Organe, an denen außer den Hautgeweben auch tiefere Gewebsteile beteiligt sind. Da sie umgewandelte Blattorgane sind, sind sie als Blattdornen zu bezeichnen. Als solche haben sie ein beschränktes Spitzenwachstum und verlängern sich durch eine Wachstumszone an ihrer Basis, während die Gewebe der Spitze gewöhnlich bereits in ein verhärtetes Dauergewebe übergegangen sind. Junge Dornen brechen daher leicht an der noch weichen basalen Wachstumszone ab. Bei Verhärtung und Übergang in Dauergewebe vermindert sich auch der Wasserhalt des Gewebes, weshalb der ausgereifte Dorn dünner ist als der noch frische und besonders an jungen Dornen die Basis oft verdickt erscheint.

In einigen Fällen verhärtet die Spitze nicht vollkommen und das Längenwachstum bleibt beschränkt. Solche Dornen bleiben mehr oder weniger saftig und scheiden einen Nektar aus (Nektardornen: *Hamatocactus*, *Ferocactus*, *Opuntia*, *Coryphantha*). Abb. 8. Diese an sich auffälli-

ge Erscheinung mag damit in Zusammenhang stehen, daß bei vielen Kakteen (*Hylocereidinae*) extranuptiale Nektardrüsen an den Spreitenrudimenten auftreten. Eine besonders eigenartige Form von Nektardornen findet sich bei den Gattungen *Epithelantha* und *Encephalocarpus*. (Abb. 9). Bei diesen sind an jungen Areolen die beiden obersten Stacheln besonders lang und scheiden an der Spitze ein wasserlösliches Sekret aus, das an der Dornenspitze bleibt und den Dorn „keulenförmig“ erscheinen läßt. Später wird die Spitze bald verstoßen, so daß ältere Areolen keine „keulenförmigen Dornen“ mehr haben.

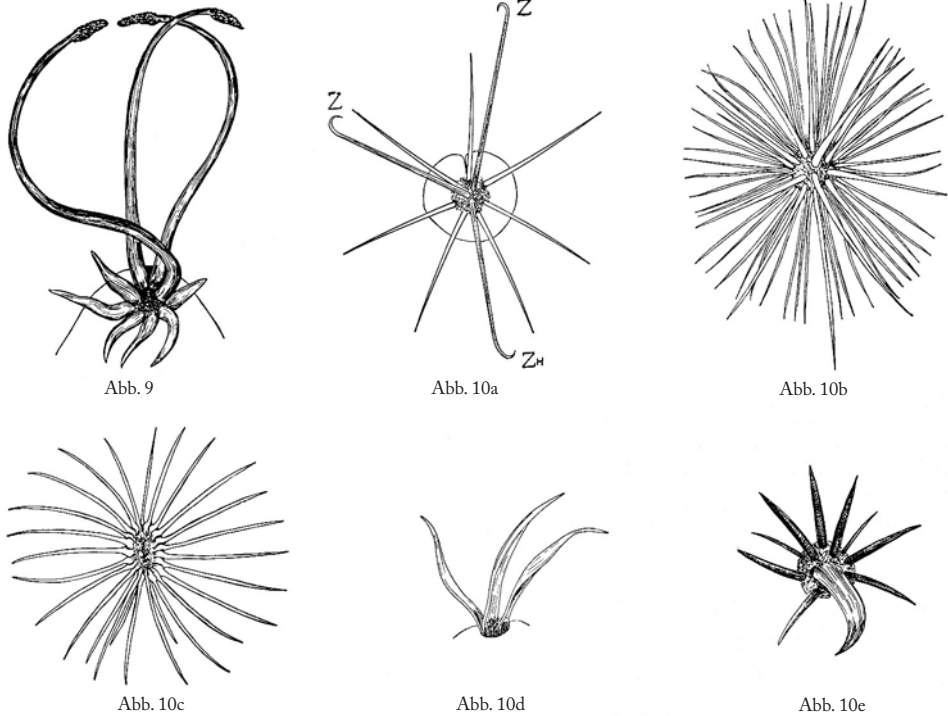


Abb. 9. Areole aus der Scheitelregion von *Encephalocarpus strobiliformis* mit drei noch secernierenden Drüsendornen des *Epithelantha*-Typus.

Abb. 10. Stacheltypen. a) Areole von *Cumarinia odorata* mit 3 Hakenstacheln und nadelförmigen (acicularen) Stacheln. Über der Areole eine Furche erkennbar (*Coryphantha*-Stufe). b) Areole von *Mammilloidia candida*. Innere Dornen nadelförmig, die äußersten Reihen Borstenstacheln. c) Areole einer *Neolloydia*-Art mit kammförmiger (pectinater) Anordnung der Dornen. Nadelstacheln mit verdickter Basis. d) Areole von *Opuntia (Tephrocactus) papyracantha* mit Papierstacheln und dazwischen Glochidenbüscheln. e) Areole von *Ferocactus latispinus* mit Pfriemenstacheln und einem Zungenstachel.

Die Gestalt der Dornen ist überaus vielseitig. Fig. 10 gibt eine Übersicht über die wichtigsten Typen. Besondere Beachtung verdienen die „Hakenstacheln“, zumeist dem nadelförmigen Typus angehörend, bei denen aber in der ersten Entwicklung durch eine noch ungeklärte Hemmungserscheinung die Spitze anhakenförmig zurückgebogen wird, während die spätere (basale) Entwicklung ungehemmt erfolgt und der Stachel im weiteren gerade bleibt. Oft haben eng verwandte „Arten“, richtiger Varietäten derselben Art, Hakenstacheln bzw. nadelförmige Stacheln (verschiedene Mammillarienpaare) oder es treten in ein und derselben, sonst geradestacheligen Gattung an den höchst abgeleiteten Arten Hakenstacheln auf (*Dolichothele surculosa*).

Von der nadelförmigen Gestalt führt weitere Reduktion zu Borsten- und schließlich zu Haarstacheln, die zunächst mehrzellenreihig sind, aber in weitester Reduktion zu einzellreihigen, langen krausen Haaren vereinfacht werden können. Zwischen Dornen („Stacheln“), Borsten und Haarbildungen besteht also kein Wesensunterschied.

Im Gegensatz hierzu ist die Areolenwolle eine Bildung der Oberhautzellen und besteht aus echten Trichomen.

Eine besondere Dornenform sind weiteres die „Glochiden“, die ausschließlich in der Unterfamilie *Opuntioideae* vorkommen. Bei diesen meist sehr feinen dichtstehenden Dornen bleibt der Basalteil weich und sehr abbrüchig, während die Epidermis der verhärteten Teile widerhakig abschülfert. Die in die Haut eingedrungene Glochide sitzt darum sehr fest. (Vorsicht beim Umgang mit Opuntien!). Da auch die starken Dornen der *Opuntioideae* eine ähnliche Oberfläche haben und ebenfalls sehr fest in der Haut stecken bleiben, besteht hier kein prinzipieller Unterschied. Manche der cylindrischen Opuntien besitzen Dornen, die von einer Hälse umgeben sind. Der Ursprung der Hälse ist noch umstritten. („Hosenstacheln“).

Länge und Stärke der Dornen variieren auch innerhalb einer Art, von Individuum zu Individuum, aber weiter auch auf ein und demselben Individuum infolge Änderung der Außenbedingungen, außerordentlich. Ebenso aber auch die Zahl der Dornen einer Areole. (Bei *Copiapoa cinerea* z. B. von 6 — und mehr — bis 1. (P. C. HUTCHISON berichtet [mündliche Mitteilung], daß auf einem Quadratmeter nicht zwei gleiche Individuen gefunden werden können). Auf diese Weise sind zahlreiche „neue Arten“ aufgestellt worden (unter Verschwindenlassen der Übergangsformen), die nicht einmal als Varietäten anerkannt werden können.

Hingegen ist die Anordnung der Dornen in der Areole (das „Areolendiagramm“) weitgehend konstant und erlaubt oft Schlüsse auf verwandtschaftliche Zusammenhänge.

Die Rippenbildungen

Wie in den Schemazeichnungen (Abb. 4) deutlich gemacht wurde, sind die „Podarien“ der *Cactaceae* Unterblätter, deren Spreitenregion in den meisten Fällen bis zum totalen Schwund reduziert sind. In einigen Fällen können allerdings auch an hochabgeleiteten Arten regelmäßig oder ausnahmsweise auch an ausgewachsenen Podarien kleine Blattspitzchen beobachtet werden. Die Rippenzahl ist daher ein Ausdruck der Blattstellungsverhältnisse, d. h. der „Divergenzzahl“.

An jungen Keimpflanzen ist die Blattstellung (= Stellung der Podarien) noch nicht ausgeprägt. Daher zeigen diese zunächst noch nicht zusammenfließende, also freistehende Podarien, d. h. Warzen. Bei Arten mit niedriger Divergenzzahl (Zahl der Geradzeilen) beginnen frühzeitig die Keimlingspodarien zusammenzuzießen und so Rippen zu bilden. Dieser Vorgang kann auch an jungen Seitenprossen, z. B. bei *Cereus* sehr gut beobachtet werden. Jungpflanzen haben meist noch eine geringere Rippenzahl. Diese kann (besonders bei höher abgeleiteten Gattungen bzw. Arten) bei Erstarkung durch spätere Vergrößerung der Divergenzzahl, also durch Einschub weiterer Rippen vergrößert werden. Andererseits können ungünstige Ernährungsbedingungen und Lichtverhältnisse auch zu einer nachträglichen Verminderung der Rippenzahl führen, indem einzelne Rippen einfach ausklingen.

In seltenen Abnormitäten erfährt die Divergenzzahl eine geringe Verschiebung. Dadurch kommen die zu einer Geradzeile gehörigen Podarien nicht mehr senkrecht über einander zu stehen und verschmelzen in Schraublinien („Schraubenkaktus“, Abb. 11). Relativ häufig, besonders bei Arten der Gattung *Cereus* tritt aber eine totale Störung der Divergenz auf, die zu einem ganz unregelmäßigen monströsen Wuchs führt. (Felsenkaktus, *forma monstrosa*).

In der Tribus *Hylocereidinae* sehen wir zwei gegensätzliche Tendenzen oft nebeneinander in eng verwandten Arten oder Gattungen verwirklicht. Die ursprünglichen Arten haben 4—5 bis mehrrippige Äste. Bei höher abgeleiteten Formen kam es zu einer Abflachung der Rippen, teils durch seitliche Verschmelzung benachbarter Podarien, teils auch durch verminderte Sukkulenz kommen, die, bei meist geringer Divergenzzahl, zu vollkommen stielrunden Trieben führt (*Weberocereus*-Arten, *Rhipsalis*-Arten). Im Gegensatz zu dieser Tendenz kann aber die Entwicklung auch zu einer flügelartigen Verbreiterung der Rippen und dann durch Übergang in die $\frac{1}{2}$ -Stellung (zweizeilige Anordnung) zu Flachsprossen führen. (Phyllokakteen. Blattkakteen). Keimpflanzen zeigen in beiden Fällen noch den ursprünglichen „cereoiden“ Wuchs, d. h. deutlich entwickelte Rippen, allerdings in geringer Zahl. Erst die, späteren Sprosse entwickeln die abgeleitete für die betr. Art charakteristische Wuchsform.



Abb. 11. Schraubenkaktus-Form (*Forma tortuosa*) von *Astrophytum ornatum*. (Gärtnerei Flores, Santa Cruz Calif.).



Abb. 12. Langtrieb mit phylloidenartigen (Flachtrieb-) Seitensprossen von *Epiphyllum oxypetalum*. Botanical Garden of the University of California Nr. 53.109.

Beide Entwicklungstendenzen können auch kombiniert auftreten, indem die jungen Sprosse sich zunächst als stielrunde Zweige mit geringster Sukkulenz entwickeln, und dann erst unter Einschränkung der Rippenzahl in Flachsprosse übergehen. Oder es entwickeln sich oft sehr lange (bei *Epiphyllum cartagense* viele Meter lang und wurzelkletternd) Langtriebe, von denen seitlich kürzere Flachsprosse ausgehen. (Abb. 12).

Häufig zeigt sich in der Sproßentwicklung eine deutliche Periodizität. Am bekanntesten ist sie bei *Opuntia*, deren Äste aus runden oder abgeplatteten Gliedern aufgebaut sind, deren Größe weitgehend konstant ist. Auch einige Säulenformen sind deutlich in Zuwachseinheiten gegliedert, z. B. *Dendrocereus* und *Jasminocereus*.

Eine besonders auffällige Gliederung zeigen gewissen Hylocereidinae aus der Sub-Tribus der *Rhipsalidinae* und zwar sowohl an rundsprossigen (z. B. *Hariota*) als auch flachsprossigen

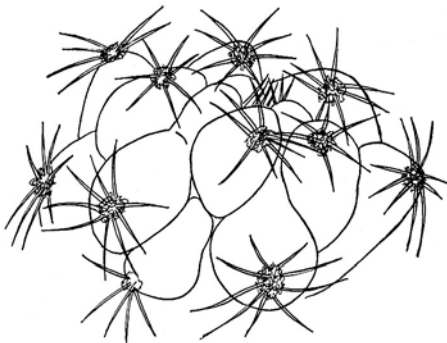


Abb. 13. „*Rebutia*-Typus“ der Entstehung von gehöckerten Rippen mit Querrfurchen bei *Rebutia (Digitorebutia) spec.* Die Podarien sind oberhalb und unterhalb der Areole ziemlich gleich stark entwickelt. Geradzellen noch deutlich.

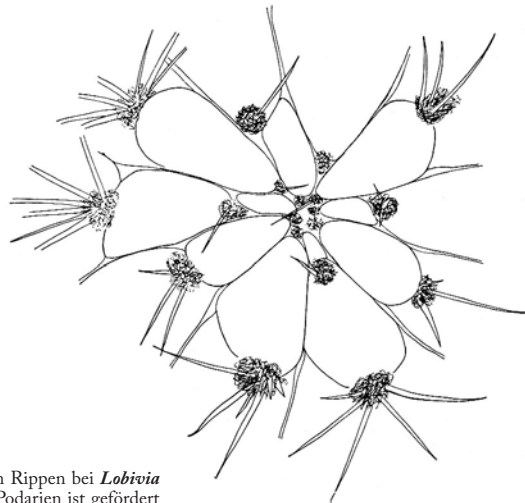


Abb. 14. „*Lobivia*-Typus“ der Entstehung von gehöckerten Rippen bei *Lobivia bermanniana*. Nur der unter der Areole liegende Teil der Podarien ist gefördert und bildet daher große Beihöcker, die infolge leichter Verschiebung der Divergenz schräg verlaufende Querrfurchen zeigen.

(*Zygocactus*, gewisse *Rhipsalis*) Arten. Diese gegliederten *Rhipsalidinae* zeigen am Ende jeder Zuwachseinheit (jedes Gliedes) eine Anhäufung von Areolen, die meist zu einer (fälschlich als „endständig“ bezeichneten) Großareole zusammenschließen, aus der in der Regel Verzweigung und Blütenentwicklung erfolgt. Bei *Hariota clavata* sind sogar überhaupt alle Areolen zu dieser „Großareole“ am Ende des Sproßgliedes vereinigt.

Die Entwicklung der Podarien kann bei der Rippenbildung verschiedene Gestaltung hervorbringen. Gerade Rippen kommen dadurch zustande, daß die Podarien sich gleichmäßig hoch entwickeln. Flachsprosse zeigen in diesem Falle einen glatten Rand (z. B. *Epiphyllum macropterum*). Ist der, die Areole tragende Teil des Podariums stärker erhöht, so sind die Rippen in verschiedener Weise gekerbt, bei relativ später Vereinigung der Podarien bleibt dann eine mehr oder weniger deutliche Quersfurche bestehen. (Abb. 13). Häufig ist aber der unterhalb der Areole liegende Teil des Podariums stärker gefördert, was zu unter der Areole liegenden Höckern führt (*Gymnocalycium*, *Neowerdermannia*). Bei leichter Verschiebung in der Divergenz und großer Rippenzahl kommen dann beilförmige Höcker und eventuell Schrägfurchen zwischen ihnen zustande (Abb. 14. Lobivia-Typus).



Abb. 15. Sproß von *Epiphyllum chrysocardium*. An der noch wachsenden Spitze erkennt man die Entwicklung der laubartigen Podarien, im älteren Teil in den Achseln der Podarien, dicht an der Mittelachse, die Areolen (helle Punkte). Botanical Garden of the University of California, Berkeley Nr. 54.1242. Clonotypus der Species!)

Diese Förderung des abaxialen Teiles des Podariums kann bei Flachsprossen in verschiedenen Entwicklungsstufen der *Hylocereidinae* eine höchste Ausbildung erfahren. So bei *Werckleocereus imitans*, *Cryptocereus anthonyanus*, *Epiphyllum anguliger* und in höchster Vollendung bei *Epiphyllum chrysocardium*. (Abb. 15). Bei all diesen Arten ist der Flachsproß tief eingeschnitten und trägt die Areolen in der Kerbe zwischen den Flachsproßlappen. Bei *Epiphyllum chrysocardium* aber reicht der Einschnitt bis an die Achse des Sprosses und die Lappen sind geradezu laubartig entwickelt. Die Areolen stehen hier also direkt an der Mittelachse und der Flachsproß sieht, wenn unverzweigt, verblüffend einem Farnwedel ähnlich.

Warzenbildung

Zufolge des „Gesetzes der Verkürzung der vegetativen Phase“ (Buxbaum, F., Das Gesetz der Verkürzung der Vegetativen Phase in der Familie der Cactaceae. Österr. Bot. Zeitschr. 103, 1956, S. 353-362), leiten viele Linien der Kakteen schließlich zu Formen über, in denen die

Blühreife gewissermaßen schon im Sämlingshabitus, d. h. ohne Verschmelzung der Podarien zu Rippen eintritt, also auch an der blühreifen Pflanze nur Warzen auftreten. Verursacht wird diese Erscheinung dadurch, daß schon frühzeitig die Divergenzzahl so groß wird, daß keine Geradzeilen mehr zustande kommen. D. h. die Abstände von zwei in Geradzeile über einander stehender Podarien wird so groß, zugleich der seitliche Abstand zwischen zwei Geradzeilen so klein, daß sie nicht mehr verschmelzen können, weil der große Zwischenraum durch die Podarien der benachbarten Geradzeilen überschritten wird. Zugleich werden die Podarien infolge der dichten Stellung gezwungen, sich mehr in die Höhe, als zur Warzenform zu entwickeln. Zunächst, bei noch kleineren Divergenzzahlen können leicht schräge übereinanderstehende Podarien noch einigermaßen verschmelzen, wodurch es zur Anordnung der Warzen in leicht schräg verlaufende Rippen kommt (z. B. manche *Thelocactus*-Arten). Auch die Querfurchenbildung kann gewissermaßen als Vorstufe betrachtet werden, da sie eine geringere Verschmelzung (spät einsetzende Verschmelzung) anzeigt. Bei höheren Divergenzzahlen sind die Podarien aber genau so gestellt, wie die ebenfalls mit hohen Divergenzzahlen angeordneten Schuppen eines Koniferenzapfens. Die Geradzeilen sind durch die Zwischenschaltung der benachbarten Geradzeilen unterbrochen und die Stellung der Podarien kann nur mehr in gegensätzlich verlaufenden Schrägzeilen ausgedrückt werden.

Eine Ausnahme bildet hier *Echinofossulocactus* bei dem die sehr schmal bleibenden Podarien sich dennoch trotz des großen Abstandes zu außerordentlich dünnen Rippen longitudinal verlängern. Infolge der hohen Divergenzzahlen sind diese Rippen aber sehr zahlreich und tragen nur sehr wenige Areolen in sehr großem Abstand. — Die nahe Verwandte Gattung *Coloradoa* hat breitere Podarien und daher Warzen.

III. Der Gesamthabitus

Im Gesamthabitus tritt das Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase am auffälligsten in Erscheinung, indem die Vereinfachung vom Wuchs einer typischen zweikeimblättrigen Holzpflanze (Laubbaum, Strauch, Kletterstrauch), der in der Gattung *Pereskia* verwirklicht ist, in Verringerung der Verzweigung, Verkürzung der Internodien und Übernahme eines Großteils der Assimilationstätigkeit durch den Sproß selbst zunächst zu rutenförmigem Wuchs mit geringer Sukkulenz, weiter unter Steigerung der Sukkulenz zur Säulenform der anfangs noch mehr oder weniger zahlreichen Äste und weiter, unter fortschreitender Einschränkung der Verzweigung, zur Kandelaberform und zur einfachen Säule führt. Die weitere Verkürzung der vegetativen Phase führt nun zur Bildung von Kurzsäulen und zur Kugelform, die schließlich zu Zwergformen überleitet.

Die einzelnen Faktoren, die den Habitus bestimmen, sind, genau genommen, dieselben, wie bei allen Dicotylen, jedoch modifiziert durch die besonderen Charaktere des Kakteensprosses, insbesondere durch die Einschränkung der Verzweigung. Wir können folgende gestaltbestimmende Faktoren feststellen:

1. Längenwachstum des Primärsprosses
2. Longitudinale Symmetrie des Primärsprosses
3. Akrotonie, Mesotonie oder Basitonie der Verzweigung
4. Longitudinale Symmetrie der Äste und Periodizität der Sukkulenz
5. den Verzweigungswinkel und
6. Radiale oder bilaterale Symmetrie der Sprosse.

Zu diesen, in der Pflanze selbst bedingten Faktoren kommen noch als beeinflussende Außenfaktoren die Lichtwirkung auf den Verzweigungswinkel und der Einfluß des Geotropismus.

Starkes Längenwachstum des Primärstammes führt zur „cereoiden“ Wuchsform, d. h. je nach dem Verhältnis zum Dickenwachstum, zu rutenförmigen oder säulenförmigen Sprossen. Im Zuge der Verkürzung der vegetativen Phase bleibt jedoch bei höher abgeleiteten Formen das Längenwachstum im Verhältnis zum, primären Dickenwachstum gering. Die Folge sind Kurzsäulen (Abb. 16). Zunächst bleibt diese Wuchsform kugelförmig, indem die Zunahme der



Abb. 16. *Ferocactus acanthodes* im Desert Botanical Garden of Arizona, als Beispiel für kurzsäulige Wuchsform. (Photo Buxbaum)

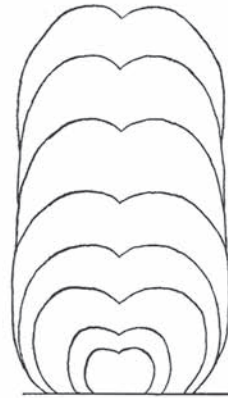


Abb. 17. Schema für den Wuchs kurzsäuliger Formen.

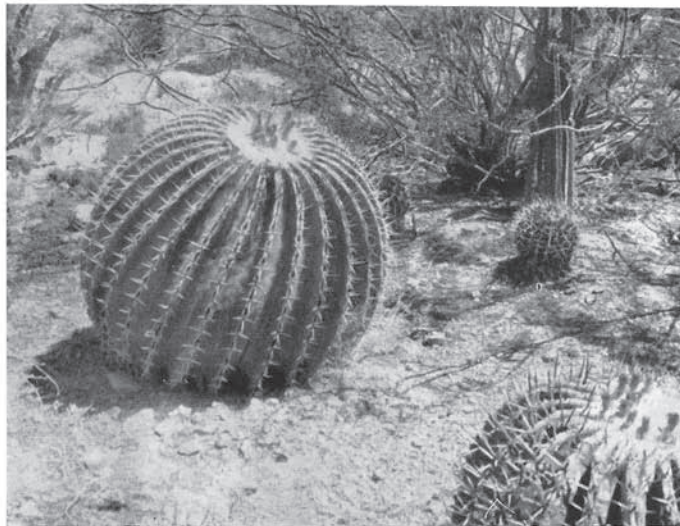


Abb. 18. Beispiel für Kugelform: *Echinocactus ingens* im Desert Botanical Garden of Arizona. Erst in sehr hohem Alter wird auch dieser kurzsäulig. (Photo Buxbaum)

Sukkulenz über das Längenwachstum überwiegt. Dann aber, nach Erreichen einer gewissen, maximalen Dicke, erfolgt ein sehr langsames Längenwachstum, das zu oft mächtigen Kurzsäulen führt (Beispiel: *Echinocactus grandis*). Das Schema Abb. 17 zeigt diesen Wachstumsvorgang. Bleibende Kugelform kommt dann zustande, wenn dem Längenwachstum ständig eine äquivalente Zunahme der Sukkulenz entspricht, (Abb. 18) oder, z. B. bei Mammillarien,

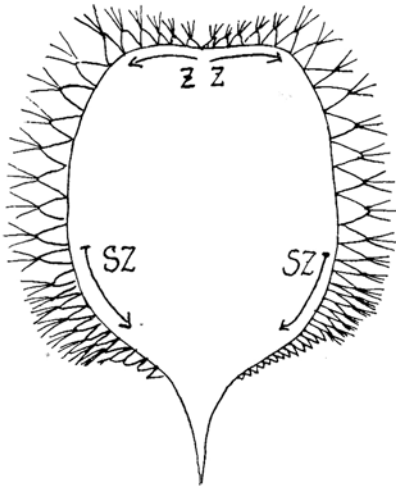


Abb. 19. Schema der Zuwachszone ZZ und der Schrumpfungszone SZ bei einer *Mamillaria*.

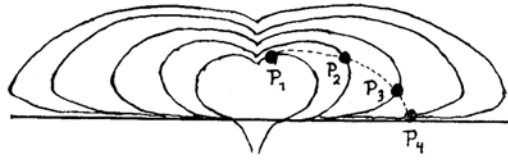


Abb. 20. Schema des scheibenförmigen Wachstums. Ein ursprünglich scheidelnaher Punkt P_1 wird durch den Zuwachs immer weiter verlegt P_2, P_3 , bis er an die Unterseite gelangt (P_4).

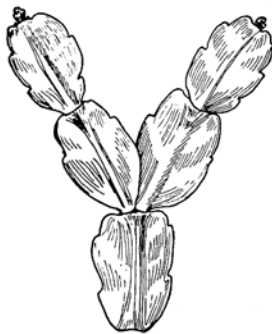


Abb. 21. Longitudinale Symmetrie:
Gegliedertes Flachspröß von *Zygodactylus*.



Abb. 22. Longitudinale Symmetrie:
Gegliedertes Rundsproß von *Hatiora salicornioides*.

dadurch, daß dem Zuwachs in der Scheitelregion eine Schrumpfung in der Basalregion gleichläuft (Schema Abb. 19). Durch Lichtmangel zu lang gewordene Kakteen können durch diesen Vorgang sogar, natürlich erst wenn in guter Beleuchtung stehend, wieder kürzer werden. In einigen Fällen überwiegt die Zunahme des Durchmessers derart über das Längenwachstum, daß der Sproß sich schließlich scheibenförmig auf dem Boden ausbreitet (Schema Abb. 20). (Beispiele: *Discocactus*, *Homalocephala*).

Die Longitudinale Symmetrie äußert sich bei den Kakteen häufig in einer ausgeprägten Periodizität des primären Dickenwachstums (der Sukkulenz), wie besonders auffallend in der Gliederung der Opuntien, aber auch in periodischen Einschnürungen säulenförmiger Stämme und Äste (*Jasminocereus*, *Cereus*), sowie in der Gliederung der Rund- und Flachsprosse gewisser Rhipsaliden (*Linea Zygodactylus*), z. B. bei *Zygodactylus* und *Hatiora*. (Abb. 21, 22). Bei manchen Säulenformen ist sie durch einen auffallenden Wechsel in der Bereifung gekennzeichnet, die dadurch spitzbogenförmige Zeichnung des Stammes bewirkt, bei den pectinaten Echinocereen durch Wechsel in der Stachelfärbung („Regenbogenkaktus“) erkennbar.

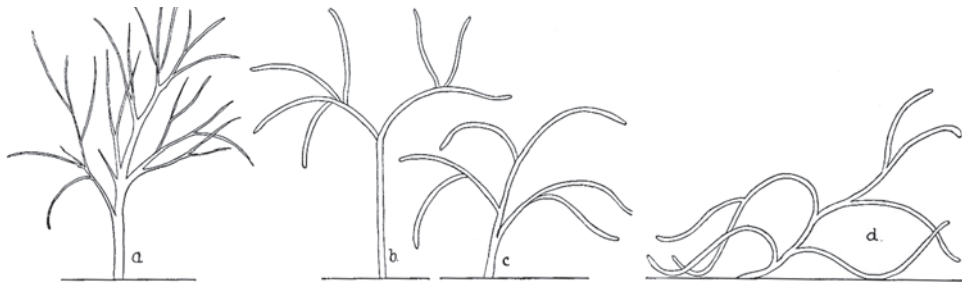


Abb. 23. Wuchstypen dünntriebiger Kakteen mit mesotoner Verzweigung. a) Reiche Verzweigung und Stammbildung, Typus: *Harrisia gracilis* b) Verdickte Zweige bei verminderter Verzweigung, Typus: *Harrisia nasbii*. c) Strauch mit überhängenden Ästen, Typus: *Acanthocereus*. d) Kriechender bis aufsteigender Strauch, Typus: *Eriocereus ascendens*.

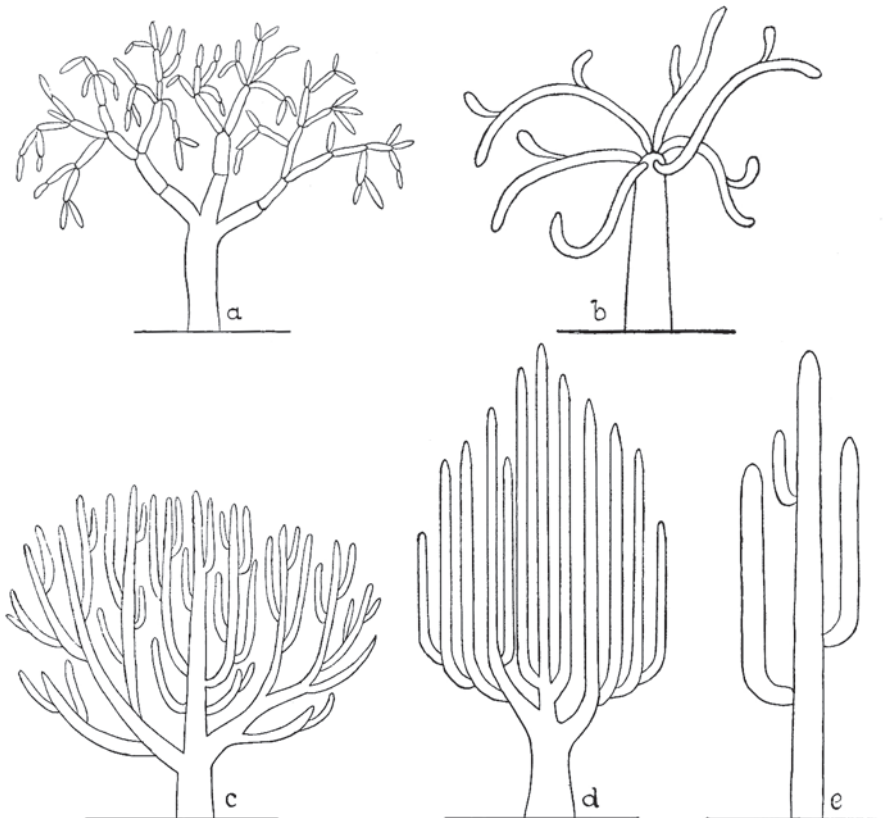


Abb. 24. Schema der Kronen- und Kandelaberbildung hochsukkulenter Arten bei Acrotonie (a, b) bzw. Mesotonie (c, d). a) Starke acrotonie Verzweigung bei gegliederten Ästen und geringer mechanischer Festigkeit, Typus: *Dendrocereus nudiflorus*. b) Baum mit determiniertem Längenwachstum des Hauptstammes und geringer acrotoner Verzweigung, Typus: *Browningia candelaris*. c) Reiche mesotonische Verzweigung mit starken Ästen, Typus: *Escontria chiotilla*. d) Übergang von mesotonischem Hauptstamm zu Basitonie der Äste, dadurch hohe Säulenkronen auf einem Stamm, Typus: *Lemaireocereus weberi*. e) Sehr geringe mesotonische Verzweigung bei hoher Sukkulenz, Kandelaberform, Typus: *Carnegiea gigantea*.

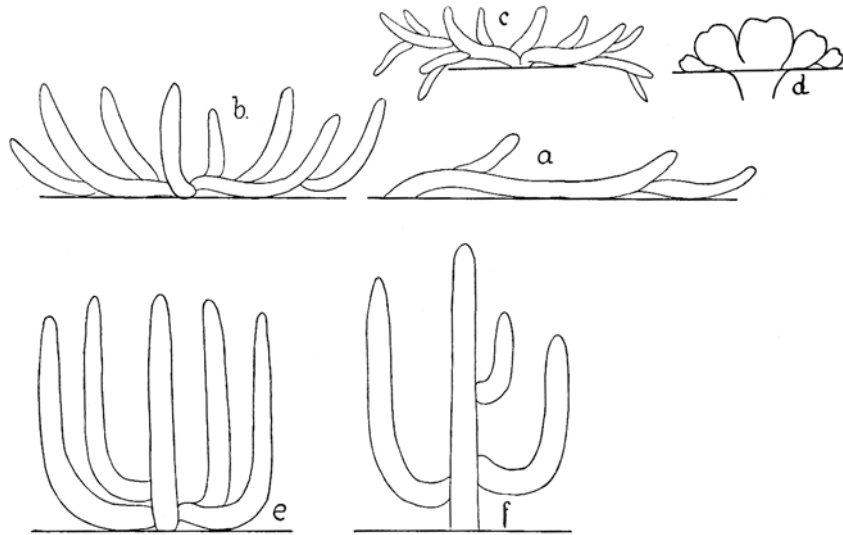


Abb. 25. Schema der Entwicklung von niederliegenden hochsukkulenten Säulenformen zu Rasenformen bzw. niederen Kandelabern. a) Liegende Säule des *Machaocereus eruca*. b) Aufsteigende Säulenrasen (*Trichocereus huascha*). c) Rasen von niederliegenden Kurzsäulen (Basitonie und Mesotonie) *Chamaecereus silvestrii*. d) Rasenwuchs von Kugelformen (*Rebutia*). e) Basitonische aufrechte Säulen (*Neoraimondia*). f) Niedrige mesotonische Kandelaber (*Trichocereus terscheckii*).

Besonderen Einfluß auf die Gestalt der Kakteen hat die akrotone (an der Spitze der Zuwachseinheiten), basitone (an der Basis der Zuwachseinheiten) oder mesotone (aus mittleren Knoten [Areolen]) Art der Verzweigung. Akrotonie der Verzweigung führt zur Bildung eines Stammes und kronenartiger Verzweigung, unter Umständen aber auch zu stockwerkartigem Bau, z. B. bei *Cylindropuntien* (Schema Abb. 23). Mesotonie führt zu niedrigen Kronen, eventuell zu Kandelaberformen (Schema Abb. 24) und Basitonie zu orgelpfeifenartigem („Organos“) bis rasenförmigem Wuchs. (Schema Abb. 25). Ein schönes Beispiel für Mesotonie liefert *Carnegiea gigantea* (Abb. 26), *Cereus peruvianus* (Abb. 27) und *Machaerocereus gummosus* (Abb. 28) für Basitonie *Trichocereus thelogonus* (Abb. 29). Akrotonie ist besonders schön bei den *Cylindropuntien* ausgebildet, bei denen am Ende jeder Zuwachseinheit des Hauptsprosses ein Scheinwirtel von Ästen entspringt. Diese sehr primitive Wuchsform ist auch bei *Leptocereus* gut zu sehen, der damit ein hohes stammesgeschichtliches Alter erkennen läßt.

Der Verzweigungswinkel hat besonders auf den Habitus stark verzweigter Strauchformen, z. B. der *Rhipsalis*-Arten, einen wesentlichen Einfluß.

Für gewöhnlich zeigen die Kakteensprosse radiale Symmetrie, d. h. sie sind rund um eine Achse gleichmäßig entwickelt. Vollkommen ist diese radiale Symmetrie allerdings nur bei jenen wenigen Arten, bei denen wirtelige Anordnung der Areolen festgestellt werden konnte, da sonst die spiralig angeordneten Areolen natürlich keine absolute Symmetrie erlauben. Bilaterale Symmetrie zeigt sich durch Abplattung bei den Flachsprossen der *Opuntien* und von *Zygocactus opuntioides*.*)

*) Meine Untersuchungen ergaben, daß die Gattung *Epiphyllanthus* nicht von *Zygocactus* getrennt werden kann. Es ergeben sich daher folgende Neukombinationen:

- Zygocactus opuntioides* Loefgr. (Syn.: *Epiphyllanthus obovatus* [Engelm.] Britt. et Rose)
- Zygocactus microsphaericus* (Engelm.) F. Buxb. (Syn.: *Zygocactus obtusangulus* Loefgr.)
- Zygocactus candidus* Loefgr.

Die richtige Eingliederung der Arten zu *Zygocactus* durch LOEFGREN ist leider z. T. durch die Priorität der Namensgebung vor LOEFGREN verdeckt.

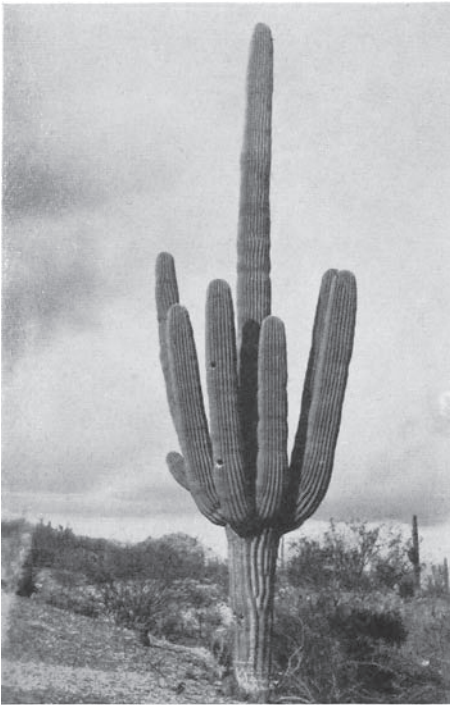


Abb. 26. Kandelaber von *Carnegiea gigantea* in Arizona.

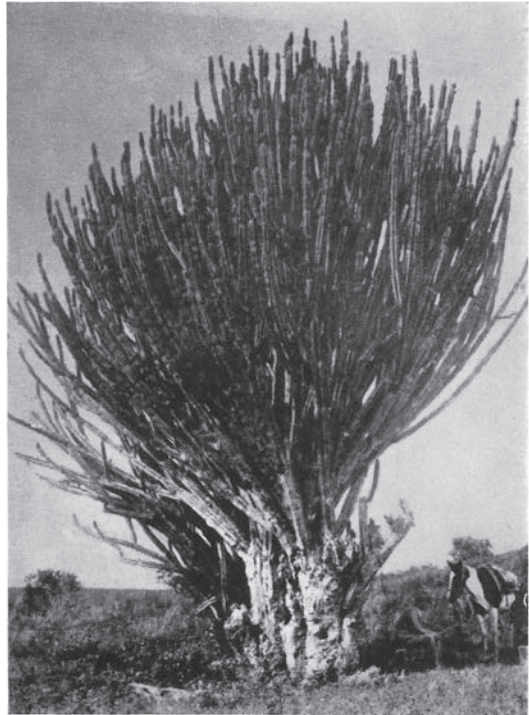


Abb. 27. Dichte Kandelaberkrone von *Cereus peruvianus*.
(Aus der Bildersammlung des Bot. Inst. d. Univ. Wien)



Abb. 28. Strauchiger Wuchs von *Machaocereus gummosus*.
(Bildersammlung des Bot. Inst. d. Univ. Wien)



Abb. 29. Basitone Verzweigung bei *Trichocereus theloganus*
(Bot. Garten d. Univ. of Calif. Nr. 38.310. Photo Buxbaum)

Bei den „Blattkakteen“ kommt die bilaterale Symmetrie durch die zweizeilige Anordnung der Areolen zustande. Eine sehr auffallende bilaterale Ausbildung der Äste, die durch Geotropismus (vielleicht auch Heliotropismus) hervorgerufen wird, kann man an *Acanthocereus* beobachten. Äste von *Acanthocereus*, die durch den bogenförmigen Wuchs eine horizontale Lage einnehmen, reduzieren die an der Unterseite des Astes liegenden Rippen. Damit erinnert deren Wuchs sehr an die Ausbildung der kletternden Sprosse von *Deamia testudo*, bei der jedenfalls Heliotropismus die Reduktion der dem Stützbaum anliegenden Rippen verursacht. (Abb. 30).

Besondere Beachtung verdient eine Verzweigungsart, die bei verschiedenen Arten von *Mammillaria* beobachtet werden kann. Bei diesen wächst der Scheitel plötzlich in einer Richtung in die Breite, so, wie wenn die Pflanze kammförmig werden wollte. Es bleiben aber schließlich nur die beiden Außenteile des Vegetations Scheitels aktiv, so daß nun zwei Scheitel vorhanden sind, (Abb. 31) die sich entweder normal weiterentwickeln (dichotome Teilung!) oder aber normal zur ersten Verbreiterungsebene abermals in die Breite gezogen werden und so schließlich zur Bildung von vier gleichwertigen Köpfen führen. Das bekannteste Beispiel dieser Vierköpfigkeit ist *Mammillaria parkinsonii*.

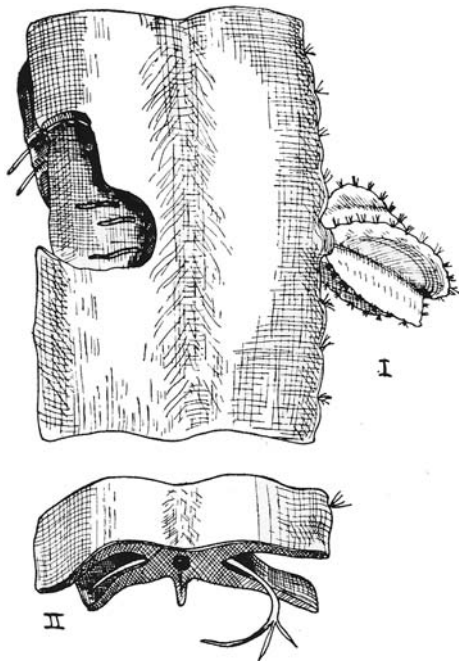


Abb. 30. Bilaterale Symmetrie bei *Deamia testudo*. I. Ansicht von oben; rechts die oberste Rippe abgehoben, um die zwischen den Rippen entspringenden Adventivwurzeln zu zeigen. II. Querschnitt durch den kletternden Sproß: Die dem Stamm anliegende Rippe sehr reduziert. (Nach Troll)

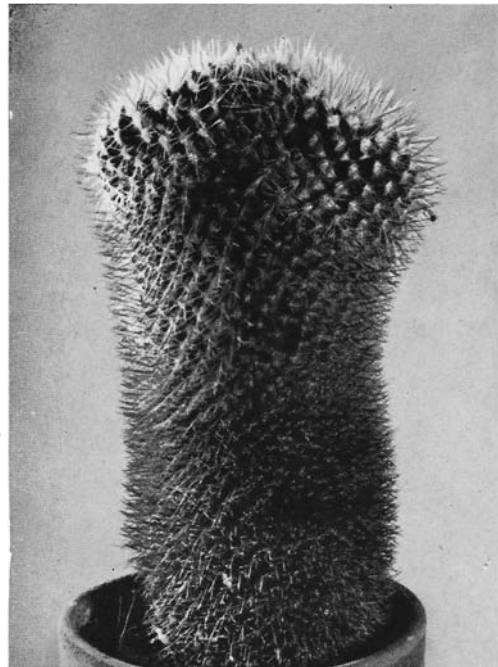


Abb. 31. Dichotome Scheitelteilung bei *Mammillaria rhodantha v. sulphurea*. (Photo v. Rotz, Zug)

Die Sämlingsformen

Während die Sämlinge der *Pereskia*-Arten sich in keiner Weise von jenen anderer Dicotyledonen unterscheiden (Abb. 32), geht im Zuge der Höherentwicklung der Übergang zu hochsukkulenten Formen rasch vor sich, wobei sich bestimmte Linien bald unterscheiden lassen. Die noch auf niedriger Stufe stehenden *Opuntioideae* haben noch ein nicht sukkulentes Hypokotyl und große, wenig fleischige Keimblätter (Abb. 33). Das Epikotyl ist aber bereits sukkulent. Unter den *Cereoideae* zeichnen sich die primitiveren Gattungen der *Hylocereideae* durch schlankes

Abb. 32. Junger (a) und älterer (b) Keimling von *Pereskia grandifolia* (nach Troll)
w = Wurzel, H = Hypokotyl, Co = Keimblätter, P = erste Laubblätter.

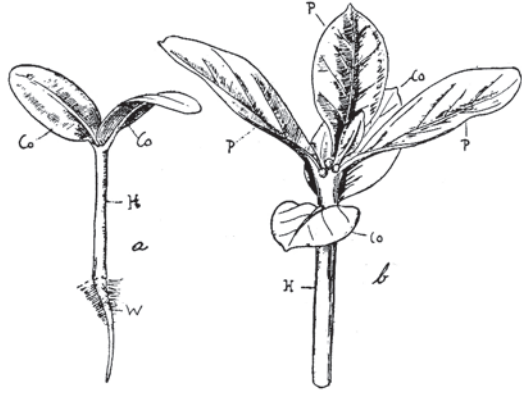


Abb. 33. Sämlingsentwicklung von *Opuntia rafinesquei*. a) Austreiben aus dem Samen. b) Keimling vor Heranwachsen des Epikotyls. c) die „plumula“ (= Epikotylknospe) zwischen den Keimblättern. d) das sukkulente Epikotyl ist bereits herangewachsen.

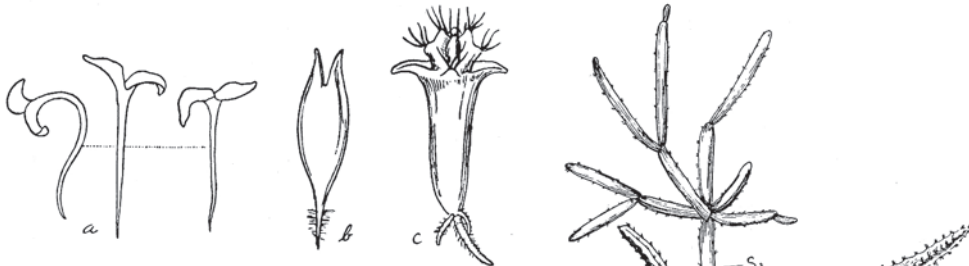
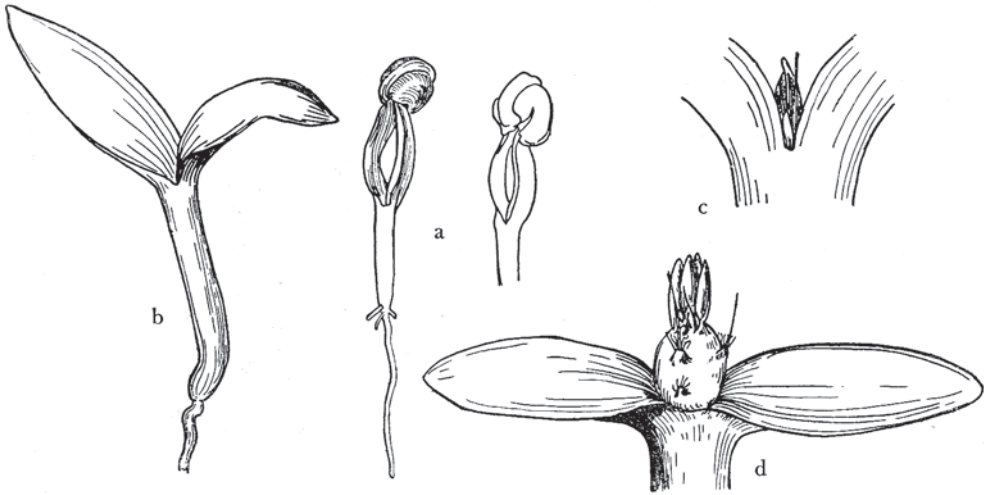


Abb. 34. Sämlinge von a) *Epiphyllum* (= *Phyllocactus*)
b, c) *Rhipsalis cassytha*. (a nach Berger, b, c nach Irmisch)

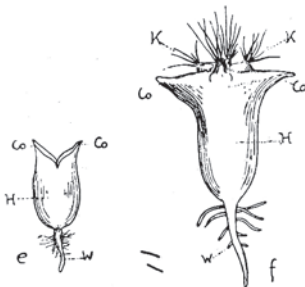


Abb. 36. Keimlingsstadien v. *Eriocereus bonplandii*.
W = Wurzel, H = Hypokotyl, Co = Keimblätter,
K = Kotyledonarknospen (d. h. die Areolen in den Achseln der Keimblätter. (Nach Troll)

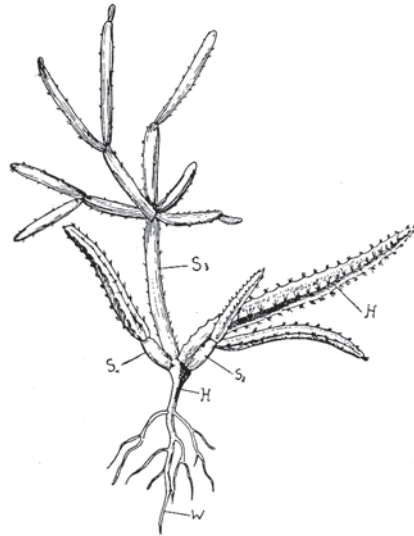


Abb. 35. Jungpflanze von *Rhipsalis cassytha*.
H = Hypokotyl und Hauptstöß, S₁, S₂, S₃, S₄
Seitensprosse. Erst S₃ hat den typischen Rhipsalischarakter, H, S₁ und S₂ sind noch „cereoid“. (Nach Irmisch)

Hypokotyl und große Keimblätter aus, während bei den hochabgeleiteten Gattungen dieser Tribus, z.B. bei *Rhipsalis*, ebenfalls schon am Keimling die Sukkulenz deutlich wird (Abb. 34). Tatsächlich entwickeln die Rhipsaliden, die später eine geringe Sukkulenz zu haben scheinen, in der Jugend zunächst „cereoide“ Sprosse und erst später den Habitus, der als „Korallenkaktus“ bezeichnet wird, und lassen damit erkennen, daß dieser ein abgeleiteter Typus ist (Abb. 35). Ihre Keimlinge ähneln tatsächlich sehr jenen von *Eriocereus* (Abb. 36).

Bei anderen, hochabgeleiteten Tribus der *Cereoideae* (soweit untersucht) ist schon der Sämling der primitiven Gattungen hochsukkulent, indem die Sukkulenz bereits von den Keimblättern allmählich auf das Hypokotyl übergeht (Abb. 37). Die Keimblätter werden dabei fortschreitend mit der Entwicklungshöhe immer mehr reduziert und bilden in den höchsten Ableitungsstufen nur noch kleine Höcker, die bei manchen Entwicklungslinien noch als kleine Wulste oder Spitzchen auch nach Entwicklung des Epikotyls erkennbar sind, in anderen aber dann ganz abgeebnet werden (Abb. 38).

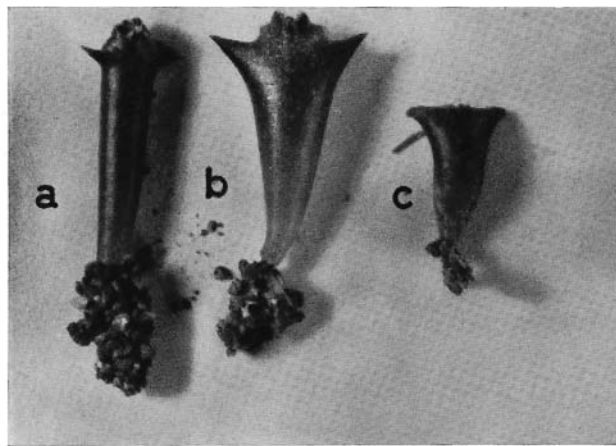


Abb. 37. Keimlinge von a) *Monvillea rhodoleucantha*, b) *Cereus huntingtonianus*, c) *Eriocereus guelichii*.

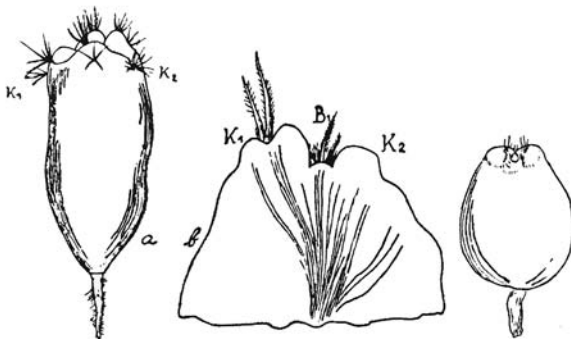


Abb. 38. Keimlingsstadien und Scheitellängsschnitt des Keimlings von *Mammillaria rhodantha*. K₁, K₂ die zu Höckern reduzierten Keimblätter, B₁ erstes Podarium. (Nach Weisse)

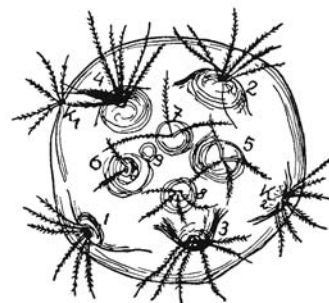


Abb. 39. Anordnung u. Entstehungsfolge der Podarien am Keimling von *Mammillaria mutabilis*. (Nach Weisse)

Die ersten Blattanlagen (Podarien) sind bei den Sämlingen in disperser (spiraliger), selten wirteliger, Stellung angeordnet und fließen auch bei später gerippten Arten nicht zu Rippen zusammen. (Abb. 39). Eine Ausnahme bildet *Astrophytum asterias*. Beachtenswert ist der Umstand, daß, insbesondere bei Gattungen mit basitoner Verzweigung, auch die Keimblätter ihre Axillarsprosse als Areolen entwickeln. Bei Zerstörung des Scheitels des jungen Epikotyls wachsen diese Axillarsprosse regelmäßig aus.

In der Linea *Strombocacti* zeichnet sich jener Entwicklungsast, der sich von *Leuchtenbergia* ableitet durch lange, fast zylindrische Warzen schon an den Sämlingen aus, auch bei jenen Arten, deren Warzen bei den ausgewachsenen Individuen relativ kurz sind (*Ariocarpus* Subgenus *Roseocactus*). Jedoch nur an der relativ sehr primitiven *Leuchtenbergia* sind die Keimblätter noch deutlich. (Abb. 40).

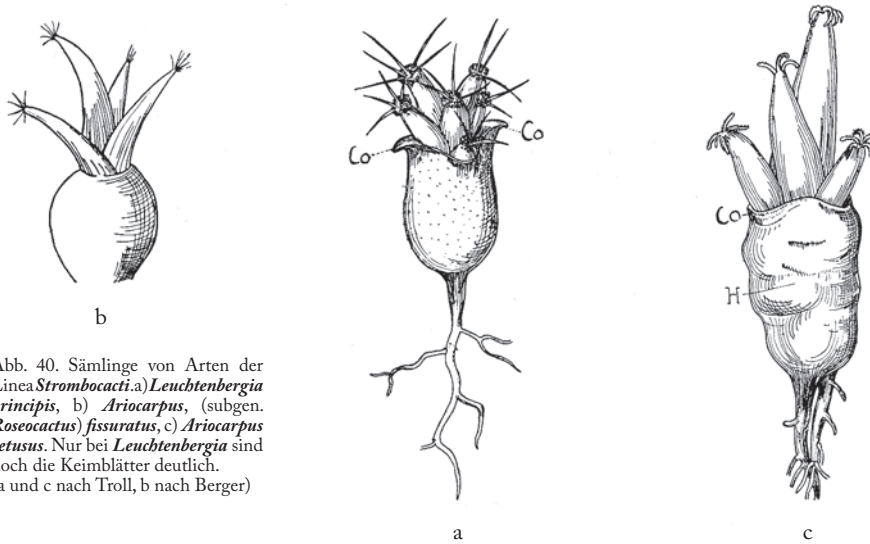


Abb. 40. Sämlinge von Arten der Linea *Strombocacti*. a) *Leuchtenbergia principis*, b) *Ariocarpus*, (subgen. *Roseocactus*) *fissuratus*, c) *Ariocarpus retusus*. Nur bei *Leuchtenbergia* sind noch die Keimblätter deutlich. (a und c nach Troll, b nach Berger)

II. Blüte *)

I. Grundlagen

Die Unkenntnis der morphologischen Gesetzmäßigkeiten, die die Entwicklung der Kakteenblüte beherrschen, war der entscheidende Grund nicht nur des Rätselratens über die Abstammung dieser Pflanzenfamilie, sondern auch so gut wie aller Irrtümer in der systematischen Gliederung der Familie selbst. Erst die grundlegenden morphologischen Arbeiten von BUXBAUM haben einesteils die Stammesgeschichte der Familie aufgeklärt und ihre Abstammung von den Phytolaccaceen bewiesen und andererseits die Möglichkeit geboten, in der Entwicklung der Blüte innerhalb der Familie klare Linien aufzudecken. Da das Hauptwerk BUXBAUM'S (Morphologie of Cacti I—III Pasadena Calif. 1951—1955) englisch verfaßt ist, soll hier erstmalig in deutscher Sprache diese wichtige Grundlage jeder weiteren Kakteenforschung eingehender behandelt werden. Dies umso mehr, als die Morphologie der Kakteenblüte auch für den ernsteren Liebhaber sehr interessant ist.

Da zum Verständnis hochabgeleiteter Blüten stets die Ursprungsform wesentlich ist, muß in diese Betrachtung auch der Vorläufer der Kakteenblüte, die Blüte von *Phytolacca*, mit einbezogen werden.

A. Blütenachse und Entwicklung der Blütenorgane

Die entscheidende Rolle in der Gestaltung der Kakteenblüte spielt die Blütenachse, d. h. der Sproßteil, der die Organe der Blüte ragt.

Beiden Phytolaccaceen, als jener Familie der *Centrospermae*, von der sich sowohl *Cactaceae* als auch die anderen Centrospermenfamilien ableiten lassen, ist die Blütenachse eine Verbreiterung des Blütenstieles (Abb. 41, 42), die in der Mitte eine kegelförmige Vorwölbung trägt, an welcher die Fruchtblätter (Carpelle) aufsitzen. Dicht unterhalb dieser Erhebung liegt ein rings verlaufender Saum, der den inneren Staubblattkreis trägt, so daß diese „am Grunde verwachsen“ erscheinen. Dieser, die Primärstaubblätter tragende Achsensaum ist von besonderer Bedeutung in der Morphologie der Kakteenblüte, da er in verschiedener Abwandlung auch bei vielen Kakteenblüten auftritt. Bei vielen *Phytolacca*-Arten ist noch ein weiterer Staubblattkreis angelegt. Dieser entsteht aber sekundär infolge Erweiterung des Zwischenraumes zwischen dem, die Primärstaubblätter tragenden Achsensaum und der Blütenhülle, also außerhalb des Primärkreises und daher in centrifugaler Richtung. Diese Sekundärstaubblätter sind aber, da nicht dem Achsensaum entspringend, nicht untereinander verbunden. Die Blütenhülle ist bei *Phytolacca* „einfach“ d. h. es sind nur Sepalen ausgebildet, wenn auch petaloid gefärbt. Stammesgeschichtlich müssen die Sepalen als auf die Blütenachse gerückte Blattorgane, also als aneinandergerückte Hochblätter angesprochen werden. Dies ist darum sehr wichtig, weil durch Einbeziehen weiterer Internodien in die Bildung der Blütenachse auch die Zahl der Blattorgane der Blütenhülle vermehrt wird und weiteres, weil eben dieser Umstand das Auftreten von Axillarknospen in der Kakteenblüte — der Areolen — erklärt.

Bei den *Mesembryanthemaceae* erfolgt nämlich die Vermehrung der Organe der Blütenhüllblätter durch Umwandlung von Sekundärstaubblättern (Staminalkorolle).

In der Entwicklung der Kakteenblüte ist nun charakteristisch, daß die scheibenartige Verbreiterung der Blütenachse, die unterhalb des Saumes mit den Primärstaubblättern bei den *Phytolacca*-Arten die Sepalen trägt, zu einer Röhre (Receptaculum) auswächst, und dabei die schon bei den primitivsten Cactaceen, *Pereskia*, in die Blüte einbezogenen weiteren Internodien, in die Receptaculumbildung mit einbezogen werden. Erst in den höchsten Entwicklungsstufen erfolgt dann oft wieder eine Reduktion sowohl der Internodienzahl als auch des Achsencharakters der „Röhre“, wodurch höchste Ableitungsstufen verschiedener Entwicklungslinien einander sehr ähnlich werden.

*) Die Morphologie der Wurzel, die an das Kapitel „Sproß und Wurzel“ anschließen sollte, wird auf einen späteren Erscheinungszeitpunkt verschoben, da am Botanischen Institut der Universität von Mainz gegenwärtig experimentelle Untersuchungen im Gange sind, die wegen ihrer Bedeutung auch für den Liebhaber hier aufgenommen werden sollen.

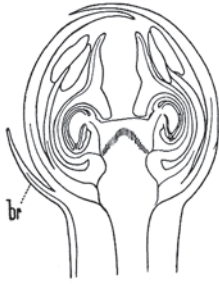


Abb. 41

Abb. 41. Längsschnitt durch eine Knospe von *Phytolacca clavigera*, einer Art mit nur einem Staubblattkreis. br — eine in die Blütenregion verschobene Braktee (Hochblatt).

Abb. 42. Schemata zur Entwicklung der Kakteenblüte aus jener von *Phytolacca*.

A. *Phytolacca icosandra*, eine Art mit 2 Staubblattkreisen, von denen der innere (primäre) auf einem Achsenwulst steht. B. *Pereskia aculeata*. Fruchtknoten noch oberständig, Samenanlagen noch central auf einer Erhebung der Blütenachse. C. *Pereskia sacharosa*, Fruchtknoten noch oberständig, Samenanlagen aus der nun ebenen Mitte nach außen verschoben. D. *Pereskia* subgen. *Rhodocactus*. Fruchtknoten bereits unterständig, Samenanlagen auf die Wand verschoben. E. Höhere *Cactaceae*. Blütenachse zu einem Receptaculum verlängert, Samenanlagen vermehrt und wandständig.

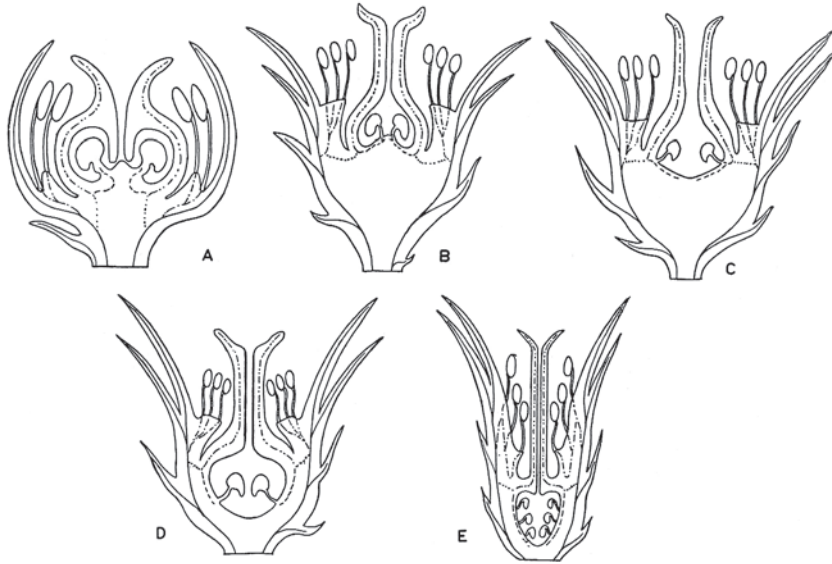


Abb. 42

Abb. 42 zeigt in Schnittbildern die Entwicklung von der *Phytolaccablüte* zu den typischen Kakteenblüten, wie sie sich aus tatsächlich existenten Zwischengliedern verfolgen läßt. Abb. 42A stellt die Blüte von *Phytolacca icosandra*, einer Art mit 2 Staubblattkreisen, dar. Von innen nach außen erkennt man die in einzelne Griffel auslaufenden Fruchtblätter (Carpelle), die „schildförmig“ („peltat“) sind (siehe nähere Erläuterung im Abschnitt „Gynöceum“) und deren Samenanlagen daher aus dem in der Mitte erkennbaren Achsenkegel zu entspringen scheinen. Dann folgt der innere (primäre) Staubblattkreis, der dem genannten Achsensaum entspringt, dann der äußere (sekundäre) Staubblattkreis aus dem Zwischenraum zwischen diesem und dem die Sepalen tragenden Rand der im Ganzen scheibenförmigen Blütenachse. Aus dem Übergang vom dünnen Blütenstiel zur breiten Blütenachse entspringt oft noch ein zusätzliches Sepalum. Bei *Pereskia* (subgen. *Eupereskia*) *aculeata* (Abb. 42 B) ist die Blütenachse dadurch verstärkt, daß mehrere Internodien einbezogen sind. Die Blütenachse macht dadurch den Eindruck eines „unterständigen Fruchtknotens“, der mehrere Blattorgane trägt und auch Seitenblüten ausbilden kann. Der Fruchtknoten selbst steht aber auf dieser Blütenachse frei, ist also oberständig, wenn auch von dem bereits hier erkennbaren „Receptaculum“ (hohle Blütenachse) frei umgeben. In der Frucht findet eine stärkere Umwallung der Fruchtblätter statt. Die Samenanlagen stehen hier noch auf einem zentralen Achsenkegel. Bei der zweiten *Eupereskia*-Art, *P. sacharosa* (Abb. 42 C), liegt noch der gleiche Blütenbau vor, aber die Samenanlagen sind bereits nach außen verschoben und der zentrale Achsenkegel ist verschwunden.

In der *Pereskia*-Untergattung *Rhodocactus* hat sich die Achsenröhre so verlängert, daß der Fruchtknoten in sie eingewachsen ist, d. h. Fruchtblätter und Achsenröhre sind gemeinsam gewachsen, der Fruchtknoten ist nun also unterständig, was für alle höheren Kakteen zutrifft.

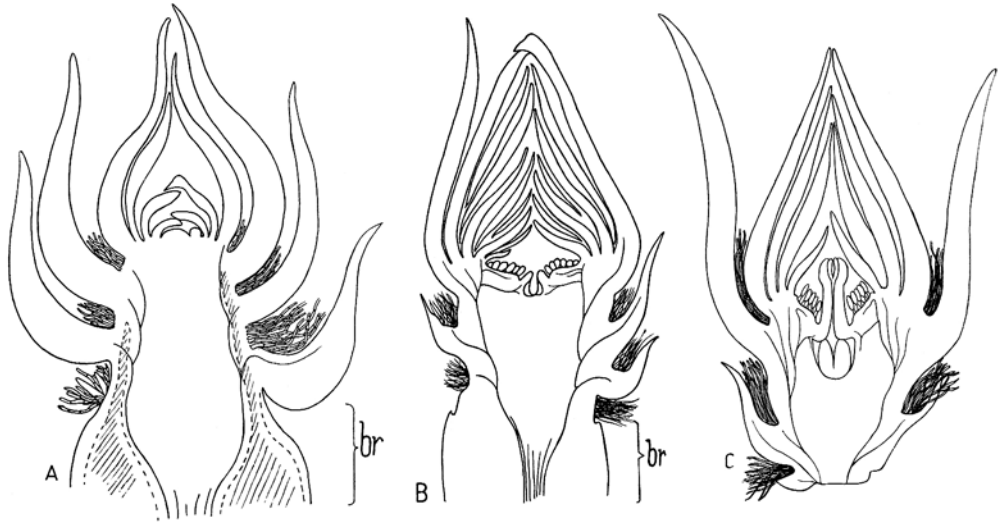


Abb. 43. Entwicklung einer Knospe von *Nopalxochia* Hybr. A. Frühstadium: nur Schuppen der Pedicellarzone (Stielzone) sind schon angelegt. Vegetationskegel noch halbkugelig. B. Mittleres Stadium: Vegetationskegel zu einer Scheitelgrube vertieft, in der bereits Carpellanlagen erkennbar sind. Auf dem erhöhten Rand der Scheitelgrube sind innen Staubblattanlagen, außen Anlagen der Blütenhülle angelegt. C. Späteres Stadium, in dem bereits der Griffel differenziert ist und die Streckung des Receptaculums begonnen hat.

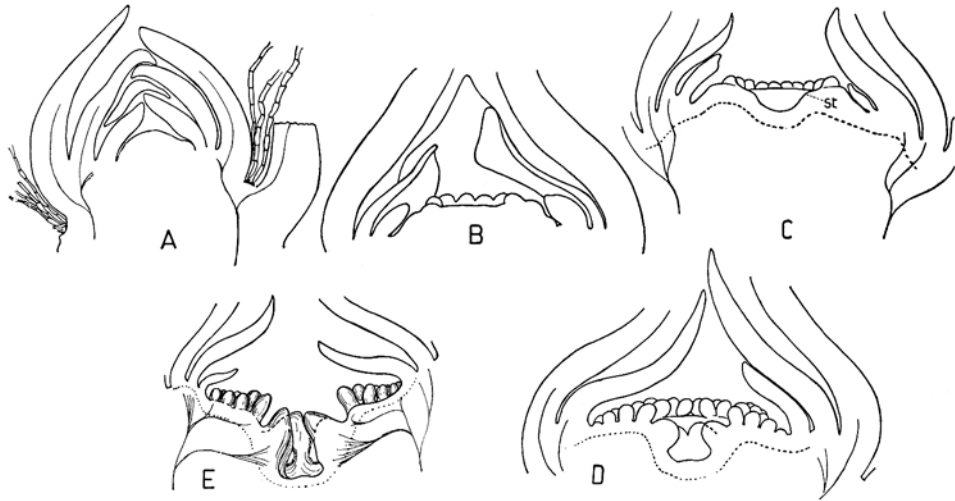


Abb. 44. Entwicklung der Blütenorgane am Scheitel einer *Nopalxochia* Hybr. Knospe. A. Stadium, entsprechend Abb. 43 A. — B. Am Rande des bereits flachen Vegetationskegels die Anlagen der Primärstaubblätter C. Beginn der Scheitelgrubenbildung. D. Die Staubblattanlagen werden zentrifugal vermehrt, an der Innenkante der Scheitelgrube beginnt die Anlage der Fruchtblätter (Carpelle). E. Die Fruchtblätter bereits deutlich differenziert Anlage der Gefäßbündel beginnt. In Abb. C bis E deutet die gestrichelte Linie die Grenze zwischen meristematischem (in Zellteilung begriffenem) und vorwiegend in Streckungswachstum befindlichem Gewebe an.

Wir bezeichnen nun nur mehr die „Röhre“, also den über dem Fruchtknoten liegenden freien Teil als Receptaculum, jenen Teil, der den Fruchtknoten einhüllt nennen wir „Pericarpell“ (*pericarpellum*, nicht zu verwechseln mit *pericarpium*, das die Frucht einhüllt).

Bei allen Pereskien stehen die Staubblätter auf dem ebenen, oberen Rand des Receptaculums, der gewissermaßen einen gemeinsamen Wulst bildet.

Bei allen höheren Kakteen hat sich das Receptaculum zu der typischen aus mehr oder weniger zahlreichen Internodien bestehenden und daher mehr oder weniger zahlreiche Schuppenblätter tragenden „Röhre“ verlängert. Dadurch ist auch die Zahl der Staubblätter sehr vergrößert. Diese entwickeln sich aber „invers“ d. h. von unten nach oben.

Invers entwickeln sich auch die Samenanlagen im Fruchtknoten. Durch das gemeinsame Heranwachsen von Fruchtblättern und Achsenröhre (dem Pericarpell) sind die Samenanlagen aus der stammesgeschichtlich zentralen Lage auf die Wände der Samenhöhle verlagert. Hier aber konnten sich die Plazenten (d. h. das die Samenanlagen ausgliedernde Gewebe) ebenfalls infolge dieser Verschiebung, verlängern und weitere Samenanlagen ausgliedern, die sich nun aber von unten nach oben — im Sinne der sekundären Streckung der Plazenten — entwickeln.

Diese Ausbildung der Blümenteile läßt sich am besten in der Entwicklungsgeschichte der Blüte verfolgen, die hier an einer *Nopalxochia*-Hybride gezeigt werden soll (Abb. 43, 44 und Schema Abb. 45).

Im frühesten Entwicklungsstadium erhebt sich aus der Areole des tragenden Sprosses ein kurzer stumpfer Vegetationskegel, der einige Blattanlagen trägt, in deren Achseln (hier) Areolenhaare stehen. Diesen Teil können wir als die Blütenstielzone (Pedicellarzone) bezeichnen (Abb. 43 A). Am abgestumpften Ende befindet sich, überdeckt von einigen sehr jungen Blattanlagen, ein noch konvexer Vegetationsscheitel. Die Entwicklung dieses Scheitels ist in Abb. 44 A—E im Detail gezeigt. Dem in Abb. 43 A dargestellten Stadium entspricht Abb. 44 A.

Im nächsten Stadium (Abb. 44 B) hat sich der Vegetationsscheitel abgeplattet und am Rande der Abplattung entstehen die primären Staubblätter als kugelige Höcker. Der untere Teil des Kegels bildet noch weitere Blattanlagen aus. Nun vertieft sich der Vegetationsscheitel zu einer Scheitelgrube, indem die, die Staubblätter tragende Kante stärker heranwächst als die Mitte (Abb. 44 C). Im weiteren Verlauf verbreitert sich der Kegel zu einer Scheibe (Abb. 44 D), auf der sich, von den Primärstaubblättern nach außen zu, nach Maßgabe des verfügbaren Raumes, weitere Reihen von Staubblattanlagen bilden. Zugleich entstehen an der Oberkante der Scheitelgrube nach innen zu die Anlagen der Fruchtblätter, die sich an deren Wand nach unten verlängern. In diesem Stadium sind nur die Gefäßbündelanlagen, die zu den Blättern führen schon angelegt.

Die gestrichelte Linie in Abb. 44 C—E deutet die Grenze zwischen dem noch in voller Teilung begriffenen Gewebe und dem hauptsächlich nur mehr in Streckung begriffenen Gewebe an. In Abb. 44 E hat sich die, die Blattorgane tragende Randzone ebenfalls gestreckt, so daß die Staubblattzone nun nach außen hin ansteigt. Die Fruchtblätter sind nun schon deutlich als solche zu erkennen und haben die Wand der Scheitelgrube ganz ausgekleidet. Diesem Stadium entspricht der Knospenschnitt in Abb. 43 B. Nunmehr sind auch die Gefäßbündelanlagen zu den Staubblättern und jene zu den Fruchtblättern ausgebildet, die beide, unabhängig voneinander, aus den die Blütenhülle innervierenden Hauptbündeln nach innen und abwärts abzweigen. Das Fruchtblattbündel teilt sich in einen aufsteigenden Ast, der den späteren Griffel innerviert und einen absteigenden Ast, der die Plazenten versorgen wird. In einem späteren Stadium (Abb. 44 C) hat der Knospenslängsschnitt bereits ein Aussehen, wie es bei *Opuntia* überhaupt als endgültiges Stadium beibehalten wird. Griffel und Narben sind bereits differenziert, doch hat sich das Receptaculum noch nicht zu einer Röhre gestreckt.

Die Schemazeichnungen der Abb. 45 zeigen die Verteilung der verschiedenen Gewebezonen und die ihnen zugehörigen Blütenorgane an. Abb. 45 A zeigt ein Stadium, das Abb. 44 D entspricht, also etwas vor dem Zeitpunkt von 43 B. Der unterste Gewebekomplex (schräg schraffiert) ist die Stielzone. Die ihr entspringenden Blätter sind schwarz ausgefüllt. In der die Blütenorgane bildenden Zone lassen sich nun folgende Ringzonen unterscheiden: Die zentrale Scheitelgrube mit den Fruchtblattanlagen (Carpellprimordien cp); auf diese folgt eine nach außen fortschreitende Zone mit den Staubblattanlagen (st), dann ein Ringmeristem (ringförmiges Bildungsgewebe) welches nach innen zu die Staubblattzone erweitert, nach außen zu weitere Blätter (Perianth) bildet (cm, horizontal schraffiert). Die Entwicklungsfolge der Staubblätter geht also invers, von innen nach außen, die des Perianths normal, d. h. von außen nach innen (angedeutet durch Pfeile).

In der weiteren Entwicklung, nach der Ausbildung der Fruchtknotenhöhle, kann man über der Stielzone (Pedicellarzone) eine weitere Zone festlegen, die der Anlage nach zu beiden Seiten der Fruchtknotenhöhle liegt (Abb. 45 B). Diese „Pericarpellzone und die ihr zuge-

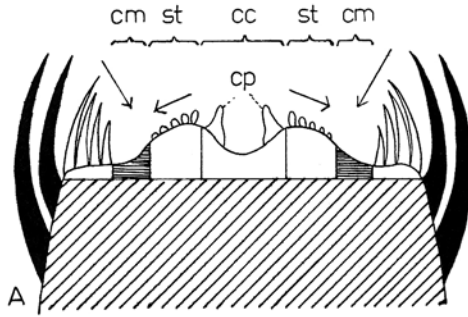
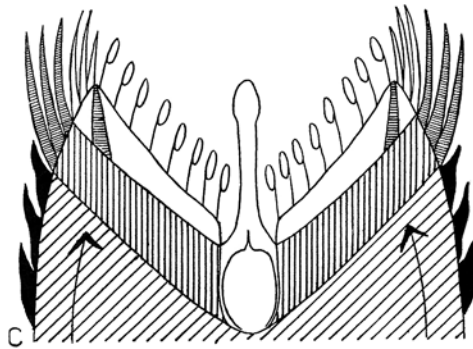
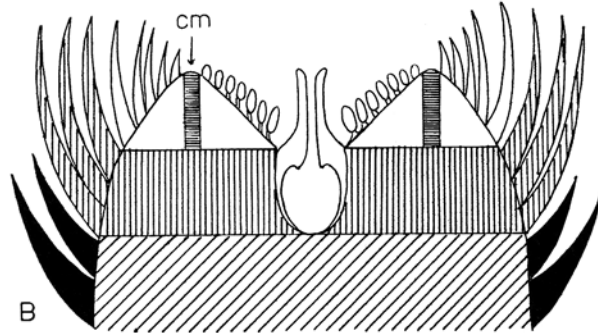


Abb. 45. Schemata zur Erläuterung des Ringmeristems (cm, horizontal schraffiert) und der einzelnen Zonen.

A. Frühstadium; cc Scheitelgrube, Carpellzone; St Staubblattzone; cm Ringmeristem. Die Pfeile zeigen die Entwicklungsrichtung der Staubblätter bzw. der Blütenhüllorgane an. cp Carpellanlagen.

B. Beginnende Erhöhung der Receptaculumzone (weiß)



C. Durch Verschiebung der Außenteile der Stielzone (Pfeile) erfolgt eine Verschiebung der Blattorgane.

In allen Abbildungen: schräg schraffiert: Stielzone (unter der Fruchtknotenhöhle), senkrecht schraffiert: Pericarpellzone beiderseits der Fruchtknotenhöhle, weiß: Receptaculumzone.

hörigen Blattorgane sind senkrecht schraffiert. Durch Streckungswachstum der Randzonen (Pfeile) der Pedicellarzone wird nun (Abb. 45 C) das gesamte Achsengewebe zu einer Röhre vertieft. Dadurch rücken die Blattorgane der Stielzone in die Höhe der Fruchtknotenhöhle, z. T. sogar darüber, die der Pericarpellzone aber bis auf die Röhre, die von den obersten (jüngsten) Blattorganen, dem späteren Perianth abgeschlossen wird. Diese Verschiebung kann sehr verschiedene Grade erreichen.

Im Stadium der Abb. 44 E zeigt ein einzelnes Fruchtblatt in der Flächenansicht die in Abb. 46 dargestellte Gestalt. Die aufwärts gerichtete Spitze wird zum Griffel, der abwärts in den Achsenbecher ragende Teil zum Träger der Plazenten mit den Samenanlagen. Sobald das Fruchtblatt weiter differenziert ist, bildet der absteigende Teil an seiner unteren Kante die Primordien der ersten Samenanlagen (Abb. 47 A). In dem Maße, als sich der Achsenbecher vertieft, entwickeln sich, da nun genügend Raum entsteht, in aufsteigender Reihenfolge weitere Primordien. (Abb. 47 B, entsprechend dem Stadium von Abb. 43 C). Schließlich liegen zahlreiche Samenanlagen in median-laminaler Stellung über die Fläche verteilt.



Abb. 46. Flächenansicht einer einzelnen Fruchtblattanlage von *Nopalxochia*, die den peltaten Charakter (Schildblattcharakter) des Fruchtblattes erkennen läßt.

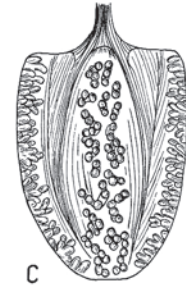
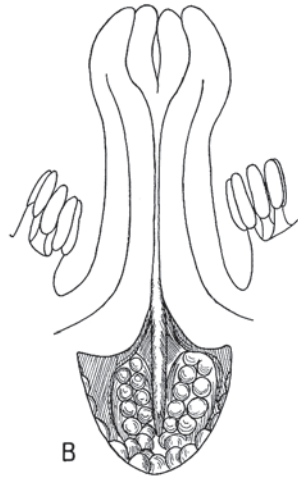
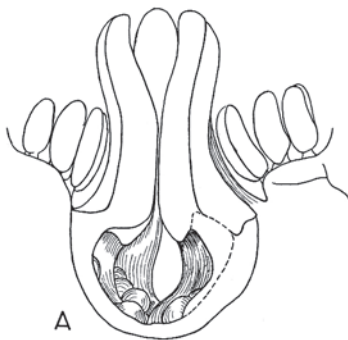


Abb. 47. Weitere Entwicklung der Fruchtblätter. A. Erste Anlage der Samenanlagen am unteren Rande des Fruchtblattes. B. Die Samenanlagen werden entsprechend der Verlängerung des Fruchtblattes in aufsteigender Richtung vermehrt. C. Die median-laminale Stellung der jungen Samenanlagen. A, B. *Nopalxochia* Hybr. C. *Epiphyllum macropterum*.

B. Das Gynöceum

Ein Schnitt durch den „Fruchtknoten“, d. h. korrekt ausgedrückt, durch das Pericarpell, des bekannten Weihnachtskaktus (*Schlumbergera bridgesii* Hybr.) zeigt eine eigenartige Verteilung der Gefäßbündel, die nur durch die oben erläuterte Entwicklungsgeschichte erklärt werden kann (Abb. 48). Von der Basis der Blüte steigt das Hauptbündel (richtig sind es natürlich so viele als der Divergenzzahl entspricht) auf, ohne sich zu verzweigen (Axialstrang, As). Erst in der Höhe des Griffelansatzes zweigt dieses Bündel einen Strang ab, der, abwärts steigend, das Fruchtblatt versorgt, also dem Stiel des Fruchtblattes entspricht (Stielzone Stz); dieses teilt sich über der Fruchtknotenöhle in einen aufsteigenden, in den Griffel verlaufenden (Dorsalmedianus, Dm) und einen an die Samenanlagen absteigenden Ast (Ventralmedianus, Vm). Noch höher zweigt vom Axialstrang eine weitere Reihe von Bündeln ab, die erst steil abwärts bis an die Basis des Receptaculums verlaufen und dann in einem scharfen Knick aufsteigend, die primären Staubblätter versorgen (Ss_1). Der Saftstau in dem Knick führt zur Nektarabsonderung aus den zu Nektardrüsen ausgebildeten Basalabschnitten der Staubfäden (N). Weitere Staubblattspurstränge (Ss_2) zweigen höher oben ab, der Axialstrang aber verteilt sich schließlich auf die Bündel des Perianths (P). Würde man die Gefäßbündel eines Fruchtblattes herauspräparieren, so ergäbe sich ein Bild, wie es das Schema der Abb. 49 zeigt. Dieses Schema zeigt auch, daß der Ventralmedianus aus der Vereinigung von 2 Lateralnerven (1) entsteht.

Entwicklungsgeschichte und Gefäßbündelverlauf beweisen also, daß das Fruchtblatt der Kakteen ein schildförmiges (peltates) Blatt ist, also demselben Bautypus angehört wie jenes von *Phytolacca*. Die Stammesgeschichte, aber auch die Gestalt des einzelnen Fruchtblattes geht am besten aus den vergleichenden Schemata der Abb. 50 hervor, deren Erklärung eine nähere Erläuterung im Text überflüssig macht. Daß das einzelne Fruchtblatt tatsächlich eine „Löff-

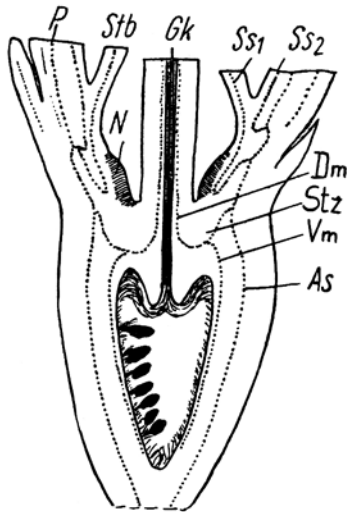


Abb. 48

Abb. 48. Schema eines Längsschnittes durch Pericarpell u. unteren Röhrenteil des Weihnachtskaktus (*Schlumbergera bridgesii* Hybr.) mit eingezeichnetem Gefäßbündelverlauf. P Perianthöhre, Stb Staubblätter, Gk Griffelkanal, N Nektardrüse, Ss₁ Gefäßbündel der Primärstaubblätter, Ss₂ Gefäßbündel der Sekundärstaubblätter, As Axialstrang (Hauptstrang), Stz Bündel der Carpellstielzone, Dm Dorsalmediannerv, Vm Ventralmediannerv.

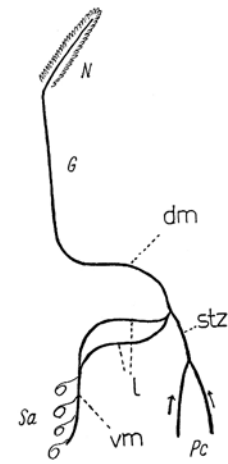


Abb. 49

Abb. 49. Schema des Gefäßbündelverlaufes eines Fruchtblattes. Pc aufsteigendes Bündel des Pericarpells, stz Bündel der Stielzone des Fruchtblattes, dm Dorsalmedianus, in den Griffel (G) und Narbenast (N) verlaufend. Nach der Plazenta mit den Samenanlagen (Sa) verlaufen zwei laterale Randbündel (l), die sich zum Ventralmedianus (vm) vereinigen.

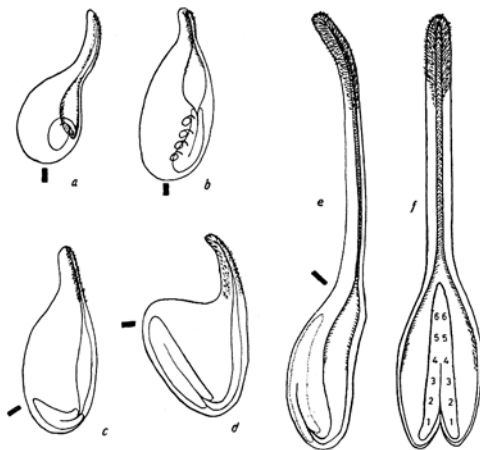


Abb. 50

Abb. 50. Schemata zur Typologie des Cactaceen-Carpells. In allen Zeichnungen deutet der schwarze Strich die Lage der Carpell-Stielzone an. a - Typus von *Phytolacca* und *Tetragonia*. Peltates Carpell mit nur einer Samenanlage an der Querzone. b - Typus von *Trianthema* und manchen Mesembryanthemaceen. Durch sekundäre Verlängerung des Carpells hat sich auch die Plazenta gestreckt und dadurch die Zahl der Samenanlagen vergrößert. c - Typus einer Mesembryanthemacee mit beginnender Verlagerung der Stielzone infolge Vertiefung des Achsenbeckers (Nur die Plazenta, ohne Samenanlage eingezeichnet). d - höhere Mesembryanthemaceen mit vollendeter Verschiebung der Stielzone und daher Verlagerung der Plazenta auf die Außenwand (tritt bei niedrigeren Arten erst nach der Anthese bei der Fruchtbildung ein). e - Seitenansicht. f - Flächenansicht des Carpells der *Cactaceae*. Durch Anlage der Carpelle nach beginnender Vertiefung der Scheitelgrube und deren Streckung im Zuge der Vertiefung derselben wird das Carpell so gestreckt, daß es „Löffelform“ erhält, wobei infolge der Streckung nach Anlage der ersten Samenanlagen die Plazenta weitere Samenanlagen ausbilden kann, die nun in aufsteigender Reihenfolge (Ziffern!) entstehen.

felform“ hat, wie sie Abb. 50 f zeigt, bewies ein glücklicher Zufallsfund einer aberranten *Gymnocalycium*-Blüte, in der die einzelnen Fruchtblätter weder untereinander noch mit der Achse verwachsen waren und tatsächlich an einem Stielchen genau gemäß der Schemazeichnung frei in die Pericarpelhöhlung hängend, diese Löffelform hatten.

Die Primordien der Samenanlagen entstehen zunächst als kugelige Anlagen. Ist der verfügbare Raum beschränkt, so entwickelt sich aus jedem dieser Primordien eine einzige Samenanlage, meist dann mit nur kurzem Funiculus (Samenstrang). Sehr häufig teilt sich aber dieses Primordium in eine Gruppe von Sekundärprimordien und die so entstandenen Samenanlagen stehen dann gebüschelt. Dabei kann es aber auch zu einer später erfolgenden Auszweigung kommen, wodurch verzweigte Samenstränge entstehen. Abb. 51 zeigt die median-laminale Lage der Primordien, die in jungen Stadien noch von den Carpellrändern überragt werden, während später (Abb. 52) die aus den Plazenten entspringenden Büschel von jungen Samenanlagen die sekundär abgeflachten Carpellränder weit überragen.

Je nach dem Zeitpunkt der Verzweigung der Samenstränge, können die Gefäßbündel der Funiculi, trotz deren Verzweigung, vom Grund aus frei sein (unechte Verzweigung, Abb. 53 A) oder die Gefäßbündel selbst verzweigen sich erst im Funiculus (Abb. 53 B, echte Verzweigung).



Abb. 51. Querschnitt durch zwei Carpelle im obersten Teil eines jungen Fruchtknotens von *Echinopsis oxygona*. Die Ränder je zweier benachbarter Carpelle sind verwachsen (kr), die Samenanlagen liegen median in der Lamina jedes Carpells. Sie sind eben dabei, sich zu teilen, wodurch die fertigen Samenanlagen mehr oder weniger gebüschelt stehen.

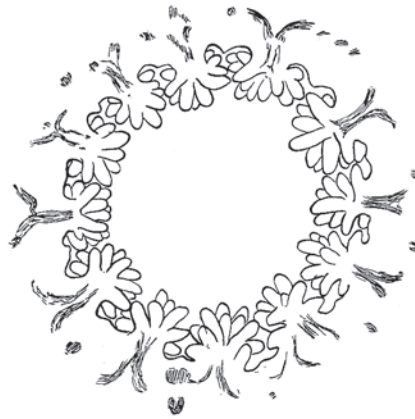


Abb. 52. Querschnitt durch denselben Fruchtknoten wie Abb. 51 tiefer unten im mittleren Teil. Die Carpellränder sind hier eingebnet und kaum mehr erkennbar.

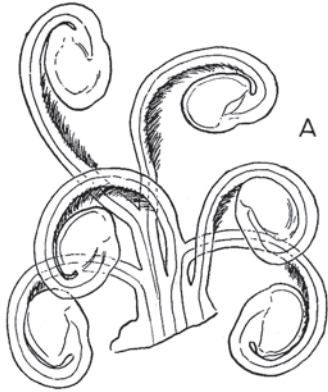


Abb. 53. A. Unechte Verzweigung der Samenstränge bei *Epiphyllum crenatum*.
B. Echte Verzweigung der Samenstränge bei *Selenicereus macdonaldiae*.

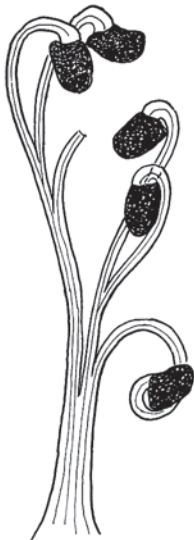


Abb. 54. Verzweigte Samenstränge bei *Opuntia spinosissima*.

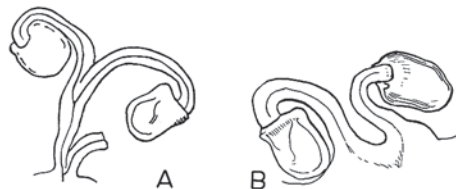


Abb. 55. Verzweigte (A) und unverzweigte (B) Samenstränge aus ein und demselben Fruchtknoten von *Echinopsis campylacantha*.

Es kann auch ein Mischtypus auftreten, in dem verzweigte und unverzweigte Gefäßbündel nebeneinander vorkommen. (Abb. 55). Die Verzweigung der Funiculi kann also nicht zur Gliederung der Familie herangezogen werden, wie dies VAUPEL versuchte.

Zwischen den Samenanlagen, häufig auch auf den Samensträngen selbst, treten oft Haarpapillen auf, d. h. einzelne oder alle Epidermiszellen wachsen zu einzelligen Haaren aus. Papillöse Epidermiszellen kleiden auch den Griffelkanal aus und bilden schließlich an den freien Carpellenden, d. h. den Narben, die Narbenpapillen, die oft sehr lang sein können.

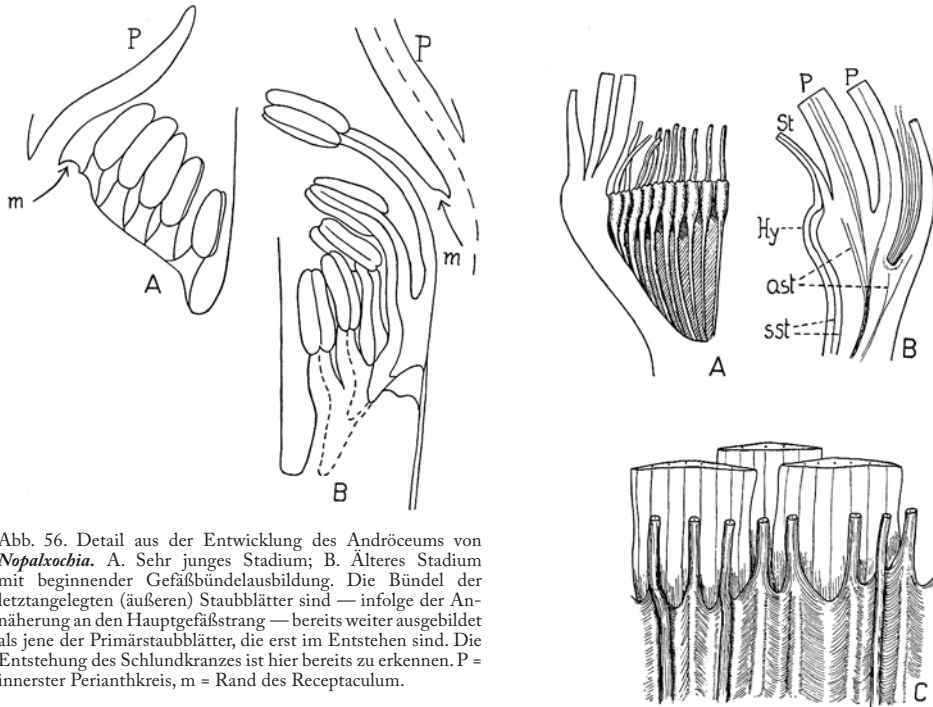


Abb. 56. Detail aus der Entwicklung des Andröceums von *Nopalxochia*. A. Sehr junges Stadium; B. Älteres Stadium mit beginnender Gefäßbündelausbildung. Die Bündel der letztangelegten (äußeren) Staubblätter sind — infolge der Annäherung an den Hauptgefäßstrang — bereits weiter ausgebildet als jene der Primärstaubblätter, die erst im Entstehen sind. Die Entstehung des Schlundkranzes ist hier bereits zu erkennen. P = innerster Perianthkreis, m = Rand des Receptaculum.

Abb. 57. Der Schlundkranz („Hymen“) von *Lobivia jajoiana*. A. Flächenansicht, B. Längsschnitt. P = Perianthblatt, St = Staubblatt des Schlundkranzes, ast = Gefäßbündel des Axialstranges (des Receptaculum), sst = Gefäßbündel des Staubblattkreises. C. Flächenansicht des Schlundkranzes einer *Lobivia* „ohne“ Hymen. Die Staubblätter stehen weniger dicht.

C. Das Andröceum

Es muß festgehalten werden, daß der primäre Kreis der Staubblätter (genau genommen ein Spiralumlauf) der innerste, also nach der Streckung des Receptaculum der unterste ist, während alle weiteren Staubblattkreise sekundär in centrifugaler Richtung angelegt werden. Aus dieser Tatsache ergibt sich eine gewisse Sonderstellung des untersten Staubblattkreises. Sehr häufig stehen diese Staubblätter mehr oder weniger isoliert von den späteren Kreisen, was sich manchmal nur in der Krümmungsrichtung zeigt, manchmal stehen sie auf einem mehr oder weniger deutlichen Achsenvorsprung, der eine Rolle als Verschluss der Nektarkammer spielen kann. An ihnen sind auch oft die Blattstellungszahlen (Divergenzzahlen) die den äußeren Aufbau der Blüte bestimmen, deutlich wiederholt. Schließlich sind es eben die Basen der innersten Staubblätter, die, zufolge des oben erwähnten Gefäßbündelverlaufes, an der Receptaculumwand herablaufend, zu Nektardrüsen ausgebildet werden. Auffallend ist dabei, daß gerade diese Staubblätter häufig der Reduktion unterliegen, sowie auch sonst häufig in der Entwicklung gegenüber den später angelegten zurückbleiben. Diese Tatsache erklärt sich aus

der Anlage der Gefäßbündel. In Abb. 56 A sind die jungen Staubblattanlagen noch annähernd gleich stark entwickelt. Das Ringmeristem, von dem nach außen Perianthabschnitte, nach innen zu Staubblätter gebildet werden, ist aufgebraucht, der Rand des Receptaculums („m“) deutlich erkennbar. Gefäßbündel sind in diesem Stadium noch nicht ausgebildet. Etwas später (Abb. 56 B) hat die Bildung der Gefäßbündel begonnen und man erkennt, daß diese Entwicklung von außen nach innen fortschreitet. D. h. es werden zuerst die dem Hauptstrang zunächst liegenden Staubblätter versorgt und von da schreitet die Gefäßbündelentwicklung gegen die innersten Staubblätter fort, was natürlich die Größe der Staubblätter deutlich beeinflusst. Beachtenswert ist in dieser Abbildung die Stellung des äußersten Staubblattkreises. Dieser, dicht an der Kante des Receptaculum stehend, kann gegebenenfalls bei sekundärer Streckung des Receptaculums von den übrigen Kreisen so weit getrennt werden, daß er einen selbständigen Schlundkranz bildet; die Mitwirkung des Receptaculumrandes kann nun eine basale Verbreiterung der Staubfadenbasen herbeiführen, die dann — bei *Lobivia* als „Hymen“ bezeichnet — fast an eine Nebenkronen erinnert (Abb. 57 A, B). Auch sogenannte „hymenlose“ *Lobivien* zeigen diesen Schlundkranz (Abb. 57 C), nur stehen an ihm die Staubblätter weniger dicht.

Tritt, z. B. bei Rhypsaliden, Mammillarien und anderen Endstufen der Entwicklung, eine Reduktion des Receptaculums ein, so vermindert sich natürlich auch der zur Ausbildung von Sekundärstaubblättern verfügbare Raum und daher auch die Zahl der Staubblätter. Im Extremfalle kommen nur mehr die Primärstaubblätter zur Ausbildung, z. B. bei *Rhypsalsis cas-sytha*.

II. Die Gesetzmäßigkeiten der weiteren Blütenentwicklung

A. Die Blütenachse und deren äußere Blattorgane

1. Pereskioideae

Wie schon im Schema Abb. 42 B und C gezeigt ist, besitzen die *Pereskioideae* noch kein eigentliches Receptaculum. Die Blütenachse ist eine kreiselförmige Verbreiterung des Sprosses, deren Blattorgane z. T. von den Blättern des vegetativen Sprosses nicht wesentlich verschieden sind. Abb. 58 zeigt einen blühenden Ast von *Pereskia aculeata* mit einer Terminalblüte, deren Blattorgane aus denen des vegetativen Sprosses fließend ineinander übergehen; jene der Axillarblüten sind kleiner und zeigen schon deshalb keine Übergangsformen, weil der axillare Blütenstiel aus einem einzigen Internodium besteht und daher blattlos ist.



Da die Blütenachse sich von einer vegetativen Achse nicht prinzipiell unterscheidet, tragen ihre Blattorgane daher auch normale Axillarknospen, d. h. Areolen, die auch in der Lage sind zu sekundären Blütenstielen auszuwachsen, d. h. die Blüte kann „proliferieren“. Solche proliferierende Blüten sind z. B. typisch für *Pereskia grandifolia*, deren terminale Blüte durch wiederholtes Proliferieren zu einem ganzen Blütenstand auswächst (Abb. 59). Bei den Arten der Untergattung

Abb. 58. Blühender Zweig von *Pereskia aculeata* mit einer Terminalblüte (T) und mehreren axillären Blüten. An der Terminalblüte erkennt man den fließenden Übergang der Brakteen aus den Laubblättern.

Eupereskia, *P. aculeata* und *E. sacharosa*, steht der Fruchtknoten völlig frei auf der Blütenachse (Abb. 60 A, B). Als erste Vorstufe eines Receptaculums kann man einen axialen Wulst ansprechen, der die Staubblätter und außen das Perianth trägt. Durch Abpräparieren dieses Wulstes läßt sich leicht nachweisen, daß der Fruchtknoten vollkommen frei steht (Abb. 61). In der Untergattung *Rhodocactus* ist der Fruchtknoten hingegen schon in die Achse, die man nun in diesem Teil als Pericarpell bezeichnen muß, „eingewachsen“, also unterständig. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Maihuenia* (Abb. 62).

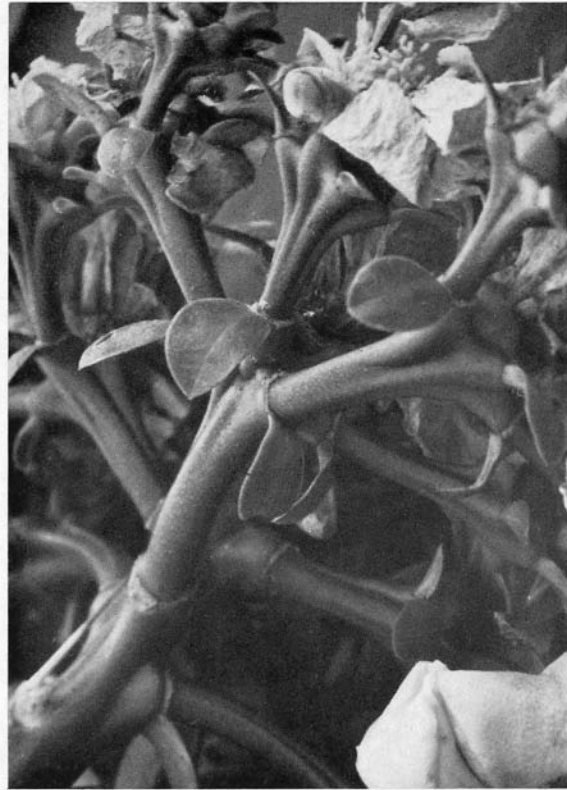


Abb. 59. Durch Proliferieren entstandener Blütenstand von *Pereskia grandifolia* von der Rückseite. (Phot. Krainz)

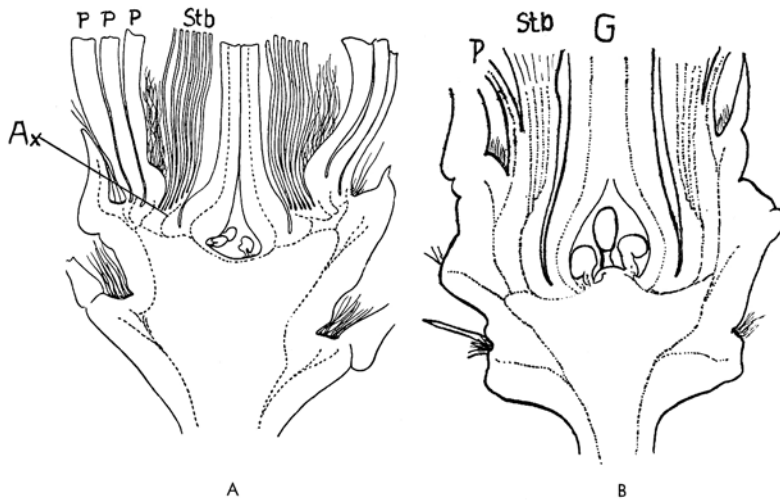


Abb. 60. Die Blütenachse bei *Pereskia* subgen. *Eupereskia*. A. *Pereskia sacharosa*: Ax = Achsenwulst, der die Staubblätter trägt (Stb), P = Perianthblätter. An der Basis der innersten Perianthblätter, an der die Blütenachse (das Receptaculum) einen deutlichen Wulst bildet, steht ein Haarkranz (Areolenhaare). B. *Pereskia aculeata*: beginnende Verlängerung des Receptaculums.



Abb. 61. Freipräparierter oberständiger Fruchtknoten von *Pereskia sacharosa*.

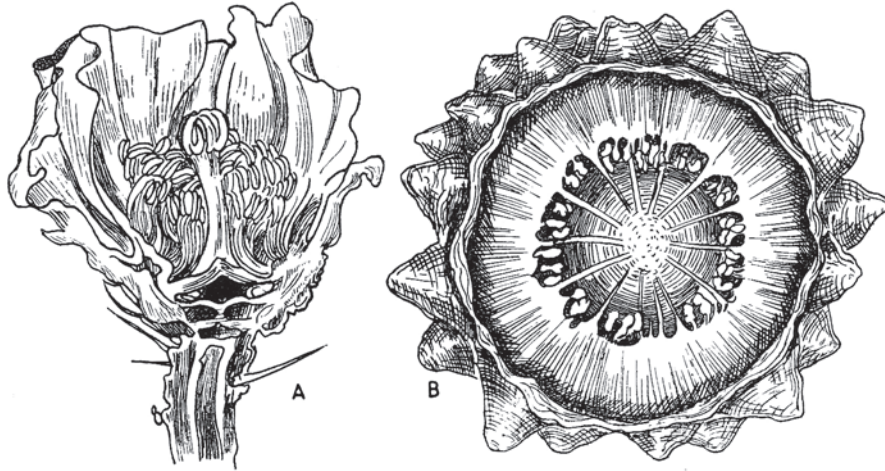


Abb. 62. Längs- und Querschnitt der Blüte von *Maibuenia valentina* (nach Castellanos und Lelong).

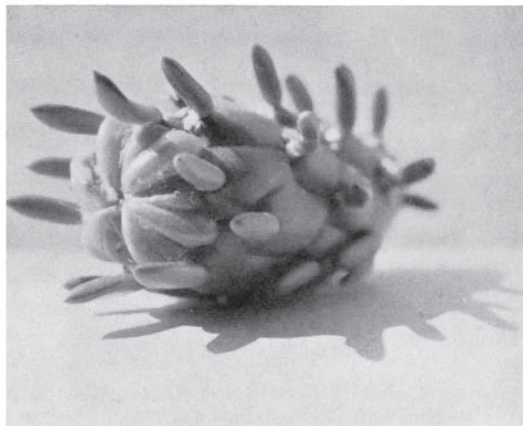
2. Opuntioideae

Auch bei den *Opuntioideae* ist die Achsennatur der Blüte noch sehr ausgeprägt. Dies ist schon darin erkennbar, daß terminale Blüten, d. h. Blüten, die eine direkte Verlängerung eines vegetativen Sprosses bilden, bei *Pterocactus* normal, bei anderen Opuntioideen relativ häufig auftreten und daß die Blütenachse sehr oft proliferiert (z. B. bei *Opuntia salmiana*, deren Früchte sogar als Steckling verwendet werden können). Abb. 63 zeigt eine anormal terminale Blüte bei einer flachgliedrigen Opuntie, *O. Lemaireana*. Dieselbe Blütenbildung tritt regelmäßig bei einer neuen *Opuntia*-Art auf, die im Botanischen Garten der University of California in Berkeley gehalten wird. Knospen der *Cylindropuntien*, wie z. B. der *Opuntia subulata*, gleichen völlig einem vegetativen Sproß (Abb. 64) und zeigen auch im Längsschnitt (Abb. 65) das Überwiegen der Achse über die eigentliche Blüte, während z. B. bei *O. exaltata* (Abb. 66) zwar äußerlich der Achsteil überwiegt, der Schnitt aber zeigt, daß doch der ganze Achsteil schon in die Bildung der Blüte einbezogen ist und ein typisches Receptaculum bildet. Höhere Opuntien zeigen dann schon eine erheblichere Abweichung von diesen Urformen, indem die unteren Schuppen frühzeitig abfallen und nur die obersten Blattorgane als sepaloiden Schuppen bestehen bleiben (Abb. 67).



Abb. 63. Terminalblüte aus einem Flachsproß von *Opuntia lemaireana*. (Nach W. Lange)

Abb. 64. Knospe von *Opuntia subulata*.



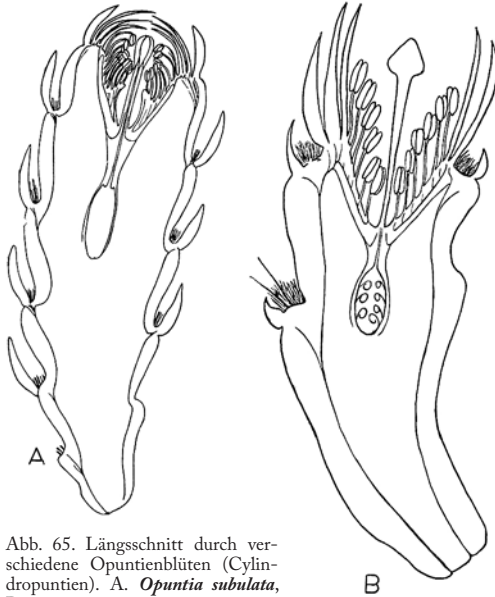


Abb. 65. Längsschnitt durch verschiedene Opuntienblüten (Cylindropuntien). A. *Opuntia subulata*, B. *Opuntia leptocaulis*.

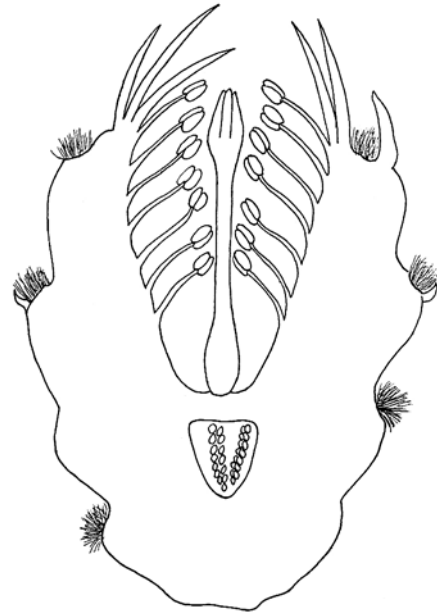
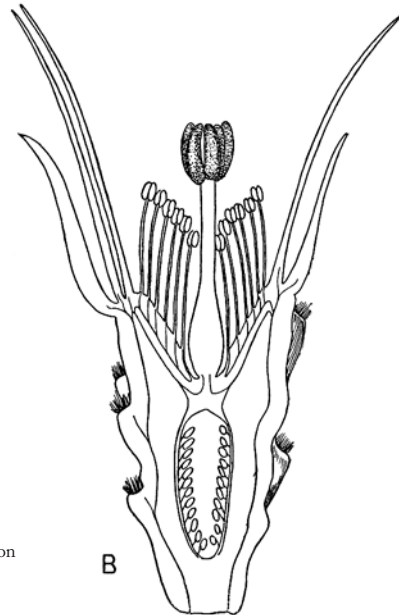


Abb. 66. Längsschnitt durch die Blüte von *Opuntia exaltata*. Bildung eines tiefen Receptaculums.



Abb. 67. Außenansicht und Schnitt der Blüte von *Opuntia rafinesquei*.



Der Unterschied liegt jedoch nur in einer graduellen Verschiebung, wie aus den Schemata der Abb. 68 hervorgeht. Es ist auch für das Verständnis der Blüten der *Cereoideae* wichtig, die in Abb. 68 A gekennzeichneten Zonen in der Blütenanlage auseinander zu halten. Die Basis bildet die Stielzone (Pedicellarzone „a“), der Teil der Achse also, der unter dem Fruchtknoten

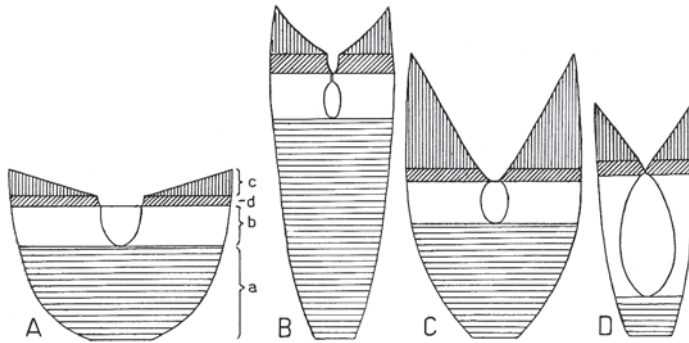


Abb. 68. Schemata der Entwicklung der Blütenachse bei verschiedenen *Opuntia*-Arten. a = Stielzone, b = Pericarpellzone, c = Receptaculumzone mit Nektariumzone (d). A. Primordialstadium (frühes Knospstadium), B. Typus *Opuntia subulata*, C. Typus *Opuntia exaltata*, D. Typus *Opuntia rafinesquei*.

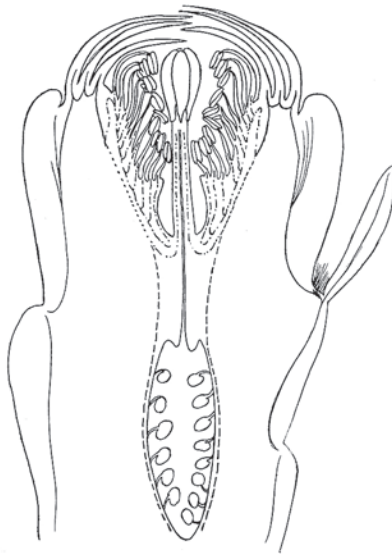


Abb. 69. Detail aus der Blüte von *Opuntia subulata* mit Gefäßbündelverlauf. Die Primärstaubblätter (innerste Staubblätter) stehen auf einem deutlich erkennbaren Achsenvorsprung.

liegt. Die Fruchtknotenöhle selbst wird umschlossen von der Pericarpell-Zone „b“, der darüber liegende Teil ist die Receptaculum-Zone „c“, deren unterster Abschnitt, der vom Röhrengrund bis zu jener Höhe reicht, in der die untersten Staubblätter frei werden, als Nektarial-Zone „d“ zu bezeichnen ist. Verschieden starke Entwicklung dieser Zonen bedingt die verschiedenen, bei *Opuntia* gezeigten Typen.

Auffällig ist, daß bei so primitiven Blüten, wie es jene der Opuntien sind, der Übergang von gewöhnlichen, schuppenartigen oder gar den (reduzierten) Laubblättern vollkommen gleichenden Blättern zu den Perianthblättern so plötzlich erfolgt, während er bei viel höher entwickelten Cereoideen ganz allmählich vor sich geht. Die Erklärung für diese Erscheinung gibt der in Abb. 67 B und in Abb. 69 erkennbare Gefäßbündelverlauf. Das Hauptgefäßbündel steigt gerade bis zur Kante der Receptaculum-Zone auf und macht hier einen scharfen Knick abwärts, um erst nach diesem Knick die Bündel für die Staubblätter und jene der Fruchtblätter abzuzweigen. Eben in diesem Knick aber zweigen sich die Bündel ab, die zu den Perianthblättern führen. So wie der Saftstau am Knick der Gefäßbündel der Primärstaubblätter

zur Bildung der Nektardrüsen führt, so gibt hier der Saftstau den Anlaß zu einer reicheren Saftversorgung des Perianths, das dadurch sehr wesentlich gegenüber den darunterliegenden Blattorganen gefördert, unvermittelter steht, als bei den *Cereoideae*, wo die Innervierung anders verläuft. Hingegen liegen ähnliche Verhältnisse und ein ähnlich schroffer Übergang auch bei den *Pereskioideae* vor.

3. Cereoideae

Die Blüten der Cereoideae sind gegenüber jenen der Opuntioideae durch ein wesentliches Überwiegen der Receptaculum-Zone gegenüber der Pericarpellzone und der Stielzone, die außer der Verkürzung auch eine auffällige Verschiebung erleidet, gekennzeichnet. Bei manchen höchsten Ableitungsstufen tritt allerdings wieder eine gegenläufige Tendenz hervor, die zu einer Reduktion des Receptaculums führt, in einigen Fällen aber dafür zur Bildung einer echten Perianthröhre Anlaß gibt. Die Achsennatur des Receptaculums wird dabei mehr und mehr undeutlich. Nur bei sehr primitiven *Cereoideae* (Tribus *Archicereidinae*) ist sie noch so unverkennbar, wie bei dem Opuntien, z. B. bei *Samaipaticereus* (Abb. 70).

Die Gestalt des Receptaculum hängt von dem Überwiegen der einen oder anderen Wachstumsweise ab. Überwiegend longitudinales Wachstum führt zu röhrenförmigem, überwiegend tangentialen Wachstum zu glockenförmigem Receptaculum. Seltener wechselt eine Zone von überwiegend longitudinalem mit einer solchen mit überwiegend tangentialen Wachstum (z. B. bei *Acanthocereus*, manchmal *Gymnocalycium*) was zu trichterförmigem Receptaculum (nicht zu verwechseln mit Trichterform der Gesamtblüte!) führt (Schema Abb. 71, Beispiele Abb. 72).

Die Verlängerung des Receptaculum kann entweder auf Vermehrung oder auf Streckung der internodien beruhen, oder beides, sowohl Vermehrung als Streckung wirken zusammen.

Verlängerung durch Vermehrung der Internodien führt zu Blüten mit mehr oder weniger zahlreichen Schuppen an der „Röhre“, wie z. B. bei *Selenicereus* oder *Trichocereus*, (Abb. 74 A); aber auch bei relativ kurzröhriigen Blüten, wie *Astrophytum*, *Notocactus* u. a. kann die Zahl der Internodien sehr vermehrt sein. Die Schuppen stehen dann sehr dicht (Abb. 74 B). Erfolgt die Verlängerung durch Streckung der Internodien, so ist die Blütenröhre (Receptaculum) oft bei sehr großer Länge doch nur mit sehr wenigen Schuppen besetzt, wie z. B. bei *Epiphyllum* (syn. *Phyllocactus*) (Abb. 75).*)

In allen Fällen tritt kurz vor der Anthese (dem Erblühen) eine Streckung des Receptaculum ein, durch das die in der Knospe dicht gedrängt stehenden Schuppen auseinandergezogen werden. Dabei erfolgen häufig auch Krümmungsbewegungen des Receptaculum, die zu einer unechten Zygomorphie führen (siehe Kap. Zygomorphie). Bei dieser Streckung kann man meist ein „Herablaufen“ der Schuppenbasen feststellen, in manchen Fällen allerdings zeigen die nun gestreckten Internodien kaum eine Spur eines Herablaufens. Die Schemata der Abb. 76 erklären diesen Unterschied. Abb. 76 A zeigt die Lage der Schuppen im Knospenzustand, wobei die der Schuppenbasis entsprechenden Zonen schraffiert sind. Erfolgt die Streckung im

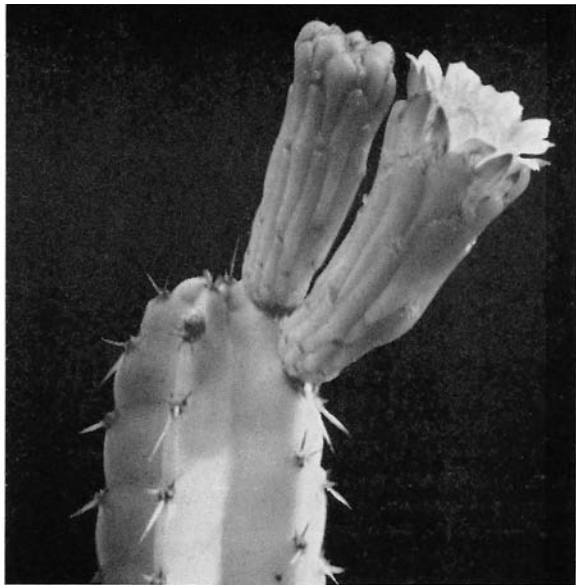


Abb. 70. Primitive Cereoidenblüte: *Samaipaticereus spec.* (Bot. Garden of the University of California Nr. 54.184 (Peru)). Die Blüte zeigt noch deutlichen Achsencharakter, ähnlich wie die der Opuntien.

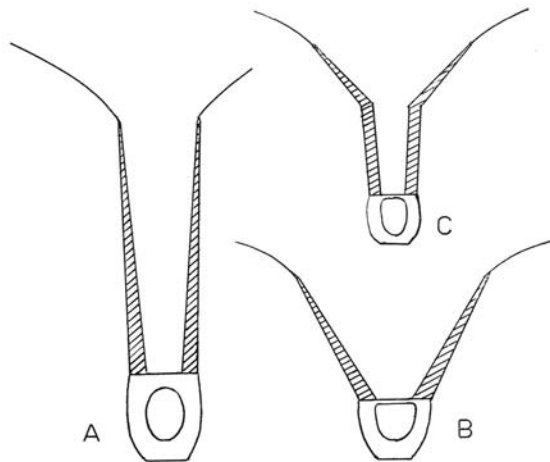


Abb. 71. Schemata der verschiedenen Entwicklung des Receptaculum bei den *Cereoidae*: A. röhrenförmig, B. glockenförmig, C. trichterförmig.

*) Der in Deutschland gebräuchliche Namen *Phyllocactus* muß aus Prioritätsgründen dem HAWORTH'schen Namen *Epiphyllum* weichen, da Haworth als Leitart *Epiphyllum phyllanthus* aufstellte, womit die Gattung eindeutig feststeht. Der Vorschlag WERDERMANN's *Phyllocactus* als nomen conservandum zu erhalten, wurde von der Internat. Nomenclatur-Commission verworfen.

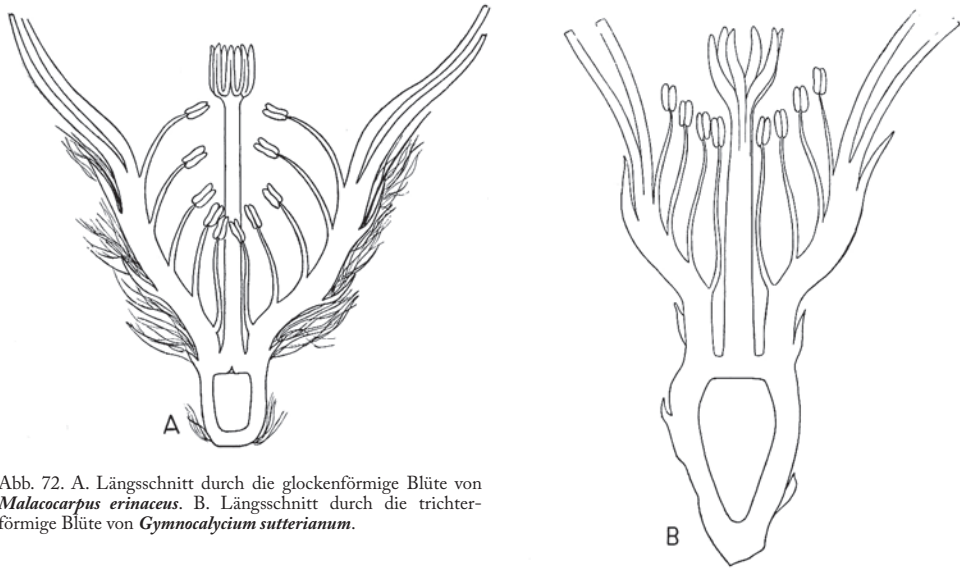


Abb. 72. A. Längsschnitt durch die glockenförmige Blüte von *Malacocarpus erinaceus*. B. Längsschnitt durch die trichterförmige Blüte von *Gymnocalycium sutterianum*.



Abb. 73. Blüte von *Acanthocereus pentagonus* vor dem Erblühen. Das Receptaculum ist aus einem langen röhrenförmigen Teil, am Ende trichterförmig erweitert.

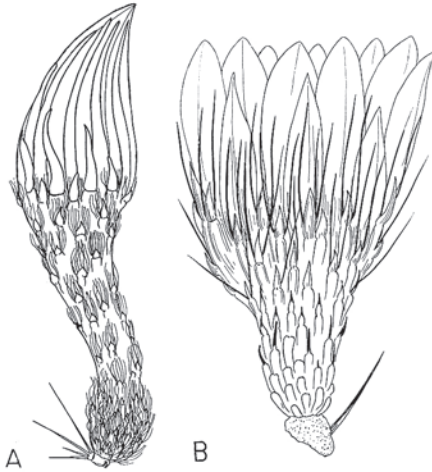


Abb. 74. Beispiele für Verlängerung des Receptaculum durch Vermehrung der Internodien. A. bei *Trichocereus thelegonus*; B. bei *Notocactus berteri*. In B wurde die lange und dichte Wollbehaarung entfernt, um die Schuppen freizulegen. Die Blattorgane am Pericarpell haben nur das Podarium ausgebildet.

Abb. 75. Beispiel für Verlängerung des Receptaculum durch Internodienstreckung: *Epiphyllum phyllanthus*. (BGUC Nr. 52.1652 Cuba.)



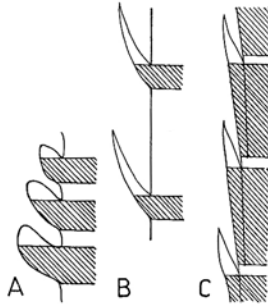


Abb. 76. Schemata zur Verteilung des interkalaren Wachstums eines Receptaculum.
 A. Knospenstadium. Die Zonen der Blattbasen schraffiert.
 B. Streckung der Internodien: Glat-tes Receptaculum.
 C. Streckung der Basalzonen der Schuppen: Herablaufende Schuppen.

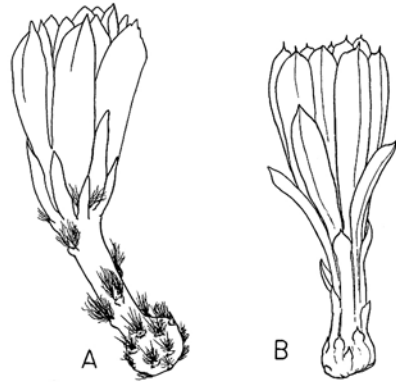


Abb. 77. Beispiel für verschieden verteiltes interkalares Wachstum bei nächstverwandten Arten.
 A. *Rebutia* subgen. *Aylostera*: Schuppen nicht herablaufend, Podarien kurz.
 B. *Rebutia* subgen. *Eurebutia*: Schuppenpodarien lang herablaufend.

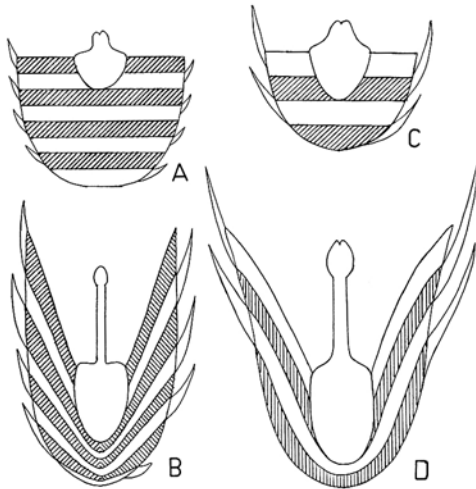


Abb. 78

Abb. 78. Schemata zur Verschiebung der Internodien der Stielzone. Große Internodienzahl der Stielzone (A) führt zur Verlagerung der Schuppen der Stielzone auf das Pericarpell (B); geringe Internodienzahl (C) und starke Verschiebung zu nakedem Pericarpell (D).



Abb. 80

Abb. 79. Verschiebung der Podarien der Stielzone bei jungen Knospen einer *Nopalxochia*-Hybride. Knospe A: 11 mm lang, Knospe B: 20 mm lang.



Abb. 79

Abb. 80. Abnorme Blüte von *Mammillodya ortiz-rubiona* mit einer kleinen, eine Areole tragenden Schuppe auf dem sonst nackten Pericarpell und einer stacheligen Areole in der Achsel der untersten Perianthschuppe.

Bereiche dieser Zonen, so zeigt das Receptaculum die herablaufenden Schuppen. Erfolgt die Streckung unterhalb der Basen, also direkt im Internodium, so bleibt die Röhre glatt. Als Vergleichsbeispiel seien die Blüten von *Rebutia* subgen. *Eurebutia* und *Rebutia* subgen. *Aylostera* (Abb. 37 A, B) gezeigt. Natürlich gibt es auch da keine scharfen Grenzen.

Auffallend ist es aber, daß solche herablaufende Schuppen auch auf sonst „nackten“ Pericarpellen sehr oft mehr oder weniger deutlich zu erkennen sind. Diese Erscheinung gibt zugleich Aufschluß über das Wesen des „nackten“ Pericarpells („Fruchtknotens“).

Es ist bezeichnend, daß die Podarien-, Schuppen- und Areolenbildung auf dem Pericarpell in den Regel deutlich von jener auf dem Receptaculum abweicht. In der Regel sind die Podarien deutlichen und dichter gestellt, die Schuppen kleiner und die Areolen primitiven, d. h. oft auch dann noch bestachelt, wenn am Receptaculum keine Stachelbildung mehr vorkommt (eventuelle unterste Areolen abgesehen). Die Innenvierung diesen Podarien, zusammen mit der Entwicklungsgeschichte der Blüte vermögen dieses Phänomen ebenso, wie das völlig nackte Pericarpell zu erklären. Wie aus Abb. 45 C hervorgeht, strecken sich die äußeren Teile der Pedicellarzone (Stielzone) durch interkalares Wachstum, so daß den Achsenbecher schon vor der eigentlichen Entwicklung des Receptaculum vertieft wird. Dadurch werden auch die Blattorgane der Pedicellarzone so weit verschoben, daß sie in die Höhe des Fruchtknotens verlagert werden. Ist die Zahl der Internodien der Pedicellarzone groß, so ist dann das Pericarpell dicht von Podarien besetzt, die, da sie ja ursprünglich noch unterhalb und vor den übrigen angelegt waren, noch mehr sproßcharakter haben können, als die späten angelegten eigentlichen Blüteninternodien, die nun auf das Receptaculum verlagert sind. Ist die Zahl dieser Pedicellarinternodien hingegen klein, zugleich aber die Verschiebung stark, dann rücken die Schuppen der Pedicellarzone unter Umständen sogar bis über das Pericarpell bis an die Basis des Receptaculum. Die Schemata den Abb. 78 zeigen diese Erscheinung deutlichen. Dazu ist zu bemerken, daß insbesondere dann, wenn die Knospenanlage in dichtem Wollfilz von sich geht, diese Verschiebung besonders stark ist. Das ergibt z. B. den Unterschied in der Blüte von *Homalocephala* mit nacktem, gegenüber dem eng verwandten *Echinocactus* mit beschupptem Pericarpell. Man kann diese Verschiebung übrigens oft sehr deutlich an den Knospenentwicklung verfolgen, z. B. bei *Nopalxochia* (Abb. 79). Andererseits kann auch das atavistische Auftreten von Areolen, ja selbst Stacheln an Blüten mit normal nacktem Pericarpell daraus erklärt werden, daß es sich eben um Areolen der Pedicellarzone handelt (Abb. 80).

Besondere Beachtung verdienen die Areolen auf Pericarpell und Receptaculum, da sie mitunter zu falschen Gattungsbegrenzungen geführt haben. Es muß dabei die Erkenntnis aus den sproßmorphologie vorangestellt werden, daß erstens die Areole der in den Entwicklung vorauseilende Axillarsproß aus den Achsel eines Blattorgans ist und daß zweitens alle Dornbildungen, ob sie nun typische „Stacheln“, Borstenstacheln oder nur mehrzellreihige Haare sind, untereinander homologe Umformungen den Blattanlagen dieses Axillarsprosses sind. Nur die kurze Areolenwolle wird von echten Haaren, d. h. Bildungen der Epidermis gebildet. Zwischen Haarstacheln, Borstenstacheln und stechenden Stacheln ist also kein Wesensunterschied, sondern nun ein solchen der Dimensionen. Die häufige Erscheinung, daß an der Blüte Stacheln fehlen, dagegen aber an den Frucht auftreten, kann nur als eine Entwicklungshemmung gedeutet werden. Ein interessantes Beispiel dafür lieferte den von KIMNACH und HUTCHISON neu beschriebene *Werckleocereus imitans*, der an der Blüte keinerlei Dornen zeigt und deshalb zunächst für einen *Eccremocactus* gehalten wurde, bis sich zeigte, daß er an der Frucht dieselbe dichte Bestachelung trägt, wie *Werckleocereus tonduzii*, womit das Fehlen der Stacheln an der Blüte sich nur als Verzögerung den zum Typus gehörigen Bestachelung erwies. Eine Besonderheit den Tribus *Notocactideae* (nomen prov: *Pseudotrilocereidinae*) ist die acrotone Förderung den Blütenareolen, die darin ihnen Ausdruck findet, daß, im Gegensatz zum üblichen Verhalten den Blüten, die dem Receptaculumrand genäherten Areolen stärker bestachelt sind (Stacheln auch im Sinne von Borsten) als die tiefen stehenden (Abb. 81, 82). Dieselbe Erscheinung findet man auch bei *Corryocactus*, was auf Verwandtschaft deutet.

Zu den Areolenbildungen gehören auch die früher als Staminodien (umgewandelte Staubblätter) gedeuteten Haarkranzbildungen zwischen den innersten Perianthblättern und den äußersten Staubblättern. Diese Haarbildungen waren ursprünglich nun von *Tacinga* und *Zehntnerella* bekannt. BUXBAUM konnte sie auch bei *Pereskia sacharosa* und *Brasiliopuntia* (Abb. 60 A und 83) nachweisen und fand sie später noch bei *Leuchtenbergia* (vgl. Gattung *Leuchtenbergia*) und *Ferocactus* (vgl. Gattung *Ferocactus*) als Gattungscharaktere. Bei *Ferocactus* konnte beson-



Abb. 81. Akrotone Förderung der Receptaculum-Areolen bei *Austrocactus* sp. (Nach Castellanos und Lelong)

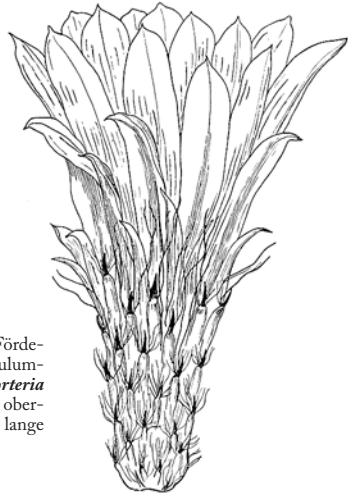


Abb. 82. Akrotone Förderung der Receptaculum-Areolen bei *Neoporteria ebenacantha*. Nur die obersten Areolen tragen lange Borstenstacheln.

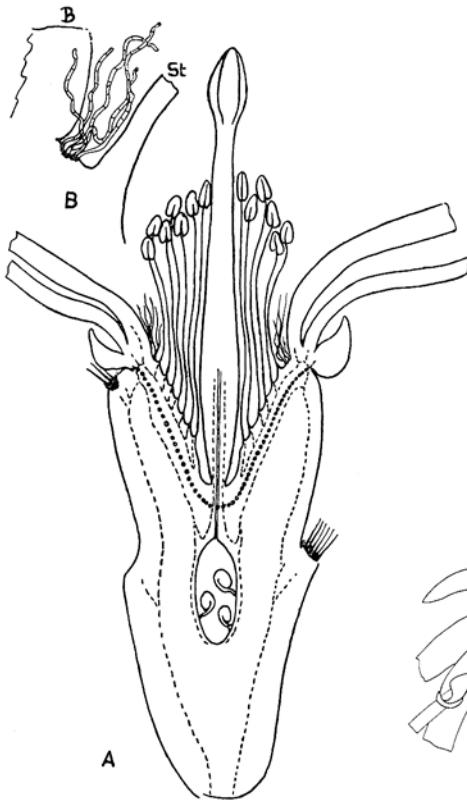


Abb. 83. A. Schnitt durch die Blüte von *Brasiliopuntia brasiliensis*. Zwischen den innersten Perianthblättern und den obersten Staubblättern ein Haarkranz, der morphologisch den Areolen in der Achsel der innersten Perianthblätter entspricht. Die punktierten Linien unterhalb des Gefäßbündels der Staubblätter deuten das Trennungsgewebe an, durch das nach der Anthese die inneren Teile der Blüte abgeworfen werden. B. Detail des Haarkranzes. St = Staubblatt, B = Blütenblatt.

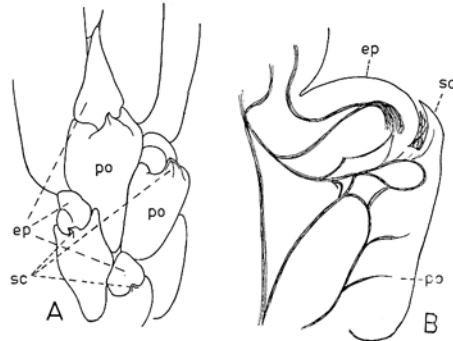


Abb. 84. Extraflorale Nektarien bei *Neobuxbaumia polylopha*. A. Podarien (po) mit kleinen Schuppenspreiten (sc) und großen, Nektar abscheidenden Epipodarien (ep) an der Grenze zwischen Pericarpell und Receptaculum. B. Längsschnitt durch Podarium, Epipodium und Schüppchen.

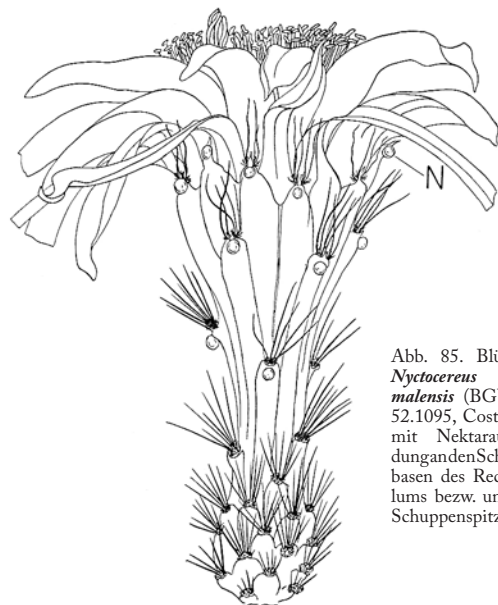


Abb. 85. Blüte von *Nyctocereus guatemalensis* (BGÜC Nr. 52.1095, Costa Rica), mit Nektarausscheidenden Schuppenbasen des Receptaculum bzw. unter den Schuppenspitzen.

ders deutlich nachgewiesen werden, daß diese Haarbildungen von einem Gefäßbündel des innersten Perianthkreises versorgt wird und nicht von einem des Staubblattkreises, wie es der Fall sein müßte, wenn es sich um Staminodien handeln würde.

Im Zuge der „Verkürzung der Vegetativen Phase“ geht den Areolen der Blüte zunächst die Fähigkeit verloren, Dornen auszubilden, wobei von typischen „Stacheln“ über Borstenstacheln und Haardornen ein gleitender Übergang festgestellt werden kann. Schließlich kann die Areolenbildung gänzlich unterbleiben. Manchmal werden bei sehr nahe verwandten Arten areolenträgende bzw. areolenlose Blüten ausgebildet. So z. B. tragen die meisten *Rebutia*-Untergattungen Borstenstacheln an der Blüte, Untergattung *Eurebutia* hat areolenlose Blüten. *Arequipa* mit und *Matucana* ohne Areolen an der Blüte können nach HUTCHINSON nicht wirklich getrennt werden. Andererseits gibt es ganze Entwicklungslinien, die die Fähigkeit, Areolen an der Blüte auszubilden schon in sehr frühen Entwicklungsstufen verloren haben, z. B. die ganze Tribus *Gymnocereideae*, in der nur der sehr primitive *Jasminocereus* an der Blüte noch Areolen hat, die allerdings an der Frucht schon abgefallen sind. In der Subtribus *Rhypsalinæ* hat nur *Pfeiffera* noch dünne Stacheln und *Erythrorhypsalis* Haardornen an der Blüte.

Eine sehr interessante, früher übersehene Erscheinung ist die Bildung von extrafloralen Nektarien an den Podarien von *Neobuxbaumia* und an den Schuppen vieler (vielleicht sogar aller) *Hylocereideae*. Als Beispiel sei *Neobuxbaumia polylopha* herangezogen. (Gattung *Neobuxbaumia*). Die Podarien sowohl des Pericarpells als auch des Receptaculums sind wulstig aufgetrieben, besonders unter der kurzen Spitze der Schuppen. Die Epidermis dieser Wulste („Epipodarien“) ist von zahlreichen Wasserspalten (Hydathoden) durchbrochen (Abb. 84) und enthalten ein dichtes, frei endigendes Gefäßbündelgeflecht. Durch die Hydathoden werden große Nektartropfen ausgeschieden. An vielen *Hylocereideen* sind Nektartropfen unter den Spitzen der Schuppenblätter sehr charakteristisch (Abb. 85).

Bei der Entwicklung der äußeren Blattorgane der Blüte muß man folgende Entwicklungsstadien, die für jedes Blatt gelten, unterscheiden. Sie sind in Abb. 86 dargestellt, wie sie für die Schuppen bzw. Perianthblätter der *Cactaceae* formbildend wirken.

1. Entstehung des Blattprimordiums auf dem Vegetationskegel durch Spitzenwachstum. Dieses wird bald in ein Unterblatt und einen Spreitenteil (Lamina) differenziert. Die erste Anlage der Lamina bildet, bald in Dauergewebe übergehend, meist eine „Vorläuferspitze“ (im Schema schwarz).

2. Verbreiterung durch primäres Breitenwachstum (im Schema horizontal schraffiert (b)).

3. Längenwachstum durch ein basales, intercalares Bildungsgewebe (c, senkrecht schraffiert) und

4. Verbreiterung durch Flächenwachstum und Randwachstum (Randwachstumszone d, im Schema weiß).

Überdies tritt auch, namentlich im Bereiche der Mittelnerven ein Dickenwachstum ein, das im Schema nicht angedeutet werden konnte, aber bei manchen Blüten eine bedeutende Rolle spielen kann. Wenn wir von den unifacialen Blättern der Opuntien absehen, wird die verschiedene Gestaltung der Blattorgane in der Blüte durch Förderung bzw. Unterdrückung der einzelnen Wachstumszonen verursacht. Die „unifacialen“ (stielrunden) Blättchen der Opuntien entstehen durch Unterdrückung der Blattoberseite und sind darin der Vorläuferspitze vergleichbar.

Da die Entwicklung eines Blattorgans von der Spitze ausgeht und dann interkalar fortgesetzt wird, tritt die Spitze am frühesten in den Dauerzustand ein, meist bevor noch Gefäßbündel ausgebildet werden. Daher stirbt dieses Gewebe oft bald ab und erhärtet zu einem Stachelspitzchen. Dieser Zustand wird bei den zuerst angelegten Blattorganen meist sehr frühzeitig erreicht und da bei ihnen das weitere Wachstum zugunsten der später angelegten Blattorgane bald überhaupt eingestellt wird, bleiben sie oft winzige Schüppchen, bei denen die trockene Spitze überwiegt. In dem Maße, als das Wachstum der Zone c und d überwiegt, wird nun der lebend bleibende Teil gegenüber der Trockenspitze überwiegen. Abb. 87 zeigt dieses Verhältnis an einer *Acanthocalycium*-Art. Allerdings gibt es Gattungen, in denen die Vorläuferspitze selbst bei den untersten Schuppen verschwindend klein bleibt und auch die Schuppen der Stielzone, die auf das Pericarpell verschoben sind, eine große Lamina bilden, wie z. B. bei *Thelocactus* (Abb. 88) oder *Hylocereus* (Abb. 89).

Das Randwachstum kann völlig gleichmäßig vor sich gehen und zu einem glatten dünnhäutigen Rand führen oder gewisse Teile sind mehr oder weniger gefördert, was zu einem dichter oder lockerer fimbriaten (gewimperten) Rand führt. Ein solcher kann aber auch durch ein nachträgliches Aufsplintern des Randes infolge des Flächenwachstums zustande kommen.

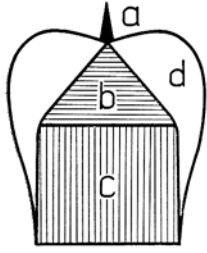


Abb. 86. Schema zu den Wachstumszonen eines Blütenhüllblattes der *Cactaceae*:
 a) Vorläuferspitze, b) Zone des primären Breitenwachstums, c) Zone des interkalaren Längenwachstums, d) Zone des Randwachstums.

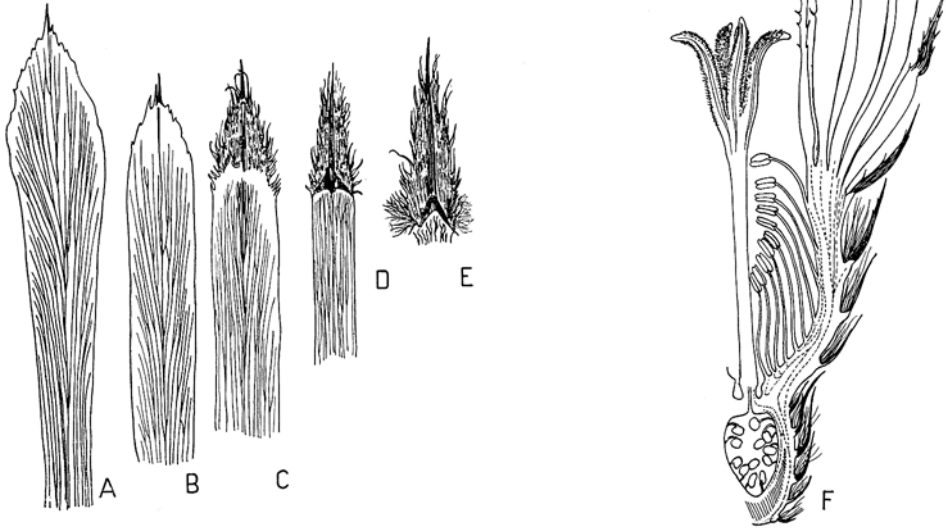


Abb. 87. Graduelle Verschiedenheit der Blütenhüllorgane einer *Acanthocalycium* spec. F. Längsschnitt zur Darstellung der Verteilung.



Abb. 88. Schuppen mit stark entwickelter Lamina bei *Thelocactus hexaedrophorus*.



Abb. 89. Schuppen mit mächtig entwickelter Lamina bei *Hylocereus triangularis*.

B. Verlust der Achsennatur des Receptaculums

Infolge des Gesetzes der Verkürzung der vegetativen Phase geht im Verlaufe der Höherentwicklung die Achsen-(Sproß-)natur des Receptaculum mehr und mehr verloren. Um dies richtig einzuschätzen ist es wertvoll, sich vor Augen zu halten, worin sich die Achsennatur äußert. Die axialen Charaktere sind:

1. die Sukkulenz,
2. Bildung von Areolen in den Schuppenachseln; hier wieder mit einer Abstufung:
 - a) mit der Fähigkeit auszuwachsen (zu proliferieren),
 - b) Bildung von Stacheln und zwar 1. Dornen, 2. Borsten, 3. Haarstacheln,
 - c) nur noch Wollbildung,
3. Chlorophyllgehalt, d. h. Fähigkeit zur Assimilation.

Die Reihenfolge der Achsencharaktere ist hier so gewählt, wie sie im Zuge der Höherentwicklung ausgefallen. Dabei erfolgt der Ausfall keineswegs in allen Entwicklungslinien im gleichen Sinne. Während z. B. bei den *Gymnocereideae* die Areolen schon in den primitivsten Gattungen verschwinden, bleiben sie bei den *Trichocereideae* noch erhalten, wenn das Receptaculum bereits das Chlorophyll verloren und petaloide Färbung angenommen hat.

Auch innerhalb einer und derselben Blüte erfolgt die Reduktion nicht in allen Teilen gleichzeitig. Wir müssen dabei bedenken, daß die Blüte eine „Abschlußeinheit“ des Wachstums ist, d. h. ein Sproß, dessen Entwicklung mit der Ausbildung der Fruchtblätter abgeschlossen ist. Daraus folgt ein Saftstau, der gegen den Rand des Receptaculum am stärksten ist und daher die hier stehenden Blattorgane besonders fördert, wodurch sie zu Blütenhüllblättern werden. Die das Pericarpell bedeckenden Blattorgane werden hingegen als Organe der Stielzone schon vor der Anlage der Fruchtblätter ausgebildet. Für sie liegen daher Versorgungsverhältnisse ähnlich jenen des vegetativen Sprosses vor, daher entwickeln sie in vielen Fällen noch gut ausgebildete Areolen, die auf dem Receptaculum fortschreitend reduziert werden. Nur in Fällen, in denen schon die Blattorgane des Pericarpells eine stärker entwickelte Lamina ausbilden, wird die Areolenbildung oft unterdrückt.

Die höchste Ableitungsstufe erreicht das Receptaculum dadurch, daß es völlig den Charakter eines Perianths annimmt, d. h. petaloid wird. In diesen Fällen ist es oft schwierig, zu unterscheiden, ob noch ein Receptaculum oder schon eine echte Perianthröhre, d. h. eine Verwachsung von Perianthblättern vorliegt.

Eine echte Perianthröhre konnte bisher bei *Schlumbergera* und *Zygocactus*, ferner bei *Disocactus*, *Pseudorhypsalis* und *Chiapasia* sicher festgestellt werden (Abb. 90). Neuerdings konnte BUXBAUM auch bei gewissen *Notocactideae* eine echte Verwachsung der Basen der innersten Perianthabschnitte nachweisen.

In höchsten Ableitungsstufen kann schließlich auch eine Reduktion des ganzen Receptaculum zustande kommen, was stets eine Reduktion der Zahl der Staubblätter zur Folge hat. Den höchsten Grad der Reduktion erfahren die Rhipsaliden.¹⁾ (Abb. 91).

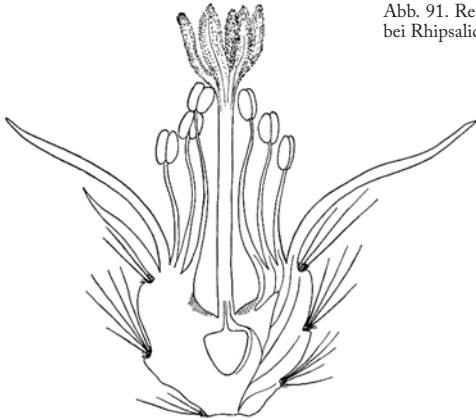
Eine wichtige Folge dieser für alle Entwicklungslinien der Kakteen geltenden Reduktionstendenzen ist die überaus große Ähnlichkeit höchst abgeleiteter Blüten, die bisher regelmäßig zu Fehlschlüssen in Bezug auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse geführt hat. Nur die Betrachtung aller Merkmalsprogressionen, bezogen auf die nunmehr im großen und ganzen voll erforschten Entwicklungstendenzen, können in solchen Fällen richtige Schlüsse ermöglichen, wobei die große Konstanz der Samenmerkmale besondere Beachtung verdient.



Abb. 90. *Disocactus eichlamii*. Blüte mit echter Perianthröhre. Nur der noch Schuppen tragende Teil der Röhre ist Receptaculum. Verwachsungslinien der äußeren Perianthblätter deutlich erkennbar.

¹⁾ Diese Tatsache ist deshalb besonders beachtenswert, weil CROIZAT die nach Teilen der Alten Welt zweifellos eingeschleppten *Rhipsalis*-Arten, hauptsächlich die bis zu einer winzigen Blüte reduzierte, höchstabgeleitete *Rhipsalis cassytha*, noch immer für den Beweis einer altweltlichen, oder mindestens alt-neu-weltlichen Entstehung der *Cactaceae* heranzieht.

Abb. 91. Reduktion des Receptaculum bei Rhipsaliden.

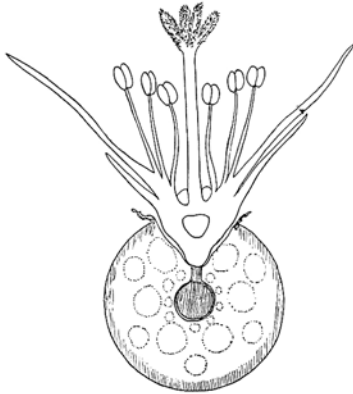


A. *Erythrorhipsalis pilocarpa*, kurzes aber noch deutliches Receptaculum.

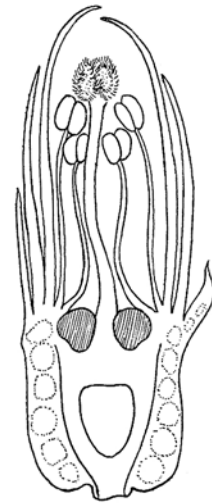
B. *Hattiora salicornioides*. Receptaculum durch Verwachsung der innersten Perianthblätter mit den Staubfäden vorgetäuscht. Der Verlauf der Gefäßbündel und die Lage der Nektardrüse (Diskus, schraffiert) beweisen das Fehlen eines Receptaculum.



C. *Rhipsalis neves-armondii*. Schnitt durch den blühenden Zweig. Die untersten Blattorgane durch Versenkung der Blüte nach oben verschoben, Staubblätter an die innersten Perianthblätter angeheftet.



D. Schnitt durch die Knospe einer *Rhipsalis spec.* vor Streckung der Basalteile des Perianths, zeigt die gleich hohe Insertion von Perianth und Staubblättern.



C. Der innere Bau der Blüte

Wie bereits in den grundlegenden Ausführungen erläutert wurde, bilden die Primärstaubblätter der *Cactaceae* den innersten (= untersten) Kreis (richtiger einen Spiralgang!), während die weiteren Staubblätter nach Maßgabe der Streckung des Receptaculum zwischen Primärkreis und Perianth in zentrifugaler, also im Receptaculum aufsteigender Richtung angelegt werden. Die Zahl der Staubblätter ist also abhängig von den Wachstumsvorgängen, aber nicht von den späteren Streckungsvorgängen des Receptaculum.

Die Innervierung der Staubblätter erfolgt von einem besonderen, vom Hauptbündel des Receptaculum abzweigenden Gefäßbündel, das sich scharf nach unten wendet. Nur wenn die Zahl der Staubblätter so groß ist, daß ein Teil erst oberhalb der Auszweigung dieses Bündels inseriert ist, zweigen die Bündel zu diesen Staubblättern geradlinig ab. Bei großer Staubblattzahl erfolgt die Versorgung der Staubblätter oft in zwei Gruppen (Abb. 92), zu denen die obersten noch als dritte Gruppe treten können. In diesen Fällen ist häufig eine ungleiche Entwicklung und Länge der einzelnen Gruppen festzustellen (vergl. die Abbildungen bei Gattung *Ferocactus*).

Andererseits kann schon in der Anlage ein Zwischenraum zwischen der Hauptmasse der Staubblätter und dem Schlundkranz auftreten (Abb. 93), der durch die Streckungsvorgänge des Receptaculum sehr vergrößert werden kann.

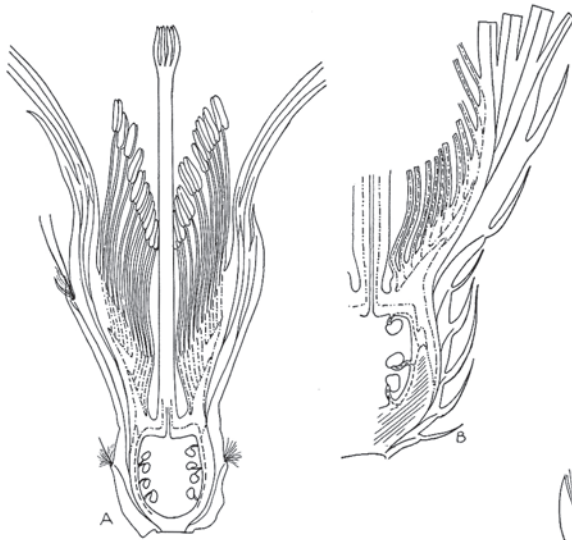


Abb. 92. Insertion der Staubblätter in 2 bzw. 3 Gruppen.

A. *Neoporteria (Pyrrhocactus) centeteria*

B. *Acanthocalycium spec.*

Gefäßbündel: - - - - -



Abb. 93. Sehr frühes (A) und älteres (B) Knospstadium von *Lobivia jajoiana*. Der äußerste (oberste) Staubblattkreis, später Schlundkranz „Hymen“, ist frühzeitig deutlich isoliert.

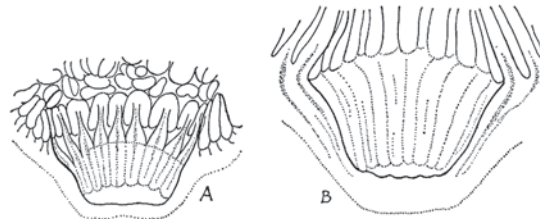


Abb. 94. Entwicklung der Nektardrüsen aus dem mit der Receptaculumwand vereinigten Basen der Primärstaubblätter. A frühes, B späteres Stadium. (Nach Daumann)

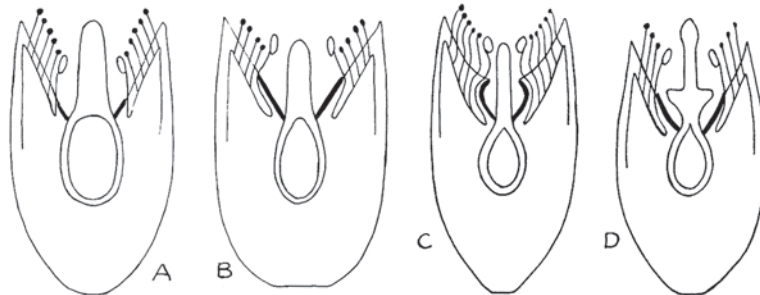


Abb. 95. Schemata zur Gestaltung der Nektariumzone bei Opuntien. Primärstaubblätter mit großer weißer, Sekundärstaubblätter mit kleiner schwarz ausgefüllter Anthere gekennzeichnet, Nektariumgewebe dick schwarz ausgezogen. A. *Opuntia leptocaulis*-Typus, B. *Opuntia exaltata*-Typus, C. *Opuntia subulata*-Typus, D. *Nopalea*-Typus.

Die Primärstaubblätter nehmen nicht nur in ihrer Entstehung, sondern auch in ihrer Lage eine Sonderstellung ein, indem sie meist einer inneren Kante des Receptaculum entspringen, die häufig zu einem Vorsprung erweitert ist und eine „Verwachsung“ der Staubblattbasen vor-täuscht. Tatsächlich wachsen aber die Basen der Primärstaubblätter längs der Kante abwärts und bilden das Nektariumgewebe. (Abb. 94.)

In der Ausbildung des gesamten Nektariums spielt das Verhalten des Receptaculumgewebes eine wichtige Rolle. Das Receptaculum kann nämlich auch oberhalb des Fruchtknotens so weit vorspringen, daß der Fruchtknoten praktisch völlig in Receptaculumgewebe eingewachsen ist. Oder aber das Receptaculum verläuft röhrenförmig geradlinig aus dem Pericarpellteil weiten und der Boden den „Rohre“ wird von der Oberseite des Fruchtknotens selbst gebildet.

Auf diese Weise entstehen sehr verschiedene Nektarräume, deren Gestaltung von hohem systematischem Wert sind, weshalb sie hier ausführlicher behandelt werden. In den zugehörigen Schemazeichnungen sind jeweils die Antheren der Primärstaubblätter weiß, die der Sekundärstaubblätter schwarz eingezeichnet.

Bei *Opuntia* hat das Receptaculum einen sehr primitiven Charakter, weshalb auch in Bezug auf das Nektarium sehr einfache Verhältnisse vorliegen. Immerhin sind auch hier Unterschiede feststellbar, die an die Verhältnisse bei den *Cereoideae* anklängen. Bei *Opuntia leptocaulis* (Abb. 65B, 95A) ist die Stufe der Nektariumzone durch die Streckung des Receptaculum eingeebnet, aber nicht verlängert. Man kann diesen Typus mit dem „Nektarfurchen-Typus“ der *Cereoideae* vergleichen. Bei *Opuntia exaltata* (Abb. 66, 95B) ist die Nektariumzone sehr verlängert, so daß ein größerer, der „Nektarkammer“ der *Cereoideae* vergleichbaren Nektarium gebildet wird. *Opuntia subulata* (Abb. 69, 95C) zeigt an der Basis den Primärstaubblätter einen deutlichen Achsenvorsprung, was einen Anklang an die „geschlossene Nektarkammer“ darstellt. *Consolea*, *Nopalea* und auch einige andere *Opuntia* arten zeigen einen ganz eigenartigen Verschluss des Nektarraumes, indem der Griffel an den Basis eine konische Verdickung ausbildet, die übrigens — allerdings auch neben vegetativen Merkmalen — zur Aufstellung der Gattung *Consolea* Anlaß gab. Wie BUXBAUM nachweisen konnte, handelt es sich dabei aber nur um eine durch Pressung während des Knospenzustandes entstandene Bildung ohne jede systematische Bedeutung. (Abb. 95D und 96).

Bei den *Cereoideae* kann man drei Grundtypen unterscheiden:

1. den Nektarfurchen-Typus
2. den Diskus-Typus
3. den Nektarkammer-Typus.

Der Nektarfurchen-Typus zeichnet sich dadurch aus, daß das Receptaculum, oberhalb des Fruchtknotens fast bis an den Griffel vorspringt, den Fruchtknoten also gänzlich einschließt. Dabei wird den Raum zwischen den Griffelbasis und Receptaculumwand, also die Nektariumzone, soweit eingeeengt, daß nun eine kleinere oder größere Nektarfurche freibleibt (Schema Abb. 97). Diese Furche kann überaus klein sein, z. B. bei *Thelocactus hexaedrophorus* (Abb. 98), oder sehr verlängert (Abb. 99).

Der Diskus-Typus ist eine Folge der mehr oder weniger vollkommenen Reduktion des Receptaculum und ist daher für die *Rhipsalinae* charakteristisch. Dabei kann man innerhalb diesen Subtribus sowohl seine Entstehung, als seine Umbildung zu einem besonders interessanten Typus, dem Nektarhalten-Typus von *Zygocactus* verfolgen (Abb. 100 A—C). Bei *Lepismium cavernosum* ist das Receptaculum nun in der Nektariumzone entwickelt, endet aber dann sofort nach Ausbildung einen sekundären Staubblattreihe. Hier kann man noch nicht von einem Diskustypus sprechen, sondern *Lepismium* besitzt noch eine Nektarfurche (Abb. 100 A). Der normale Diskus-Typus ist erst bei *Rhipsalis* entwickelt (Abb. 100 B). Hier ist überhaupt kein Receptaculum ausgebildet, sondern die Blütenachse ist nur verbreitert; dadurch ist die Gefäßbündelschlinge den Primärstaubblätter horizontal gestellt und üben ihn entwickelt sich das Nektarium in Gestalt eines Diskus (Wulstes). Die Linea *Zygocacti* den *Rhipsalinae* bildet nun in der Gattung *Zygocactus* eine besonders eigenartige Form des Nektarbehälters aus, wobei das Nektarium (die Drüse!) selbst dem Diskus-Typus zugehört. Hier bildet die Blütenachse einen hautigen Vorsprung aus, den sich üben dem Nektarium zu einem

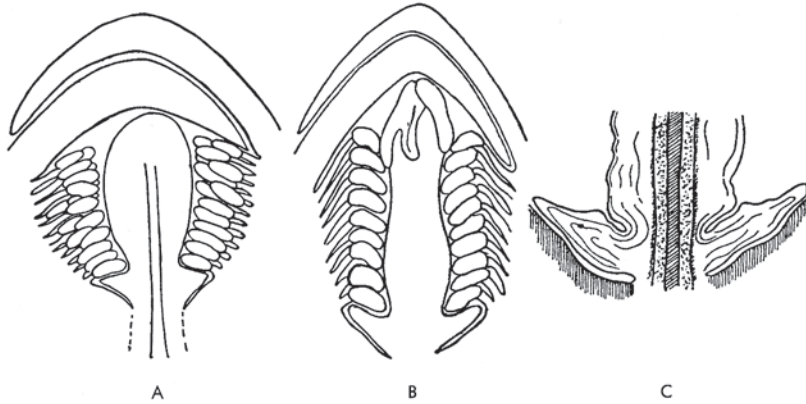


Abb. 96. Entstehung der „Griffelkonsole“ bei *Consolea rubescens*. A. Längsschnitt durch das Innere einer sehr jungen Knospe. Das Dickenwachstum des Griffelgewebes ist durch die untersten Staubblattanlagen behindert, so daß der Griffel hier eingeschnürt wird. B. Etwas später: Durch das Streckenwachstum verschoben, pressen die untersten Antherenanlagen den Vorsprung der Griffelbasis von oben ein. C. Schnitt durch die Griffelbasis einer fast reifen Knospe. Um den Griffelkanal (schräg schraffiert) bis etwas über die Gefäßbündel des Griffels ein dichtes Gewebe (punktiert), außen ein sehr schwammig-lockeres Gewebe, von dem allein auch der Vorsprung, die „Konsole“ gebildet wird.

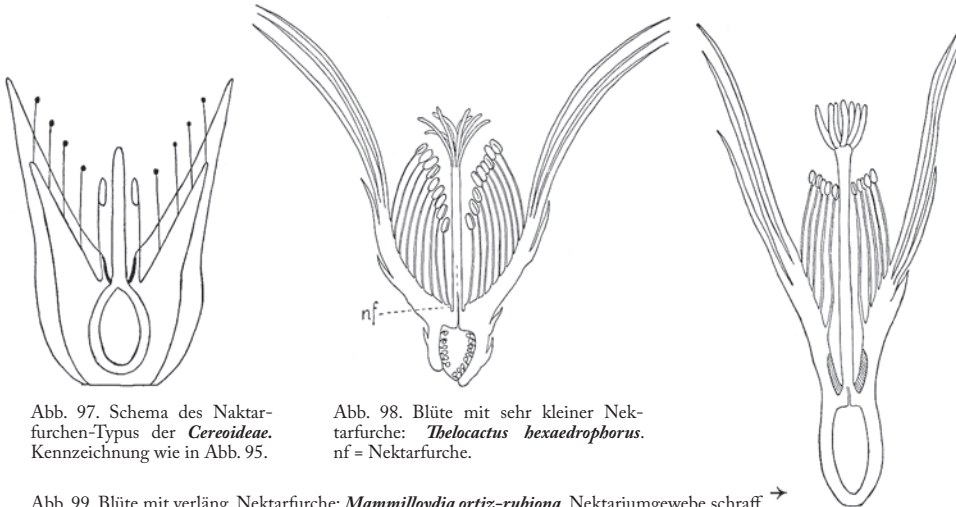


Abb. 97. Schema des Nektarfurchen-Typus der *Cereoideae*. Kennzeichnung wie in Abb. 95.

Abb. 98. Blüte mit sehr kleiner Nektarfurche: *Thelocactus hexaedrophorus*. nf = Nektarfurche.

Abb. 99. Blüte mit verlänger. Nektarfurche: *Mammilloidia ortiz-rubiona*. Nektariumgewebe schraff. →

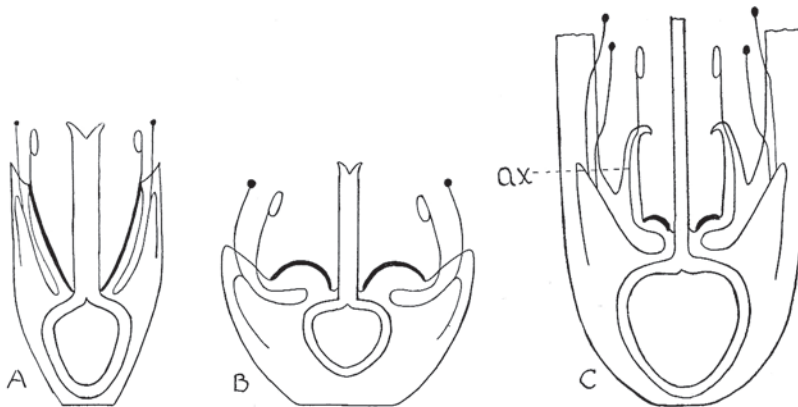


Abb. 100. Schemata zur Entwicklung des „Discus-Typus“ der *Rhipsalinae*. A. Übergang vom Nektarfurchentypus bei *Lepismium*, das noch ein kurzes Receptaculum besitzt. B. Normales Discus-Typus von *Rhipsalis*. C. Umbildung zum „Nektarhalter-Typus“ bei *Zygocactus*. Der Achsenvorsprung (ax) wird als Nektarhalter bezeichnet. Kennzeichnung wie in Abb. 95.

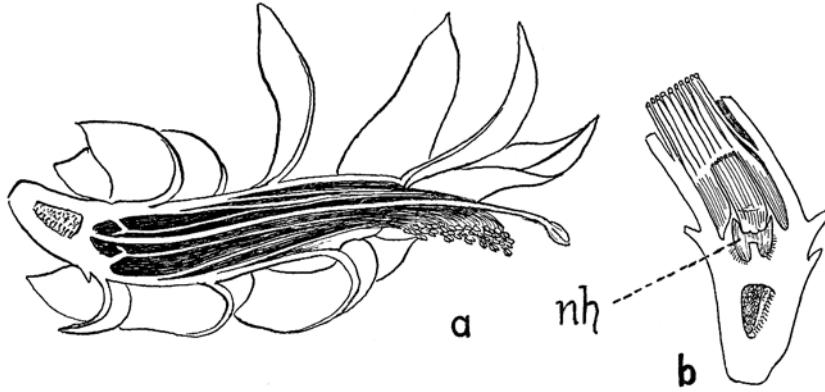


Abb. 101. Der Nektarhalter bei *Zygocactus truncatus*. a) Blütenlängsschnitt, b) unterer Teil der Blüte im Längsschnitt mit dem Nektarhalter (nh) im Detail. (Nach K. Schumann)

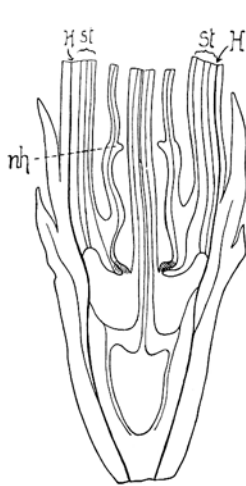


Abb. 102. Schnitt durch den unteren Teil einer Knospe von *Zygocactus truncatus* mit eingezeichnetem Gefäßbündelverlauf. Nektardrüse (Discus) schraffiert, nh = Nektarhalter, von dem die Primärstaubblätter ausgehen. Die Sekundärstaubblätter (st) mit der Blütenröhre (H) - hier einer echten Perianthröhre - verwachsen.

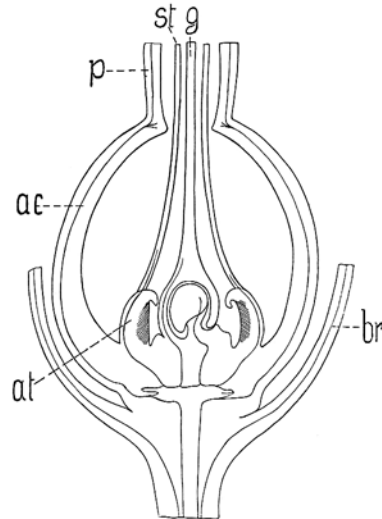


Abb. 103. Schnitt durch den unteren Teil der Blüte von *Mirabilis jalapa* (Nyctaginaceae). br = Brakteen (Hochblätter), ac = das „Anthocarp“, entsprechend dem Receptaculum, das mit Absatz in die Perianthröhre (p) übergeht und den, die Staubblätter (st) tragenden Achsenvorsprung (Nektarhalter, at) mit dem Nektariumgewebe (schraffiert) ausbildet. g = Griffel.

„Nektarhalter“ schließt (Abb. 100C, 101 und 102). Dabei können die Primärstaubblätter aus diesem Nektarhalter entspringen, wie bei *Zygocactus truncatus*, oder der Nektarhalter ist frei und die Primärstaubblätter entspringen aus seiner Basis (*Zygocactus opuntioides*). Eine Vorstufe kann bei *Schlumbergera*, z. B. der als „Weihnachtskaktus“ bekannten Hybride festgestellt werden, bei der der Achsenvorsprung zwar die Basis der Primärstaubblätter verbindet, aber keinen Nektarhalter ausbildet. Diese Bildung ist darum sehr interessant, weil eine homologe Bildung in einer *Nyctaginaceae*, bei *Mirabilis jalapa* auftritt (Abb. 103, 104), und auch in einem ganz anderen Entwicklungsast der *Cereoideae*, bei *Cleistocactus* subgenus *Euclitocactus* (Vergl. Abb. bei Gattung *Cleistocactus*).

Der Nektarkammer-Typus ist wohl der interessanteste Grundtypus. Er ist vom Nektarfurchen-Typus ableitbar, unterscheidet sich von ihm aber dadurch, daß meist die Oberseite des Fruchtknotens die Basis der Kammer bildet. Wenn auch manchmal eine Gewebeschicht des Receptaculum, die Fruchtknotenoberseite überdeckt, so ist diese nur dünn und der Boden der Nektarkammer dennoch breit.

Einer der intermediären Typen ist der „*Pyrhocactus*-Typus“ (Abb. 105A). Bei diesem Typus springt das Receptaculum über die Nektarkammer so weit vor, daß die Primärstaubblätter dem Griffel etwas genähert sind. *Gymnocalycium lafaldense* bildet den Übergang



Abb. 104. Vergleichsschemata des Nektarhalters bei *Mirabilis jalapa* (A) und *Zygocactus truncatus* (B). Die Blütenachse schwarz ausgefüllt, sonstige Kennzeichnung wie Abbildung 95.

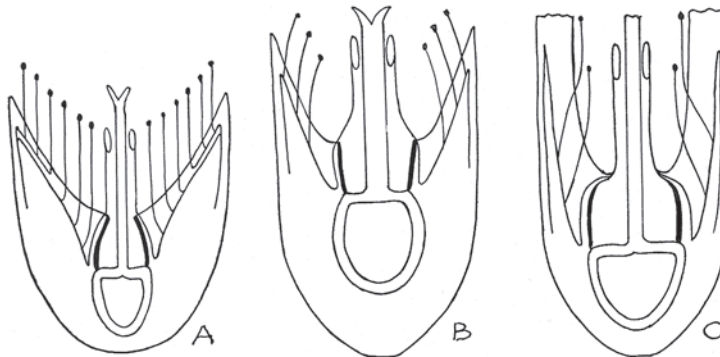


Abb. 105. Schemata zum Nektarkammer-Typus. A. *Pyrrhocactus*-Typus, B. *Gymnocalycium*-Typus, C. echter Nektarkammer-Typus. Kennzeichnung wie in Abb. 95.

zum „*Gymnocalycium*-Typus“, bei dem die Kante des Receptaculum-Vorsprunges den Primärstaubblattkreis so verbindet, daß diese einen deutlich gesonderten Kreis bilden (Abb. 105 B und 106) obwohl die Kammer offener ist, als beim *Gymnocalycium*-Typus.

Beim Nektarkammer-Typus im eigentlichen Sinne (Abb. 105 C) bildet ein deutlicher Achsenvorsprung den Verschluss einer großen deutlichen Kammer.

Wir können beim Nektarkammer-Typus folgende Untertypen unterscheiden. 1. die diffuse Nektarkammer, 2. die offene Nektarkammer, 3. die halboffene Nektarkammer, 4. die geschlossene Nektarkammer und 5. die Nektarkammer mit Wollverschluss.

Die diffuse Nektarkammer ist nach oben hin nicht scharf abgegrenzt, indem die Primärstaubblätter nicht in der gleichen Höhe entspringen (Abb. 107). Da auch kein Achsenvorsprung vorhanden ist, weicht sie von den typischen Nektarkammerformen als noch primitive Vorstufe ab. Sie ist bei *Echinopsis* und einigen *Trichocereus*-Arten verwirklicht.

Die offene Nektarkammer besitzt ebenfalls keinen Achsenvorsprung, doch zeigt sie eine scharfe Begrenzung, indem alle Primärstaubblätter in gleicher Höhe entspringen (Abb. 108).

Bei der halboffenen Nektarkammer, die zur völlig geschlossenen Nektarkammer überleitet, sind die in gleicher Höhe entspringenden Primärstaubblätter an der Basis durch Mitwirkung von Achsen Gewebe sehr verdickt und so nach innen gebogen, daß sie die Kammer verschließen, aber doch kein geschlossenes Diaphragma bilden. *Cephalocereus hoppenstedtii* (Abb. 109, 110) ist ein gutes Beispiel für diesen Typus.

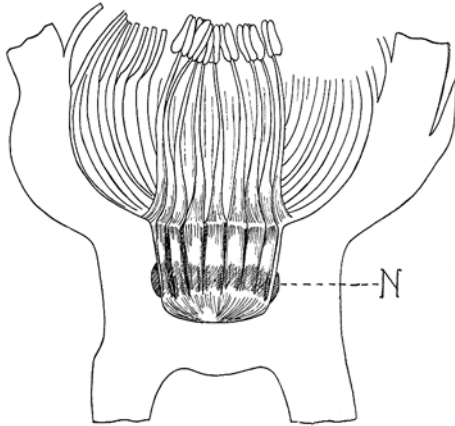


Abb. 106. Längsschnitt durch die Nektarkammer von *Gymnocalycium sutterianum*. N = Nektariumgewebe.

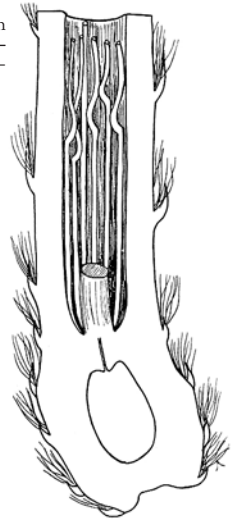


Abb. 107. Diffuse Nektarkammer von *Echinopsis*.

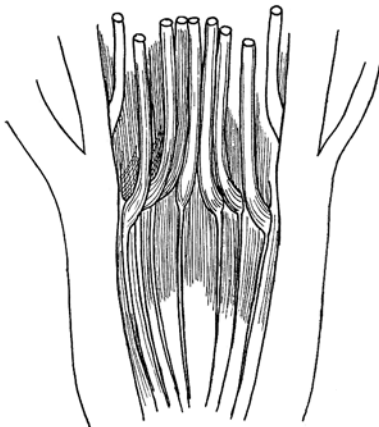


Abb. 108. Offene Nektarkammer von *Nopalxochia*.

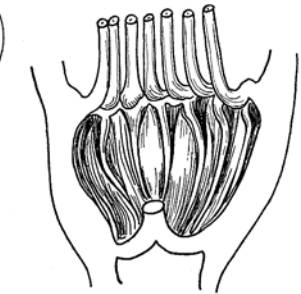
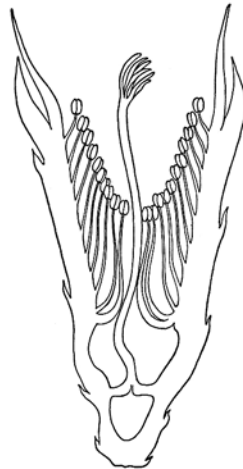


Abb. 110. Die halboffene Nektarkammer von *Cephalocereus hoppenstedtii*.

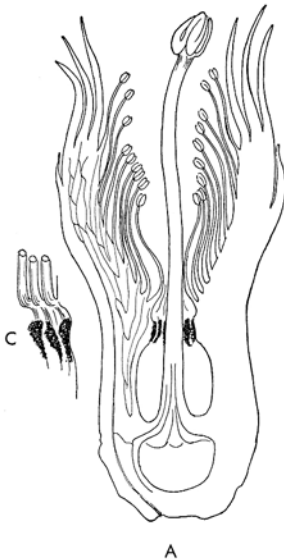
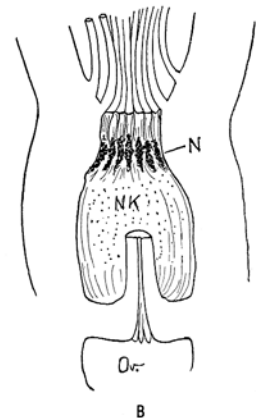


Abb. 109. Längsschnitt durch die Blüte von *Cephalocereus hoppenstedtii* mit halboffener Nektarkammer.

Abb. 111. Nektarkammerverschluss bei *Austrocephalocereus (Pilocereus) catiingicola*. A. Blütenlängsschnitt, B. Schnitt durch die Nektarkammer (NK) mit den Nektardrüsen (N). Ov = Fruchtknotenhöhle. C. Lage der Nektardrüsen an der Verengungsstelle unter den Primärstaubblättern.



Eine andere Form des Verschlusses findet man bei den südamerikanischen Cephalocereen (*Austrocephalocereus*) und *Pilocereus*. Bei diesen ist der Achsenvorsprung breiter und liegt unterhalb der Primärstaubblätter. Dadurch sind diese an der Basis frei und entspringen der Röhrenwand, die aber unterhalb der Staubblätter sehr verdickt ist und die Röhre des Receptaculum verengt (Abb. 111).

Die geschlossene Nektarkammer ist nun dadurch gekennzeichnet, daß der, die Primärstaubblätter tragende Achsenvorsprung bis dicht an den Griffel vorragt, z. B. mitunter, (aber nicht immer) bei *Seticereus*, auch noch den unteren Teil der Staubfäden zu einem, den Griffel umschließenden Röhrrchen verbindet.

Geschlossene Nektarkammern treten bei den *Loxanthocereinae* und bei den *Pachycereideae* auf. Wir können mehrere Subtypen unterscheiden (Abb. 112).

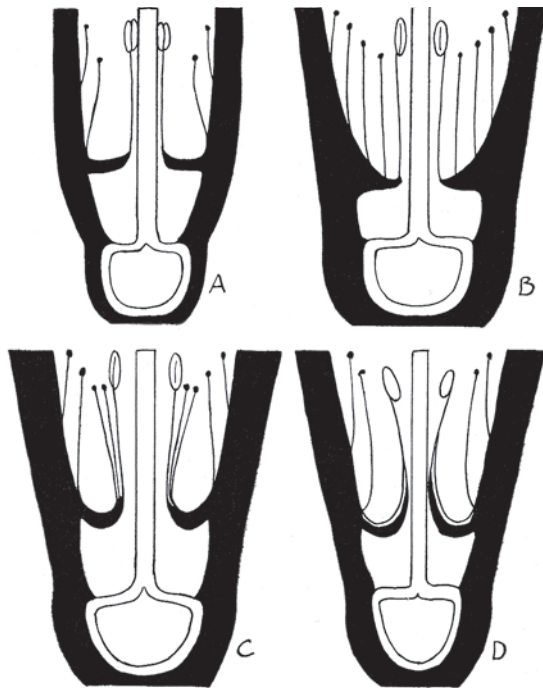


Abb. 112. Schemata zu den Subtypen des geschlossenen Nektarkammer-Typus. A. *Loxanthocerei*-Typus, B. *Neobuxbaumia*-Typus, C. *Mitrocereus*-Typus, D. *Cephalocereus hoppenstedtii*-Typus. B und C sind Subtypen, D der Übergangstypus des *Pachycereideae*-Typus.

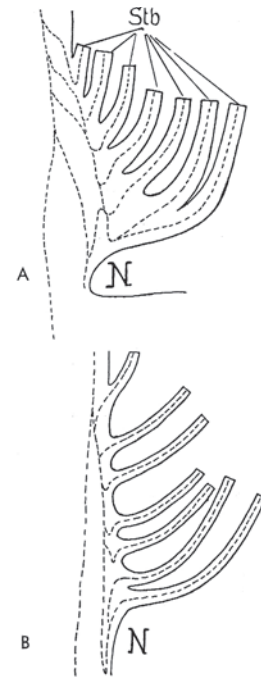


Abb. 113. Entwicklung eines primären Achsenvorsprunges in einer sehr jungen Knospe (A) und dessen Ausgleich durch Streckungswachstum des Receptaculum in einer älteren von *Cleistocactus* (Subgen. *Annemarnieria*) *smaragdiflorus*. Stb = Staubblätter, N = Nektarkammer.

Entsprechend der viel engeren Röhre bildet der *Loxanthocereinae*-Typus (Abb. 112A) einen verhältnismäßig schmalen Verschluss, der nur die Primärstaubblätter trägt. Bei *Cleistocactus* Subgen. *Annemarnieria*. z. B. *Cl. smaragdiflorus* springt ein Achsenvorsprung schon im frühen Knospstadium weit vor; dieser trägt aber nicht nur die Primärstaubblätter (Abb. 113 A). Im späteren Verlauf der Entwicklung, d. h. der Streckung des Receptaculum, flacht sich dieser Vorsprung wieder ab (Abb. 113B) und schließlich bildet sich nur noch an der Basis der Primärstaubblätter wieder ein sekundärer Vorsprung, der die Nektarkammer verschließt. (Vergl. die Abbildungen bei Gattung *Cleistocactus*).

Dieser Typus findet eine interessante Abwandlung in *Cleistocactus* subgenus *Eucleistocactus*. Bei diesem ist der Achsenvorsprung über die Ansatzstelle der Primärstaubblätter zu einem häutigen Röhrrchen verlängert, das den Griffel umschließt (Vergl. Abbildungen bei Gattung *Cleistocactus*). Interessant ist diese Bildung, wie schon oben erwähnt (*Zygocactus*), weil sie an weit auseinander liegenden Teilen des Stammbaumes unabhängig auftritt. Am bekanntesten ist sie bei *Zygocactus*, wo sie schon von K. SCHUMANN festgestellt und als Nektarhalter bezeichnet

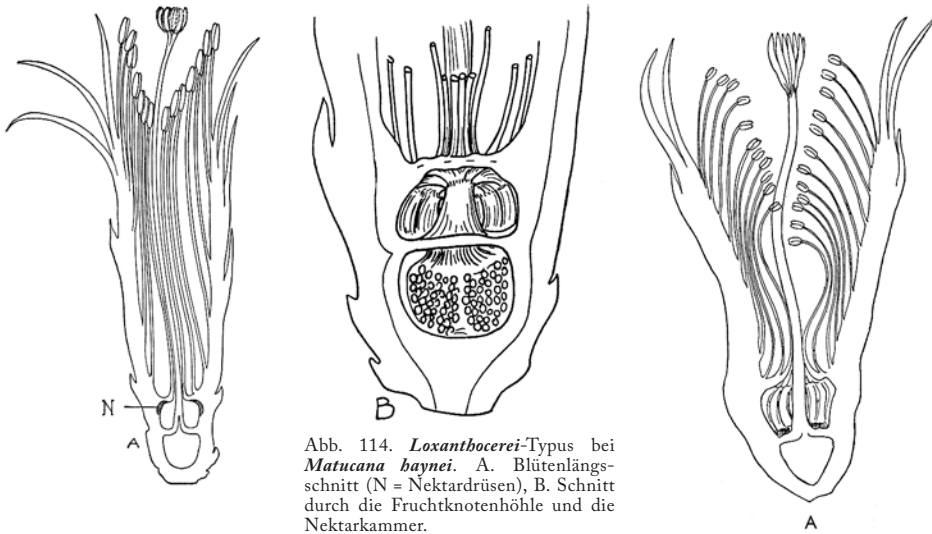
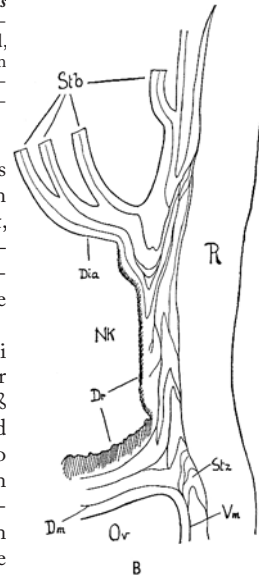


Abb. 114. *Loxanthocerei*-Typus bei *Matucana haynei*. A. Blütenlängsschnitt (N = Nektardrüsen), B. Schnitt durch die Fruchtknotenhöhle und die Nektarkammer.

Abb. 115. *Neobuxbaumia*-Subtypus des *Pachycereideae*-Typus bei *Cephalocereus (Pilocereus) sartorianus*. A. Blütenlängsschnitt, B. Halber Querschnitt durch die Nektarkammer (NK) mit Einzeichnung des Gefäßbündelverlaufes. R Receptaculumwand, Dia = Diaphragma, Ov = Fruchtknotenhöhle, Dr = Drüsengewebe, hier auch auf dem Boden der Nektarkammer erweitert und dort von einer eigenen Gefäßbündelauszweigung versorgt, Stb = Staubblatt, Stz = Stielzone, Vm = Ventralmedianus, Dm = Dorsalmedianus der Fruchtblattgefäßbündel.



wurde (Abb. 101 A, B). Diese Ausbildung der Blütenachse als Nektarhalter tritt also sowohl beim Nektarkammer-Typus als beim Diskus-Typus auf, weiter aber, wie gleichfalls schon oben erwähnt, bei der an sich ganz anders gebauten Nyctaginaceenblüte von *Mirabilis* (Abb. 104). Er erweist sich damit als ein typisches „Tendenzmerkmal“, das Schlüsse auf verwandtschaftliche Zusammenhänge erkennen läßt, die anders nicht erkannt werden könnten.

Im Gegensatz zu diesem Nektarkammer-Subtypus, wird bei *Matucana haynei* der Verschluss der Nektarkammer zu einem quer verlaufenden Diaphragma, das bis eng an den Griffel reicht, so daß die Primärstaubblätter diesen dicht umschließen (Abb. 114) und bei *Seticereus* reicht die Verwachsung (nicht immer!) noch weiter, so daß die Filamente derselben noch zu einem „Röhrchen“ verwachsen sind. Damit aber bildet gerade diese Verlängerung des Diaphragmas auch den Schlüssel zum Verständnis für das Zustandekommen des „Nektarhalters“ bei *Cleistocactus baumannii*, und beweist die Zugehörigkeit zum gleichen morphologischen Typus.

Das quer verlaufende Diaphragma findet seine höchst vollendete Konvergenz bei den *Pachycereideae*. Ausgehend vom *Cephalocereus hoppenstedtii*-Typus (Abb. 113 D) der halboffenen Nektarkammer, der einen Übergang insoweit darstellt, daß die Basalteile der Primärstaubblätter durch Achsengewebe wesentlich verdickt und bis an den Griffel nach innen gewandt, aber doch nicht untereinander „verwachsen“ sind, d. h. kein eigentliches Diaphragma bilden, kommt es bei *Neobuxbaumia polylopha*, *Pilocereus lanuginosus* und anderen zu einem quer verlaufenden Diaphragma, dessen Oberseite außer den an der Innenkante entspringenden Primärstaubblättern, auch noch weitere Staubblätter trägt (Abb. 112B, 115). Bei *Mitrocereus chryso-mallus* hingegen ist die Oberseite des Diaphragmas staubblatfrei, dafür entspringen an seiner Innenkante dicht zusammengedrängt, mehrere Reihen von Staubblättern (Abb. 112 C, 116).

Eine besondere Form des Verschlusses der Nektarkammer ist der Verschluss durch Wollhaare. Trotz des einheitlichen Effekts, daß die Nektarkammer von dichten, krausen Wollhaaren verschlossen ist, kann man drei Typen dieses Verschlusses unterscheiden. Den Denmoza-Typus, den Borzicactus-Typus und den Acanthocalycium-Typus (Abb. 117 A-C).

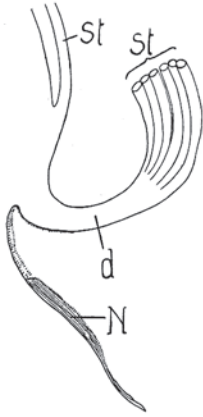


Abb. 116. Teil des Diaphragmas (d) von *Mitrocereus chrysomallus*, das am Rande zahlreiche Staubblätter trägt. St = Staubblätter, N = Nektardrüse.

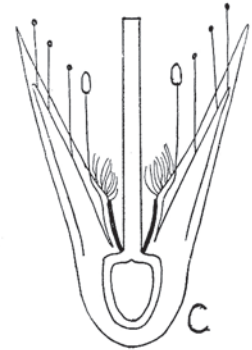
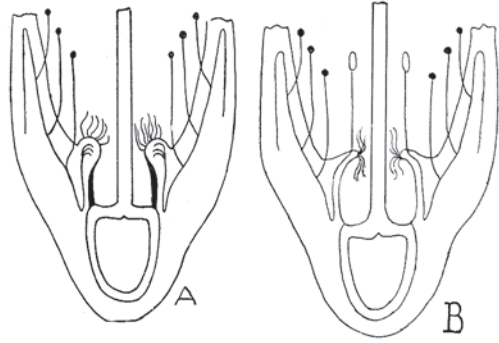


Abb. 117. Schemata der Subtypen des Nektarkammertypus mit Wollverschluss. A. *Denmoza*-Typus, B. *Borzicactus*-Typus, C. *Acantbocalycium*-Typus. Kennzeichnung wie in Abb. 95.

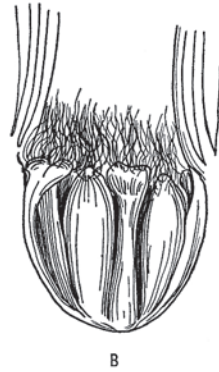
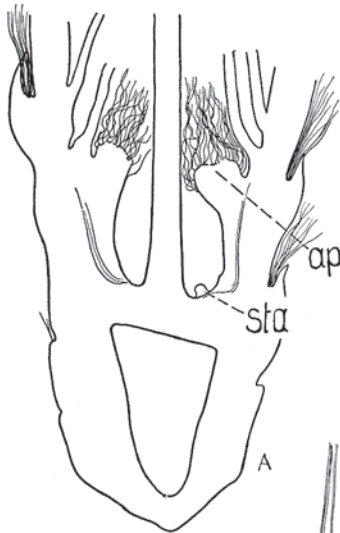
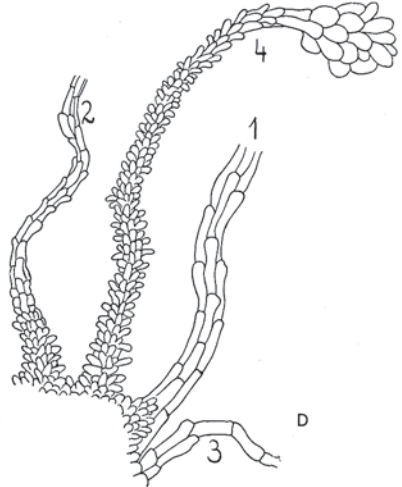
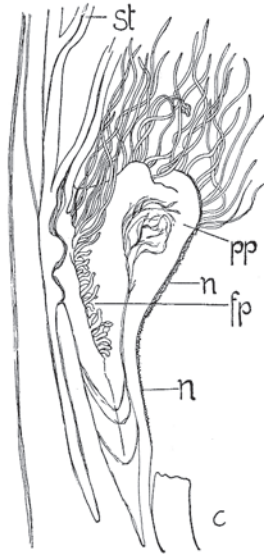


Abb. 118. Wollverschluss der Nektarkammer bei *Denmoza*. A. Schnitt durch den unteren Teil der Blüte. ap = Achsenvorsprung, Sta = an die Basis verschobene verkümmerte Staubblattanlage. B. Die Nektarkammer. C. Schnitt durch den Wollverschluss mit Einzeichnung des Gefäßbündelverlaufes. St = Sekundärstaubbblätter, n = Nektariumgewebe, pp = Vorsprung mit Hauptmasse der Haare und eigenen Gefäßbündeln, fp = abgeflachter Zwischenteil. D. Formen der staminodialen Haare mit Übergangsformen (4).



Der *Denmoza*-Typus wurde erstmalig von BRITTON und ROSE beschrieben. Er besteht darin, daß die Primärstaubblätter, die bekanntlich zuletzt innerviert werden, nicht mehr hinreichend versorgt werden und daher, nachdem ihre an der Wand der Nektarkammer herablaufenden Basen zu dicken Nektardrüsen umgewandelt wurden, im oberen Teil zu staminodialen Haaren reduziert werden (Abb. 118 A, D). Daß es sich dabei tatsächlich um Stamino-dialhaare handelt, erkennt man unbestreitbar aus der Innervation aus den Staminal-Gefäßbündeln (Abb. 118 C), sowie aus Bau und Ursprung dieses Verschlusses. P. C. HUTCHISON hat die interessante Feststellung gemacht, daß bei *Arequipa aurantiaca* (die er zu *Borzicactus* als Sammelgattung stellt), die Primärstaubblätter bei den letzten Blüten der Blütenperiode in derselben Weise in Stamino-dialhaare aufgelöst werden, obgleich bei den früheren Blüten keine derartige Bildung beobachtet wird.

Der *Borzicactus*-Typus entsteht grundsätzlich anders. Er wurde bisher bei *Borzicactus sensu stricto* und bei *Bolivicereus samaipatanus* festgestellt. Schon an der erwachsenen Blüte ist dieser Unterschied erkennbar. Während beim *Denmoza*-Typus die Wollhaare mehr oder weniger deutlich von Staubblättern ausgehen — bei der oben erwähnten *Arequipa aurantiaca* lösen sich unverkennbar schon angelegte Filamente in Haarbüschel auf — aber dafür kein zusammenhängender Achsenvorsprung vorhanden ist, sind beim *Borzicactus*-Typus die Basen der Primärstaubblätter zu einem mehr oder weniger deutlichen Diaphragma vereint und die innersten Staubblätter sind, wie bei der geschlossenen Nektarkammer, dem Griffel genähert; die Wollhaare entspringen einem deutlich abgesetzten Rand dieses Diaphragmas unterhalb dieser Staubblätter. Während ferner die Wollhaare beim *Denmoza*-Typus aufrecht, d. h. gegen die Röhrenöffnung gerichtet sind, also gleichsam die Wachstumsrichtung der Staubblätter beibehalten haben, aus deren Umwandlung sie hervorgegangen sind, ist das überaus dichte Wollbüschel des *Borzicactus*-Typus gewissermaßen zweigeteilt, indem es sowohl nach oben als auch nach unten, also in die Nektarkammer hinein, entwickelt ist, wobei die Pressung an den Griffel die beiden Teile deutlich scheidet (Abb. 117 B, 119 A, B).

Nach der Lage in der erwachsenen Blüte könnte man annehmen, daß auch hier die Wollbüschel aus umgewandelten Staubblättern hervorgegangen wären, wobei an den Rand des Diaphragmas die unterste Reihe der Sekundärstaubblätter gerückt wäre. Die Untersuchung sehr früher Knospentadien von *Bolivicereus samaipatanus* (die Knospen hatten samt Behaarung erst einen Durchmesser von 4 mm) zeigte aber, daß zur Zeit der beginnenden Ausbildung der ersten

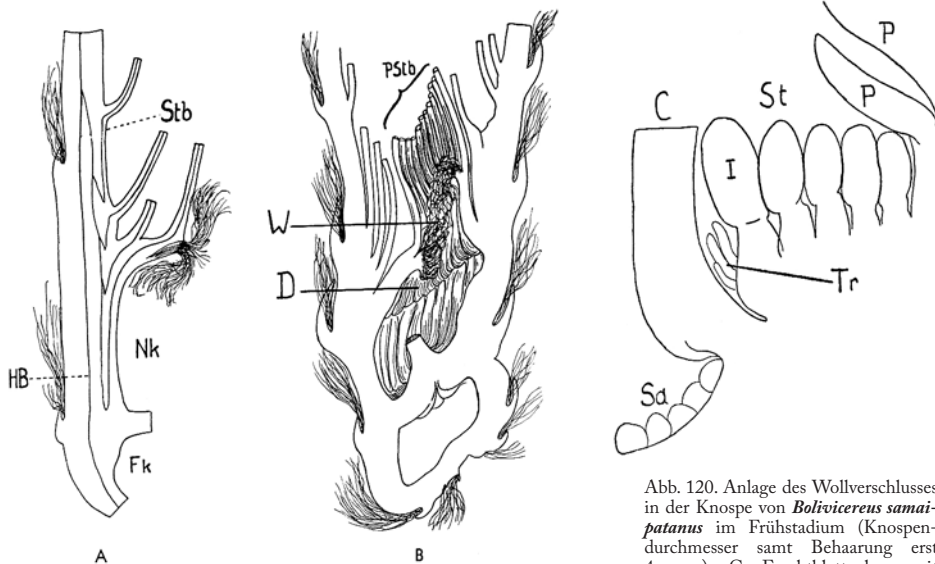


Abb. 119. *Borzicactus*-Typus des Wollverschlusses der Nektarkammer (Nk). A. Halber Schnitt durch die Nektarkammer (Nk) und Fruchtknotenöhle (Fk) von *Borzicactus morleyanus* (BGUC Nr. 49.2113) HB = Hauptbündel Stb = Staubblattbündel. B. Nektarkammer von *Bolivicereus samaipatanus* v. *multiflorus* (BGUC Nr. 53.175) P = innerste Perianthblätter, St = Staubblattanlagen (I = Primärstaubblatt), Tr = Trichom-(= Haar-)anlagen auf dem bereits erkennbaren Achsenvorsprung.

Abb. 120. Anlage des Wollverschlusses in der Knospe von *Bolivicereus samaipatanus* im Frühstadium (Knospendurchmesser samt Behaarung erst 4 mm). C = Fruchtblattanlage mit Primordien der Samenanlagen (Sa), P = innerste Perianthblätter, St = Staubblattanlagen (I = Primärstaubblatt), Tr = Trichom-(= Haar-)anlagen auf dem bereits erkennbaren Achsenvorsprung.

Samenanlagen, in der also die innersten Staubblattreihen sich erst in Filament und Anthere zu differenzieren beginnen, alle Staubblätter in typischer Weise ausgebildet sind und keine Spur von einer Umwandlung der Primärstaubblätter zu bemerken war. Unterhalb der Basen dieser Staubblätter aber beginnen sich aus epidermalen Zellen bereits die ersten Haaranlagen aus dem Rand des deutlich abgesetzten Achsenvorsprungs zu entwickeln (Abb. 120). Die Wollhaare dieses Typus sind also echte Haare des Achsenvorsprungs und keine Staminodien.

Im Gegensatz zu diesen beiden Typen ist der *Acanthocalycium*-Typus ein Abkömmling des Nektarfurchen-Typus. Der Weite und Länge nach könnte man diese Nektarfurche auch als einen Übergang zur Nektarkammer bezeichnen. Die typische *Acanthocalycium*-Blüte hat ein langes, schlank trichterförmiges Receptaculum, das oberhalb einer langen und weiten Nektarfurche zahlreiche Staubblätter trägt. Unterhalb der obersten Staubblätter ist die sonst dünne Receptaculumwand etwas verstärkt und auf dem oberen Rand dieser leichten Vorwölbung trägt sie eine breite Zone langer, krauser, mehrzellreihiger Haare. (Abb. 117 C, 121). Während der Wulst, aus dem beim Denmoza-Typus die Staminodialhaare entspringen ein eigenes Gefäßbündel besitzen, sind beim *Acanthocalycium*- wie beim *Boravetzia*-Typus keine eigenen Gefäßbündel zum Haarkranz ausgebildet. Das erste, auch das Nektarium versorgende Gefäßbündel verläuft direkt in die untersten Staubblätter. Wenn auch Untersuchungen früher Entwicklungsstadien noch ausstehen, erlaubt diese Tatsache den Schluß, daß es sich auch beim *Acanthocalycium*-Typus nicht um Staminodien, sondern um epidermale Haarbildungen handelt.

Hingegen tritt eine überaus bemerkenswerte Staminodialbildung bei *Morawetzia doelziana* auf. *Morawetzia* hat eine geschlossene Nektarkammer vom Typus des *Cleistocactus* subgenus *Annemarnieria*, also ein etwas kegelförmig nach oben zulaufendes Diaphragma; die dicht um den Griffel stehenden Staubblätter sind aber nicht die Primärstaubblätter, sondern erst die zweite Reihe, während die Primärstaubblätter, deren Basen an der Wand der Nektarkammer herablaufend, die Nektardrüsen bilden, im freien Abschnitt zu kleinen dreieckigen Schuppen reduziert sind, die, etwas aufwärts gewendet, am Innenrand des Diaphragmas unterhalb der den Griffel umgebenden Staubblätter stehen (Abb. 122).*)

Eine besondere Entwicklungstendenz im Bau der Blüte ist die Bildung einer sogenannten „Saule“, d. h. einer über einen größeren Teil des Receptaculums hinziehenden kongenitalen Verwachsung von Receptaculum und Griffel, die bei *Rebutia*, besonders Subgenus *Aylosteria*, bei *Dolichothele* und *Oehmea* bekannt geworden ist. *Oehmea* wurde deshalb zunächst für eine *Dolichothele* gehalten.

Es wurde bereits früher darauf hingewiesen, daß der Nektarfurchentypus sich vom Nektarkammer-Typus darin unterscheidet, daß das Receptaculumgewebe über den Fruchtknoten so vorspringt, daß der Fruchtknoten von ihm überdeckt wird, und nur eine mehr oder weniger enge Nektarfurche um den Griffel freibleibt. Bei *Rebutia* subgenus *Digitorebutia* (= *Pygmaeolobivia*), deren Receptaculum trichterförmig ist, reicht diese Verwachsung etwa über die halbe Länge des zylindrischen Teiles (Abb. 123 A), bei subgenus *Aylosteria* normal fast über die ganze Länge dieses Teiles (Abb. 123 B). Allerdings kommt es tatsächlich auch vor, daß bei einer sonst typischen *Aylosteria* keine kongenitale Verwachsung von Receptaculum und Griffel ein-

*) Diese Staminodien sind stammesgeschichtlich überaus wichtig, da die bisher rätselhafte Gattung *Micranthocereus* Backeb. (Typus *Cephalocereus polyanthus* Werderm.) von einem neuen Gesichtspunkt erscheint. Denn auch für diese Art beschreibt WERDERMANN: „die Röhre ist am Grunde innen mit einem Kranz von 1 mm langen Schüppchen (Staminodien?) ausgekleidet.“ Offenbar handelt es sich um eine vollkommen gleiche Bildung wie bei *Morawetzia*. Nun ist es bei der Häufigkeit von Konvergenzerscheinungen bei den Kakteen natürlich durchaus möglich, daß auch bei den südamerikanischen Cephalocereen die gleiche Staminodialbildung auftreten könnte, wie hier bei der Gattung der *Loxanthocereinae*. Es tritt aber noch ein weiteres Merkmal hinzu, das auf Beziehungen zu *Cleistocactus* hinweisen könnte: „Samen ca. 1 mm lang ± ei- oder fast nierenförmig, schwärzlich (bräunlich) glänzend, mit schief ansitzendem Nabelfleck, kaum merklich grubig punktiert“ (WERDERMANN). Diese Beschreibung konnte man wörtlich auch für die eines *Cleistocactus* samens verwenden — freilich auch für den eines *Austrocephalocereus*. Nur Vergleich durch Augenschein kann hier entscheiden. Hinzu kommt neben der auffallenden Zahl der Blüten, die im Gegensatz zu *Austrocephalocereus*, nicht aber etwa zu *Cleistocactus* steht, der Umstand, daß die sehr kleinen Blüten (1,6—1,8 cm) gegenüber *Austrocephalocereus* äußerst reduziert (also fortgeschritten) sind, während die Blütenregion ein Pseudocephalium, also gegenüber *Austrocephalocereus* primitiver ist. Gegen eine Beziehung zu den *Loxanthocerei* kann man natürlich die glatte nackte Röhre und Pericarpell anführen („Fruchtknoten und Rohre glatt etwas längsgerieft.“ (WERDERMANN)). Die Längsriefung zeigt aber, daß auch die oben am Receptaculumrand stehenden Perianthabschnitte nur hinauf verschoben sind (vergleiche Abschnitt Receptaculum) was bei der Entstehung der Knospen in einem Pseudocephalium verständlich ist. Eine totale Verkahlung finden wir aber auch bei den *Loxanthocereinae* bei *Matucana* und fast völlige Verkahlung bei gleichzeitiger Reduktion der Blütengröße bei *Oroya*. Zieht man noch das weit nach Osten vorgeschobene Areal von *Cleistocactus* in Betracht, so konnte auch der Standort von *Micranthocereus*, Bahia, Brasilien, verständlich werden. Leider ist WERDERMANN'S Material beim Brand des Botanischen Museums von Berlin/Dahlem vernichtet worden. Erst wenn neues Material vorliegt, wird diese interessante Frage gelöst werden können. (B).



Abb. 121. Wollverschluss bei *Acanthocalycium*. A. Teil eines Längsschnittes durch den unteren Teil der Blüte mit eingezeichneten Gefäßbündeln. St = Staubblatt, h = Haarverschluss, n = Nektardrüse, ap = absteigende Gefäßbündelschlinge der Primärstaubblätter. B. Haare des Wollverschlusses.

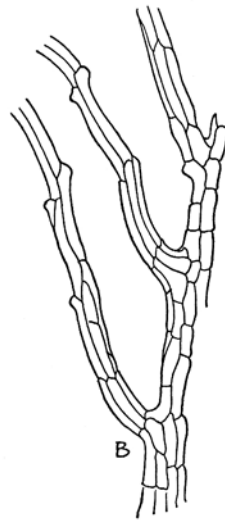


Abb. 122. Staminodialbildungen bei *Morawetzia doelziana*. (BGUC Nr. 51.217 Schnitt durch den unteren Blütenteil. Nk = Nektarkammer, Stb I = in staminodiale Schüppchen umgewandelte Primärstaubblätter, Stb II = an die Stelle der Primärstaubblätter gerückte innerste Sekundärstaubblätter.

tritt, sondern nur eine Verklebung der dicht aneinandergedrückten Teile, d. h. der Griffel ist zwar ebenfalls vom Receptaculum ohne Zwischenraum fest umschlossen, aber doch bis zum Grunde frei. Andererseits gibt es auch typische Säulenbildung beim Subgenus *Eurebutia*, z. B. bei *Rebutia wessneriana* (Abb. 123 D). Das Zustandekommen der Säule, aber ebenso das gelegentliche Fehlen in Untergattung *Aylosteria* erklärt sich dadurch, daß, wie der Knospenlängsschnitt (Abb. 123 C) zeigt, der über der Fruchtknotenhöhle den Fruchtknoten einschließende Receptaculum-Vorsprung in den Bereich von nur einem oder wenigen Internodien fällt, die vor der Anthese interkalar sehr gestreckt werden. Wie groß diese Streckung sein kann, zeigt die Blüte von *Rebutia (Aylosteria) pseudominuscula* (Abb. 124) mit ihrer überaus dünnen Säule. Erfolgt — ausnahmsweise — die Streckung oberhalb des Gewebekomplexes, so wird der Griffel zwar trotzdem fest umschlossen, aber er bleibt frei.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Dolichothele* (Vergl. Abb. bei Gattung *Dolichothele*). Auch bei dieser Gattung ist, wie schon das weite Herablaufen der äußeren Perianthblätter erkennen läßt, eine nachträgliche Streckung des zylindrischen Teiles eines trichterförmigen Receptaculum die Ursache der etwa die halbe Länge des zylindrischen Teiles einnehmenden Säule. Deutlich wird dies auch durch den Verlauf der Gefäßbündel.

Hingegen folgt die Säulenbildung bei *Oehmea* einem durchaus anderem Typus. Zwar wird auch bei dieser Gattung der zylindrische Teil durch Streckung verlängert, die Verwachsung von Griffel und Receptaculum reicht aber weiter und bezieht auch den trichterig erweiterten Teil des Receptaculum vollständig ein (Abb. 125 A), so daß ein flacher Blütenboden zustande kommt. Die Vereinigung von Griffel und Receptaculum muß also schon in der frühesten Blütenentwicklung vorgebildet sein. Daher ist auch der Gefäßbündelverlauf ein durchaus anderer (Abb. 125 B).

Ein inneres Organ von großer Mannigfaltigkeit, dem daher auch in vielen Fällen Bedeutung für die systematische Forschung beizumessen ist, ist die *N a r b e*.

Entwicklungsgeschichtlich sind die Narbenäste der Kakteen die freien Enden der Carpelle (Fruchtblätter), also deren Blattspitzen, deren Ränder eine papillöse Epidermis besitzen. Am sehr primitiven Stempel von *Pereskia sacharosa* (Abb. 61) ist dies noch deutlich erkennbar, da die Verwachsung der Fruchtblätter hier noch ziemlich unvollkommen ist. *Pereskia aculeata* hinge-

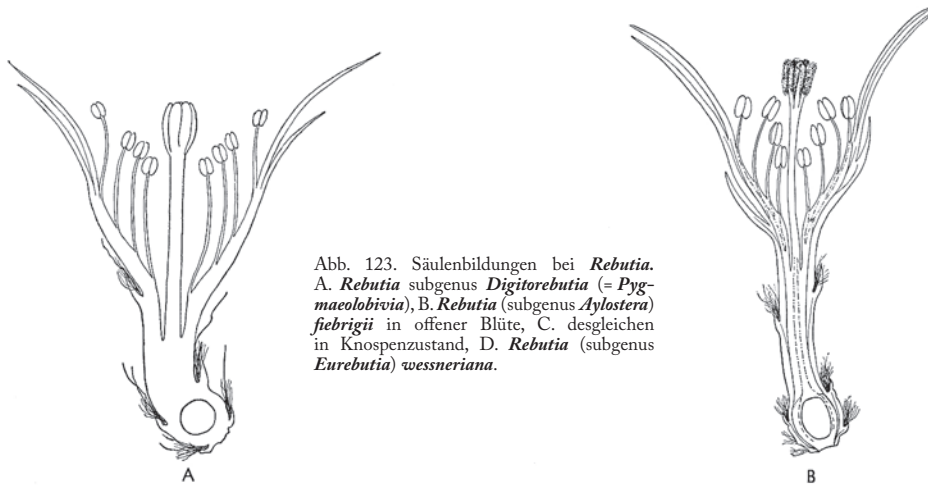


Abb. 123. Säulenbildungen bei *Rebutia*. A. *Rebutia* subgenus *Digitorebutia* (= *Pygmaeolobivia*), B. *Rebutia* (subgenus *Aylostera*) *febrigii* in offener Blüte, C. desgleichen in Knospenzustand, D. *Rebutia* (subgenus *Eurebutia*) *wessneriana*.

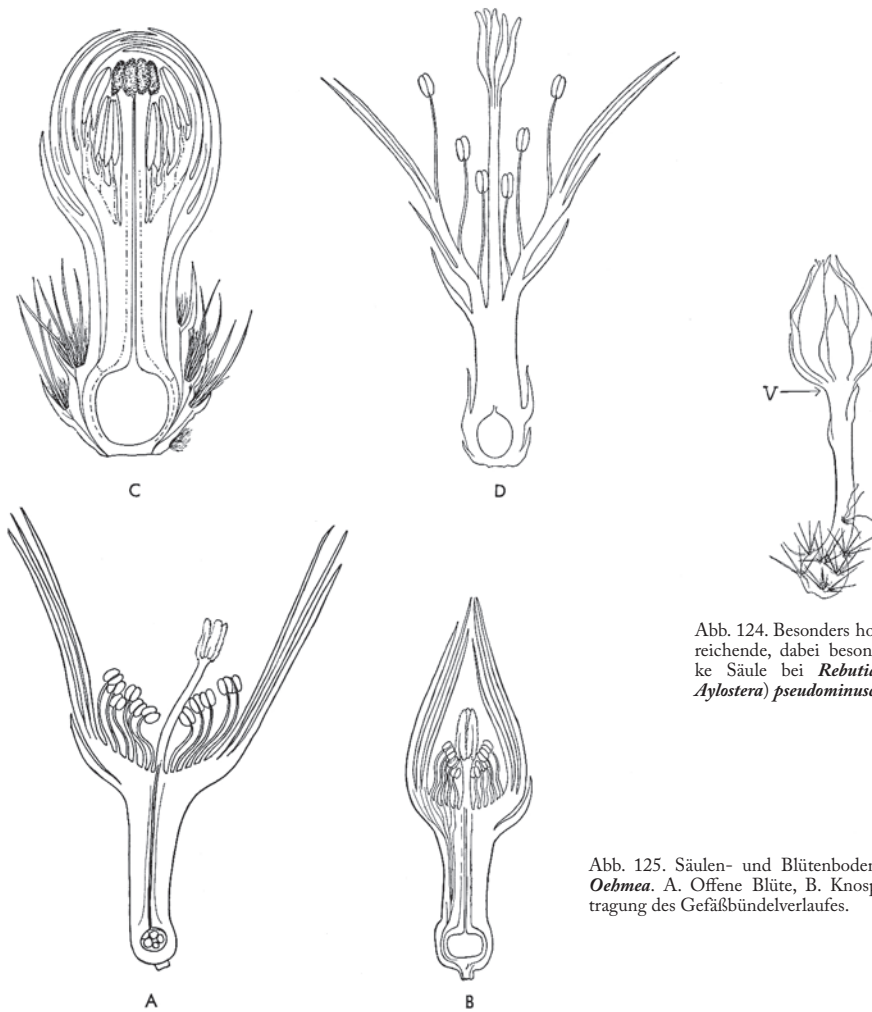


Abb. 124. Besonders hoch (bis „V“). reichende, dabei besonders schlanke Säule bei *Rebutia* (subgenus *Aylostera*) *pseudominuscula*.

Abb. 125. Säulen- und Blütenbodenbildung bei *Oebmea*. A. Offene Blüte, B. Knospe mit Eintragung des Gefäßbündelverlaufes.

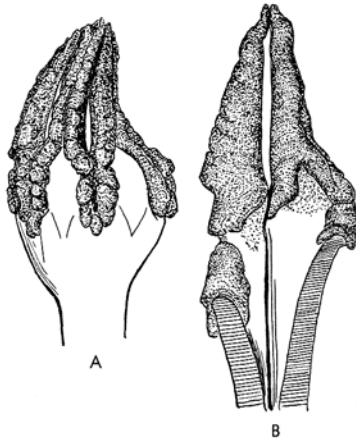


Abb. 126. Narbe (A) und Teilstück in Innenansicht der Narbe (B) von *Pereskia aculeata*.

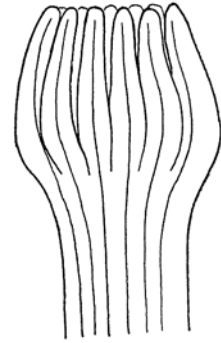


Abb. 127. Früher Knospenzustand der Narbe von *Echinopsis*.

gen hat bereits einen gut ausgebildeten Stempel mit noch oberständigem Fruchtknoten, dessen einzelne Fruchtblätter erst an der Spitze frei werden, also einen typischen säulenförmigen Griffel bilden, der am Ende die Narbenäste trägt (Abb. 126 A). Einzeln herauspräparierte Narbenäste zeigen hier (Abb. 126B), daß die kurzen, aber überaus dicht stehenden Papillen nicht nur die freien Ränder bedecken, sondern an den Spitzen auch auf die Ober-(= Innen-)Seite übergreifen. Dies ist verständlich, wenn wir die stielrunde, unifaziale (= mit Unterdrückung der Blattoberseite) Ausbildung der Blattspitzen („Vorläuferspitzen“, s. Absatz „Blatt“) in Betracht ziehen. Der Griffel selbst ist hier hohl und innen nicht papillös. Bei den meisten Kakteen ist allerdings auch der Griffelkanal von einer papillösen Epidermis ausgekleidet, die oft bis auf die Samenstränge übergreift und im Griffelkanal selbst ein den Kanal ausfüllendes, durch Verfilzung der Papillen entstandenes Scheinparenchym bildet. Daher ist bei den meisten Narben nicht nur der Rand papillös, sondern die Ober-(Innen-)Seiten der Narbenäste sind ebenfalls vollständig mit Narbenpapillen bedeckt.

Im Gegensatz zu den primitiven, recht unregelmäßigen Narben der Pereskien zeigen jene der höheren Kakteen gewöhnlich eine große Regelmäßigkeit. Diese zeigt sich bereits in einem frühen Knospenzustand vor der Ausbildung der Narbenpapillen und der schließlichen Gestalt (Abb. 127).

Diese primitive Gestalt kann, natürlich nach entsprechender Größenzunahme, auch an der reifen Narbe erhalten bleiben (Abb. 128). An dieser Narbe von *Malacocarpus fricii* ist zu erkennen, daß die Narbenäste in ungleicher Höhe entspringen. Dies ist oft noch viel deutlicher zu erkennen, wie z. B. bei der Narbe von *Dolichothele longimamma* (Abb. 129). Die Ursache dieser Erscheinung liegt darin, daß die Kakteenblüte tatsächlich nicht zyklisch (= wirtelförmig), sondern spirozyklisch (= spiralig) aufgebaut ist. Die Fruchtblätter stehen also nur scheinbar in gleicher Höhe, was sich allerdings nur entwicklungsgeschichtlich — bei ihrer Anlage — und eben in der ungleichen Höhe der Narbenäste erkennen läßt.

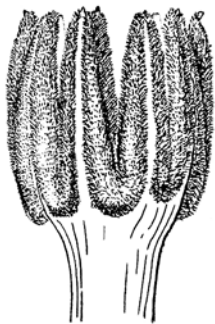


Abb. 128. Narbe von *Malacocarpus fricii*.

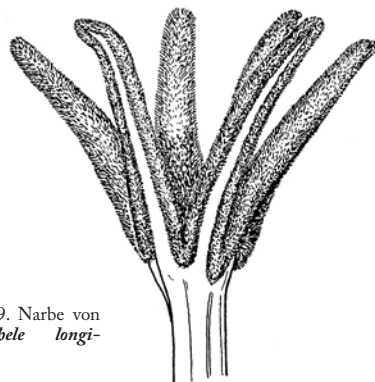


Abb. 129. Narbe von *Dolichothele longimamma*.

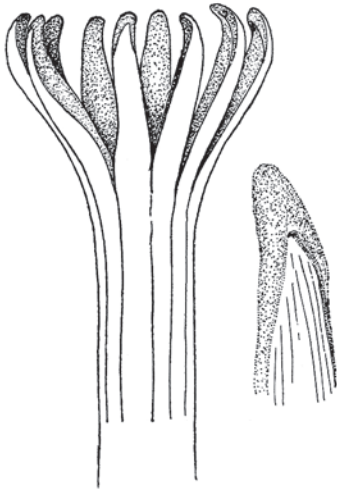


Abb. 130. Narbe und Spitze eines Narbenastes von *Gymnocalycium sutterianum*.



Abb. 131. Narbe von *Gymnocalycium guerkeanum*.

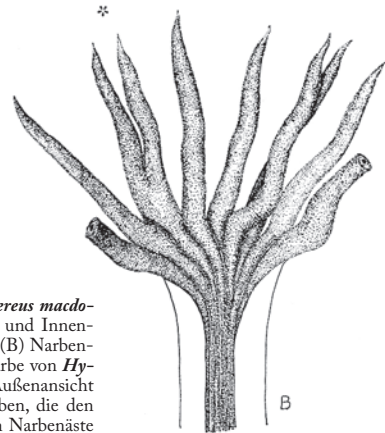
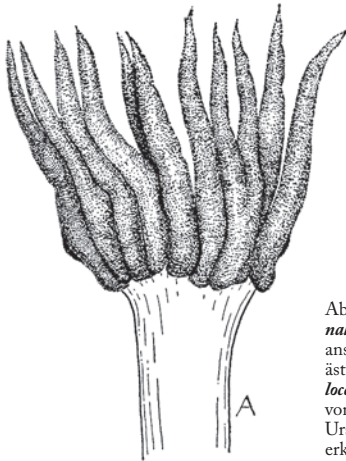
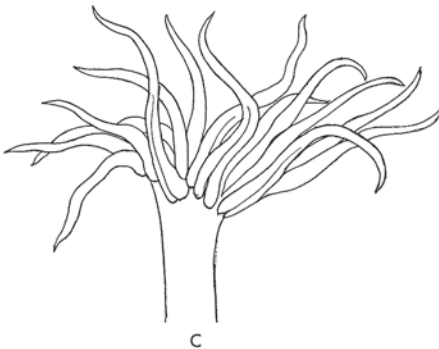


Abb. 132. Narbe von *Selenicereus macdonaldiae* in Außenansicht (A) und Innenansicht der halbierten Narbe. (B) Narbenäste zum Teil *) geteilt. C. Narbe von *Hyllocereus stenopterus* und D. Außenansicht von zwei Narbenästen derselben, die den Ursprung der rings papillösen Narbenäste erkennen lassen.



Bei diesen beiden Beispielen zeigt sich auch die Ursache einer scharfen Abgrenzung der Narbe gegen den Griffel. Entweder ist der Griffel selbst in der Narbenregion etwas becherartig erweitert, wie bei *Pereskia aculeata* und *Malacocarpus fricii*, oder die starke Entwicklung der Narbenpapillen setzt sich deutlich und scharf ab.

Gerade das Gegenteil ist bei *Gymnocalycium sutterianum* der Fall (Abb. 130), das einen recht eigenartigen Typus verkörpert. Hier sind die Narbenäste bis weit in den zylindrischen Teil des Griffels hinein verlängert, aber nur ihre Spitzen strahlen auseinander. Die bei dieser Art sehr kurzen Narbenpapillen liegen nur auf der Oberseite und um das äußerste Spitzchen der Narbenäste. Im Gegensatz dazu sind sie bei *Gymnocalycium guerkeanum* (Abb. 131) so lang, daß sie auch aus den Spalten des zylindrischen Teiles vortreten und diesen charakteristischen Narbentypus noch deutlicher werden lassen.

Die enorme Vermehrung der Fruchtblätter bei den großblütigen *Hylocereideae* führt zu entsprechender Vermehrung der Narbenäste, die bei diesen oft ringsum, also auch auf der Außenseite Narbenpapillen tragen (Abb. 132). Bei *Hylocereus stenopterus* erkennt man aber, daß diese um die ganzen Narbenäste verlaufende Papillenoberfläche dadurch zustande kommt, daß die Dorsalseite unterdrückt ist; sie verläuft von der Basis des Narbenastes allmählich als schmaler, papillenfrier Streifen, der schließlich in der hier ziemlich langen stielrunden Spitze ausklingt. Damit ist dieser Typus doch im Prinzip gleich gebaut wie die nur an Rand und Oberseite papillösen Narben. Ein Schnitt durch diese Griffel (Abb. 132 B) zeigt, daß die Narbenpapillen sich in den Griffelkanal fortsetzen. Diese stielrunden Narbenäste sind nicht selten auch verzweigt (X in Abb. 132), bei *Hylocereus lemairei* sogar mehrfach gegabelt (Abb. 133).

Vollständig mit Papillen besetzt sind auch die kurzen und dicken Narbenäste von *Lobivia* (Abb. 134).

Einen besonders eigenartigen Narbentypus zeigt *Lemaireocereus griseus* (Abb. 135). (Material vom Jardin Exotique, Monaco unter *Lemaireocereus eburneus*). Hier ist der Griffel am Ende becherartig erweitert und läuft in kurze, einwärts gewendete Narbenzipfel aus. Der ganze „Becher“ ist aber außen mit Narbenpapillen bedeckt. Bei *Lemaireocereus dumortieri* (Abb. 136), der in der ganzen Blütengestalt primitiver ist, ist es auch die Narbe, die bei dieser Art noch lange Narbenäste besitzt, aber ebenfalls die charakteristische Außenbekleidung des Narbenbeckers zeigt und sich darin als unmittelbarer, aber etwas primitiverer Verwandter von *Lemaireocereus griseus* erweist, was auch der Bau der Blüte bestätigt.*)

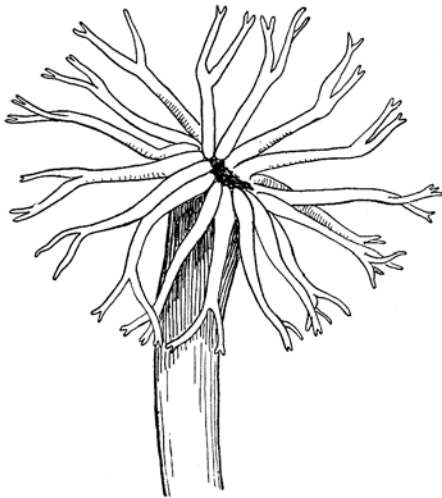


Abb. 133. Mehrfach geteilte Narbenäste bei *Hylocereus lemairei*. (Nach Britton u. Rose)

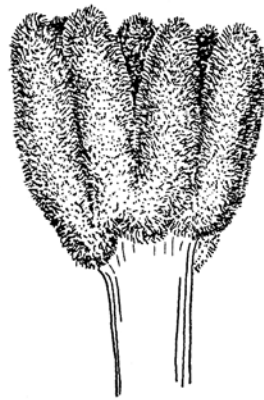


Abb. 134. Narbe von *Rebutia* (subgenus *Mediobivia*) spec.

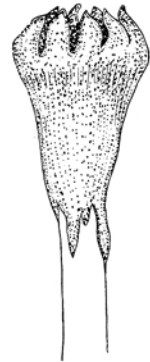


Abb. 135. Narbe von *Lemaireocereus griseus* (Jardin, Exotique, Monaco, als *Lem. eburneus*).

*) Der Gattungsname *Lemaireocereus* wird hier im Sinne von BRITTON und ROSE gebraucht. Laufende Untersuchungen werden erst die *Synonymik* der *Pachycereideae* und insbesondere der „*Lemaireocereen*“ klären. (B.)



Abb. 136. Narbe von *Lemaireocereus dumortieri*.

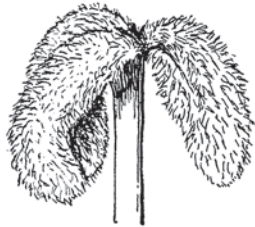


Abb. 137. Narbe von *Lepismium cavernosum*.



Abb. 138. Kopfige Narbe von *Zygocactus truncatus*.



Abb. 139. Kopfige Narbe von *Aporocactus flagelliformis*.

Narben höchst abgeleiteter, vereinfachter Blütentypen zeigen sich ebenfalls sehr vereinfacht und lassen die Ursprungsform oft nicht mehr erkennen, so z. B. die Narben mancher Rhipsaliden (Abb. 137), bei denen nur noch wenige Narbenäste vorhanden sind, deren spirozyklische Entstehungsfolge nicht mehr erkennbar ist. Die überaus dichte und lange Papillenbekleidung der Narbenäste kann dazu führen, daß die Narbenäste sich infolge der Verfilzung der Papillen nicht mehr entfalten können, wodurch „kopfige“ Narben entstehen, die grundsätzlich anderer Entstehung sind, wie die ebenfalls als kopfig erscheinende Narbe von *Lemaireocereus griseus*. Solche durch Entfaltungshemmung kopfige Narben findet man z. B. bei *Zygocactus* (Abb. 138) und bei *Aporocactus* (Abb. 139).

D. Verwachsungen des Perianths

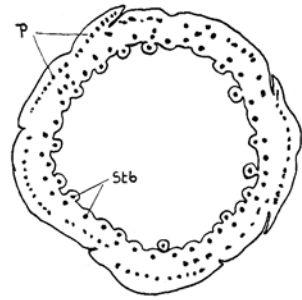
Während die alten Autoren die „Röhre“ der Kakteenblüte noch für eine Perianthröhre hielten, nahm man, nachdem die Achsenatur (Receptaculum-Natur) der „Röhre“ der Kakteenblüte erkannt war, an, daß es eine echte Perianthröhre bei Kakteen überhaupt nicht gäbe, sondern stets nur ein Receptaculum vorliege. Auch diese Verallgemeinerung hat sich als unzulässig erwiesen, wenn auch Perianthverwachsungen bisher nur in wenigen Fällen nachgewiesen werden konnten.

Unter einer Perianthröhre haben wir eine kongenitale Verwachsung (ein zusammenhängendes gemeinsames Heranwachsen) von Perianthblättern zu verstehen. D. h. die Perianthblätter hängen in größeren oder kleineren Teilen von vorneherein zusammen. Eine solche echte Verwachsung kann aber auch zwischen den obersten Staubblättern und den innersten Perianthblättern eintreten, was das Erkennen von Perianthröhren sehr erschwert. Denn da das Pericarpell selbst bei hohen Ableitungsstufen seinen Achsencharakter verliert und petaloide Färbung und Struktur annimmt, ist äußerlich oft kein Unterschied mehr zu erkennen, umso mehr, als auch die Basen der Perianthblätter, wie wir wissen, oft am Pericarpell herablaufen. Staubblattfreie petaloide Röhren sind allerdings immer „verdächtig“ reine Perianthröhren zu sein, doch können, im Gegensatz dazu, auch echte Perianthröhren mit Staubblättern verwachsen sein, wie das tatsächlich meist der Fall ist. Verlässlich ist also nur der anatomische Befund, wenn nämlich erstens nur schmale Verwachsungstreifen die sonst deutlich differenzierten Perianthblätter verbinden (Abb. 140 A), oder wenn die Gefäßbündellage die einzelnen Perianthabschnitte unterscheidet läßt (Abb. 140 B). Der erste Fall konnte bei *Disocactus eichlamii* festgestellt werden, der letztere bei *Zygocactus*. Bei letzterer Gattung kam auch ein Entwicklungsdynamisches Moment zu Hilfe. *Zygocactus* ist das Endglied einer Entwicklungslinie, die das Receptaculum völlig verloren hat und radförmig offene Blüten ausbildet. Daher kann hier ein Receptaculum gar nicht mehr zustande kommen (DOLLO'sches Gesetz). Aber eine Vorstufe von *Zygocactus*, *Rhipsalidopsis*, zeigt bereits an der Basis des Perianths eine kurze Verwachsung der Perianthabschnitte untereinander und mit den Filamenten der obersten Staubblätter. Bei *Schlumbergera* und noch vollendeter bei *Zygocactus* ist das Perianth gewissermaßen zweiteilig, indem die äußeren Perianthabschnitte frei und bereits dicht über dem Pericarpell zurückgebogen sind, während die inneren eine lange Strecke zu einer Röhre vereint, erst in den Endabschnitten zurückgeschlagen werden.



A

Abb. 140. A. Querschnitt durch den oberen Teil der Perianthröhre von *Disocactus eichlamii*. Die Perianthblätter sind hier nur durch schmale Verwachsungstreifen untereinander und mit den obersten Staubfäden vereinigt. B. Schnitt durch die Perianthröhre von *Zygocactus*. Die Perianthblätter (P) sind in breiter Fläche untereinander und mit den Staubblättern (Stb) verbunden, aber durch den Verlauf der Gefäßbündel unterscheidbar.



B

Auch bei *Mammillaria*, deren glockig-trichterige „Röhre“ nur im untersten Teil Chlorophyll enthält, sonst aber ganz petaloid gefärbt ist, lag der Gedanke nahe, daß es sich auch hier um eine Perianthröhre handeln könnte, die verlaufend aus dem Receptaculum hervorgehe. Dies umso mehr, als ja auch die äußeren Perianthblätter vieler Kakteenblüten, selbst wenn sie nicht Schuppencharakter haben, oft noch Spuren von Chlorophyll enthalten. Hier zeigte das Verhalten beim Verblühen aber an, daß *Mammillaria* doch nur ein petaloides Receptakel besitzt (Abb. 141). Nach dem Abblühen schlagen sich nämlich nur die Zipfel des Perianths welkend ein, während die „Röhre“ fest bleibt und ihre Gestalt beibehält, bis sie schließlich vertrocknet. Man könnte dieses Verhalten zwar auch rein mechanisch aus der gegenseitigen Abstützung in der Röhrenform deuten; es zeigt sich aber dasselbe Verhalten bei Blütenschnitten, bei denen keine gegenseitige Abstützung mehr vorhanden ist. Dieses Verhalten ist also nur aus der etwas festeren Konsistenz, des Receptaculumgewebes zu deuten.

Verwachsungen des Perianths konnten neuerdings auch bei den *Notocactaeae* festgestellt werden und zwar bisher bei *Notocactus mammulosus-pampeanus* *) und bei *Copiapoa*, besonders bei *Copiapoa coquimbana*, kürzer bei *C. humilis*.



Abb. 141. Blüte von *Mammillaria spec.* nach dem Verblühen. Nur die freien Perianthabschnitte welken.

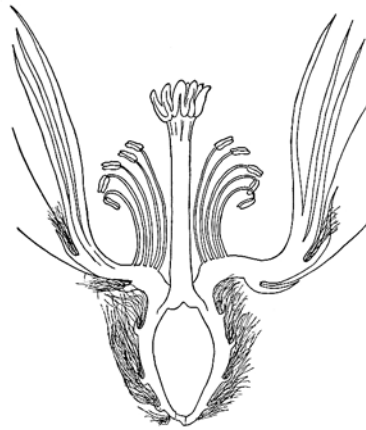


Abb. 142. Längsschnitt durch die Blüte von *Notocactus mammulosus v. pampeanus*. (BGUC Nr. 32.344)

*) Die Zugehörigkeit dieser Art zu *Notocactus* ist derzeit noch fraglich. Wahrscheinlich ist sie eher zu *Malacocarpus* zu zählen. Die untersuchten Materialien sind:

Notocactus mammulosus-pampeanus BGUC Nr. 32.344
Copiapoa coquimbana P. C. Hutchison Nr. 325 — BGUC Nr. 52.554—1
Copiapoa humilis P. C. Hutchison Nr. 405 — BGUC Nr. 52.535—9

Die Blüte von *Notocactus mammulosus-pampeanus* zeigt im Längsschnitt die Gestalt von Abb. 142. Das Receptaculum ist dicht über dem Pericarpell flach-tellerförmig erweitert, und trägt Staubblätter nur an und dicht oberhalb der Erweiterungskrümmung. Von der Staubblattinsertion auswärts laufen die Basen der innersten und zweitinnersten Perianthabschnitte eigenartig wulstförmig herab bis an die Staubblattinsertion (Abb. 143). Es liegt hier also offensichtlich eine kongenitale Verwachsung vor, obwohl auch dieser Teil der „Röhre“ außen noch Schuppen mit Areolen trägt, die offenbar mit verlagert werden. Noch unzweideutiger ist diese Tatsache einer Perianthverwachsung am Querschnitt, z. B. bei *Copiapoa coquimbana* (Abb. 144) zu erkennen.



Abb. 143. Verwachsung der Basalteile der innersten und anschließenden Perianthblätter von *Notocactus mammulosus v. pampeanus* (BGUC Nr. 32.344) im ausgebreiteten Teil der Blütenglocke.

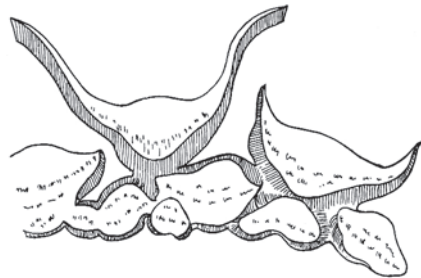


Abb. 144. Querschnitt durch die Verwachsung der Basalabschnitte der Perianthblätter von *Copiapoa coquimbana* (BGUC Nr. 52.554-1)

Zygomorphie

In der phytographischen Terminologie wird eine Blüte als „zygomorph“ bezeichnet, wenn sie nur durch eine Symmetrieebene in zwei spiegelbildgleiche Hälften geteilt werden kann, im Gegensatz zur aktinomorphen (radiären) Blüte, bei der mehrere solcher Symmetrieebenen möglich sind. Vom morphologischen Standpunkt aus ist diese Definition vieldeutig und ungenau, wie dies bei vielen phytographischen Termini der Fall ist. Insbesondere bei den speziellen Verhältnissen, wie sie bei der Kakteenblüte vorliegen, wird diese Definition völlig unklar und führte immer wieder zu entscheidenden Irrtümern. Da die Kakteenblüte nicht zyklisch (wirtelig), sondern spirozyklisch (spiralig) aufgebaut ist, kann eine wirkliche Spiegelbildgleichheit, genau genommen, überhaupt nicht vorkommen. Es ist daher notwendig, den Begriff der Zygomorphie morphologisch klar zu fassen und dabei die besonderen Verhältnisse der Kakteenblüte zu berücksichtigen.

Vom morphologischen Standpunkt aus ist Zygomorphie der Blüte eine Dorsiventralität der Blütenachse, d. h. eine ungleiche Ausbildung der Ober- und Unterseite, die von einem Schwerkraftreiz auf die plagiotrop, d. h. schräg zur Lotrechten, orientierte Blütenanlage ausgelöst wird. Dabei kann entweder die Oberseite (Epitonie) oder die Unterseite (Hypotonie) gefördert sein. Dorsiventralität eines Sprosses bedingt häufig auch eine ungleiche Ausbildung der Blattorgane, entweder in der Symmetrie der seitlichen Blattorgane selbst (z. B. das schiefe Begonienblatt) oder in ungleicher Größe der Blattorgane der Ober- bzw. Unterseite (Anisophyllie); nicht selten ist die Dorsiventralität überhaupt nur in der Ausbildung der Blattorgane deutlich erkennbar. Dies ist z. B. der Fall bei zygomorphen Blüten die nur aus wenigen Blattkreisen mit sehr gestauchten Internodien bestehen, z. B. bei der Veilchenblüte. Die Einstellung der Blütenöffnung in die Anthese-Lage erfolgt infolge der Kürze der Internodien der Blütenachse bei solchen Blüten entweder durch eine entsprechende Krümmung des Blütenstieles, oder, bei mehr oder weniger röhrenförmiger Blütenhülle, durch Krümmung des Perianths selbst, also durch eine Form der Anisophyllie.

Bei den Kakteenblüten liegen jedoch prinzipiell andere Verhältnisse vor. Die Kakteenblüte besitzt keinen Blütenstiel, der Lagekrümmungen ausführen könnte, dafür aber meist eine sehr verlängerte, von zahlreichen Internodien gebildete Blütenachse, das Receptaculum. Daher müssen auch reine Lagekrümmungen von der Blütenachse selbst, der „Röhre“ ausgeführt werden, auch solche die nicht von der Schwerkraft, sondern von der Einfallsrichtung des Lichtes bedingt sind. Beispielsweise kann sich die Röhre einer *Echinopsis*-Blüte, die sich auf der vom Licht abgewendeten Seite entwickelt hat, eine Krümmung über den Körper hinweg nach der Lichtseite ausführen, so daß dann die morphologische Oberseite der Blüte nach unten, die morphologische Unterseite nach oben gekehrt ist. Eine einseitige Belichtung kann ebenso, z. B. an Blüten von *Nopalxochia*-Hybriden, eine seitliche Verbiegung der Röhre veranlassen. Auch durch solche „lagegekrümmte“ Blüten kann man nur eine Symmetrieebene legen — eine Zygomorphie ist es aber dennoch nicht. Eine schwerkraftbedingte Krümmung des Receptaculums kann dann auftreten, wenn der die Blüte tragende Ast nicht in der Normallage steht; die Blüte muß sich in einem solchen Falle durch Krümmung der Röhre in die Antheselage einstellen. Eine solche Lagekrümmung kann namentlich in Fällen, in denen die Röhre gegenüber dem Perianth wesentlich überwiegt, leicht mit Zygomorphie verwechselt werden (*Loxanthocereus*!). Nur dann, wenn eine solche Lagekrümmung des Receptaculums stereotyp und immer an gleicher Stelle erfolgt, kann man auch in solchen Fällen von Zygomorphie sprechen, allerdings von einer sehr primitiven Vorstufe; denn in solchen Fällen wird nicht nur eine bestimmte Antheselage, sondern eine bestimmte, charakteristische Gestalt hervorgerufen (*Cleistocactus morawetzianus*).

Eine andere unechte Zygomorphie kommt in Blüten mit sehr langen zarten Staubblättern dadurch zustande, daß sich diese der Blütenröhre auflegen, an den Enden jedoch aufrichten, so daß sie, von vorne gesehen, wie eine Zunge in der Blütenöffnung liegen und die Blüte dadurch ausgesprochen einsymmetrisch erscheinen lassen (Abb. 145).

Echte Zygomorphie liegt nach diesen allgemeinen, die Zygomorphie betreffenden Ausführungen, nur dann vor wenn a) das Receptaculum eine artcharakteristische Dorsiventralität besitzt, oder b) wenn Anisophyllie der Blattorgane, mindestens aber der Perianthabschnitte vorliegt.

Artcharakteristische Dorsiventralität, d. h. Krümmung, finden wir besonders ausgeprägt bei *Cleistocactus* subgen. *Eucleistocactus*, bei dem der untere Teil des Receptaculums hypoton, der obere epiton gefördert ist, so daß dadurch die charakteristische S-Krümmung zustande kommt; die Epitonie im Schlundbereich führt auch zu einer Abschrägung der Schlundöffnung*). Eine Abschrägung der Schlundöffnung ohne nennenswerte Krümmung des Receptaculums zeigt *Rathbunia*, während der oben erwähnte *Cleistocactus morawetzianus* zwar eine artcharakteristische Krümmung des Receptaculums aber keine Schlundabschrägung zeigt, eine noch sehr wenig ausgeprägte Zygomorphie.

Anisophyllie der Blütenhülle führt zur Bildung von sogenannten „Lippenblumen“, deren Zygomorphie in der Regel weit auffälliger ist, als die durch Dorsiventralität der Blütenachse allein bedingte. Aber gerade bei „Lippenblumen“ kann auch eine unechte Zygomorphie auftreten, wenn diese auch als Vorstufe der echten angesehen werden muß.

Eine Lippenblume kann nämlich auch dadurch zustande kommen, daß an sich gleiche Perianthabschnitte ungleich starke Entfernungskrümmungen ausführen.

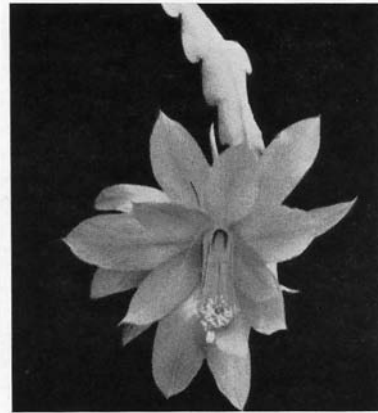


Abb. 145. *Nopalxochia ackermannii* BGUC Nr. 51.1446 (vom locus natalis, Mexiko) Frontalansicht. Einseitige Schwerelagerung der dünnen Staubfäden. Die Blüte zeigt auch deutlich, daß infolge des spiraligen Aufbaues der Kakteenblüte eine wirkliche Symmetrieebene gar nicht möglich ist. (Photo: Buxbaum)

*) M. KIMNACH (briefl. Mitteilung) fand eine am Scheitel stehende Blüte von *Cleistocactus baumannii*, die völlig radiär gebaut war. Diese Beobachtung ist leicht zu erklären. Da zum Zustandekommen der Zygomorphie ein einseitiger Schwerkraftreiz notwendig ist, kann eine Knospe, deren Längsachse im entscheidenden Entwicklungsstadium infolge der Lage am Scheitel, in die Lotrechte fällt, nicht zygomorph werden. Solche „pelorische“ Blüten konnten auch bei anderen, normal zygomorphen Blüten beobachtet, bzw. durch I. HAECKEL bei *Gladiolus* experimentell erzielt werden.



Abb. 146. Schräge Schlundöffnung bei echter Zygomorphie bei *Bolivocereus samaipatanus* var. *multiflorus* BGUC Nr. 53.175/P. (Photo: Buxbaum)

Das beste Beispiel dieser Art bildet der Vergleich der Blüten von *Zygocactus truncatus* und der als „Weihnachtskaktus“ bekannten Hybride *Schlumbergera bridgesii* (Abb. 147, 148).*) Die Röhre ist in beiden Fällen eine Perianthröhre. Bei *Zygocactus* liegt nun eine extreme Epitonie vor, d. h. die oberen Perianthblätter mit dem ihnen zugehörigen Teil der Perianthröhre sind stark gefördert, nur im Basalabschnitt findet eine Aufwärtskrümmung statt, so daß nicht nur die freien Teile der oberen Blütenhüllblätter ansehnlicher sind als die unteren, sondern auch der Schlund der Perianthröhre oberseits verlängert und daher stark schräg ist. Im Gegensatz hierzu ist die Röhre des Weihnachtskaktus nicht geschrägt, die Perianthblätter sind durchwegs gleich gestaltet, in der Entfaltungskrümmung jedoch sind die oberen gegenüber den unteren gehemmt, so daß die unteren Blütenhüllabschnitte zurückgekrümmt sind, die oberen aber fast in der Verlängerung der Röhre vorgesprenzt bleiben. Das äußere Bild dieser Blüte täuscht also eine Zygomorphie vor, während sie tatsächlich wie die von typischen *Schlumbergera* radiär gebaut ist.

Echte Zygomorphie bei ± gerader Röhre äußert sich meist am deutlichsten in einer Asymmetrie der seitlichen Perianthblätter (z. B. bei *Matucana* Abb. 149), weniger deutlich in der oft nur minimalen Verschiedenheit der oberen und unteren Perianthabschnitte. Während in der Regel die Oberseite gefördert ist, bildet PORSCH **) einen Fall von Zygomorphie bei *Pilocereus nobilis* ab, bei dem deutlich die Unterseite gefördert ist, so daß im halboffenen Zustand direkt eine „Unterlippe“ ausgebildet ist (Abb. 150).

Dorsiventrale Sprosse zeigen häufig einen meist querovalen Querschnitt. Daher können Blüten, bei denen das Receptaculum nicht nur gekrümmt ist, sondern auch oval abgeplattet, als echt zygomorph betrachtet werden. Dies ist z. B. bei *Seticereus* der Fall (Abb. 151).

Die Tendenz der Zygomorphie ist zweifellos eine Erscheinung hoch abgeleiteter Entwicklungsstufen innerhalb vieler Linien. Dies geht auch aus den übrigen, in Begleitung der Zygomorphie auftretenden Erscheinungen, wie petaloide Färbung des Receptaculums, Verkahlungserschei-

*) Von letzterer gibt es zahlreiche Kulturformen, die in der Blütenform von der typischen radiären *Schlumbergera*-Blüte bis zur typischen zygomorphen *Zygocactus*-Blüte variieren. Die zu diesem Vergleich herangezogene Form ist die in unseren Kulturen die häufigste.

**) PORSCH O., „Das Bestäubungsleben der Kakteenblüte in „Cactaceae“, Jahrb. Deutsch. Kakt. Ges., Abb. 77 und 78 auf S. 122 bzw. 123. — Merkwürdigerweise findet man nirgends in der Literatur einen Hinweis darauf, daß diese Blüte zygomorph ist!

nungen usw., hervor. Ihre Ausbildung erfolgt daher auch nicht übergangslos, indem graduelle Verschiedenheiten innerhalb desselben Verwandtschaftskreises auftreten. Jedenfalls müssen in der phylogenetischen Bewertung die einzelnen Grade sorgfältig unterschieden werden. Mit dem bisher üblichen Ausdruck „Blüte zygomorph“ ist phylogenetisch nichts anzufangen.



Abb. 147. Echte Zygomorphie bei *Zygodactylus truncatus* BGUC Nr. 52.1856.

(Photo: Buxbaum)



Abb. 148. Scheinbare Zygomorphie beim Weihnachtskaktus (*Schlumbergera bridgesii* Hybr.)

(Photo: Buxbaum)



Abb. 149. Asymmetrie der seitlichen Perianthblätter bei *Matucana baynei*.



Abb. 150. Seitenansicht der Blüte von *Pilocereus nobilis*. Tagaufnahme, Blüte „geschlossen“. (Aufn. E. Knauer, nach PORSCH)



Abb. 151. Zygomorphie in Verbindung mit abgeplatteter Rohre bei *Seticereus icosagonus*. Asymmetrie der seitlichen Perianthblätter ist besonders an der bereits abgeblühten Blüte deutlich. BGUC Nr. 55.885 (Photo: Buxbaum)

III. Die Frucht

Die Beschreibung der Früchte ist in der phytographischen Kakteenliteratur bisher im Allgemeinen sehr vernachlässigt worden. Ausdrücke wie „fleischig“ oder „beerenartig“ geben jedenfalls ebensowenig ausreichende Kennzeichnung, wie „eßbar“. Häufig ist das Pericarpell der Blüte wesentlich von der reifen Frucht verschieden, indem erst nach der Blütezeit Dornen aus den Areolen entwickelt werden. Es muß in Zukunft unbedingt mehr Gewicht auf eine genaue Beschreibung der Früchte gelegt werden, weshalb auch hier dieses Kapitel etwas ausführlicher gestaltet werden muß. Die Mannigfaltigkeit der Kakteenfrüchte kann aus der bisherigen Literatur kaum geahnt werden.

Grundsätzlich ist der *Gesamtaufbau* der Kakteenfrucht durch die Bauverhältnisse der Kakteenblüte bereits im Grundtypus festgelegt, aus dem sich die Mannigfaltigkeit ableiten läßt. Dieser Grundtypus ergibt sich aus folgenden Voraussetzungen:

1. Mit Ausnahme von *Pereskia* subgen. *Eupereskia* ist der „Fruchtknoten“ in den untersten Teil der hohlen Blütenachse, das „Pericarpell“ eingeschlossen, also „unterständig“. Dabei sind die das Pericarpell umkleidenden Internodien eigentlich nach oben verschobene Internodien der Blütenstiel-Zone, d. h. unter der Fruchthöhle angelegt (Vergl. Kap. Blütenentwicklung!).

2. Die Carpelle (Fruchtblätter) sind peltat (vgl. Abschnitt Fruchtknoten) und ihre Stielzone ist durch sekundäres Wachstum der Außenteile der hohlen Blütenachse nach oben verlagert, so daß die Plazenten von oben her innerviert werden.

3. Die Innenflächen der Carpelle, besonders die Plazenten und oft auch die Samenstränge (Funiculi) sind oft mit Haarpapillen besetzt, die nicht selten zu einem Pseudoparenchym (Scheingewebe) verfilzt sind.

4. Die Samenstränge sind gewöhnlich gut entwickelt und namentlich dicht unterhalb des Samens sehr verdickt.

Die Fruchtwand der Kakteenfrucht (das Pericarpium, nicht zu verwechseln mit Pericarpellum, der Umhüllung des Fruchtknotens in der Blüte) wird daher nicht nur von den Fruchtblättern (Carpellen) sondern auch von Teilen der Blütenachse (dem Pericarpell) gebildet. Exakt ausgedrückt muß die Kakteenfrucht daher als *Scheinfrucht* bezeichnet werden.*)

Die Abbildung 152 zeigt an einem Schema den Grundbauplan (Grundtypus) der Kakteenfrucht. Das Carpellgewebe (c, weiß) bildet nur die innerste, oft sehr dünne Schicht der Fruchtwand (des Pericarps), die der Hauptsache nach aus Pericarpellgewebe (Achsendgewebe p) besteht; in diesem ist weiter deutlich eine corticale (Rinden-)Schicht (co), die eigentlich aus den

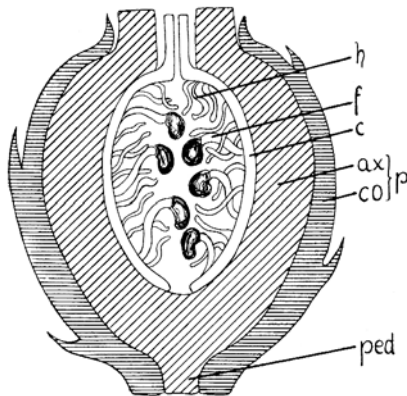


Abb. 152. Schema des Grundbauplanes der Kakteenfrucht. c Carpellgewebe (weiß) mit Samensträngen (f) und Haarbildungen (h); p Pericarpellgewebe, bestehend aus dem eigentlichen Achsendgewebe (ax, locker schraffiert) und dem Rindengewebe (co, dicht schraffiert); ped die Pedicellarzone (Fruchstiel).

*) Diese von K. FRITSCH herrührende Unterscheidung wird von vielen Autoren nicht angewendet. FRITSCH bezeichnet als „echte Frucht“ eine solche, die nur aus den Carpellen selbst hervorgegangen ist.

Podarien oder herablaufenden Blattbasen besteht und außerhalb der Hauptgefäßbündel liegt, und eine, meist dickere axiale Schicht (ax) zu unterscheiden. Aus den Carpellen entspringen (oft) außer den Samensträngen (f) auch Haarbildungen (h). Aus den Haarbildungen und den Samensträngen wird bei vielen Kakteenfrüchten die Pulpa gebildet. Die Ansatzstelle der Frucht unterhalb der Fruchthöhle kann als Pedicellarzone (Stielzone) angesprochen werden, wenn auch die Außenschichten der ursprünglichen Pedicellar-Internodien in das Pericarpell einbezogen wurden. Schon darum ist die Stielzone oft ganz unterdrückt.

In Bezug auf die Beschaffenheit der Früchte kann man — rein schematisch und ohne taxonomische Bewertung — unterscheiden:

1. Saftige oder fleischige Früchte, und zwar
 - a) beerenartige (nicht aufspringend)
 - b) aufspringende
 - c) zerfließende Früchte;
2. Halbfleischige, die im reifen Zustand noch nicht getrockneten Kapseln gleichen:
3. Trockenfrüchte, unter diesen:
 - a) verwitternde
 - b) aufspringende (Kapseln)
 - c) abbrechende, die beim Abbrechen unten offen sind.

Diese Einteilung hat, wie gesagt, nichts mit der systematischen Einordnung zu tun, da oft selbst innerhalb einer Gattung verschiedene dieser Typen auftreten, sie gibt aber ein gewisses Schema, das Beschreibungen zugrunde gelegt werden sollte.

Pereskia subgenus *Eupereskia* besitzt noch einen oberständigen Fruchtknoten, der also zur Blütezeit nicht von der Blütenachse eingeschlossen ist. Damit ist diese Untergattung die ursprünglichste Kakteenform überhaupt und die Entwicklung ihrer Frucht steht isoliert. Gerade darum aber gibt die Fruchtentwicklung von *Pereskia aculeata* gewisse Anhaltspunkte über die Entwicklungstendenzen der Kakteenfrucht im Allgemeinen. Während in der Blüte von *Pereskia aculeata* (vgl. Kap. Blüte) der Fruchtknoten frei auf der kreiselförmigen Blütenachse steht und nur von dem die Staubblätter tragenden Wulst umschlossen wird, wächst die Randzone der Blütenachse nach der Blütezeit so heran, daß der ebenfalls heranwachsende Fruchtknoten vollkommen eingehüllt wird. Daß dabei nicht der die Staubblätter tragende Wulst, sondern tatsächlich die Stielzone der Blütenachse heranwächst, erkennt man daran, daß auch deren Areolen nun auf die Frucht gerückt werden. Es tritt hier also nach der Blütezeit jene Verlagerung der Pedicellarzone ein, die bei allen höheren Kakteen bereits bei der Anlage der Blüten erfolgt. (Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase!) Die Blätter bleiben dabei zunächst noch erhalten und rücken auf die Oberseite der Frucht, um bei der Reife abzufallen. (Abb. 153 A). Im Schnitt (Abb. 153 B und Schema 153 C) zeigt sich ein sehr eigenartiger Aufbau. Die fleischig verdickte, um den eigentlichen Fruchtknoten emporgewachsene Randzone der Blütenachse umhüllt den Fruchtknoten auch jetzt ohne mit ihm zu verwachsen; zwischen ihr und der eigentlichen Fruchtwand (Fruchtknotenwand), die sehr dünn bleibt, ist ein Zwischenraum. Überdies wächst — worauf schon WETTSTEIN hingewiesen hat, dem aber der Zwischenraum entgangen ist, da er eine zu junge Frucht untersuchte — im Zentrum der Frucht ein Achsenkegel heran, der die am unteren Rand der Carpelle stehenden Samen auf die Seite drängt und abplattet. Es ist dies eine bei den Kakteen einmalige Erscheinung, die dem Achsenkegel anderer *Centrospermae*, wie z. B. der Aizoacee *Tetragonia* homolog ist. Im Schema sind die Teile der eigentlichen Frucht: Carpelle und Samen schwarz ausgezogen, das Achsen Gewebe schraffiert, die Zwischenräume sind der Deutlichkeit wegen übertrieben gezeichnet. Die Samenstränge sind bei dieser Art kurz und nicht fleischig, was — soweit schon untersucht — auch bei anderen *Pereskia* arten mit geringer Samenanzahl, z. B. *Pereskia bleo* der Fall ist. Hingegen zeigt z. B. *Pereskia portulacifolia* eine sehr vielsamige Art, eine aus den fleischig verdickten Funiculi gebildete Pulpa in der reifen Frucht, die darum auch als „Barbados-Stachelbeere“ gegessen wird. PLUMIER hat sich ja gerade dadurch verleiten lassen, die *Cactaceae* in die Verwandtschaft der Stachelbeere zu stellen!

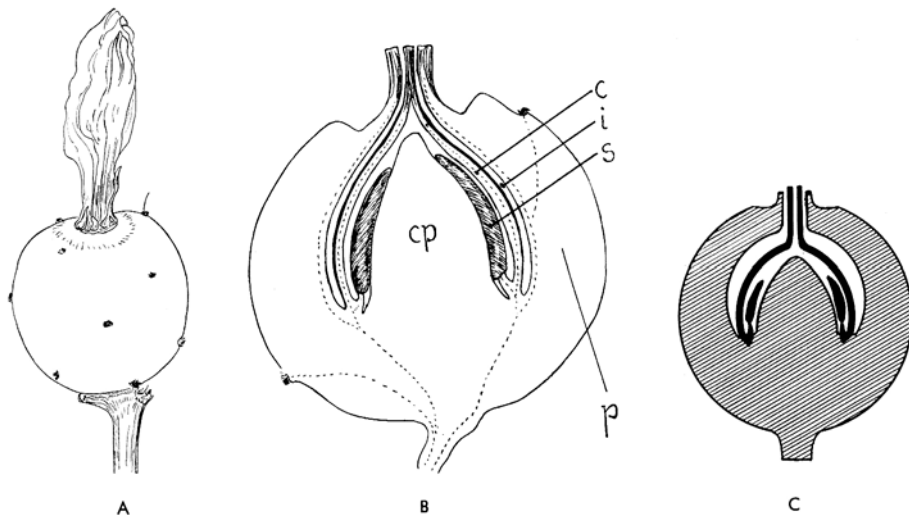


Abb. 153. Frucht von *Pereskia aculeata*. A. Reife Frucht, Außenansicht. B. Längsschnitt, etwas vereinfacht mit eingezeichnetem Gefäßbündelverlauf, p äußeres Achsengewebe, cp zentraler Achsenkegel, c Carpelle, i Zwischenraum zwischen Achse und Carpell, s Samen. C. Schema zum Längsschnitt. Fruchtknoten-(Carpell-)gewebe und Samen schwarz ausgefüllt, Achsengewebe schraffiert. Zwischenräume übertrieben.

Aus der *Pereskia aculeata*-Frucht können die Grundtendenzen der Fruchtbildung aller Kakteenfrüchte abgeleitet werden. Es zeigt sich, daß die Kakteenfrucht eine typische Scheinfrucht im Sinne von K. FRITSCH ist, d. h. das Carpellgewebe (Fruchtknoten) bildet nur eine unscheinbare innerste Schicht, während die Fruchtwand hier ausschließlich von der Achse gebildet wird; dabei hält die Größenzunahme der Carpelle nicht einmal immer mit der des Achsengewebes (der Fruchtwand) Schritt. Es kann auch noch eine weitere Verschiebung der Achseninternodien nach oben erfolgen. Die zur Fruchtwand heranwachsenden Achsenteile — bei Blüten mit Receptaculum sind es nur die basalen Teile: Stielzone und Pericarpell — können ihre Achsennatur auch darin beibehalten, daß sie noch nach der Blütezeit die Achsel sprosse ihrer Blattorgane, also ihre Areolen, aber selbst Seitensprosse, weiterentwickeln, bis die Fruchtreife einen Stillstand dieser Entwicklung herbeiführt. Erst in höheren Entwicklungsstufen verliert das Pericarpell seine Achseneigenschaften soweit, daß sie (normal) auch in der Frucht nicht mehr zum Ausdruck kommen. Da die Carpelle bei der Fruchtentwicklung eine so untergeordnete Rolle spielen, ist auch bei aufspringenden Früchten ihre Zahl und Anordnung — im Gegensatz zu eigentlichen Kapsel Früchten — völlig ohne Einfluß auf den Vorgang des Aufplatzens, das daher, teils infolge des von der Pulpa ausgeübten Druckes, teils infolge von Spannungen in der Fruchtwand selbst, mehr oder weniger regellos erfolgt.

In der Bildung einer Pulpa bei *Pereskia portulacifolia* zeigt auch die Gattung *Pereskia* bereits eine Entwicklungstendenz, die in den Früchten der verschiedensten Entwicklungslinien verwirklicht ist.

Die Sproßnatur der Frucht zeigt sich noch bei primitiven Gattungen besonders auffallend, einestils in der typischen Belaubung (*Pereskia*, *Pereskiaopsis*, *Quiabentia*) (Abb. 154) andererseits in der Fähigkeit zu proliferieren, d. h. aus den Areolen der Frucht (bzw. schon der Blüte) neue Blüten sprosse oder selbst vegetative Sprosse zu entwickeln. Solche proliferierende Früchte finden sich natürlich schon bei *Pereskia*, z. B. *P. sacharosa* und sehr schön bei *P. grandifolia* (Abb. 155). Besonders manche *Cylindropuntien* zeigen diese Fähigkeit, so (als Artcharakter!) *Opuntia fulgida* und die ihr nahestehende *O. bigelowii*, die ganze Ketten von Früchten bilden, sowie, vielleicht am bekanntesten, die oft kultivierte *O. salmiana* (Abb. 156). Bei dieser Art kann man dreierlei Früchte unterscheiden, die alle imstande sind, sich zu bewurzeln und selbst als Steckling zu neuen Pflanzen heranzuwachsen: 1) Normal aussehende, fast stachellose, rote Früchte mit Fruchthöhle, jedoch ohne Samen; 2) Früchte die außen normal aussehen, aber nicht einmal mehr eine Fruchthöhle besitzen und 3) normale, bestachelte, Samen enthaltende Früchte.



Abb. 154. Frucht von *Pereskia babiensis* mit Laubblättern an der reifen Frucht. (Nach Britton und Rose)



Abb. 155. Proliferierende Früchte von *Pereskia sacharosa*. (Nach Britton und Rose)



Abb. 156. Proliferierende Früchte von *Opuntia salmiana*. (Photo: Buxbaum)

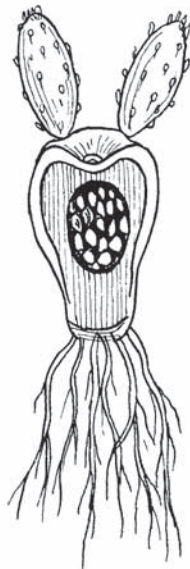


Abb. 157. Reife fertile Frucht von *Opuntia ficus-indica* als Steckling bewurzelt. (Nach Vaupel)



Abb. 158. Frucht einer *Schlumbergera*-Hybride mit zu Kanten ausgewachsenen herablaufenden Podarien. Links - ausnahmsweise! - eine borstige Areole.



Abb. 159. Durch herablaufende Podarien der Blütenhülle wulstige Frucht von *Rhipsalis boulettiana*.

VAUPEL stellte sogar bei einer *Platyopuntia*, der bekannten *O. ficus-indica* fest, daß eine normale, reife, Samen enthaltende Frucht sich bewurzelte und Sprosse bildete (Abb. 157).

Höher abgeleitete Kakteen haben die Fähigkeit zu proliferieren verloren. Bei diesen kann aber die Sproßnatur, auch der Frucht, noch durch Entwicklung von Stacheln aus den Areolen der Frucht sehr ausgeprägt sein.

Bei manchen Opuntien der Untergattung *Tephrocactus* werden dabei die Areolen vom heranwachsenden Pericarpellgewebe so überwältigt, daß sie ins Fruchtfleisch versenkt werden, das da durch ganz von Glochiden durchsetzt ist.

Die Gestalt der Frucht ist natürlich weitgehend von der Beschaffenheit des Pericarpells der Blüte abhängig; diese wird aber mitunter durch Wachstumsvorgänge beim Heranwachsen der Frucht doch erheblich modifiziert. Die am Pericarpell oft sehr stark entwickelten Podarien werden in der Regel gestreckt und verflacht, so daß die reife Frucht glatt erscheint. Sie können aber auch selbst heranwachsen und die Frucht strukturieren (vgl. die Frucht von *Neobuxbaumia euphorbioides* bei Gattung *Neobuxbaumia*). Namentlich können herablaufende Podarien der äußeren Blattorgane als Kanten oder Wulste an der reifen Frucht erkennbar bleiben (Abb. 158, 159). Andererseits können durch überwiegendes Wachstum der unteren Teile des Pericarpells alle Schuppen nach dem oberen Ende der Frucht verschoben werden, so daß die Frucht vollkommen glatt wird, obwohl es das Podarium nicht war (Abb. 160).

Die Schuppen des Podariums können — wenigstens in der Blattbasis — die Größenzu-

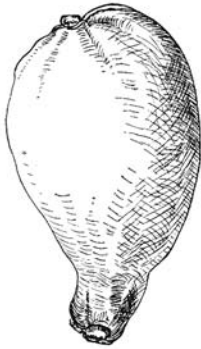


Abb. 160. Glatte Frucht von *Cereus validus*.
(Nach Castellanos u. Lelong)

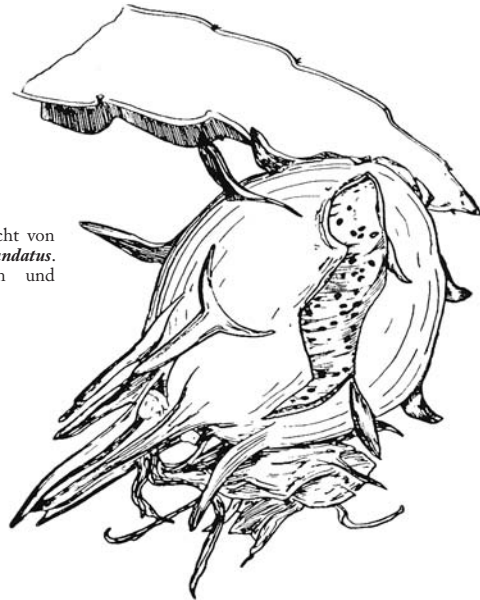


Abb. 161. Frucht von *Hylocereus undatus*.
(Nach Britton und Rose)

Abb. 163. Frucht von *Pachycereus pecten-aboriginum*.
(Photo: Buxbaum)

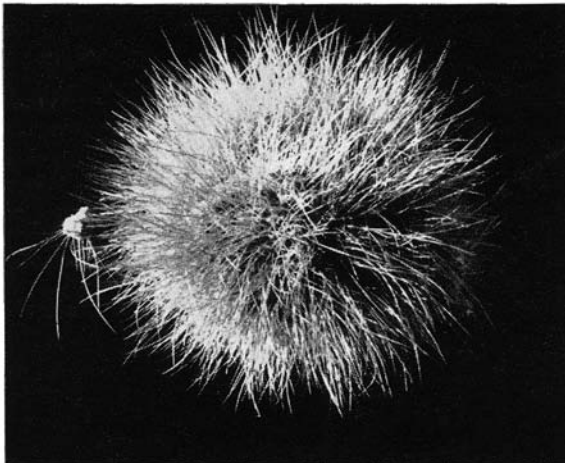


Abb. 162. Abnormale Frucht von *Mammillaria cirrhifera* mit Schuppen.

nahme der Frucht mitmachen (Abb. 161). Bei relativ geringer Größenzunahme können sie in annähernd unveränderter Gestalt und Größe nur voneinander distanziert werden, so daß z. B. bei *Escontria chiotilla*, wo die trockenen, papierartigen Schuppen, die nicht weiter wachsen können, aus ihrer dicht dachziegeligen Stellung an der Blüte, in eine entfernte Lage an der Frucht verschoben werden. Mitunter können durch die Wachstumsvorgänge der Frucht an der Blüte undeutliche Lageverhältnisse deutlich werden, wie bei der abnormalen Blüte (Frucht) von *Mammillaria cirrhifera* (Abb. 162), die ausnahmsweise zahlreiche Schuppen trägt. In vielen Fällen werden die am Pericarpell noch deutlichen Schuppen durch die nach der Blütezeit heranwachsenden Areolen völlig verdrängt, entweder, indem sie überhaupt abfallen, oder indem sie bei geringer Größe von den Areolen überdeckt werden. Von den sehr deutlichen Schuppen am Pericarpell von *Pachycereus pecten-aboriginum* sieht man infolge der postfloral überaus starken Dornenentwicklung an der Frucht nichts mehr (Abb. 163).

Dieses Heranwachsen einer an der Blüte noch nicht vorhandenen oder erst in Dornprimordien angelegten Bestachelung nach der Blütezeit ist eine aus der Entwicklung der Blüte und dein „Gesetz der Verkürzung der Vegetativen Phase“ erklärbare Erscheinung, die namentlich bei primitiveren Gattungen häufig beobachtet werden kann.

Durch Wachstumsvorgänge in der Blütenanlage werden die unterhalb der Fruchtknoten-
höhlung liegenden Internodien in ihren Randzonen so verlagert, daß sie schließlich in gleiche Höhe mit der Fruchtknoten-
höhlung zu liegen kommen (vgl. Kap. Blüte). Die das Pericarpell bildenden Internodien sind also gewissermaßen der über den Fruchtknoten geschobene Blütenstiel. Dies erklärt die Tatsache, daß sie sich oft erheblich von den Receptaculum-Internodien unterscheiden, vor allem mehr den Charakter eines vegetativen Sprosses haben. Bei primitiveren Gattungen äußert sich dies darin, daß sie schon in der Blüte deutliche Sproßnatur haben, d. h. ± reichlich bestachelt sind.

Nach dem Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase werden die der generativen Fortpflanzung dienenden Pflanzenteile gefördert, die vegetativen in ihrer Entwicklung verkürzt; dies gilt auch für die nicht unmittelbar der Fortpflanzung dienenden Teile der Blüte, daher auch für die Pericarpellpodarien.

Betrachten wir die Entwicklungsfolge der Pericarpellpodarien, so ergibt sich folgende Reihenfolge: 1. Bildung des Unterblattes (Podarium) mit meist mehr oder weniger rudimentierter Oberblattanlage. 2. Bildung der Dornen als Blattoorganen des Achselsprosses, der Areole. 3. Heranwachsen der Dornen zur vollen Größe und 4. Absterben und eventuelles Abfallen der Achselsprosse (Areolen) bei der Fruchtreife. Diese vierte Stufe tritt namentlich dann ein, wenn die Frucht fleischig wird, sich also das Gewebe bei der Reife lockert. Sie unterbleibt vollkommen bei Blüten, deren Sproßcharakter noch wenig verändert ist, also bei sehr primitiven Entwicklungsstufen.

Wesentlich sind hingegen die Entwicklungsphasen 1—3. Wie im Kapitel „Blüte“ ausgeführt, wird im Zuge der Weiterentwicklung die erste Stufe, die Anlage der unter der Fruchtknoten-
höhle liegenden Podarien, dadurch unterdrückt, daß die Zahl der Internodien — daher auch, der Podarien — vermindert wird. Hier handelt es sich also um eine Reduktionserscheinung, die die Blüte als solche betrifft, die aber im allgemeinen erst in hohen Ableitungsstufen auftritt. In Bezug auf die postfloralen Erscheinungen der Fruchtbildung sind also die Phasen 2 und 3 -von Bedeutung. Bei primitiven Blüten mit noch starkem Sproßcharakter des Pericarpells ist: dieses schon in der Blüte stark bestachelt, d. h. die Anlegungsphase (2) geht mit der Anlage der übrigen Blütenteile der Blüte gleichlaufend. Bei *Bergerocactus*, *Machaerocereus* u. a. ist das Pericarpell mit bereits voll entwickelten Dornen besetzt; immerhin kann auch in solchen Fällen bis zur Fruchtreife noch ein Längenwachstum der Dornen stattfinden.

Bei Weiterentwicklung kann nun die Blühreife der Blüte dieser Areolenausbildung voraneilen (gemäß dem Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase), so daß zur Blütezeit in den Pericarpell-Areolen erst winzige Dornanlagen vorhanden sind, die bei weiterer Verkürzung der vegetativen Phase zur Blütezeit noch unbemerkbar sein können; die Blüte ist dann noch völlig stachellos. Erst in der postfloralen Entwicklung der Frucht treten aus den Areolen mehr oder weniger kräftige Stacheln hervor. Ein gutes Beispiel gibt *Lemaireocereus pruinosus*, dessen reife Frucht auch die Phase 4 erreicht, indem die ganzen Areolen schließlich abfällig werden (Abb. 164). Dieses Fortschreiten in der Entwicklungshöhe kann auch innerhalb einer Gattung vor sich gehen. Während bei *Werckleocereus glaber* bereits die Blüte entwickelte Stacheln am

Pericarpell zeigt, die bei *Werckleocereus tonduzii* zur Blütezeit noch weniger entwickelt sind, bei beiden Arten aber erst an der Frucht ihre volle Entwicklung erreichen, ist das Pericarpell bei *Werckleocereus imitans* zur Blütezeit noch stachellos, entwickelt aber nach der Blütezeit die typische Bestachelung der *Werckleocereus*-Frucht (Abb. 165). Es handelt sich in solchen Fällen also nur um eine Verzögerungserscheinung, der keine wesentliche Bedeutung beizumessen ist. Nur dann, wenn auch nach der Blütezeit keine Bestachelung mehr auftritt, ist eine, freilich auch nur graduelle, höhere Stufe erreicht.

Abb. 164. Reife Frucht von *Lemaireocereus pruinosus*. (Aus dem Jardin Exotique Monaco. (Photo L. F. Vatrican)

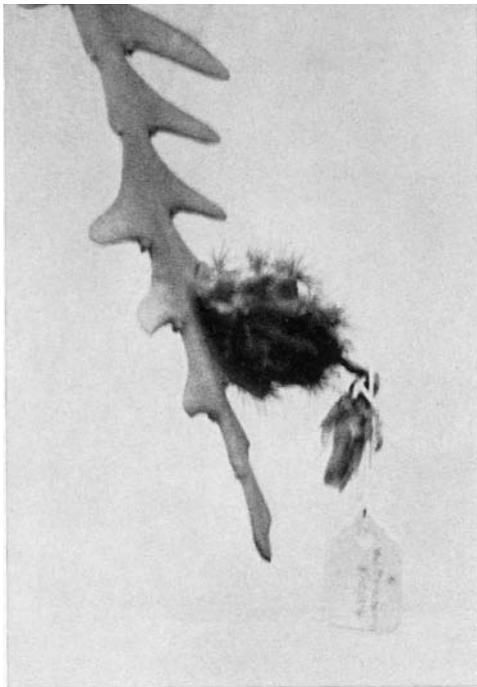


Abb. 165. *Werckleocereus imitans*, reife Frucht mit typischer Bestachelung. BGUC Nr. 52.1083, Clonotypus ! Photo: Buxbaum

Andererseits können Früchte von Blüten mit bestacheltem Pericarpell völlig kahl sein, indem die Areolen frühzeitig abfallen (Phase 4!). Dies ist z. B. bei *Jasminocereus* der Fall. Es scheint, daß so ein frühzeitiger Verlust der Areolen besonders in jenen Linien auftritt, die in der stammesgeschichtlichen Entwicklung die Tendenz zum Verlust der Areolen zeigen.

Da auch das Receptaculum ein Teil der Blütenachse, gleichsam die Verlängerung des Pericarpells ist, bleibt es meist mit der Frucht im Zusammenhang, ohne jedoch — in der Regel — in die Fruchtbildung mit einzugehen. Das sehr kurze Receptaculum der *Opuntioideae* wird allerdings völlig in der Fruchtbildung einbezogen. Dafür zeigen diese eine eigenartige Trennung der inneren Blütenteile von der Frucht. Zwischen den von der Receptaculumkante absteigenden Gefäßbündeln der Fruchtblätter und jenen der Staubblätter bildet sich ein schon in der Blüte deutlich erkennbares Trennungsgewebe aus (vgl. Kap. Blüte), an dem sich gleich nach dem Verblühen Blütenhülle und Staubblätter samt den zugehörigen Gewebsschichten der Achse und dem Griffel glatt ablösen und abfallen. Die Frucht der *Opuntioideae* (aber auch mancher *Pereskioideae* zeigt daher eine kegelförmig vertiefte Abbruchnarbe („Umbilicus“) (Abb. 166).

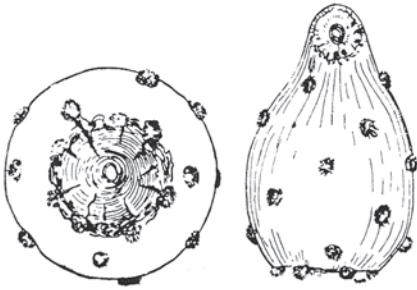


Abb. 166. Frucht von *Opuntia decumbens* in Seitenansicht und von der Nabelseite.



Abb. 167. Frucht von *Samaipaticereus corroanus*.
BGUC Nr. 43.157-S

Abb. 168. Frucht von *Mediocactus coccineus*.
(Nach Castellanos und Lelong)

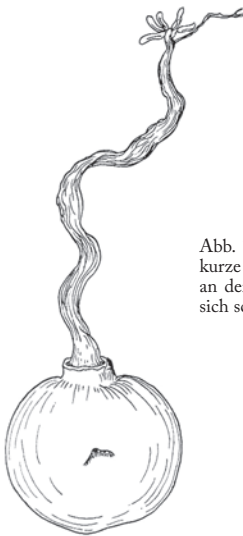


Abb. 169. Frucht von *Disocactus eichlamii*. Das kurze Receptaculum bildet einen kurzen Ansatz an der Frucht, von dem der Perianthöhrenrest sich scharf abhebt.



Abb. 171. Frucht von *Cereus jamacaru* mit cremeartiger weißer Pulpa.
(Photo: Buxbaum)



Abb. 170. Durchsichtig gemachte Frucht von *Mammillaria spec.*

Wenn in der Blüte keine große Verschiedenheit zwischen Receptaculum und Pericarpell besteht, d. h. das Receptaculum noch starken Achsencharakter hat, so kann auch der an der Frucht verbleibende Blütenrest relativ zur Frucht sehr dick sein (Abb. 167), während er bei starkem Verlust des Achsencharakters stärker schrumpft (Abb. 168). Bei *Disocactus eichlamii*, dessen „Röhre“ eine echte Perianthröhre ist, bildet das kurze Receptaculum einen kleinen Ansatz an der Frucht, von dem sich die stärker geschrumpfte Perianthröhre scharf abhebt (Abb. 169). Petaloide Receptacula schrumpfen stark ein, bleiben aber selbst bei hoch abgeleiteten Gattungen, z. B. *Mammillaria*, oft an der Frucht. Das Verhalten ist aber selbst innerhalb einer Gattung nicht einheitlich und daher systematisch wenig verwertbar. Bei *Cereus* subgen. *Piptanthocereus* wird das ganze Receptaculum gleich nach dem Verblühen durch ein glattes Trennungsgewebe abgeworfen — wobei der Griffel an der Frucht bleibt —, während im primitiveren subgenus *Monvillea* der Blütenrest länger erhalten bleibt.

Im Verhalten jener Teile der Frucht, die vom Gynöceum gebildet werden, also der Fruchtblätter samt Samensträngen und Fruchtblatthaarbildungen, beherrschen gewisse Entwicklungstendenzen sehr verschiedene Abstammungslinien in gleicher Weise, wodurch in diesen große Konvergenzen auftreten.

Das Wachstum der Carpelle hält in der Regel mit dem des Pericarpells Schritt, so daß Samen in der ganzen Länge der Frucht verteilt liegen (Abb. 170). In einigen Fällen aber streckt sich das Pericarpell wesentlich stärker, die Carpelle, und daher auch die Samen, befinden sich nur im oberen Teil der Frucht. Dies ist z. B. bei der beerenartigen Frucht von *Lophophora* der Fall, wo sich erst unmittelbar vor der Reife noch der untere Teil der Frucht streckt, diese so aus dem Wollschopf herauschiebend. Auch bei *Neoporteria* enthält nur der obere Teil der Frucht die Samen, bei *Islaya* aber lösen sich dabei die Carpelle auch von der Fruchtwand, die vom Pericarpell gebildet wird ab, so daß sie innerhalb der Frucht wie ein häutiges Glöckchen herunterhängen, in dem sich die Samen befinden. Diese fallen ab und gelangen durch den basalen Abbruchsporus aus der Frucht heraus.

Sehr verbreitet ist die Bildung einer Pulpa aus den Funiculi und evtl. auch den Haarbildungen an Funiculus und Plazenten. Sie wurde schon eingangs für *Pereskia portulacifolia* erwähnt. Bei dieser, wie in den meisten Fällen, sind die saftig bis fleischig gewordenen Samenstränge derart ineinander verfilzt, daß eine fast homogene glasig-saftige, oder, z. B. bei *Cereus* (*Piptanthocereus*) *jamacaru* cremearartige Masse entsteht, in der die Samen eingebettet liegen. (Abb. 171“ vgl. auch die Abb. zur Gattung *Ferocactus*). In diesen Fällen ist die Pulpa hauptsächlich aus den Samensträngen gebildet, was auch bei vielen *Opuntia* der Fall ist (Abb. 172). Bei *Opuntia inamoena* (Abb. 173) dagegen, bei der die Fruchtwand die Hauptmasse der Frucht bildet, sind es die Haarbildungen der Placenta und der Funiculi, die eine wenig saftige Pulpa bilden. Sie leitet über zu den „trockenfrüchtigen“ Arten; bei *Opuntia vestita* z. B. ist das Pericarp nur dünn und kaum fleischig (die Frucht bleibt 2 Jahre an der Pflanze!); das ganze Innere der Frucht wird von einem Filz zäher Haare ausgefüllt, die den Samensträngen und dem harten Samenmantel der Samen entspringen, da dieser selbst eine Bildung des Samenstranges ist.

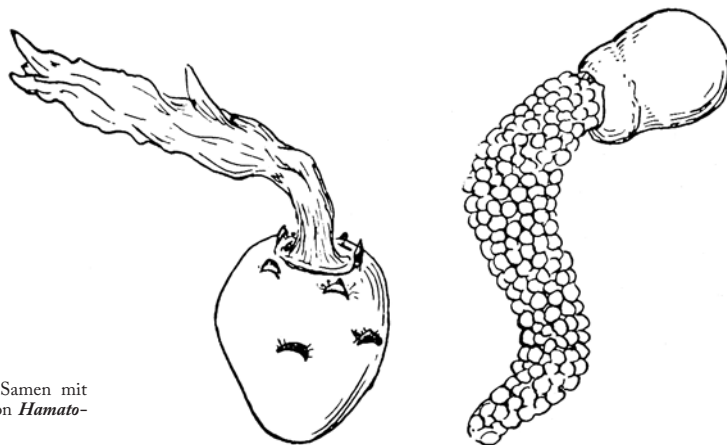
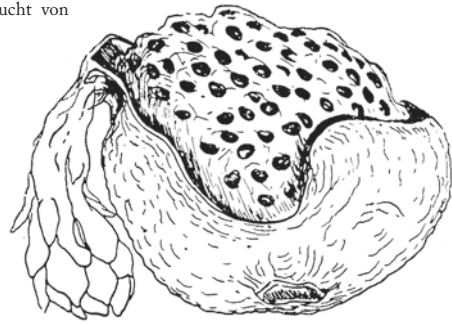


Abb. 172. Frucht und Samen mit fleischigem Funiculus von *Hamatocactus cachetianus*.



Abb. 173. Frucht von *Opuntia inamoena* im Längsschnitt.

Abb. 174. Geplatze Frucht von *Pilocereus strictus*.



Trockene, oft dennoch klebrig-zuckerhaltige, sowie auch saftige, pulpabildende Samenstränge kommen auch bei eng verwandten Arten vor. So in der Gattung *Ferocactus*, in der Früchte mit sehr saftiger Pulpa sowie halbtrockene pulpalose Früchte vorkommen. *Bolivocereus*, der *Borzicactus* s. str. sehr nahe steht, hat eine trocken kraushaarige Pulpa, die aber vom Zuckergehalt leicht klebrig ist. Auch wenn die Samenstränge nur kurz sind, können sie maßgeblich an der Saftigkeit der Frucht beteiligt sein, so bei den beerenartigen Früchten von *Mammillaria*. Bei den äußerlich ähnlichen, etwas weniger saftigen Früchten von *Mammilloidia*, die einer anderen Subtribus (*Thelocactinae*) angehört, sind die Samenstränge hingegen trocken. Auch trockene Samenstränge sind oft zucker- oder fetthaltig und werden gerne von Ameisen gefressen und daher verschleppt, z. B. die von *Astrophytum*, *Notocactus* u. a. m.

Mit der Pulpabildung hängt zum Teil auch das Öffnen der Früchte zusammen, doch scheinen außer dem von der Pulpa ausgeübten Druck, auch Spannungen in der Fruchtwand selbst das Aufplatzen auszulösen, wie dies bei pulpalosen aufplatzenden Früchten der Fall ist. Bei *Pilocereus strictus* (Abb. 174) ist die sehr saftige Pulpa zweifellos am Aufplatzen stark beteiligt, da sie aus der geplatzen Frucht vorquillt, sogar abtropft. Hingegen platzt die Frucht von *Cephalocereus (Pilocereus) sartorianus* mit einem gradlinigen, beiderseitigen Spalt auf, so daß sie sich in zwei Klappen öffnet (Abb. 175) und eine mehrfaserige Pulpa freilegt. Ähnlich dieser Frucht, aber mit mehreren Klappen, öffnet sich die Frucht von *Cephalocereus senilis* sowie die von *Neobuxbaumia polylopha* und *Neobuxb. euphorbioides* (vgl. Abb. bei der Gattung *Neobuxbaumia*). Bei diesen Früchten springt zunächst die obere Fläche der Frucht mit dem Blütenrest wie ein Deckel ab, dann erst reißen die Klappen auseinander. Ein Zusammenhang zwischen Klappen- und Fruchtblatträndern besteht jedoch nicht, im Gegensatz zu echten Kapsel Früchten.

Einen solchen konnte ich bisher nur bei der eigenartigen Frucht von *Facheiroa (Thrixanthocereus) blossfeldiorum* feststellen (Abb. 176). Diese Frucht hat keine Pulpa. Bei der Reife platzt sie mit Längsrissen auf, die genau zwischen den Plazenten liegen. Der Blütenrest bleibt dabei am

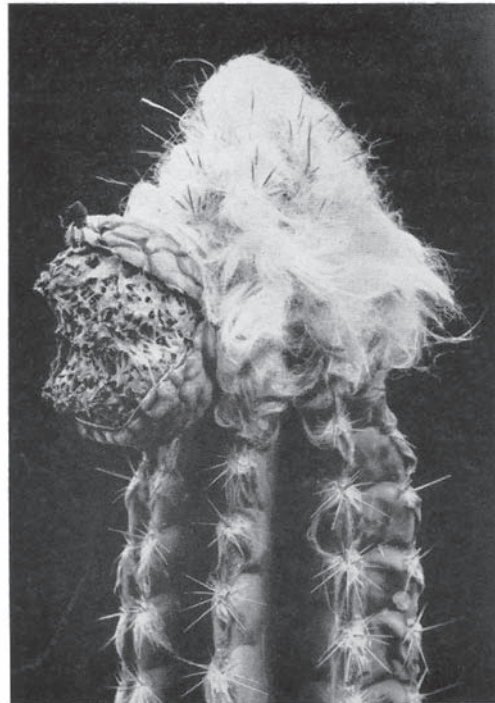


Abb. 175. Offene Frucht von *Cephalocereus (Piloc.) sartorianus* aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlehm. (Photo: Benesch)



Abb. 176. Aufgeplatze Frucht von *Facheiroa (Thrixanthocereus) blossfeldiorum*. Die Frucht springt entlang den Carpellrändern auf. In der Spalte rechts erkennt man die Funiculi; die Samen wurden entfernt.

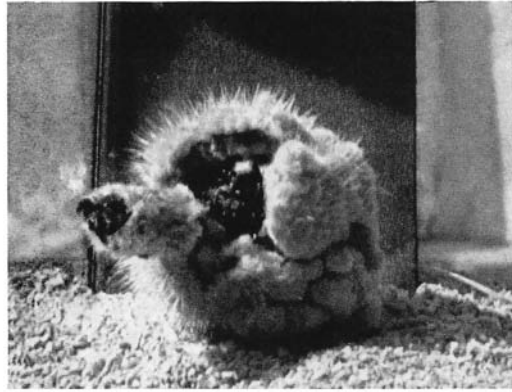


Abb. 177. Aufgeplatze Frucht von *Pachycereus pringlei* (aus dem Jardin Exotique, Monaco). (Photo: L. F. Vatrican)

Scheitel der Frucht erhalten.

Wesentlich primitiver und zweifellos nur durch Spannungen in der Fruchtwand bedingt ist das Aufplatzen der ziemlich trockenen, praktisch pulpalosen Früchte von *Pachycereus pringlei* (Abb. 177), deren Wand ganz unregelmäßig aufreißt.

In der Literatur findet man manchmal die Angabe „Frucht mit basaler Öffnung („basal porus“) aufspringend“. Diese Bezeichnung ist ausgesprochen falsch und irreführend. Es handelt sich bei diesem Öffnungsmechanismus um Früchte mit sehr stark unterdrückter Stielzone, bei denen also die Fruchthöhle praktisch bis an die Ansatzstelle reicht. Das Pericarpellgewebe bricht infolgedessen schon an der Basis der Fruchthöhle ab, so daß ein Loch entsteht, während der Boden der Fruchthöhle meist an der Mutterpflanze verbleibt (Abb. 178 A). Mitunter ist dieses Loch anfangs noch von einem feinen Häutchen verschlossen, dem Carpellgewebe, das erst später vertrocknet und aufreißt. Ähnlich verhält sich z. B. *Astrophytum asterias*, bei dem zwar die Frucht samt dem Bodenstück abbricht, dann aber sich von diesem ablöst und unregelmäßig aufreißt (Abb. 179).

Ein besonders eigenartiger Öffnungsmechanismus ist das kapselartige Aufspringen mittels eines rings um die Frucht verlaufenden Spaltes, das bei *Rebutia* und bei *Mammillaria* subgen. *Bartschella* bekannt ist, und dem Aufspringen mancher echter Kapsel Früchte von Caryophyllaceen ähnlich ist. Bei *Rebutia minuscula* z. B. springt die erbsengroße, kapselartige Frucht etwas unter der Mittellinie mittels eines Ringspaltes auf, so daß an der Mutterpflanze ein kleiner Becher zurückbleibt, in dem die Mehrzahl der Samen verbleibt. Die Frucht von *Mammillaria* subgen. *Bartschella* hingegen ist langgestreckt und gleicht zunächst völlig der Beerenfrucht einer anderen *Mammillaria*. Schließlich vertrocknet sie jedoch und bricht nahe der Basis mit einem Ringspalt ab (Abb. 180), ähnlich wie die von *Rebutia*. Hier enthält daher der abfallende Teil die Samen, deren Samenstränge vertrocknen und die Samen abfallen lassen. Hier kann man die Ursache des Abbrechens schon an der Blüte erkennen. Das gegenüber dem Receptaculum kugelig verdickte Pericarpell zeigt in der Höhe des Bodens der Fruchtknoten-höhle außen deutlich einen Absatz, der ringsherum verläuft. An dieser Stelle, die allerdings bei der Frucht reife höher liegt, erfolgt das Abbrechen.

Sehr häufig werden die Samen einfach durch Dekomposition der Früchte frei, d. h. entweder, bei saftigen Früchten, durch Zerfließen, oder bei trockenen durch Verwittern der Fruchtwand. Letzteres kann aber auch bei ursprünglich beerenartigen Früchten der Fall sein, wenn diese nicht von der Pflanze entfernt werden können z. B. bei *Encephalocarpus* und *Ariocarpus*, bei denen die beerenartige Frucht in der Scheitelwolle vertrocknet und durch spätere Verwitterung die sehr lange Zeit keimfähig bleibenden Samen entläßt. Von vorneherein trocken ist die sehr dünnwandige Frucht von *Frailea pumila*, die, wenn sie ungestört bleibt,

allmählich verwittert, häufig aber schon früher zerbrochen wird, indem der lange steifborstige Blütenrest berührt wird. Manche fleischigen Früchte werden bei der Reife so weich, daß sie praktisch zerfließen. Das typische Beispiel dafür ist die Gattung *Malacocarpus*, die ihren Namen eben dieser Eigenschaft der Früchte verdankt. Dasselbe geschieht aber auch bei der beerenartigen Frucht von *Gymnocalycium denudatum*. Gerade *Gymnocalycium* beweist aber auch, daß man der trockenen, halb fleischigen oder fleischigen Beschaffenheit der Frucht bei Kakteen keinen allzugroßen systematischen Wert beimessen darf. Im Gegensatz zu *G. denudatum* ist die Frucht von *G. multiflorum* eine grüne Trockenfrucht, die allmählich verwittert und schließlich zerbricht und die Samen freiläßt, die von *G. gibbosum* halb fleischig und aufplatzend und die von *G. saglione* besitzt sogar eine Pulpa und platzt bei der Reife unregelmäßig von unten nach oben mit 1—3 Rissen auf. Sowohl trockene als auch fleischige Früchte finden wir ferner bei *Ferocactus*, *Opuntia*, *Notocactus* u. a. Es können eben auch innerhalb einer Gattung verschiedene Entwicklungsstufen erreicht, bzw. verschiedene Entwicklungstendenzen verwirklicht werden.

Angesichts der reichen Mannigfaltigkeit der Früchte der Kakteen ist es erstaunlich, wie wenige brauchbare Angaben über die Früchte in der phytographischen Literatur zu finden sind, umso mehr, als ja die berufsmäßigen Kakteensammler besonders auf die Ernte von Samen aus sind und daher am Standort reiche Erfahrung über die Beschaffenheit der Früchte sammeln können. Es wird ohne Zweifel notwendig sein, in Zukunft sehr viel mehr Sorgfalt auf die Beschreibung der Früchte zu legen, um die bestehenden Lücken in der Literatur auszufüllen!

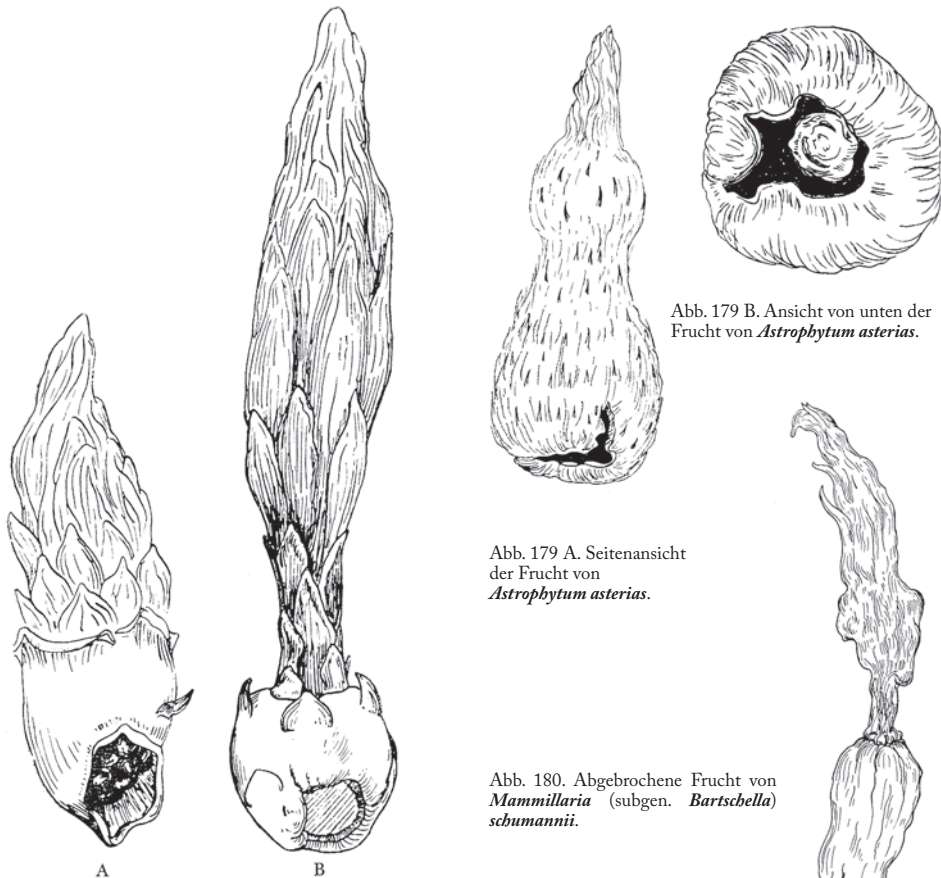


Abb. 178. Frucht von *Thelocactus leucanthus* (A) mit Abbruchöffnung, in der man die Samen sieht, und *Thelocactus bicolor* (B), bei dem die Abbruchöffnung zunächst noch von Zellgewebe verschlossen ist.

Abb. 179 B. Ansicht von unten der Frucht von *Astrophytum asterias*.

Abb. 179 A. Seitenansicht der Frucht von *Astrophytum asterias*.

Abb. 180. Abgebrochene Frucht von *Mammillaria* (subgen. *Bartschella*) *schumannii*.

IV. Samen

Obwohl alljährlich viele Hunderttausende von Kakteen der meisten Gattungen aus Samen aufgezogen werden, ist die Beschreibung der Samen in der phytographischen Kakteenliteratur total vernachlässigt, so daß sie überhaupt keine Anhaltspunkte liefert. Gewiß, die Samenuntersuchung ist mühsam und schwierig *) und zudem nur dann von Wert, wenn die Mutterpflanze sicher identifiziert ist. Das ist aber keine Entschuldigung für das Versagen der Autoren, die neue Arten und selbst Gattungen aufstellen, ohne eine genaue Beschreibung des Samens zu geben. Farben- und Größenangabe genügen absolut nicht.

Diese Vernachlässigung des Samenbaues ist ein schwerer Fehler, der viel an den Irrtümern der Systematik Schuld trägt. Denn die phylogenetische Wertigkeit eines Merkmales ist umso größer, je früher es angelegt wird und andererseits, je weniger es Außeneinflüssen (adaptiven Veränderungen) ausgesetzt ist. Da die Samenanlagen schon in sehr frühen Entwicklungsstadien der Blüte angelegt werden (vgl. Kap. Blüte), die Samen aber im Inneren der Blüte vollkommen vor Umwelteinflüssen geschützt sind, beruhen Merkmale der Samen ausschließlich auf stammesgeschichtlichen Entwicklungstendenzen und sind daher von außerordentlich großer systematischer Bedeutung.

Die Samen sind in primitiveren Entwicklungsstufen noch relativ einförmig, erreichen aber in den höher abgeleiteten Tribus und Subtribus der *Cereoideae* eine außerordentliche Mannigfaltigkeit. Es genügt daher ebensowenig wie bei der Blütenmorphologie der einfache Ähnlichkeitsvergleich; es ist vielmehr notwendig, die Entwicklungsdynamik zu kennen und zu beachten, mit anderen Worten: Ausgehend von der Primitivform des Kakteensamens, die in dem von *Pereskia sacharosa* gegeben ist, muß der Grundbauplan und von ihm ausgehend die Gesetzmäßigkeit der Progressionen, d. h. der Höherentwicklung erforscht werden.

1. Die Urform des Kakteensamens

Pereskia sacharosa

Sowohl im vegetativen Aufbau, wie auch im Blütenbau konnte *Pereskia sacharosa* als primitivste heute noch bestehende Kakteenart erkannt werden. Daher ist der Bau ihres Samens als Grundbauplan des Kakteensamens zu werten.

Die Untersuchung des Samens ergab — ein weiterer Beweis für die Primitivität — eine so vollkommene Gleichheit mit dem von *Phytolacca*, daß es nach Entfernen der äußeren Testa, die die stärkere Krümmung des *Phytolaccasamens* deutlicher erkennen läßt, nicht mehr möglich ist, die beiden Samen zu unterscheiden. (Abb. 181)

Die äußere Samenschale ist vollkommen glatt, sehr hart und glänzend schwarz. Die chemische Natur des Pigments ist noch unbekannt. Es ist aber selbst gegen stärkste Bleichmitten (40% H_2O_2) wochenlang resistent. Der Nabel (Hilum) bildet ein weißliches korkiges Gewebe, bei *Pereskia* direkt neben der etwas vorgezogenen Spitze, die bei *Phytolacca* noch eingekrümmt ist.

Nach Entfernen der äußeren Samenschale tritt die braune innere zu Tage, die ein vom Nabel ausgehendes großes Perisperm (Nährgewebe) **) umschließt, um welches sich der Embryo wie

*) Da hier ein reiches Arbeitsfeld für interessierte Liebhaber gegeben wäre, die wertvolle Arbeit für die Wissenschaft leisten möchten, sei die Methode der Untersuchung des inneren Samenbaues kurz geschildert.

Größere Samen, die man noch mit der Pinzette festhalten kann, werden unter der Präparierlupe mittels einer „Starnadel“ oder einer einseitig scharf zugeschliffenen Präpariernadel aufgeschnitten und erst die harte äußere, dann die zähe innere Samenschale abgelöst. Unter Wasser kann man schon vor Entfernen der inneren Samenschale den Bau des Samens und besonders das Vorhandensein oder Fehlen eines Perisperms feststellen. Man kann den Samen auch mit einem Zellulosekitt auf dem Objektträger zur Bearbeitung festkleben.

Sehr kleine Samen lassen sich so kaum mehr bearbeiten. Diese müssen auf folgende Weise durchsichtig gemacht werden: Erst kommen sie in 30—40%iges Wasserstoffsuperoxyd (Vorsicht! Atzend!), wo sie so lange bleiben, bis die Testa vollkommen weiß, was ca. 4—6 Wochen dauert. Dann überträgt man in Wasser und setzt sie dem Sonnenlicht aus, um die Reste von H_2O_2 , die noch in ihnen sind, zur Zersetzung zu bringen. Sonst gibt es dann später sehr störende Gasblasen. Darauf werden sie in 10%ige Glycerinlösung übertragen, die allmählich verdunsten muß, bis nur mehr Glycerin vorhanden ist. Nach Übertragen in frisches Glycerin werden sie dann in Glycerin-Gelatine eingebettet, worin sie nach einigen Wochen ihre volle Durchsichtigkeit erreichen.

**) Erläuterung der Begriffe Endosperm und Perisperm siehe nächsten Abschnitt.

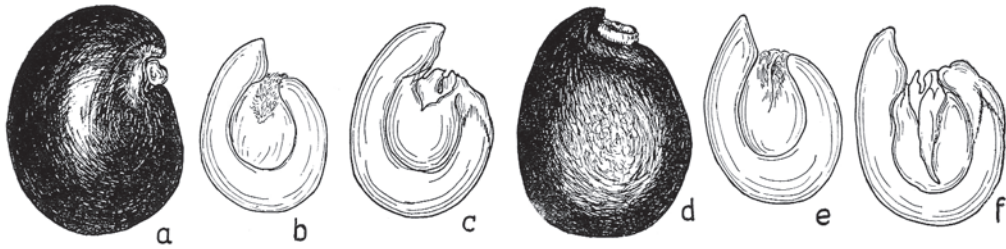


Abb. 181. Samen von *Phytolacca octandra* (a, b, c) und *Pereskia saccharosa* (d, e, f) zum Vergleich. a und d Außenansicht, b und e nach Entfernen der äußeren Samenschale, c und f nach Aufplatzen der gequollenen inneren Samenschale.

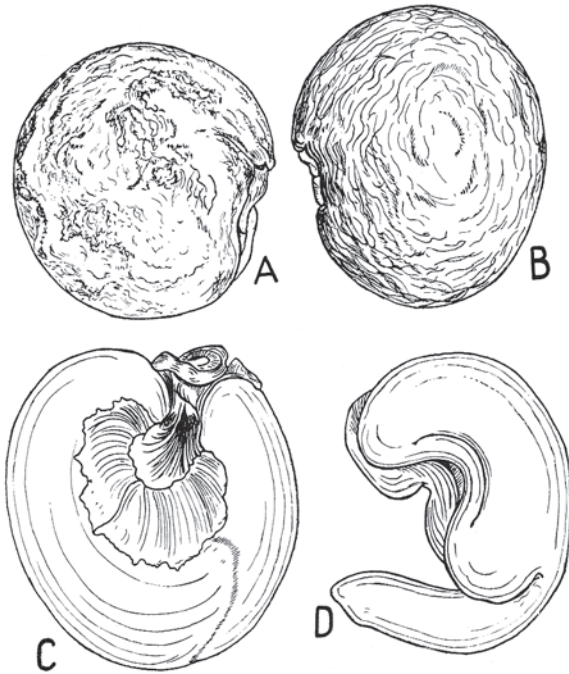


Abb. 182. Samen von *Pereskia aculeata*. A und B Außenansicht von der konkaven und konvexen Seite, C nach Entfernen der äußeren Samenschale, D Embryo freigelegt.

bei anderen Centrospermen ringförmig herumlegt. (Abb. 181 b, e.) Bringt man den nur mehr von der inneren Testa umhüllten Samen in Wasser zum Quellen, so platzt diese vom Nabel her auf. Bei ihrem Verquellen erkennt man, daß die Radicula (Keimwürzelchen) in einer Tasche steckt, die als Rest eines Endosperms angesehen werden muß. (Abb. 181 c, f)

Diesen Samentypus finden wir mit geringen gestaltlichen Differenzen bei allen bisher untersuchten Pereskien. Der Samen von *Pereskia aculeata* zeigt zwar den gleichen Bau, ist aber äußerlich dadurch verschieden, daß, infolge des zentralen Kegels in der Frucht, der Samen sehr abgeplattet ist, d. h. auf einer Seite sogar leicht konkav. Die Testa ist bei dieser Art etwas runzelig, sonst gleich. (Abb. 182)

2. Bau der Samenanlage und des Samens

Die Identität des Typus der Samen von *Pereskia* und *Phytolacca* erlaubt es, den Übergang von der Samenanlage zum reifen Samen, die an den *Pereskioideae* noch nicht untersucht wurde, aus den sehr genauen Untersuchungen MAURITZON'S *) an der Phytolaccacee *Rivinia* zu erläutern.

*) MAURITZON J. Ein Beitrag zur Embryologie der Phytolaccaceen und Cactaceen, Botniska Notiser, Lund, 1934, S. 111—135.

Abb. 183. Samenanlage von *Weberocereus tunilla*. F = Funiculus, Ch = Chalaza. Mi = Micropyle, äJ äußeres, iJ inneres Integument, Nu = Nucellus, ES = Embryosack.

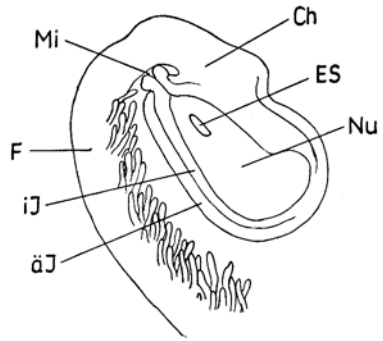


Abb. 184. Verschiedene Gestaltung des Funiculus beim Übergang in die Samenanlage. A *Neoporteria (Pyrrhocactus) catamarcensis*, B *Thelocactus ehrenbergii*, C *Lobivia cinnabarina*, D *Toumeyia (Turbinicarpus) macrochele*, E, F *Acanthocalycium spec.*

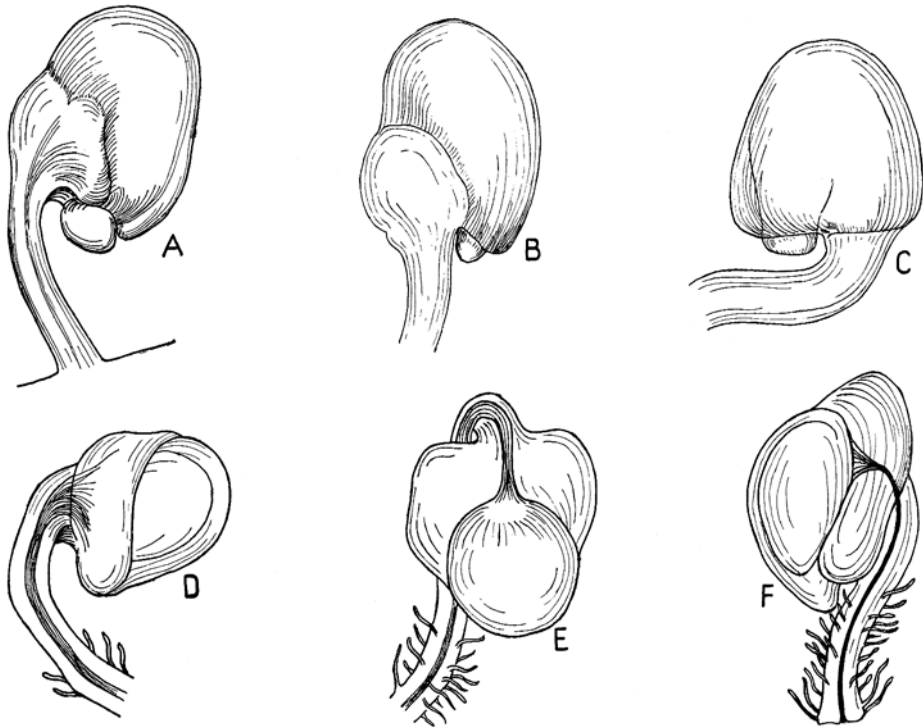
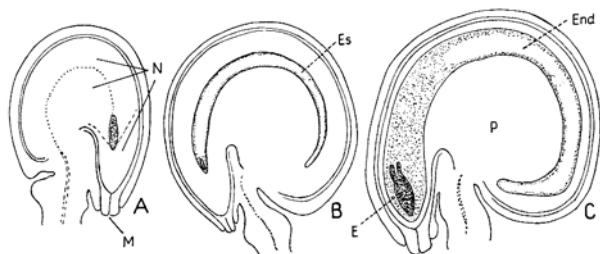


Abb. 185. Samenanlage (A) und Samenreifungsvorgänge (B, C) von *Rivinia brasiliensis (Phytolaccaceae)*. In A: M = Micropyle. N = Nucellus mit Embryosack. B: Nach der Befruchtung hat sich der Embryosack (ES) sehr verlängert; in seiner Spitze der junge Embryo. C: Im Embryosack hat sich durch Zellteilung ein Endosperm (End) gebildet, das später vom heranwachsenden Embryo (E) verbraucht wird. Vom chalazalen Ende hat sich der Nucellus zum Perisperm (P) entwickelt.



Zunächst sei aber der Bau einer Cactaceen-Samenanlage an einem einfachen Fall (*Weberocereus tunilla*, Abb. 183) erläutert. Die Samenanlage steht auf dem Samenstrang umgewendet (anotrop), so, daß ihre vordere Öffnung, die Micropyle, neben dem Ansatz des Samenstranges (Chalaza) zu liegen kommt. Sie ist dabei selbst mehr oder weniger stark gekrümmt (kampylo-trop), was sich in der Krümmung des Nucellus (inneres Samengewebe) äußert. Eingehüllt von einem inneren (iI) und einem äußeren (äI) Integument, von denen das innere bei den Cactaceen und anderen Centrospermen aus dem äußeren bei der Micropyle herausragt, befindet sich der Nucellus, der am Chalazaende in die Integumente, besonders das innere fließend übergeht. Nahe der Micropyle befindet sich in ihm der Embryosack (ES), der eigentliche Geschlechtsapparat, der den „Eiapparat“ (Eizelle und 2 Synergiden) enthält; ein zweiter, funktionell umgewandelter Eiapparat (die Antipoden) befindet sich am chalazalen Ende des Embryosackes, in dessen Mitte sich noch der aus 2 Kernen verschmolzene Polkern befindet.

Hervorgehoben sei schon hier, daß der Funiculus an seiner Ansatzstelle oft sehr verbreitert oder sonst verändert ist, was zu sehr mannigfachen Bildungen am Nabel (Hilum) des Samens führt, daß er aber auch oft mehrmals um die Samenanlage geschlungen ist, und diese mittels Verbreiterungen einhüllen kann. (Abb. 184)

Die Samenanlage von *Rivinia brasiliensis* (Abb. 185 A) gleicht der oben beschriebenen bis auf ihre weit stärkere Krümmung, die aber auch bei *Pereskia* und *Opuntia* ähnlich stark ist.

Bei der Befruchtung vereinigt sich ein Spermakern mit der Eizelle, der zweite aber mit dem Polkern. Die befruchtete Eizelle wächst zum Embryo heran, der befruchtete Polkern teilt sich aber ebenfalls und bildet zunächst das Endosperm, das bei vielen Pflanzen zum Nährgewebe des Samens wird (z. B. Getreide), bei den Kakteen und den anderen Centrospermen aber schon vom heranwachsenden Embryo verbraucht wird.

Bei der Reifung des Samens wird das äußere Integument zur harten äußeren Samenschale (Testa), das innere zur zarteren inneren Samenschale. Der Ansatz des Funiculus bildet den Nabel (Hilum). Die Micropyle ist bei den Kakteen sehr häufig als deutliches Loch (Keimloch, Micropylarloch) erkennbar. Das Nährgewebe des Samens entwickelt sich bei Cactaceen (und Centrospermen überhaupt) aus dem, vom chalazalen Ende heranwachsenden Nucellus und heißt Perisperm. Es ist mit dem inneren Integument (innere Samenschale) am chalazalen Ende, also beim Hilum, fest verbunden.

Im reifen Samen gehören also zur Mutterpflanze (P-Generation):

Äußere Testa (ä I)	= äußeres Integument
innere Testa (i I)	= inneres Integument
Hilum (Hi)	= Chalaza
Hilumanhänge (Arillus u. a.)	= Verbreiterungen des Funiculus
Nährgewebe (Perisperm) (P)	= Nucellus

Zur Tochtergeneration (F-Generation) gehört nur:

Embryo (E) = befruchtete Eizelle
 (A. Hypokotyl
 B. Keimblätter)

Endosperm (verbraucht) (Esp) = befruchteter Polkern
 (Vgl. Abb. 186)

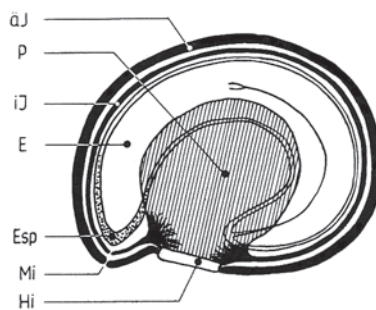


Abb. 186. Schema des Aufbaues des *Pereskia*-Samens (Typus des *Centrospermen*-Samens). Bezeichnung und Unterscheidung der P- und F-Generation siehe nebenstehenden Text.

Es ist wichtig, sich diese Trennung besonders vor Augen zu halten. Denn erstens ergibt sich daraus, daß jedes Merkmal des Samens schon in der Samenanlage begründet ist und daß auch zweitens, im Gegensatz zu Samen mit Endosperm als Nährgewebe, bei Bastardierung die Samenform der Mutterpflanze nicht verändert wird.

Besonders wichtig wird diese Erkenntnis aber durch die

3. Gestaltende Wirkung des Gesetzes der Reduktion der vegetativen Phase beim Samen

Da nur der Embryosack die reproduktive Phase im engsten Sinne ist, unterliegt auch alles, was am Samen außer dem Produkt der Befruchtung, dem Embryo selbst, vorhanden ist, nach dem Gesetze der Reduktion der vegetativen Phase der P-Generation, d. h. wird zu Gunsten einer schnellen Embryoreifung immer weitgehend reduziert.

Der Embryo selbst aber, bereits der Beginn der vegetativen Phase der F-Generation, leitet daher ebenfalls bereits jene Reduktionsvorgänge ein, die sich im Habitus der Pflanze ausdrücken. Diese sind aber natürlich von den Reduktionsvorgängen der anderen Teile des Samens vollkommen unabhängig.

Da das Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase ein Voraneilen der F-Generation auf Kosten der P-Generation bewirkt, wird die Entwicklung des Embryo gefördert, die die übrigen Samentile immer mehr unterdrückt.

Dies wirkt sich bereits in der Ausbildung der Speicherorgane des Samens aus, die von Perisperm (P-Generation) allmählich auf den Embryo (F-Generation) übergeht, wobei das Perisperm zunächst verkleinert, schließlich aber ganz unterdrückt wird. In manchen Linien der *Echinocactaceae* kann dieser schrittweise Übergang deutlich verfolgt werden. Bei hochabgeleiteten *Hylocereae* (*Rhipsalis*) entwickelt sich nach MAURITZON zwar in der Samenanlage ein Gewebekomplex zwischen dem heranwachsenden Embryosack und dem Ansatz des Funiculus, doch übernimmt dieser keinerlei Funktion mehr und wird vom Embryo schließlich verdrängt. Dieser übernimmt allein die Speicherfunktion.

Die Verkürzung der vegetativen Phase äußert sich ferner deutlich im Pigment der Testa. Dieses wird, wenn der Samen zu reifen beginnt, erst allmählich gebildet, wobei der Samen zunächst gelbbraunlich wird und sich die Farbtiefe, d. h. die Farbstoffkonzentration, allmählich bis zum tiefen Schwarz steigert. (Man kann dies bei jedem halbreifen Apfel beobachten).

Durch die Förderung der F-Generation erlangt der Embryo in höher abgeleiteten Stufen seine volle Ausbildung, d. h. der Samen seine Reife, bereits zu einem Zeitpunkt, in dem die volle Pigmentkonzentration noch nicht erreicht ist. Infolgedessen bleibt die Pigmentierung unvollständig, der Samen bleibt braun, und zwar umso heller je mehr die F-Generation gefördert, d. h. je höher abgeleitet die Art ist.

Tritt die Reife des Embryo aber schon zu einem Zeitpunkt ein, in dem die Verdickungen der Testazellen noch nicht voll ausgebildet sind, so bleibt der Samen dünnchalig, oft geradezu weich (höhere Mammillarien).

Die zur P-Generation gehörigen Teile des Samens wachsen viel schneller heran als der Embryo (vergleiche eine halbreife Haselnuß!). Tritt nun die Reife des Embryo sehr früh ein, d. h. schon bei geringer Größe des Embryo, so füllt dieser die von der Testa gegebene Hülle nicht mehr ganz aus. Die Folge davon ist, daß die Testa beim Austrocknen des Samens schrumpft und runzelig wird.

Diese Erscheinung zeigt bereits ein Übergreifen der Reduktionsvorgänge auf die F-Generation, indem der Embryo in der Größe reduziert wird. Bei einigen hochabgeleiteten Gattungen (z. B. *Strombocactus*, *Parodia*) führt dies schließlich zu staubfeinen Samen.

Während bei primitiveren Kakteen (*Pereskioideae*, *Opuntioideae*) sowie fast in der ganzen Tribus *Hylocereae*, die auch sonst viele primitive Charaktere beibehält, die Speicherfunktion von den Keimblättern übernommen wird, erfolgt in jenen Linien, in denen die Verkürzung der vegetativen Phase besonders den vegetativen Habitus betrifft, die Speicherung im Hypokotyl. Das heißt, bereits der Embryo wird sukkulent, während die Blattorgane, hier die Keimblätter, mit zunehmender Entwicklungshöhe schließlich bis zur fast vollständigen Unterdrückung reduziert werden (z. B. *Aztekium*).

Jeder dieser Reduktionsvorgänge kann unabhängig von den anderen oder in Kombination mit den anderen vor sich gehen. Aus dieser Tatsache ergibt sich die Möglichkeit, innerhalb eines Stammbaumastes die Entwicklungsdynamik zu verfolgen.

Die Entwicklungsschritte erfolgen dabei z. T. sehr langsam, besonders bei noch primitiven Linien, zum Teil, besonders in hochabgeleiteten, sehr schnell. Daneben ist aber eine sehr

große Konstanz gewisser Merkmale, besonders der Testa, festzustellen. Diese rührt daher, daß für jede Linie ein gewisser Gestalttypus der Testazellen charakteristisch ist, der nicht in einen anderen, heterogenen anderen, übergehen kann. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, Entwicklungslinien (gleicher Gestalttypus) und Entwicklungsstufen (fortschreitende Reduktion) zu unterscheiden. Die Bedeutung dieser Möglichkeit liegt auf der Hand; sie machte es auch notwendig, auf diese Grundtatsachen, die das Fundament der Taxonomie der Kakteen sein müssen, näher einzugehen.

4. Die Samenschale (Testa)

Die Testa besteht aus zwei Schalenschichten entsprechend den beiden Integumenten der Samenanlage. Vom morphologisch-entwicklungsdynamischen Standpunkt ist nur die äußere Schicht, die harte Schale des Samens von Bedeutung, diese jedoch in besonderem Maße.

Wir können vier Grundtypen der Testastruktur unterscheiden: 1. die glatte harte Testa, 2. die warzige Testa, 3. die grubig punktierte Testa und 4. die kleinzellig glatte, relativ weiche Testa.

Die glatt-harte Testa müssen wir, da sie für *Phytolacca* und *Pereskia* charakteristisch ist, als die ursprünglichste Testastruktur auffassen. Die Außenwände der Testazellen sind bei diesem Typus sehr hart und vollkommen eben, so daß sie lückenlos aneinanderschließend, eine vollkommen glatte Samenoberfläche bilden, die sehr stark pigmentiert, d. h. also schwarz ist. Wir finden diese Struktur bei den *Pereskioideae*, aber auch bei verschiedenen *Cereoideae* die als relativ ursprünglich angesehen werden dürfen, wie z. B. *Bergerocactus emoryi*. bei fast allen Arten von *Echinocactus* (Abb. 187) und als einzigem *Ferocactus*, bei *Ferocactus echidne*; Abb. 188 zeigt diese Struktur bei *Cephalocereus leucocephalus*.

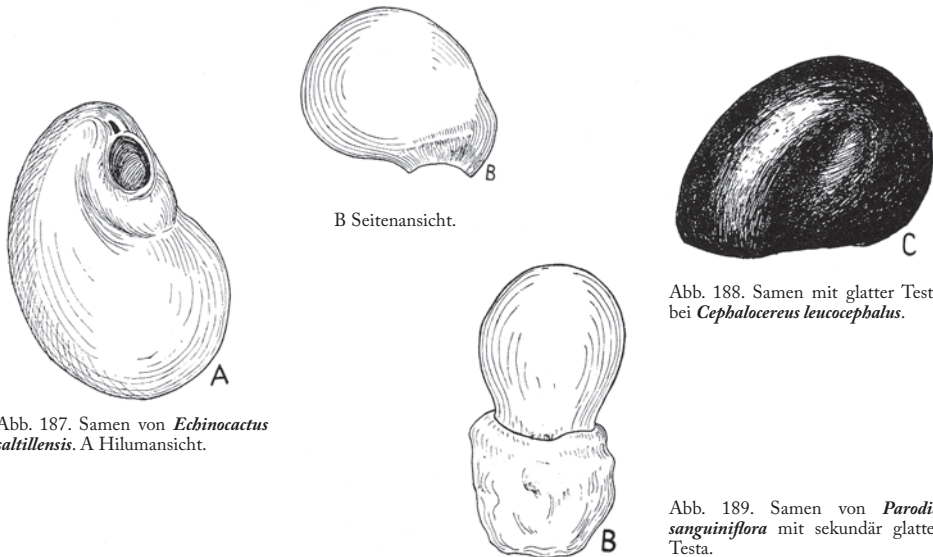


Abb. 187. Samen von *Echinocactus saltillensis*. A Hilumansicht.

Abb. 188. Samen mit glatter Testa bei *Cephalocereus leucocephalus*.

Abb. 189. Samen von *Parodia sanguiniflora* mit sekundär glatter Testa.

Es muß aber dabei besonders hervorgehoben werden, daß es auch eine sekundär glatte Testastruktur gibt, d. h. eine von einem anderen, dem warzigen Typus, im Zuge der Höherentwicklung entstandene glatte Testa. Dieses Merkmal ist also bei den *Cereoideae* mit großer Vorsicht zu gebrauchen, d. h. nur im Vergleich mit der Entwicklungshöhe der Gattung und unter sehr sorgfältiger Strukturuntersuchung. So ist z. B. der Samen von *Parodia sanguiniflora* (Abb. 189) und *Astrophytum* völlig glatt, zeigt aber durch den Pigmentverlust hohe Ableitung an und steht tatsächlich durch Übergänge mit dem warzigen Typus in enger Verbindung. Der glattschwarze Samen von *Cumarinia odorata* (vgl. *Gatt. Cumarinia*) hingegen ist zwar stark

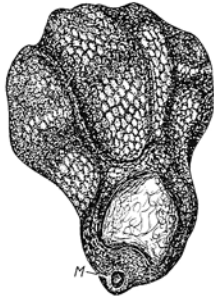


Abb. 190. Samen von *Echinocactus horizontalis*, Übergang zum warzigen Typus.

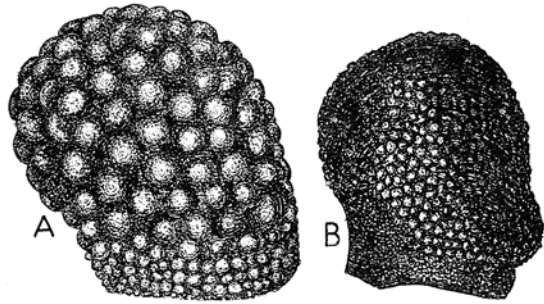
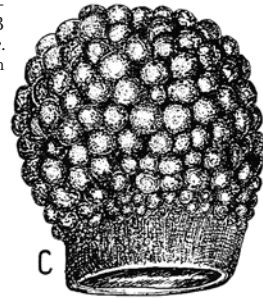


Abb. 191. Testa aus wenigen großen (A) und vielen kleinen (B) Zellen. A *Lemaireocereus dumortieri*, B *Toumeyia (Turbinicarpus) macrochele*. C *Echinocereus fitchii*, nur am Hilum kleinzellig.



Abb. 192. Samen von *Cereus aethiops* mit „Gehirnstruktur“.



pigmentiert, die Testa aber relativ zart und der Gesamtcharakter der Pflanze zeigt sie als sehr hoch abgeleitet. Auch sie steht mit dem warzigen Typus in Verbindung.

Die drei anderen Testatypen müssen wir als vom glattharten Typus abgeleitet ansehen. Zum Teil sind Übergangsformen tatsächlich nachgewiesen, so in der warzigen Testa von *Echinocactus horizontalis* (Abb. 190) und dem schon erwähnten, noch glattsamigen *Ferocactus echidne* (vgl. Abb. bei Gatt. *Ferocactus*). Innerhalb jeder Linie geht aber wieder eine Höherentwicklung vor sich, wobei gewisse Entwicklungsstufen feststellbar sind, so daß auch darin die Entwicklungsdynamik verfolgt werden kann.

Der warzige Typus der Testa und seine Ableitungsstufen hat bei den Cereoideae die weitaus größte Verbreitung und ist daher für sich allein als Trennungsmerkmal bzw. Erkennungsmerkmal einzelner Tribus leider nicht verwendbar. Wohl aber können seine Entwicklungsstufen innerhalb der einzelnen Tribus eine Gliederung ermöglichen. Die warzige Testa kommt dadurch zustande, daß sich die Außenwand jeder einzelnen Testazelle mehr oder weniger stark vorwölbt. Die relative Größe der Testawarzen hängt also von der (Zahl und) Größe der Testazellen ab (Abb. 191, vgl. auch Abb. bei Gatt. *Aztekium*).

Da die Buckel der Zellen nicht polygonal, wie die Zellen selbst, sondern gerundet sind, bleiben in den Zellecken zwischen den Warzen freie Räume, die sehr groß sein, oder, infolge der reihenweisen Anordnung der Zellen zu vertieften Gräben zusammenfließen können (Abb. 192), so daß eine gehirnähnliche Struktur zustande kommt. Diese Tatsache ist wichtig zum Verständnis der Testa mit „Zwischenrücken“.

Die Höhe der Warzen kann selbst unter nahen Verwandten (selbst Varietäten derselben Art) sehr verschieden sein (Abb. 193). Bei *Rebutia* subgen. *Rebutia* (Abb. 193 C) tritt eine Differenzierung der Warzen ein, indem die Mehrzahl der Warzen noch weiter abgeflacht sind als im Subgen. *Aylosteria*, dafür aber am oberen Samenende einzelne Warzen stachelförmig geworden sind. Bei diesen ist nur die Mitte der Außenwand der Zelle, diese dafür aber besonders lang vorgewölbt; diese Entwicklungstendenz, die übrigens auch schon bei Phytolaccaceen (*Villamilia*) auftritt, erreicht ihre schönste Ausbildung bei manchen Fraileas, z. B. *Frailea grablii*.

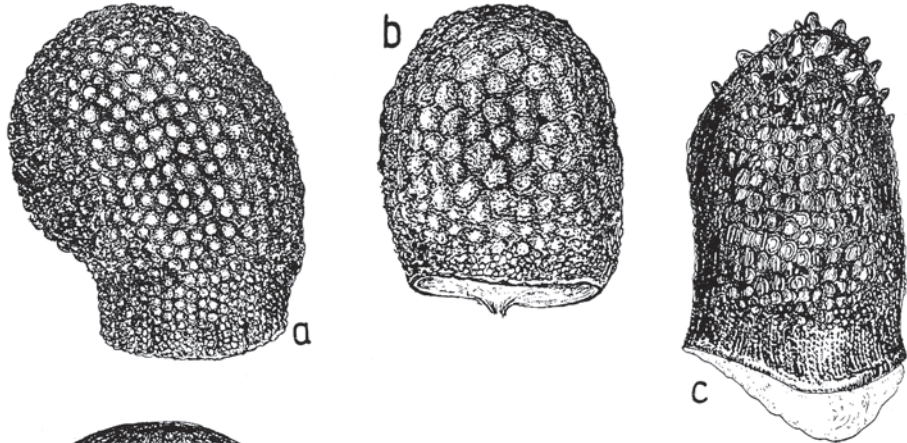


Abb. 193. Verschiedene Warzenformen der Testa bei nahen Verwandten:

- a) *Echinopsis ancistrophora*
- b) *Rebutia (Aylosteria) fiebrigii*
- c) *Rebutia (Rebutia) senilis* v. *iseliniana*
- d) *Acanthocalycium violaceum*

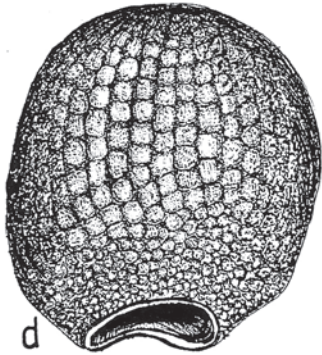


Abb. 194. Samen mit Stacheltesta von *Frailea grabliana* (A, B) und *Blossfeldia liliputana* (C). B = ein Stück der Testa vergrößert.

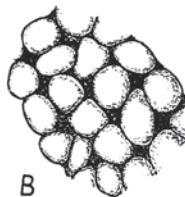
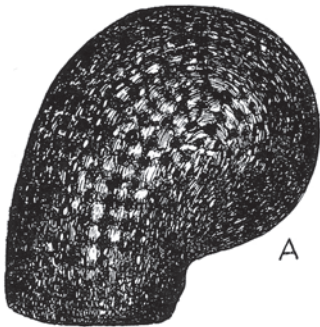
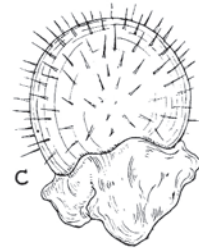


Abb. 195. Testa mit Zwischenrübchen:

- A = *Pilocereus exerens*
- B = Testastruktur von *Mammilloidya candida*

na und der nahe verwandten *Blossfeldia liliputana* (Abb. 194), bei denen jede einzelne Zelle (manchmal auch nur ein Teil der Testazellen) in der Mitte der Außenwand einen dornartigen Auswuchs bildet (Abb. 194 B).

Die meisten Entwicklungslinien mit warziger Testa zeigen die Tendenz, in hohen Entwicklungsstufen die Testawarzen wieder abzuflachen. Da diese jedoch an den zusammenstoßenden Zellecken gerundet sind, bleiben an diesen Stellen mehr oder weniger deutliche Grübchen frei, die früher mit der echten grubigen Punktierung vermengt wurden. Ich habe diese Grübchen als „Zwischengrübchen“ (lat.: *foveola interstitialia*, engl. *spotted testa*) gekennzeichnet (Abb. 195). Diese Einebnung der Warzen kann so vollkommen sein, daß schließlich eine völlig glatte Testa resultiert, die aber in Reihen angeordnete Grubenpünktchen zeigt, wie besonders schön bei *Cleistocactus* (vgl. Abb. bei Gatt. *Cleistocactus*).

Es scheint allerdings, daß diese Zwischengrübchen auch beim Übergang von primitiv glatten zum warzigen Typus auftreten können, wie dies möglicherweise bei den überaus feinen Zwischengrübchen der sonst glatten Samen von *Lemaireocereus* weben der Fall sein könnte (Abb. 196). Die Entscheidung kann eben nur im Zusammenhang mit den anderen Merkmalen der Pflanze, in schrittweiser dynamischer Untersuchung gefällt werden, die für die *Pachycereae* noch in den Anfängen steht.

Eine eigenartige Erscheinung, gleichfalls am warzigen Typus, ist das Auftreten von tiefen Gruben („grubige Testa“), die bei manchen *Borzicactinae* (*Loxanthocerei*) besonders schön ausgebildet ist (Abb. 197). Die nach dem „Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase“ bei hohen Entwicklungsstufen eintretende Frühreife des Embryo kann auch beim warzigen Samentypus zu dünnwandigen und dann nicht mehr stark vorgewölbten Zellen führen. Dies läßt sich sehr gut bei den Hylocereen verfolgen, wo bei den Rhipsaliden verschiedene

Grade realisiert sind (Abb. 198). Bei den primitiven Gattungen *Pfeiffera* und *Erythrorhypsalis* ist die Vorwölbung der Außenwände der Testazellen noch am deutlichsten, bei der hochabgeleiteten *Rhypsalis capilliformis* gänzlich verschwunden. Hier geht auch zugleich der Übergang zu verminderter Pigmentierung, d. h. zur braunen Färbung der Testa, vor sich.

Auch die durch Größendifferenz zwischen dem frühreifen Embryo und der vorentwickelten Samenschale bedingte Schrumpfung kann beim warzigen Samentypus auftreten und zu runzel-faltigen Samen führen, so z. B. bei *Neoporteria jussieu* (Abb. 199).

Der grubig punktierte Testa-Typus wurde bisher nur bei der Subtribus *Ferocactinae* („Ramus II“) der Trib. *Echinocactaeae* (*Euechinocactinaeae*) festgestellt, für die er aber ein sicheres Merkmal ist. Nur der noch primitivere *Ferocactus echidne* hat noch glatt-harte Testa (vgl. Abb. zu Gatt. *Ferocactus*).

Bei diesem Typus der Testa ist die Verdickung der äußeren Testazellen von der Außenwand auf die Radial-(Seiten-)wände verlegt. Die Außenwände bleiben, zumindest in ihrer Mitte, so dünn, daß sie nach dem Trocknen des Samens mehr oder weniger tief einsinken. Dadurch

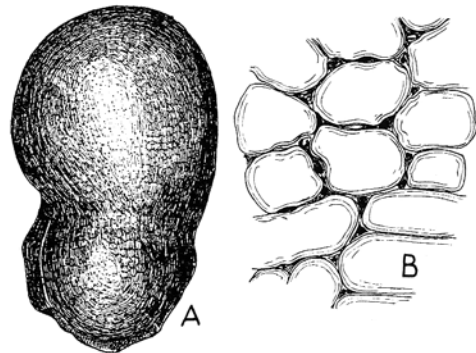


Abb. 196. Feinste Zwischengrübchen bei glatter Testa von *Lemaireocereus weberi*. B Detail dazu.

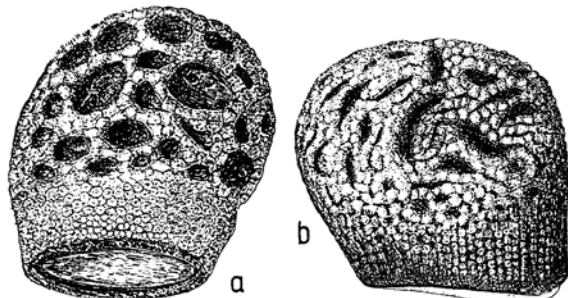


Abb. 197. Grubige Testa bei *Denmoza erythrocephala* (A) und *Oroya peruviana* (B).

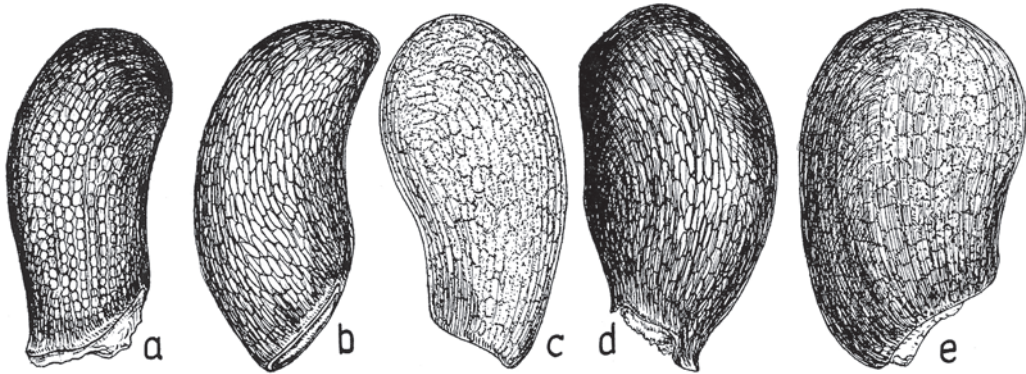


Abb. 198. Samentypen bei Rhipsaliden: a) *Pfeiffera iantotbele*, b) *Erythrorbipsalis pilocarpa*, c) *Rbipsalis capilliformis*, d) *Rbipsalis pachyptera*, e) *Rbipsalis purpusii*.

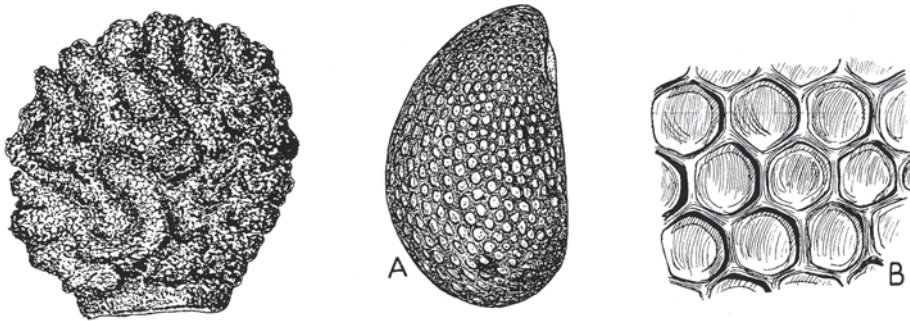


Abb. 199. Runzelige Testa bei *Neoporteria jussieni*.

Abb. 200. A Grubige punktierte Testa von *Escobaria (Pseudocoryphantha) vivipara*, B Testadetail von *Ferocactus latispinus*.

wird die Testa grubig punktiert (lat.: *testa foveolata*, engl. *pitted testa*) (Abb. 200 A, B). In manchen Fällen ist auch die Außenwand zum Teil verdickt, nur in der Mitte jeder Zelle ist eine tiefe Grube (Abb. 201 A, B). Sind hingegen die ganzen Zellaußenwände unverdickt, die Zellen dabei aber relativ zur Samengröße groß, so kommt eine bienenwabenartige Struktur zustande (Abb. 202), bei großen Zellen, bei denen auch die Radialwände relativ dünn sind, wird die Testa netzgrubig (Abb. 203, vgl. auch die Abb. zu Gatt. *Ferocactus*). Diese verschiedenen Untertypen treten oft innerhalb derselben Gattung auf.

Bei höchsten Ableitungsstufen dieses Typus, die sich auch durch Pigmentverlust (dunkel- bis hellbraune Farbe) auszeichnen, bleibt auch die Verdickung der Radialwände unvollkommen. Ihre Versteifung erfolgt dafür durch zickzackförmige (vgl. Abb. zu Gatt. *Pseudomammillaria*) oder tief gewundene Verzahnung der Zellen, wobei nur die Innenseiten der Zahnfalten verdickt sind (Abb. 204 A). Bei diesen Zellen ist auch die Innenwand meist relativ dick. Bei diesen Reduktionsformen der Testa bleiben die Grubenpunkte zunächst noch zwar unscharf, aber deutlich (Abb. 205 A), werden aber in weiterer Reduktion schon undeutlich (Abb. 205 B) und schließlich wird die im ganzen dünne und zarte Testa, infolge der zugleich erfolgenden Verkleinerung des Embryo, runzeltartig, wobei aber die Runzeln noch die Netzstruktur erkennen lassen (Abb. 205 C). Die sonst sehr ähnlichen höchsten Ableitungsstufen des kleinzellig-glaten Testatypus sind hingegen regellos runzelig. Immerhin ist die Unterscheidung dieser beiden Höchststufen keineswegs einfach.

Der kleinzellig-glatte Typus der Tribus *Echinocactae* (*Euechinocactineae*) ist dadurch gekennzeichnet, daß von vorneherein eine Reduktion der Wandverdickungen eintritt, so daß bereits an sehr primitiven Arten bzw. Gattungen nur eine zarte Netzzeichnung bei völlig glatter Oberfläche, aber keine Struktur zu erkennen ist. (Abb. 206). Schon an primitivsten

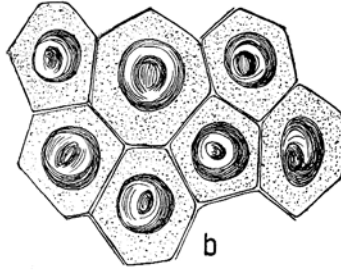
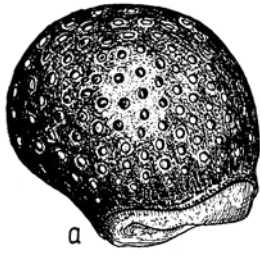


Abb. 201. Grubige Punktierung bei *Neobesseya similis* und Detail dazu.

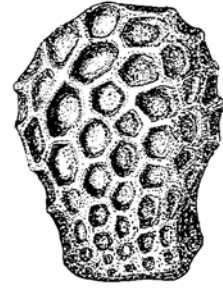


Abb. 202. Bienenwabenstruktur bei *Mammillaria esbauzieri*.

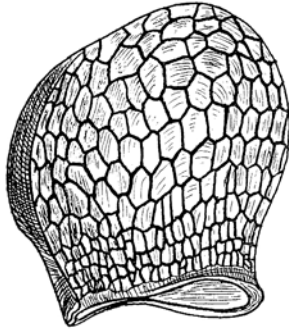


Abb. 203. Netzgrubige Testa von *Echinofossulocactus zacatecensis*.

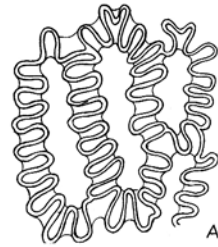


Abb. 204. Verzahnung der Testazellen bei *Leptocladodia stella aurata*.

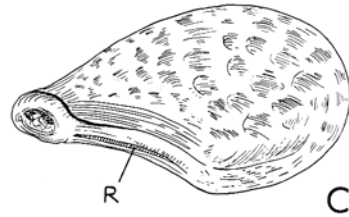
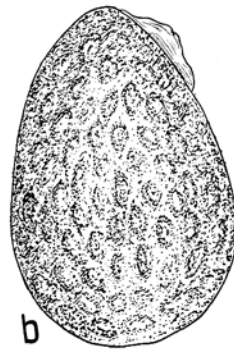
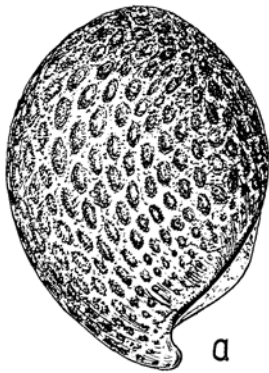


Abb. 205. Reduktion und Einfachung der netzgrubigen Punktierung.

- a) bei *Mammillaria celsiana*
- b) bei *Escobaria tuberculosa*
- c) bei *Mammillaria neocoronaria*

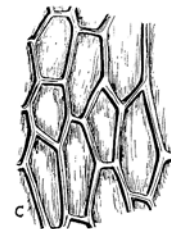
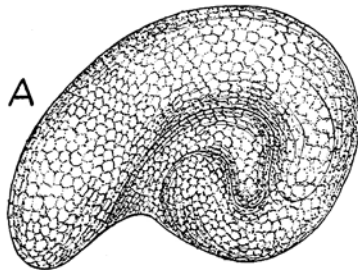


Abb. 206. Kleinzellig - glatte Testa: A *Coryphantha poselgeriana*, B *Coryphantha salm-dyckiana*, C Testazellen von *Coryphantha salm-dyckiana*.

Entwicklungsstufen ist auch das Pigment vermindert, die Testa braun. Hochabgeleitete Stufen dieses Typus haben das Pigment weitgehend verloren und sind hell gelbbraun; da bei diesem auch die Reduktion der Embryogröße eintritt, runzelt sich die Testa nach Trocknen des reifen Samens ein. Die Runzeln stehen jedoch nicht netzig, sondern unregelmäßig verteilt.

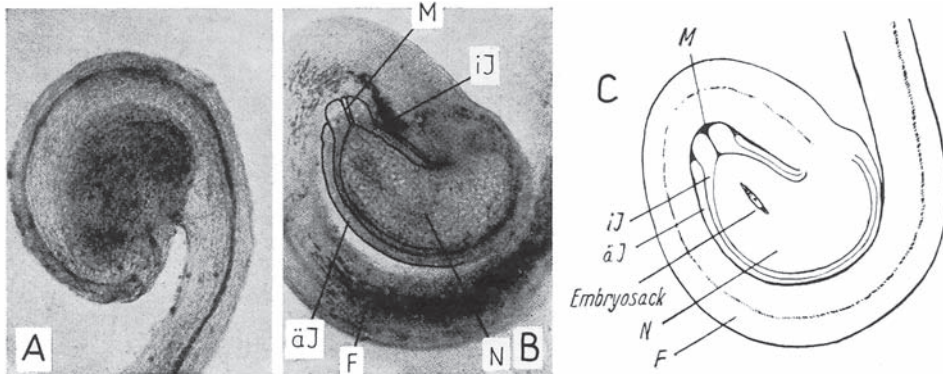


Abb. 207. Samenanlage von *Opuntia monacantha*. A Mikroaufnahme von außen. B stärker vergrößerte Mikroaufnahme der durchscheinend gemachten Samenanlage mit verdeutlichten Konturen, C Vergleichsschema hierzu. F = Funiculus, M = Micropyle, äJ äußeres, iJ inneres Integument, N = Nucellus. (Nach J. A. Huber.)

5. Der harte Samenmantel (Arillusmantel) der Opuntioideae

Die Opuntioideae sind — neben der Glochidenbildung (siehe Sproß) — durch die außerordentlich harte Schale der Samen gekennzeichnet. VAUPEL trennte sie darum als „*Sclerospermae*“ von den anderen Kakteen („*Malacospermae*“) ab. Man nannte diesen harten Samenmantel fälschlich auch ein „drittes Integument“.

Seine Herkunft ist leicht aus dem Bau der Samenanlagen erkennbar. Die bei Besprechung der Samenanlagen erwähnte Einrollung des Funiculus hat bei den *Opuntioideae* ihre höchste Vollendung gefunden, zugleich aber auch die auch sonst häufige Verbreiterung des Funiculus nahe der Samenanlage. Dies hat zur Folge, daß die Samenanlage völlig in den verbreiterten Funiculus eingehüllt wird (Abb. 207), so daß nicht einmal die Micropyle freiliegt.

Die Verbreiterung des Funiculus, die zur Einhüllung der Samenanlage führt, ist keineswegs auf die *Opuntioideae* beschränkt. Bei verschiedenen Aizoaceen besitzt der Funiculus dicht hinter der Samenanlage zwei Flügel: bei *Trianthema* (*Aizoaceae*) legen sich diese, ähnlich wie bei *Opuntia* um die Samenanlage (Abb. 208) und müssen daher als Arillusmantel bezeichnet werden. Dieser ist jedoch nicht so fest um den Samen geschlungen wie bei den Opuntioideae.

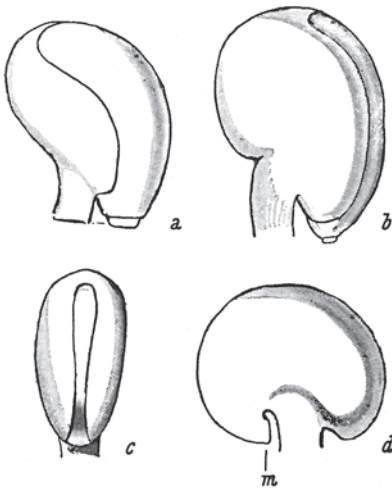
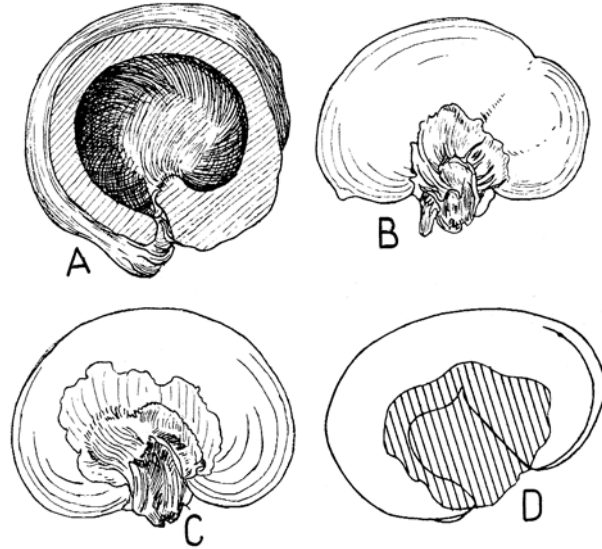


Abb. 208. Samenanlagen der Aizoacee *Trianthema monogyna* mit Arillusmantel. a, b frühe Entwicklungsstadien, c, d Vorder- und Seitensicht. (Nach Payer.) m = Micropyle.

Abb. 209. Morphologie des Samens von *Opuntia vulgaris*. A Der harte Arillusmantel abgefeilt; unter ihm erscheint die braunschwarze Testa. B Nach totaler Entfernung des Arillusmantels und der äußeren Testa ist der Embryo und das Perisperm von der inneren Samenschale umhüllt. C Embryo und Perisperm nach Entfernen der inneren Samenschale. D Embryo freigelegt. Die schraffierte Fläche gibt die Lage des Perisperms an, die jener von *Pereskia* entspricht.



Feilt man bei *Opuntia* den harten Arillusmantel vorsichtig ab, so kommt erst die dunkelbraune bis schwarze Testa des Samens zum Vorschein (Abb. 209 A). Mitunter treten einzelne Samen auf, bei denen der Funiculus die Samenanlage nicht oder nicht ganz umschlossen hatte. Diese sind dann nur von der schwarzen Testa umhüllt und jenen der *Pereskioideae* ähnlich, während die normal den Arillusmantel bildenden, verhärteten Teile des Funiculus seitlich anhängen. Wenn der Funiculus Haare trägt, die in die Bildung der Pulpa der Frucht eingehen, so ist auch der Arillusmantel haarig; der Samen erscheint dann mit dem Fruchtfleisch innig verwachsen (Abb. 210).

Eine Umhüllung des Samens mit Funiculusgewebe tritt aber auch bei verschiedenen *Cereoideae*, z. B. *Lobivia*, *Chamaecereus* u. a. auf. Bei diesen bildet sich aber kein harter Arillusmantel, sondern nur eine hautartige vertrocknende Schichte, die bald fest mit der Testa verklebt ist, bald aber in Fetzen abspringt, jedenfalls immer leicht abwischtbar ist (vgl. Abb. bei Gatt. *Chamaecereus*).

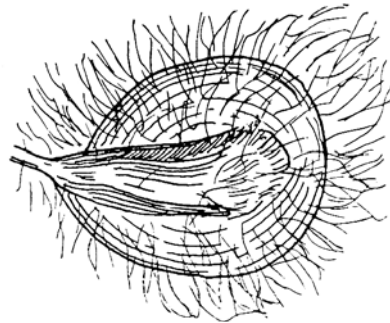


Abb. 210. Samen von *Opuntia vestita*. Die Funiculushaare setzen sich auf dem Arillusmantel fort.

6. Der Nabel (Hilum) und seine Anhangsgebilde

Wie die Struktur der Testa ist auch die Ausbildung der Hilumregion des Samens von außerordentlicher systematischer Bedeutung und muß daher hier ausführlicher behandelt werden. Während jedoch für die Testa gezeigt werden konnte, daß sie eine große Konstanz aufweist und daher die Aufdeckung zusammenhängender Entwicklungslinien ermöglichte, zeigt sich in der Entwicklung der Hilumregion eine, oft innerhalb derselben Gattung rasch fortschreitende Weiterentwicklung, die die Aufteilung einer Entwicklungslinie in Entwicklungsstufen ermöglicht. Was dabei konstant bleibt, ist der Grundtypus, der allerdings in der Regel nur dann

klar wird, wenn die Entwicklung schrittweise verfolgt wird, also bei typisch dynamischer Untersuchungsmethode. Beispiele hierfür sollen unten noch gezeigt werden.

Der Nabel (Hilum) ist eigentlich nur die Ansatzstelle des Samenstranges an den Samen. Da jedoch bei den Kakteen infolge der Anatropie bzw. Kampylotropie der Samenanlage die Micropyle unmittelbar neben den Funiculusansatz zu liegen kommt, dieser aber zudem noch verschieden gestaltete Verbreiterungen schon an der Samenanlage zeigt (vgl. Abb. 184), bildet am Samen die oft zu einem deutlichen Micropylarloch *) entwickelte Micropyle und dazu noch Teile der Testa selbst einen Organkomplex, den man, da der Anteil der einzelnen Organe am reifen Samen oft kaum mehr feststellbar ist, am besten als „Hilumregion“ bezeichnet.

Eine Raphe, d. h. die Verwachsungslinie des längs der Samenanlage verlaufenden Funiculus tritt bei den Kakteen nur selten deutlich auf (vgl. z. B. den Samen von *Mammillaria neocoronaria*, Abb. 205 C; Abb. 211).

Häufig liegt tatsächlich neben dem Hilum eine mehr oder weniger deutliche kleine Öffnung, das Micropylarloch (Abb. 212). Häufig ist das Hilum aber so vergrößert, daß das Micropylarloch bereits in den Saum des Hilum einbezogen ist (Abb. 213). Der Grad der Vereinigung kann dabei sogar individuell schwanken.

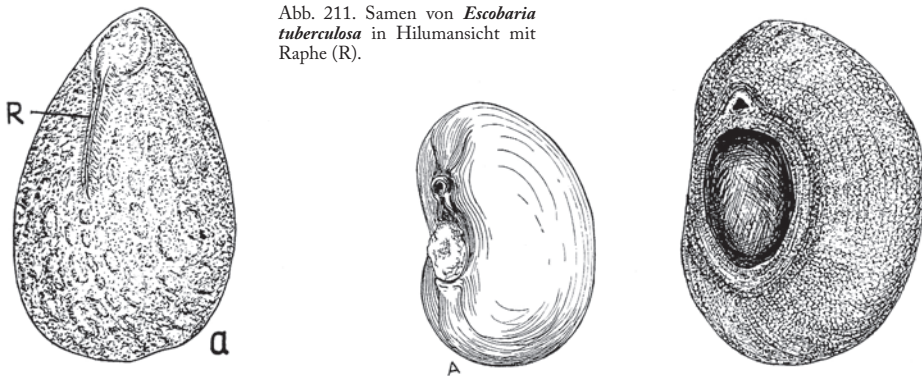


Abb. 211. Samen von *Escobaria tuberculosa* in Hilumansicht mit Raphe (R).

Abb. 212. Micropylarloch neben dem Hilum bei *Coryphantha macromeris* (A) und *Echinomastus unguispinus* (B).

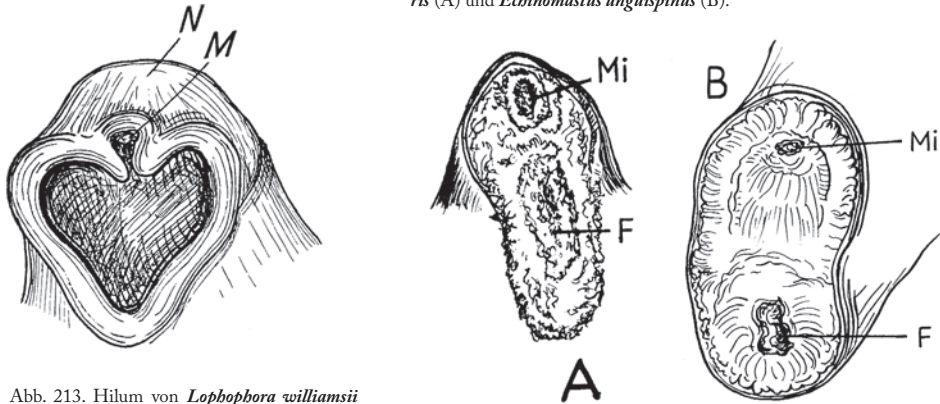


Abb. 213. Hilum von *Lophophora williamsii* mit in den Hilumsaum einbezogenem Micropylarloch (M). N = nasenartiger Vorsprung des Samens.

Abb. 214. Micropylarloch (Mi) und Samenstrangnarbe (F) im Hilum von *Pfeiffera iantothele* (A) und *Lobivia wrightiana* (B). Bei A ist das Hilum mit Strophiola-Gewebe ausgefüllt.

*) Der manchmal für das Micropylarloch angewandte Ausdruck Keimloch ist unzutreffend. Bei der Keimung wird die ganze Samenschale gesprengt und die Wurzel tritt aus dem Spalt, niemals aber aus dem Micropylarloch aus.

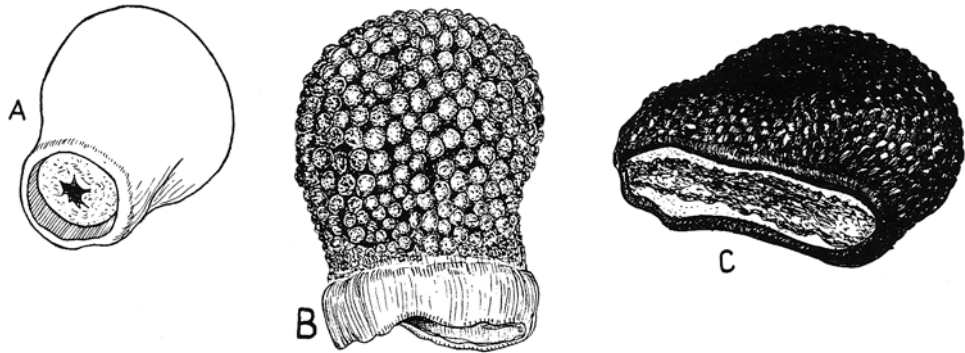


Abb. 215. Verschiedene Gestaltung bei kraterförmigem Hilum: A bei *Hamatocactus setispinus*, B *Thelocactus bicolor*, C *Epithelantha micromeris*

Schließlich kann das Micropylarloch auch völlig in das Hilum einbezogen sein, wobei man es oft deutlich vom eigentlichen Ansatz resp. der Abrißstelle des Samenstranges unterscheiden kann (Abb. 214). Fehlen eines deutlichen Micropylarlockes kann aber auch darauf zurückzuführen sein, daß es zwar abseits vom Hilum liegt, jedoch nur mikroskopisch klein bleibt.

Starke Erweiterung des Funiculus unter dem Samen besonders in Zusammenhang mit einer Art Kragenbildung, führt sehr häufig zu einem sehr erweiterten, oft kraterartigen Hilum (Abb. 215). Diese Entwicklung kann dazu führen, daß schließlich die Hilumregion wesentlich größer als der eigentliche Samenkörper wird und der Samen hutförmige Gestalt annimmt. Am besten bekannt ist diese Samenform bei *Astrophytum*, dieselbe Gestalt findet sich aber auch bei mehreren *Frailea*-Arten, während die anderen ein zwar ebenfalls großen, aber nicht hutförmiges Hilum besitzen (Abb. 216, vgl. hierzu *Frailea grabliana*, Abb. 194 A). Die „Hutkrempe“ geht dabei unvermittelt aus hartem Testagewebe in ein feinhäutiges Gewebe über (Abb. 216 C).

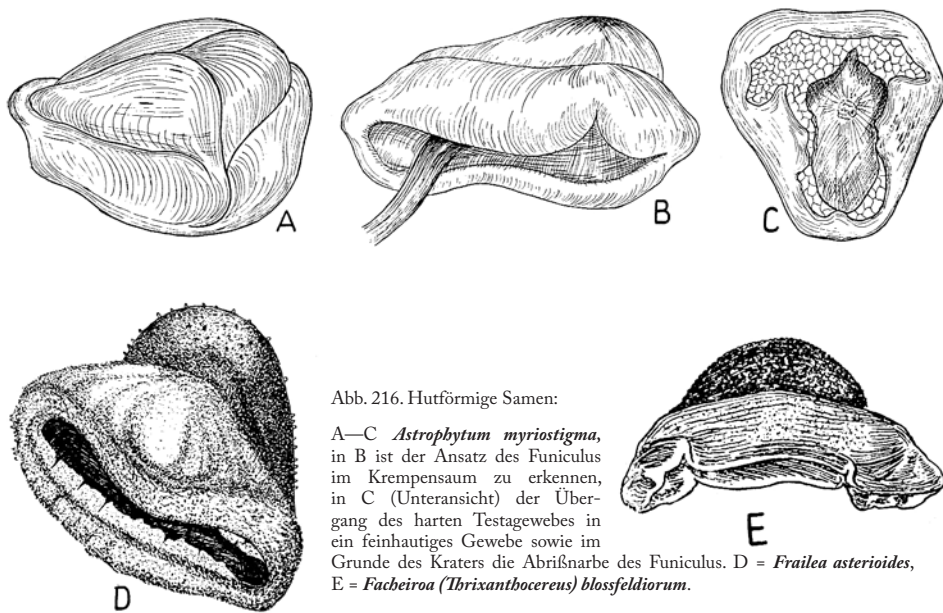


Abb. 216. Hutförmige Samen:

A—C *Astrophytum myriostigma*, in B ist der Ansatz des Funiculus im Krepensaum zu erkennen, in C (Unteransicht) der Übergang des harten Testagewebes in ein feinhäutiges Gewebe sowie im Grunde des Kraters die Abrißnarbe des Funiculus. D = *Frailea asterioides*, E = *Facheiroa (Tbrixanthocereus) blossfeldiorum*.

Der Krater des Hilum ist oft nur von einem feinen Häutchen verschlossen, das beim Abbrechen des Samens zerrissen wird (vgl. Abb. 215). In anderen Fällen ist er aber von einem korkig-schwammigen Gewebe mehr oder weniger vollkommen ausgefüllt, das einesteiis auch auf den Testasaum übergreifen (Abb. 217, 218), oder aber zu einem mächtigen, den Samen mitunter an Größe übertreffenden Anhangsgebilde auswachsen kann (Abb. 219).

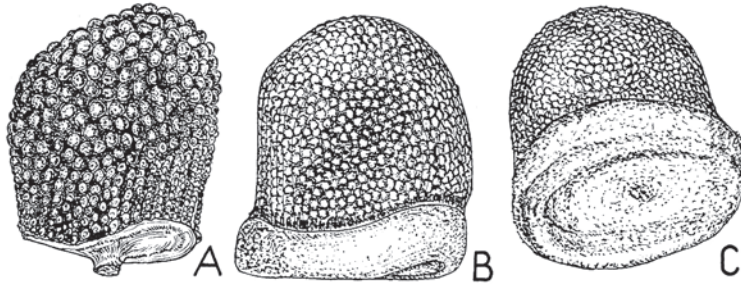


Abb. 217. Entstehung des Samenanhanges (Strophiola) bei *Notocactus*: A *Notocactus scopia*, eine Art ohne Strophiola. B, C *Notocactus submammulosus*.

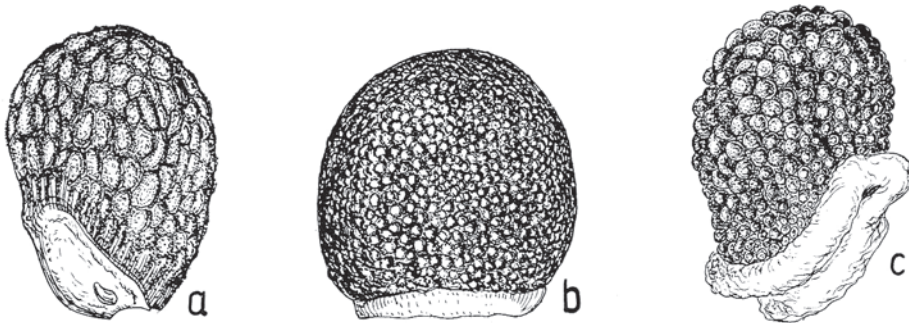


Abb. 218. Samentypen von *Gymnocalycium* zur Darstellung der graduellen Entwicklung einer Strophiola.

- a) *Gymnocalycium saglionis*
- b) " *capillaense*
- c) " *mostii*
- d) " *ochoterenai*

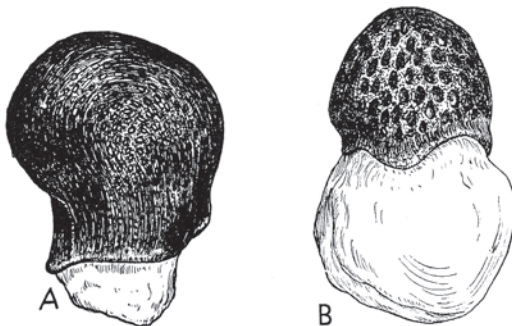
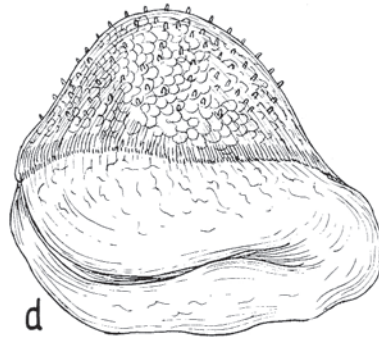


Abb. 219. Verschieden starke Ausbildung der Strophiola bei *Mammillaria* subgenus *Phelesperma*:

- A *Mammillaria longiflora*
(primitive Art)
- B *Mammillaria pennispinosa*
(hochabgeleitete Art)

Diese Anhänge, die in verschiedenen Entwicklungslinien auftreten können (z. B. *Strombo- cactus*, *Aztekium*, *Parodia*, *Neobesseya*, *Mammillaria* subgen. *Phellosperma*, *Notocactus*. *Gym- nocalycium*, einige *Lobivia*), wird meist als Arillus bezeichnet. Richtiger wären sie jedoch als S t r o p h i o l a zu bezeichnen, da ein Arillus zwar ebenfalls von Funiculus ausgeht, den Samen aber mehr oder weniger einhüllt, was hier nicht der Fall ist *).

Der Übergang von anhanglosen Formen zu solchen mit Anhang erfolgt oft durch graduelle Veränderungen oft innerhalb einer Gattung, wie z. B. das in Abb. 218 gezeigte Beispiel der in sich gut begrenzten Gattung *Gymnocalycium* zeigt. Bei *Mammillaria* subgen. *Phellosperma* geht die Vervollkommnung der Strophiola konform mit der Reduktion der Blüte (Abb. 219). Die primitiven Arten (Ser. *Krainzia*) haben große Blüten und kleine Strophiola, die Arten mit höchst reduzierten kleinen Blüten (*M. tetrancistra*, *M. pennispinosa*) die größte Strophiola.

7. Embryo und Perisperm

Wie schon bei Besprechung der Samenanlage ausgeführt, bildet sich bei den Kakteen, wie bei allen Centrospermen, zu denen die Kakteen unzweifelhaft gehören **), wohl zunächst etwas Endosperm, doch wird dieses bald resorbiert.

Bei *Phytolacca* und den primitivsten Kakteen, *Pereskia sacharosa* und *P. aculeata*, liegt der schlanke Embryo kreisförmig um das mächtige Perisperm gelagert. Die Speicherfunktion liegt also noch völlig im Perisperm. Ebenso verhält sich *Opuntia* (Abb. 209 B—D), bei der die Keimblät- ter jedoch bereits stärker an der Speicherung beteiligt sind.

Innerhalb der *Cereoideae* macht sich jedoch bald die Tendenz bemerkbar, die Speicherfunk- tion auf den Embryo zu übertragen. Dabei werden zwei verschiedene Wege eingeschlagen. Bei den meisten Cereoideen geht die Speicherfunktion bald auf das Hypokotyl über, was mit der Stammsukkulenz in Zusammenhang steht, bei den *Hylocereae* hingegen vorzugsweise auf die Keimblätter. Erst sehr hoch abgeleitete *Hylocereae*, wie *Rhipsalidopsis* zeigen schon eine merk- liche Förderung des Hypokotyls in der Speicherung, das die Keimblätter an Größe bereits übertrifft.

Der Embryo von *Hylocereus undatus* (Abb. 220 A) zeigt noch eine mehr oder weniger gleiche Verteilung auf die Keimblätter und das Hypokotyl; er ist noch stark gekrümmt. Bei *Eriocereus pomanensis* (Abb. 221 A—C), der stärker sukkulent ist, ist der Anteil des *Hypokotyls* stärker; das Perisperm ist im reifen Samen verbraucht. Bei Rhipsaliden, (z. B. *Erythrorhopsis pilocarpa* Abb. 222) als höchste Entwicklungsstufe der *Hylocereae* hingegen ist das Hypokotyl klein, die Speicherfunktion ausschließlich auf die Keimblätter übergegangen. Ein Perisperm wird bei den Rhipsaliden überhaupt nicht mehr angelegt. Der Embryo ist, wie schon die Samenanlage, vollkommen gerade gestreckt.

*) Die Bezeichnung ist hier einigermaßen schwierig. Man unterscheidet in der Terminologie der Samenanhänge gegenwärtig: Den Arillus, eine Bildung des Funiculus, der den Samen mehr oder weniger einhüllt, ohne mit ihm verwachsen zu sein; die S t r o p h i o l a (auch Strophiolium), ebenfalls ein Gebilde des Funiculus am Nabel, das dem Samen nur anhängt und die C a r u n c u l a, die eine Bildung der Micropyle ist. Bei den Kakteen ist jedoch meist die Micropyle mit einbezogen und überdies häufig auch noch der Rand der Testa. Daher ist in der bisherigen Terminologie ein passender Ausdruck nicht gegeben, wenn auch in vielen Fällen tatsächlich der Ausdruck Strophiola am Platze ist. Genau genommen dürfte der Ausdruck Arillusmantel nicht einmal bei *Opuntia* angewandt werden, da dieser den Samen fest umschließt, also ihm „angewachsen“ ist. Er läßt sich aber, aufgebrochen, von der Testa abheben, weshalb doch der Ausdruck Arillus korrekt erscheint. Anders bei den verschiedenen Nabelanhängen, die zwar der Hauptsache nach der Strophiola entsprechen, aber nicht ganz oder nicht immer. Daher mag der in der Literatur allgemein gebräuchliche — falsche — Ausdruck „Arillus“ im Sinne eines „s e n s u s l a t i o r“ angängig sein.

**) Selbst in neuester Zeit trennt CRONQUIST die Kakteen als „*Opuntiales*“ von den *Centrospermae* ab, wenn er auch zufolge einer Aussprache mit BUXBAUM, sie dicht neben diese stellt. (CRONQUIST A., Outline of a new system of Families and Orders of Dicotyledons, Bull. Jard. Bot. Bruxelles XXVII, 1957, Fair. 1. S. 13—40). Wie sehr diese Trennung unberechtigt ist, zeigen neben den von BIJXBAUM schon früher gegebenen Argu- menten, neuerdings die, unabhängig voneinander, von REZNIK in Heidelberg und von DREIDING in Zürich angestellten Untersuchungen über den Farbstoff der *Centrospermae*. Die Kakteen besitzen so wie die anderen *Centrospermae* kein Anthocyan, sondern einen sonst in keiner Ordnung vorkommenden Farbstoff, der sonst oft als „stickstoffhaltige Anthocyane“, von DREIDING als C e n t r o s p e r m i n bezeichnet wird. (Literatur: REZNIK H., Die Pigmente der Centrospermen als systematisches Element. Zeitschr. f. Bot. 43, 1955, S. 499—530. — DREIDING A. noch unveröffentlicht, mündl. Aussprache.)



Abb. 220.
Embryo von
Hylocereus
undulatus.

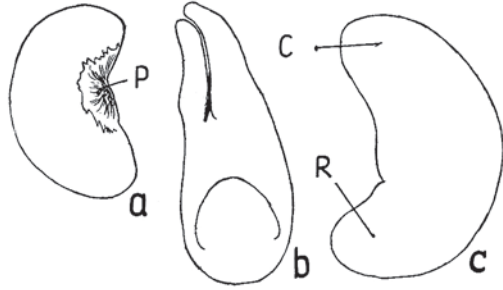


Abb. 221. Der innere Bau des Samens von *Eriocereus pomanensis*.
a) Samen nach Entfernen der äußeren Testa. P = Rest des Perisperm.
b, c) Vorder- und Seitenansicht des Embryo. C = Keimblätter,
R = Radicula.



Abb. 222. Innerer Bau des Samens von *Erythrorbip-salis pilocarpa*. A nach Entfernen der äußeren Testa, B Embryo freigelegt.

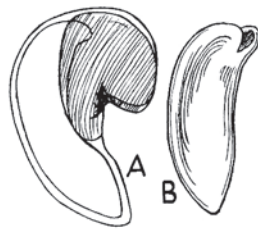


Abb. 223. Innerer Bau des Samens von *Echinocactus ingens*. A Schema der Lage von Embryo und Perisperm innerhalb den inneren Testa (Perisperm schraffiert), B der Embryo.

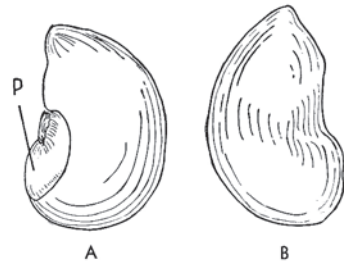


Abb. 224. Innerer Bau des Samens von *Ancistrocactus scheerii*. A Embryo und Lage des Perisperms (P) in der inneren Testa, B Embryo freigelegt.

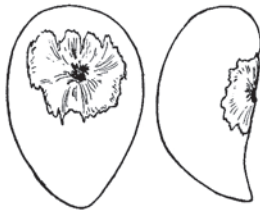


Abb. 225. Vorder- und Seitenansicht des von der äußeren Testa befreiten Samens von *Echinomastus unguispinus*. Das Perisperm ist verbraucht.

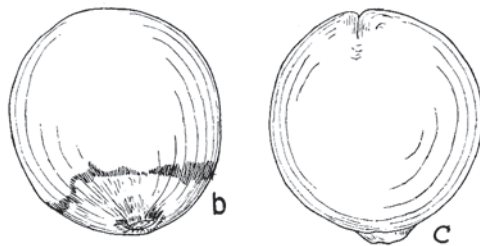


Abb. 226. Innerer Bau des Samens von *Mammillaria (Pbello-sperma) guelzowiana*. b) Samen ohne äußere Testa, c) Embryo.

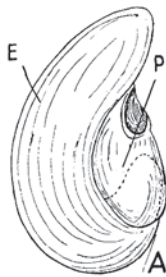


Abb. 227. Embryo (E) und Perisperm (P) von *Coryphantha valida* innerhalb der inneren Samenschale.

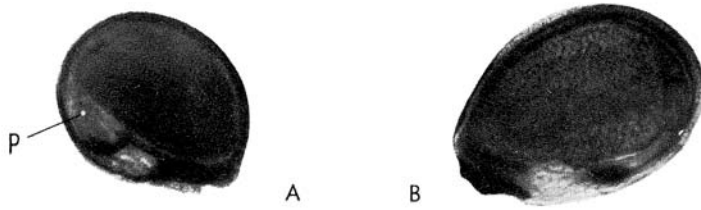


Abb. 228. Durchsichtig gemachte Samen von Mammillarien.
A mit Perisperm (P) *Mammillaria vagaspina*. B ohne Perisperm: *Mammillaria mundtii*.

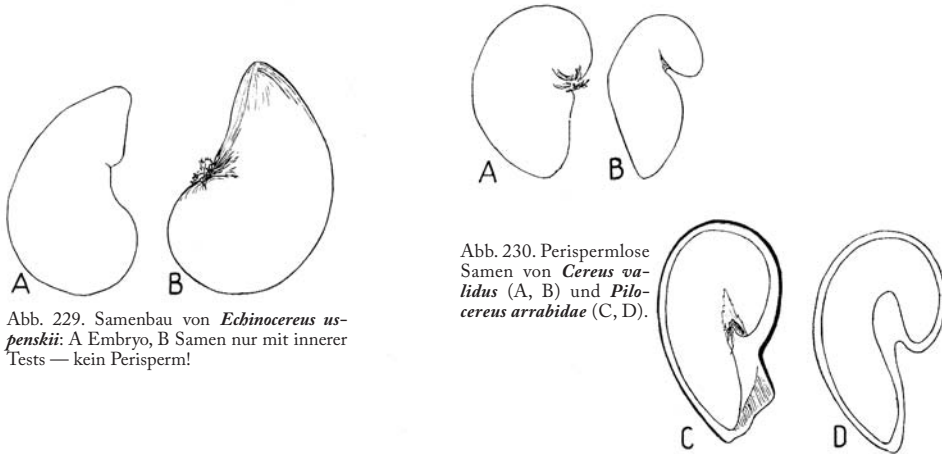


Abb. 229. Samenbau von *Echinocereus uspenskii*: A Embryo, B Samen nur mit innerer Tests — kein Perisperm!

Abb. 230. Perispermlose Samen von *Cereus validus* (A, B) und *Pilocereus arrabidaei* (C, D).

Innerhalb der Tribus *Echinocactae* (prov. Namen: *Euechinocactineae*) geht der Verlust des Perisperms in manchen Linien relativ rasch vor sich in anderen nur sehr spät und unvollständig. *Echinocactus* besitzt noch ein sehr großes Perisperm (Abb. 223) und der Embryo ist noch relativ schlank und gekrümmt. Dasselbe ist noch bei *Ferocactus* der Fall (vgl. Abb. bei Gatt. *Ferocactus*). Bei *Ancistrocactus* (Abb. 224) ist die Sukkulenz des Embryo bereits weit größer jedoch noch ein Perisperm vorhanden, während es bei *Echinomastus* bereits völlig fehlt (Abb. 225) und nur ein Geweberest zeigt, daß es angelegt war. Bei den höchst abgeleiteten *Neobesseya*, z. B. *Mammillaria* (s. g. *Phellosperma*) *guelzowiana* (Abb. 226) ist der Embryo kugelförmig hochsukkulent und jede Spur von Perisperm fehlt. Hingegen bleibt der Subtribus *Coryphanthinae* das Perisperm bis zu höchsten Stufen erhalten. *Coryphantha valida* hat noch ein sehr großes Perisperm und der schlanke Embryo legt sich um dieses herum (Abb. 227). Bei höheren *Coryphantha*-Arten ist der Embryo gestreckt und das Perisperm verkleinert. Dieser Bau bleibt aber noch bis zu den höchsten Entwicklungsstufen dieser Linie als Charakteristikum erhalten, wenn auch später in dieser Linie das Perisperm sehr verkleinert wird (Abb. 228).

Im Gegensatz zu dieser Tribus geht in anderen das Perisperm schon auf niedriger Entwicklungshöhe vollkommen verloren. So fehlt es bei *Echinocereus* völlig. Auch bei der Tribus *Cereae* (prov. Namen *Gymnocereae*) geht das Perisperm schon bei niedrigen Gliedern verloren, wobei aber der Embryo seine primitive gekrümmte Lage beibehält.

Es wird noch eine ungeheure Arbeit zu leisten sein, bis alle Kakteenarten auf ihren Samenbau untersucht und damit die Nachlässigkeitssünden früherer (leider auch noch gegenwärtiger) Autoren aus der Welt geschafft sind. Dieses Kapitel möge aber zeigen, daß in Zukunft eine „Diagnose“ ohne wirkliche genaue Samenbeschreibung oder gar der berühmte Satz „*semina ignota*“ nicht mehr vorkommen darf.

V. Wurzel *)

Die Wurzel der Kakteen ist vom Standpunkt der morphologischen Bearbeitung noch ein sehr „dunkler Punkt“. Der Grund für diese Tatsache liegt darin, daß man Untersuchungen an intakten Wurzelsystemen praktisch nur am Standort ausführen kann. Weitaus die meisten Kakteen des Handels sind gepfropft, da der Handelsgärtner schnell verkäufliche Pflanzen haben will, was er nur durch Pfropfen auf alte Unterlagen erreichen kann. Aber auch viele Liebhaber, deren Kulturmethode offenbar nicht dazu geeignet sind, ihre Kakteen wurzelecht am Leben zu erhalten, greifen gerne zum Pfropfmesser, um ihre aus Samen aufgezogenen Pflanzen zu erhalten. Doch selbst auf eigener Wurzel belassene Kakteen lassen fast niemals das natürliche Wurzelsystem erkennen, da schon beim Pikieren der Sämlinge die Hauptwurzel soweit geschädigt wird, daß sie ihr natürliches Wachstum einstellt. Überdies wird durch den engen Raum im Blumentopf die natürliche, oft überaus extensive Entwicklung des Wurzelsystems behindert.

Wenn das Wurzelsystem dennoch hier behandelt wird, so darum, weil einerseits schon das relativ wenige, was wir wissen, eine beachtliche Vielfalt erkennen läßt, andererseits aber die Kenntnis der natürlichen Bewurzelungsverhältnisse für den Liebhaber von großer Bedeutung ist.

Grundsätzliches über das Wurzelsystem

Die Kakteen entwickeln wie alle dicotylen Pflanzen eine Hauptwurzel, die eine direkte Verlängerung der Achse des Keimlings ist, sowie, von dieser ausgehend, Seitenwurzeln, die in akropetaler Reihenfolge entstehen, d. h. das Alter (und daher die Länge) der ursprünglichen Seitenwurzeln nimmt von der Basis der Hauptwurzel gegen deren Spitze ab. Haupt- und Seitenwurzeln sind aber morphologisch nicht gleichwertig. Eine solche Bewurzelung bezeichnet man als „allorhize Bewurzelung“.

Außer den primären Seitenwurzeln werden später weitere Verzweigungen angelegt, die Adventivwurzeln.

Seitenwurzeln und Adventivwurzeln gehören dem System der Hauptwurzel an, aus dem sie endogen entspringen. Das heißt, im Gegensatz zu Seitensprossen, die aus oberflächlichen Gewebsschichten hervorgehen, nehmen die Wurzeln ihren Ausgang aus dem „Zentralzylinder“, dem zentralen Gefäßbündel der Wurzel, aus der sie abzweigen.

Neben dem aus der Hauptwurzel hervorgegangenen Wurzelsystem kommen auch „sproßbürtige“ Wurzeln zur Entwicklung, die dem Sproßsystem entspringen und zwar teils aus dem Hypokotyl und der weiteren Sproßbasis zur Ergänzung und Verstärkung des Hauptwurzelsystems, teils aus höheren Sproßteilen — namentlich epiphytischer Kakteen — als sogenannte „Luftwurzeln“.

Auch die sproßbürtigen Wurzeln entspringen in der Tiefe des Sprosses und zwar direkt aus dem Gefäßbündelring und müssen daher die Gewebe der Rindenschicht erst durchbrechen. Diese Tatsache ist darum wichtig, weil bei Neubewurzelung von wurzellos gewordenen Pflanzen die oft sehr dicken Korkschichten des „Wurzelhalses“ durchbrochen werden müssen, was den jungen Wurzeln oft nur dann gelingt, wenn die Korkschicht vor dem Bewurzelungsversuch in warmem Wasser aufgeweicht und mit einem stumpfen Instrument abgelöst wurde. Daß nach diesem Vorgang vor dem Setzen der Pflanze eine mindestens 2—3-wöchige Ausheilungsperiode in vollkommener Trockenheit erforderlich ist, sollte jedem Kakteenpfleger selbstverständlich sein. Die Fähigkeit zur Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln ist aber die alleinige Grundlage der Stecklingsvermehrung. Die Wurzeln, die ein durch quer geführten Schnitt abgeschnittener Steckling bildet, kommen ebenfalls aus dem zentralen Gefäßbündelring, haben aber, da sie in der Schnittfläche entstehen, keine Gewebsschichten zu durchbrechen. Darum ist bei hartnäckigen Fällen wurzellos gewordener Stücke, z. B. auch Importen, oft besser, den ganzen Wurzelstuhl abzuschneiden und die Pflanze wie einen Steckling zu behandeln.

*) Dieser Abschnitt sollte ursprünglich in Zusammenhang mit dem Sproß behandelt werden. Er wurde damals zurückgestellt, um die Ergebnisse wichtiger laufender Untersuchungen am Botanischen Institut der Universität Mainz noch verwerten zu können. In der Kapitelüberschrift „Sproß und Wurzel“ sind also die Worte „und Wurzel“ zu streichen. Das Kapitel „Wurzel“ wird nunmehr als Kapitel V. hinter Kapitel IV. „Samen“, eingeordnet.

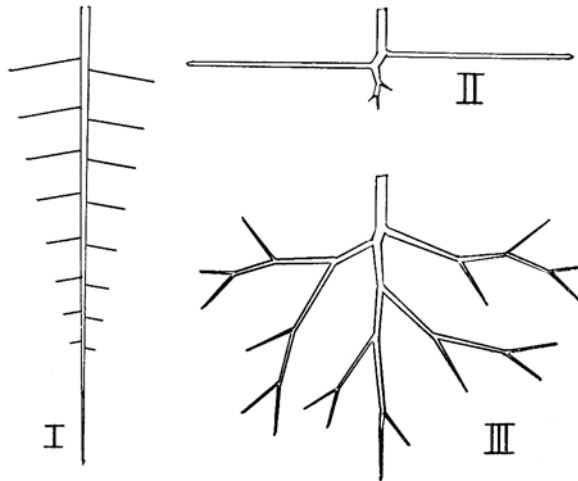


Abb. 231. Typen des Gesamtwurzelsystems.
I. Pfahlwurzeltypus, II. Flachwurzeltypus
III. Herzwurzeltypus.

(Nach TROLL)

In bezug auf die Verzweigungsweise des Hauptwurzelsystems unterscheidet TROLL folgende drei Grundtypen: Der ursprüngliche Typus ist jener, dessen tiefgreifende Hauptwurzel relativ kurze Verzweigungen aussendet (Abb. 231 I). Ich möchte diesen Typus als „Pfahlwurzeltypus“ bezeichnen, wengleich bei Kakteen die Hauptwurzel bei diesem Typus gewöhnlich zur Rübe wird. Von dieser Ursprungsform leitet sich durch frühen Wachstumsstillstand der Hauptwurzel und Förderung der obersten Seitenwurzeln der in Abb. 231 II dargestellte Typus ab, den ich als „Flachwurzeltypus“ bezeichnen möchte und andererseits dadurch, daß in der Stärke annähernd der Hauptwurzel gleiche Seitenwurzeln aus der Hauptwurzel entspringen, die in Abb. 231 III dargestellte Verzweigungsform. Diese möchte ich als „Herzwurzeltypus“ bezeichnen, da die Hauptwurzel dieses Typus im Sprachgebrauch oft als „Herzwurzel“ bezeichnet wird.

Die Verzweigungsverhältnisse bei den Kakteen

Bei den Kakteen kommen alle diese Verzweigungstypen vor, wobei es natürlich auch Übergangstypen gibt. Überdies wird die ursprüngliche Bewurzelung bei den Kakteen durch frühzeitiges Auftreten von sproßbürtigen Wurzeln aus der Basis des Hypokotyls sehr stark modifiziert. Solche Hypokotylwurzeln sind z. B. an den Abb. 33a und 34c deutlich zu erkennen.

Der Pfahlwurzeltypus ist — am Sämling z. B. bei *Peniocereus greggii* (Abb. 232) zu erkennen, wo die Pfahlwurzel, bereits am Sämling verdickt, später zu einer ungewöhnlich großen Rübe wird, oder am Sämling von *Ariocarpus retusus* (Abb. 233).

Der Flachwurzeltypus ist oft schon an Jungpflanzen an der schwächlichen Entwicklung der Hauptwurzel zu erkennen. Bei *Thelocactus hexaedrophorus* (Abb. 234) tritt sie schon an jungen Exemplaren gegenüber den aus dem Hypokotyl entspringenden Wurzeln an Bedeutung zurück.

Tiefgreifende eigentliche Pfahlwurzeln wurden bisher bei Kakteen nicht beschrieben. Der Typus I wird immer zur rübenartigen Wurzel, was ja in Anbetracht der Stammsukkulenz verständlich ist.

Hingegen ist das Flachwurzelsystem sehr verbreitet, wobei auch an sekundäre Ursachen gedacht werden muß. So hat z. B. HIRSCHT*) festgestellt, daß *Notocactus schumannianus*, der in tiefgründigem Rasenboden wächst, eine Rübenwurzel besitzt, *Notocactus nigrispinus* hingegen, der in der dünnen Bodendecke steinharter und undurchdringbarer Termitenhäufen lebt, ein weit ausladendes Flachwurzelsystem. CANNON**) stellte fest, daß die der Verankerung dienen-

*) Zitiert in SCHUMANN. Gesamtbeschreibung der Kakteen.

**) CANNON, W. A., The root habits of desert plants, Carnegie Institution of Washington, Publ. Nr. 131, Washington 1911.



Abb. 232. Sämling von *Peniocereus greggii*, Pfahlwurzeltypus mit bereits beginnender Verdickung zur Rübe. (Nach ENGELMANN)



Abb. 233. Sämling von *Ariocarpus retusus*, Pfahlwurzeltypus. (Nach TROLL)

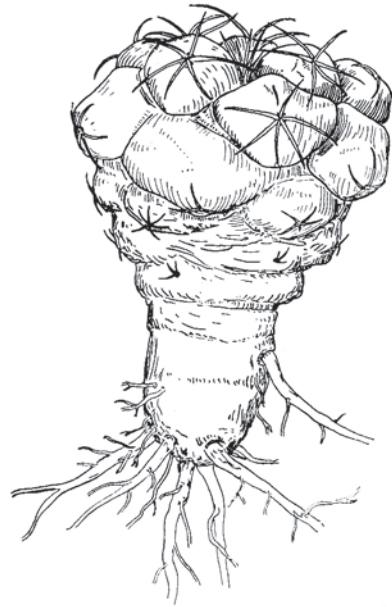


Abb. 234. *Thelocactus hexaedrophorus*. Flachwurzeltypus. Hauptwurzel sehr schwach ausgebildet, zahlreiche sproßbürtige Wurzeln entspringen aus dem „Stock“ (oder „Wurzelstuhl“) und bilden das flach ausgebreitete Wurzelsystem.

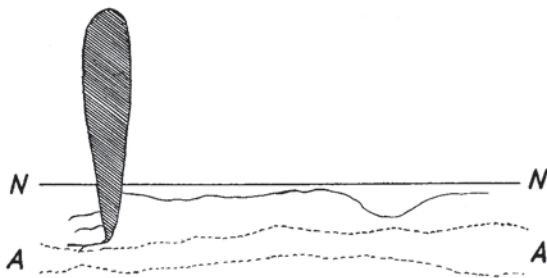


Abb. 235. Das Wurzelsystem von *Carnegiea gigantea*. (Nach CANNON)

A. Profilbild, schematisiert. N—N Bodenoberfläche. A—A eine Bodenschicht, in die die Wurzel nicht einzudringen vermag. Man erkennt deutlich, daß sich die Hauptwurzel bei Erreichen dieser Schicht seitlich wendet. Flachwurzeltypus.



B. Die Ausbreitung der Wurzeln an einem natürlichen Standort.

de Hauptwurzel von *Carnegiea* vor einer gewissen Bodenschicht seitlich ausbiegt und dann ihr Wachstum einstellt. Das Seitenwurzelsystem von *Carnegiea* (Abb. 235) ist hingegen ungeheuer weit ausgebreitet und die Länge der einzelnen Wurzeln wird von BRITTON und ROSE mit 50 bis 60 Fuß (= 17—20 m) angegeben. Die nur 5 cm unter der Oberfläche verlaufenden Wurzeln von *Melocactus intortus* erreichen nach ANTON*) über 7 m. Ein wurzellos versetztes Exemplar hatte nach 18 Monaten bereits einen neuen Wurzelsatz von 75 cm Länge. Die Abb. 236 zeigt die Länge der korkigen Wurzeln von *Opuntia echinocarpa*. Die Pflanze links vom Fuß Mr. Claude Allans ist weniger als 2 Fuß (60 cm) hoch und 1,5 inches (ca. 3 cm) dick; eine der ausgegrabenen Wurzeln hatte über 3,5 Fuß (ca. 12 m) Länge und lag nur ca. 6 cm tief. (Nach HASELTON **)

SCHUMANN zitiert CARLTON-PRESTON, nach dem große Kakteen zwei Wurzeltypen besitzen: tiefgreifende Wurzeln, die der Verankerung dienen und ganz oberflächlich verlaufende aber weit ausgebreitete Wurzeln. TROLL***) ist der Ansicht, daß so ein Flachwurzelsystem in der Trockenzeit versagen müsse, was allerdings infolge der Sukkulenz nicht schade. Tatsächlich ist aber gerade nur dieses oberflächliche Wurzelsystem imstande, das wenige vom nächtlichen Tau herrührende Wasser zu nutzen. *Melocactus*-Arten, die an der Küste wachsen, können durch das flache Wurzelsystem den zu salzhaltigen tieferen Schichten ausweichen.

Die Kenntnis dieser Tatsachen ist aber für den Kakteenpfleger von außerordentlicher Bedeutung und zwar aus zwei Gründen. Erstens wissen wir, daß in Trockengebieten gerade die Oberflächenschichten infolge des aufsteigenden Wasserstromes mit Nährsalzen außerordentlich angereichert sind****). Dieser Umstand, zusammen mit der ungemein extensiven Bodennutzung durch das ausgebreitete Wurzelsystem zeigen also einen enorm hohen Nährstoffbedarf der Kakteen an. Zweitens wird das Streben nach Ausbreitung des Wurzelsystems im Blumentopf fast restlos unterdrückt. Das nehmen auch andere Flachwurzler sehr übel. Beispielsweise erreichen auch gewisse Haworthien nur dann guten Wuchs, wenn sie ihre ebenfalls sehr flach verlaufenden Wurzeln ausbreiten können. Das erstaunlich schöne Wachstum von frei ausgepflanzten Kakteen ist gleichfalls daraus zu verstehen. Man sollte also, soweit es tunlich ist, in größere Pflanzkästen setzen, um wenigstens einigermaßen dem Ausbreitungsbedürfnis der Wurzeln Rechnung zu tragen.



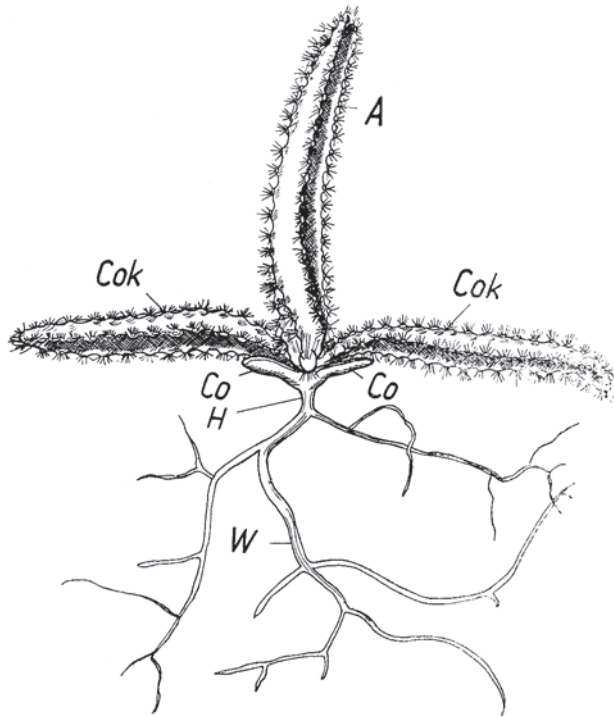
Abb. 236. Flachwurzeln von *Opuntia echinocarpa*. Die Pflanze selbst steht neben dem linken Fuß Mr. Allans. Näheres im Text. (Nach HASELTON)

*) ANTON, G. F. Hints on Cultivation of Cactus intortus. Cact. & Succ. Journ. America III. 1931 S. 99

***) HASELTON, Sc. E., Desert Observations, Cact. & Succ. Journ. America XXI, 1949, p. 54.

****) TROLL, W., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Band, 3. Teil.

*****) BUXBAUM, F., Kakteenpflege, biologisch richtig, Franckh-Verlag 1959.



Der „Herzwurzeltypus“ scheint, soweit Sämlingsuntersuchungen bisher vorliegen, besonders bei Epiphyten sowie auch andere Hylocereen verbreitet zu sein (Abb. 237). Vielleicht ist dies eine Parallele zur starken basitonen Förderung der Sproßverzweigung.

Abb. 237. Herzwurzeltypus bei *Harrisia (Eriocereus) guelichii* im Sämlingsstadium. H = Hypokotyl, Co = Keimblätter, W = Hauptwurzel, A = Hauptsproß, Cok = ausgetriebene Kotyledonarknospen (Nach TROLL)

Rübenwurzeln

Unter einer R ü b e versteht man eine zum Zwecke der Stoffspeicherung sekundär verdickte Hauptwurzel, in deren Dickenwachstum auch basale Sproßteile, zumindest das Hypokotyl einbezogen sind. Es handelt sich dabei also ausgesprochen um ein Speicherorgan; die natürlich ebenfalls in das Dickenwachstum des Stammes einbezogene Hauptwurzel etwa einer *Carnegiea* (Abb. 235) ist daher keine Rübe, sondern nur ein „W u r z e l s t u h l“.

Die Fähigkeit zur Umwandlung in eine Rübe kann auf die Hauptwurzel allein beschränkt sein, wodurch eine einfache Rübe zustande kommt, sie kann aber auch auf Seitenwurzeln übergreifen, was dann zu „alraunenähnlichen“, verzweigten Rüben führt. Beispiele für den ersten Fall geben uns *Peniocereus greggii* (Abb. 238) und *Pterocactus tuberosus* (Abb. 239). Die Rübe von *Peniocereus greggii* kann nach BRITTON und ROSE bis 60 cm Durchmesser bei einem Gewicht von 60—125 Pfund erreichen. Ein Beispiel für die verzweigte Wurzel gibt *Dolichothele longimamma*. Verzweigung der Rübe tritt aber — wie ja auch bei der Karotte — auch sekundär dann ein, wenn die Hauptwurzel z. B. beim Versetzen verletzt wurde.

Ebenso kann es auch zu einer Regeneration der Rübenwurzel aus sproßbürtigen Wurzeln kommen, z. B. bei der Stecklingsvermehrung. TROLL stellte dies an Stecklingen von *Pterocactus decipiens* fest, die Wurzeln ausbildeten, die schließlich die Größe von rübenförmigen Primärwurzeln der aus Sämlingen herangezogenen Exemplaren erreichten (TROLL, briefliche Mitteilung).

Gerade bei *Pterocactus* und *Peniocereus* steht die gewaltige Wurzel in auffallendem Gegensatz zu sehr schlanken und wenig sukkulenten Sprossen, so daß man sie geradezu als W u r z e l - s u k k u l e n t e n bezeichnen müßte.



Abb. 238. Rübe von *Peniocereus greggii*.
(Nach ENGELMANN)

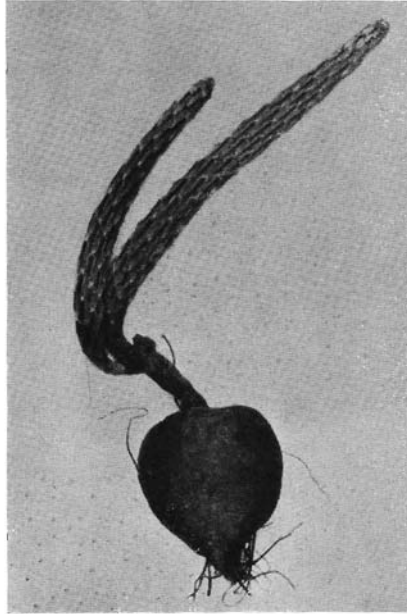


Abb. 239. Rübe von *Pterocactus tuberosus*.
(Nach TROLL)

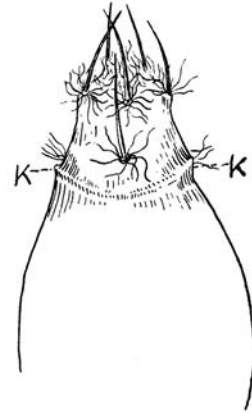


Abb. 240. *Rapicactus subterraneus*,
Scheitelpartie eines jungen Sämlings.
Das Hypokotyl ist bereits rübenförmig
verdickt, der Epikotylsproß setzt sich
dagegen schon in diesem Stadium
deutlich ab.

Auffallend ist bei ihnen der scharfe Absatz von der dicken Rübe zum dünnen Sproß. Dieser Absatz ist auch bei *Rapicactus subterraneus* sehr ausgeprägt, der in seiner Entwicklung genauer untersucht wurde *). *Rapicactus subterraneus* entwickelt schon als Keimling eine aus Hauptwurzel und Hypokotyl gebildete Rübe, aus der sich ein dünnbleibender langer Epikotylsproß entwickelt (Abb. 240, 241 A). Erst später — und zwar unabhängig von der Tiefenlage der Rübe, d. h. ob der junge Sproß frei liegt oder unter der Erde, verdickt sich das Sproßende zu einem zunächst keulenförmigen Kugelkörper (Abb. 241 B). Ebenso verhält sich *Rapicactus mandragora*, der jedoch nur ein kurzes Verbindungsstück ausbildet. Soviel bekannt ist, soll die Rübe nicht befähigt sein, einen neuen Kopf auszubilden, was den Schluß zuläßt, daß auch später nur das Epikotyl in die Rübe einbezogen ist; und ein abgebrochener Kopf soll nicht imstande sein, sich neu zu bewurzeln — was ich allerdings bezweifeln möchte. Eine offenbar ebenfalls nur aus Hauptwurzel und Hypokotyl gebildete Rübe zeigt auch *Neoporteria napina*. Auch bei ihr befindet sich zwischen Rübe und Sproß eine Einschnürung, die aber nicht verlängert ist.

Im Gegensatz zu diesen reinen „Hypokotylrüben“ steht der viel häufigere Typus, bei dem außer Hauptwurzel und Hypokotyl auch die untersten Sproßinternodien nach und nach in die Rübenbildung einbezogen werden, indem die Rübe, die zunächst allmählich in das Hypokotyl übergeht, mit dem Dickenwachstum des Sprosses weiterhin Schritt hält. Dadurch werden immer weitere der untersten Internodien in den Rübenkopf einbezogen, da sie nicht weiter in die Länge wachsen können. Entwickeln ihre Areolen Seitensprosse, so kann es zu polsterförmigen Häufungen von Kugelkörpern führen, wie z. B. alte Stöcke von *Lophophora williamsii*, aber auch alte Rebutien zeigen (vgl. Abb. 25 d). (Abb. 242).

Bleibt das Höhenwachstum im Vergleich zum Dickenwachstum gering, so kann es schließlich zu Rosettenbildung führen, wie bei *Ariocarpus* (Abb. 243). In extremen Fällen entsteht eine Wuchsform, bei der einer oben breiten Rübe nur eine flache Kappe aufsitzt wie bei *Mammillaria dawsonii* (Abb. 244 nach HOUGHTON**) oder einer aus Oklahoma stammenden Form von *Mammillaria meiacantha* (Abb. 245).

*) BUXBAUM, F., *Rapicactus* Buxb. et Oehme Gen. nov. in *Cactaceae* Jahrb. Kakt. Ges. Aug. 1942, Blatt 18-24.

**) HOUGHTON, A. D., *Nemarmillaria dawsonii*, Sp. Nov. Cact. & Succ. Journ. Americ. VII, 1935 S. 88.



Abb. 241. *Rapicactus subterraneus*

A. Sämlinge. Die Rübe ist in der Erde verborgen (teilweise freigelegt), der Epikotylsproß dünn „cereoid“.

B. Ältere Pflanze.

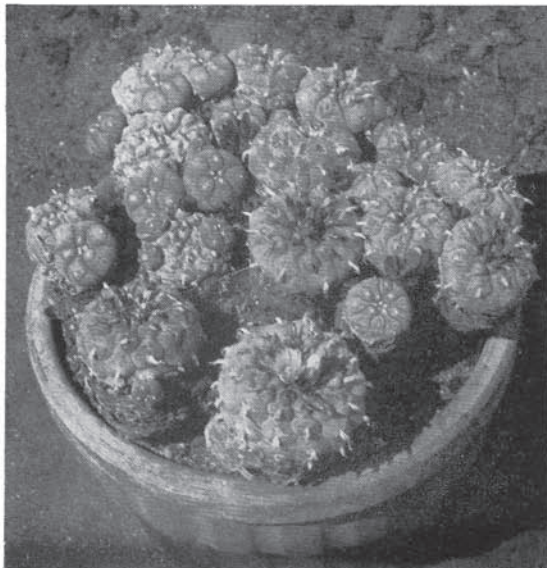
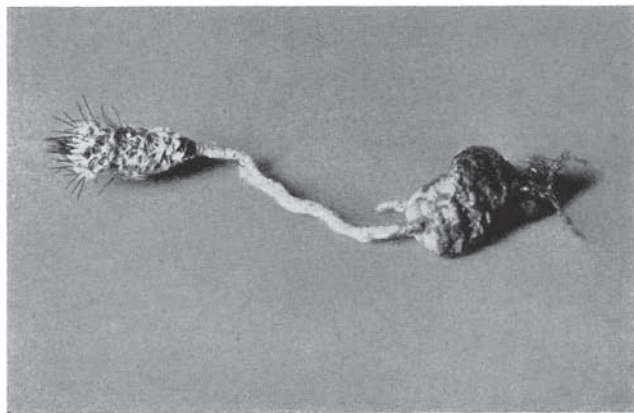
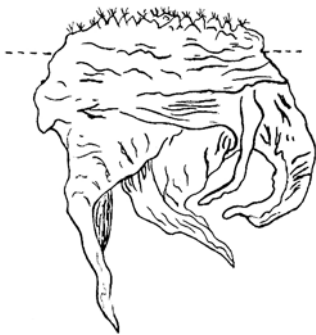


Abb. 242. *Lophophora williamsii*. Vielköpfige alte Rübe.

Bei solchen Kakteen hat die Rübe die ganze Sukkulenz übernommen. Sie übt aber dadurch noch eine weitere Funktion aus, die besonders für *Lophophora* beschrieben wurde. Durch allmählichen Wasserverlust in der Trockenzeit schrumpfend, zieht sie den ganzen Kopf der Pflanze in die Tiefe, wo sie durch Überwehung völlig eingegraben wird. Die Pflanze überlebt die Trockenzeit also tatsächlich völlig unterirdisch - also als „Geophyt“ - und kommt erst nach Wasseraufnahme wieder zum Vorschein.

Rübenartige Wurzeln hat auch die *Opuntia* Untergattung *Micropuntia* aus Utah, die DASTON beschreibt*) und abbildet. Bei *Opuntia* (*Micropuntia*) *spectatissima* ist es eine langgestreckte spindelförmige borkige Rübe, aus deren Kopf mehrere Sprosse entspringen. Ähnlich, jedoch dicker ist diese bei *Opuntia* (*Micropuntia*) *barkleyana*.



Bei *Opuntia* (*Micropuntia*) *brachyrhopalica* ist die Rübe aber kurz und sehr dick und ausgesprochen borkig; von ihr gehen dicke, anscheinend holzige Wurzeln aus (Abb. 246). DASTON, der diese Rüben als „large tuberous roots“ bezeichnet, macht keine Angaben über ihre Beschaffenheit; sie scheinen holzig zu sein, haben aber dennoch zweifellos Speicherfunktion. Bei DASTONS Abbildungen (Abb. 246) ist deutlich zu erkennen, daß Seitensprosse unterhalb der Spitze dieses Gebildes

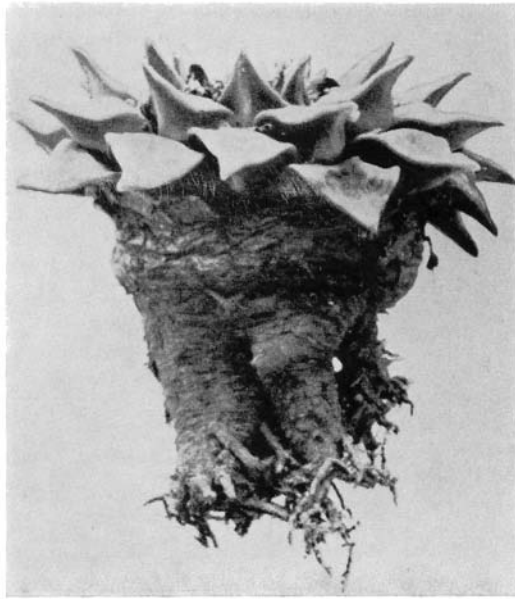


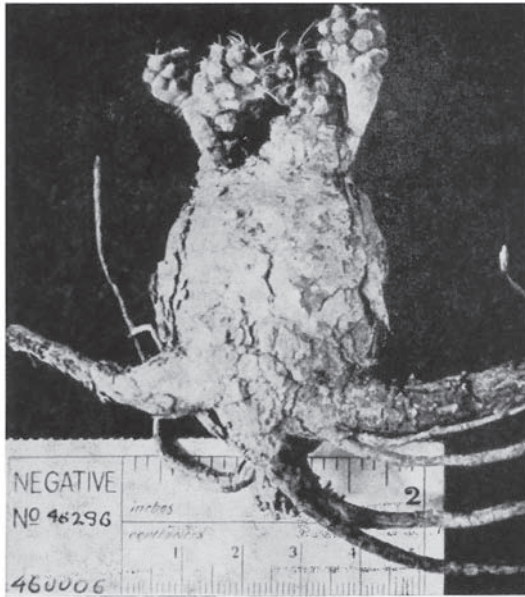
Abb. 243. *Ariocarpus retusus*. Seitenansicht, die flache Rosette des oberirdischen Sprosses zeigend. (Nach TROLL)

Abb. 244. *Mammillaria dawsonii*. Flache Sprosskappe auf dicker Rübe. Die gestrichelten Linien zeigen die Bodenoberfläche an. (Nach ANION)

Abb. 245. *Mammillaria meiacantha*-Form aus Oklahoma ins Desert Botanical Garden of Arizona. Die Köpfe ragen aus dem Boden kaum hervor.



*) DASTON, J. S., The Identity of *Micropuntia*. Cact. Succ. Journ. Americ. XXVIII, 1956 Nr. 6, S. 194-195.



entspringen. Es handelt sich also hier um ein Organ, an dem auch epikotyle Internodien, d. h. Sproßteile, beteiligt sind. Gerade bei dieser Art könnte man also fast eher von einem „unterirdischen Stamm“ sprechen.

Wurzelknollen und

Abb. 246. *Opuntia (Micro) brachyrhopalica*.
(Nach DASTON)

Saftwurzeln

Während die Rübe entweder überhaupt die Hauptwurzel ist oder aber eine Seitenwurzel, die die Funktion und Gestalt der Hauptwurzel vollkommen übernommen hat (vergleiche das



Beispiel der *Pterocactus*-Stecklinge), handelt es sich bei Wurzelknollen um Seitenwurzeln, die als Speicherorgane ausgebildet sind. Typische Wurzelknollen haben die Verankerungsfunktion und auch die Fähigkeit der Nährstoffaufnahme verloren. Sie zeigen nur ein beschränktes Längenwachstum, also eine mehr oder weniger konstante Maximalgröße. Aus den Knollenwurzeln der Kakteen gehen jedoch dünne Nährwurzeln hervor (Abb. 247) oder sie können sich überhaupt in eine Nährwurzel verlängern (Abb. 248, 250). Sie entsprechen daher im Bau annähernd den Wurzelknollen von *Dahlia*.

Abb. 247. *Opuntia macrorhiza* mit Wurzelknollen.
(Nach ENGELMANN)

Am bekanntesten sind die Am bekanntesten sind die Wurzelknollen von *Wilcoxia* (Abb. 248). Nach BENSON*) findet man an großen Exemplaren von *Wilcoxia diguetii* 2—3 Dutzend der fleischigen, an Süßkartoffeln (*Helianthus tuberosus*-Knollen) erinnernden Knollen. Der oberirdische Sproß ist hingegen nur 1—4 Fuß (0,3—1,2 m) hoch und nur etwa ¼ inch (6 mm) dick. Es ist also auch bei den Wurzelknollen bezeichnend, daß sie am ausgeprägtesten an solchen Arten auftreten, deren Sprosse nur sehr geringe Sukkulenz aufweisen. Die Sukkulenz ist gewissermaßen in die Wurzel verlegt. Dies ist in extremer Weise bei *Opuntia chaffeyi* der Fall, die eine mächtige knollige Wurzel besitzt (Abb. 249), deren morphologische Natur aber noch nicht ganz geklärt ist. Jedenfalls scheint bei ihr auch ein unterirdischer Anteil des Sprosses stärker beteiligt zu sein. Da sie weder den Charakter einer Rübe, noch den der typischen Wurzelknollen hat, möchte ich sie besser einfach als „S a f t w u r z e l“ bezeichnen. Den Rüben der *Opuntia*-Untergattung *Micropuntia* scheint sie jedenfalls nahe zu stehen. Das oberirdische Sproßsystem dieser Art ist jedoch sehr zart und hinfällig und stirbt in der Trockenzeit ab, um zu Beginn der neuen Vegetationsperiode aus dem Wurzelhals erneuert zu werden. Der einzige bisher bekannte Fall einer einziehenden Pflanze, also eines echten G e o p h y t e n unter den Kakteen.

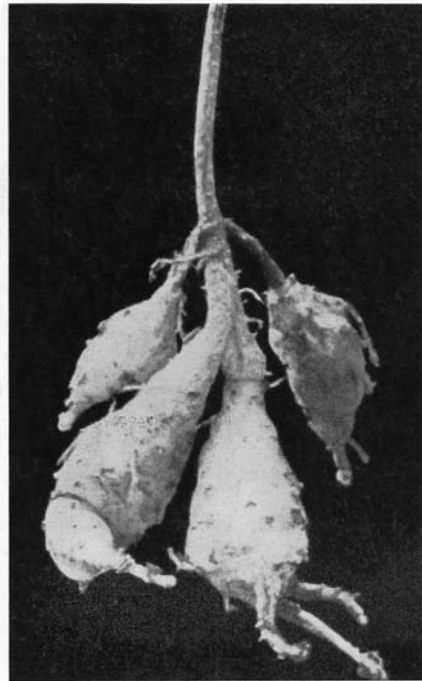


Abb. 248. Wurzelknollen von *Wilcoxia striata*.
(Nach TROLL)

Unter den Kugelkakteen sind die Wurzelknollen von *Ancistrocactus megarrhizus* am bekanntesten (Abb. 250).

Einen Übergang zu den Wurzelknollen bilden dickfleischige Wurzeln, die wohl normal der Ernährung dienen, durch ihr dickefleischiges Rindengewebe aber zugleich Speicherwurzeln sind. Ein sehr schönes Beispiel hierfür gibt *Aporocactus flagriformis*, bezeichnenderweise also ebenfalls eine Art mit relativ geringer Sukkulenz des Sprosses.

Wegen des im Verhältnis zur Pflanze sehr umfangreichen Wurzelsystems werden die Arten mit Wurzelknollen ebenso wie die mit unförmig großen Rüben (*Pediocactus*, *Pterocactus*) gewöhnlich gepfropft gehalten. Vielleicht auch darum, weil das fleischige Wurzelsystem besonders gegen Wurzelkrankungen anfällig ist. Da aber gerade diese schlanktriebigen Arten eigentlich Wurzelsukkulanten sind, ist diese Haltung genau genommen sehr unnatürlich, wenn auch zugegeben werden muß, daß sie z. B. bei *Wilcoxia* zu sehr schönen Erfolgen führt. Man sollte es aber doch versuchen, in Vergleichskulturen festzustellen, ob

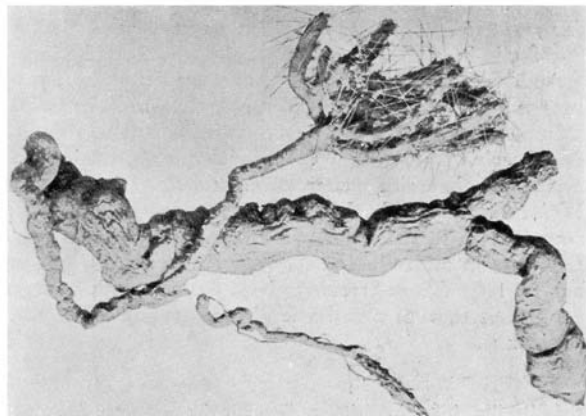


Abb. 249. *Opuntia chaffeyi* (Nach BRITTON & ROSE)

*) BENSON, L., The cacti of Arizona, 2. Aufl. Albuquerque, Univ. of New Mexico Press 1950.



nicht die natürliche Haltung schönere Resultate bringt und namentlich die Überwinterung, natürlich in vollkommen trockenem Stand, erleichtert.

Abb. 250. Wurzelknollen an *Aicastrocactus megarrhizus*. (Nach BRITTON & ROSE)

Luftwurzeln

Praktisch haben, richtige Kulturbedingungen vorausgesetzt, alle Kakteen die Fähigkeit, auch abgesehen von den normal aus dem Wurzelstuhl entspringenden, dem natürlichen Wurzelsystem zugehörigen sproßbürtigen Wurzeln, Wurzeln aus den untersten Internodien zu bilden. Unter „unterste Internodien“ sind dabei aber nicht nur die des Wurzelstuhles gemeint, sondern auch die untersten Internodien eines abgeschnittenen oder durch andere Ursachen von den untersten Sproßteilen getrennten Kopfes. Diese Fähigkeit allein ermöglicht es ja, Stecklinge zu machen. Bei vielen Arten (*Echinopsis*-Arten, *Mammillaria caespititia* und andere) bilden die Basalinternodien der Seitensprosse bereits Wurzeln aus, wenn sie noch an der Mutterpflanze sitzen, so daß man sie dann eigentlich auch als „Luftwurzeln“ bezeichnen könnte. Diese Wurzeln bleiben jedoch in der Entwicklung stehen, wenn der Seitensproß nicht abbricht oder in anderer Weise mit dem Boden in Berührung kommt.

Als **Luftwurzeln** im eigentlichen Sinne sollen hier aber nur jene Wurzeln verstanden werden, die normal aus **höheren** Sproßteilen entspringen. Sie treten in erster Linie bei kletternden und epiphytischen Kakteen regelmäßig auf, bei denen sie außer der Ernährung auch der Befestigung dienen.

Luftwurzeln können aber auch bei normal säulenförmigen Arten auftreten, wenn das Wurzelsystem geschädigt oder durch Wasser- oder Nahrungsmangel zur Ernährung untauglich oder doch minder tauglich wurde. Man kann solche sproßbürtige Wurzeln in höheren Teilen der Säule an fast allen Säulencereen, z. B. oft an *Trichocereus macrogonus* u. a., beobachten, die in zu kleinen Töpfen stehen. Bei niederliegenden Arten dienen solche sproßbürtige Wurzeln der zusätzlichen Ernährung, wenn sie nicht z. B. bei *Machaerocereus eruca*, dessen unterste Sproßteile in der Natur selbst oft absterben, die alleinige Ernährung übernehmen.

Auch Phyllokakteen zeigen durch das reichliche Auftreten von Luftwurzeln, besonders an jungen Neutrieben, daß ihr Wurzelsystem nicht in Ordnung ist.

LEINFELLNER*) stellte an Kulturexemplaren von *Pereskia aculeata* fest, daß sich dicht unter den Areolen Luftwurzeln entwickeln, die aber, sobald sie die Epidermis durchbrochen haben, absterben, ohne sich weiter zu entwickeln. Diese Erscheinung entspricht dem Verhalten von *Weberocereus tunilla*. Ich beobachtete, daß Stecklinge dieser Art, wie auch anderer *Weberocereus*-Arten in der feuchten Kammer schräge unterhalb oder doch in der Nähe einer Areole Luftwurzeln, austreiben, die in der feuchten Luft auch reichlich Wurzelhaare entwickeln, aber nur ca. 1 cm Länge erreichen. Nur, wenn sie sich an irgend ein feuchtes Substrat anlegen können, wenn es auch nur die feuchte Glaswand wäre, wachsen diese Wurzeln weiter und verzweigen sich.

*) LEINFELLNER, W., Beitr. z. Kenntnis der Cactaceen-Areolen. Österreichische Botanische Zeitschr. 86, 1937, S. 1—60.

Bei gerippten Arten treten die Luftwurzeln in den Winkeln zwischen den Rippen, bei Flachsprossen, z. B. Phyllokalteen*) an der „Mittelrippe“ des Flachsprosses auf. Dennoch ist der Zusammenhang mit einer Areole meist unverkennbar. Da die Rippen je aus den Podarien, d. h. dem Unterblatt rudimentierter Blattorgane gebildet werden, die Areole aber deren auf das Unterblatt verschobene Axillarknospe ist, liegt der — theoretische — Ursprung der Areole ebenfalls an der Zentralachse, dort, wo das ihr zugehörige Gefäßbündel entspringt. Die ebenfalls dort, jedoch direkt aus dem Gefäßbündelring entspringende Wurzel nimmt natürlich den kürzeren Weg durch die Interkostalzone. Am besten erkennt man dies in dem bei Epiphyten ziemlich häufigen Fall, daß die Luftwurzel dicht unter der Sproßspitze entspringt (Abb. 251).

Gegliederte Blattkakteen, wie *Zygocactus*, bilden die Luftwurzeln nur an der Basis der einzelnen Sproßglieder. Auch diese verkümmern in der Luft bald und treten nur dann in Funktion, wenn das Sproßglied abgebrochen wird oder auf feuchtes Substrat zu liegen kommt.

Die Funktion der Luftwurzeln ist eine doppelte. Einerseits dienen sie Epiphyten und Rankcereen zur Befestigung, andererseits aber auch zur zusätzlichen, oder, falls die Verbindung mit der Hauptwurzel verloren gegangen ist, zur alleinigen Ernährung der oft viele Meter langen Sprosse. HAENEL**) fand, daß bei vielen Luftwurzeln das zentrale Gewebe (Mark) bald verholzt. Später werden auch die Gefäße funktionslos, so daß alte Luftwurzeln nur mehr der Befestigung dienen. Dazu befähigt sie besonders der verholzte Zentralstrang, der besondere Zugfestigkeit verleiht. Diese Luftwurzeln sind nicht selten bandartig flach.

Die willige und reichliche Ausbildung von Luftwurzeln an wurzellosen Sproßstücken von Epiphyten gibt einen wichtigen Hinweis auf die zweckmäßigste Stecklingsvermehrung epiphytischer Kakteen. Besonders Stecklinge extremer Tropenepiphyten sollte man stets in der feuchten Kammer (Schwitzkasten) bewurzeln lassen. Meist bilden sich darin Luftwurzeln williger als ein neues Wurzelsystem an der Stecklingsbasis. Haben diese dann die Möglichkeit, feuchtes Substrat zu erreichen, so erfolgt rasch eine den Sproß ernährende Bewurzelung.

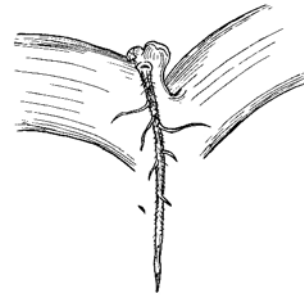


Abb. 251. Luftwurzel an der Sproßspitze von *Epiphyllum chrysocardium* dicht unter den beiden jüngsten, noch unentwickelten Podarien.

Wurzelchößlinge

Namentlich von *Notocactus* wurde bisher angenommen, daß er sich auch aus Wurzelsprossen vermehren könne. Genaue Untersuchungen, die HAGEMANN***) am Botanischen Institut der Universität Mainz an *Notocactus ottonis* anstellte, ergaben einwandfrei, daß diese Ansicht falsch ist. Es handelt sich dabei um unterirdische, ausläuferartig verlängerte Seitensprosse, die oberhalb von unterirdisch gelegenen Areolen des Wurzelstuhles entspringen. Äußerlich ähneln diese Ausläufer tatsächlich Wurzeln. In ihren ersten Entstehungsstadien wie in ihrer Anatomie sind sie jedoch einwandfrei als Sprosse zu erkennen. Solche Ausläufer wurden bereits früher von STOCKWELL für *Mammillaria fasciculata* (Abb. 252) und von MARSHALL für *Echinocereus stoloniferus* beschrieben ****).

*) Unter Phyllokalteen sind hier alle im Wuchs der Gattung *Epiphyllum* (*Phyllocactus*) entsprechenden Arten, also auch alle Arten der Subtrib. *Disocactinae* verstanden.

**) HAEHNEL, Anatom. Beiträge über die Kakteen. Mexico 1912.

***) HAGEMANN, W., über die Bildung von Ausläufern bei *Notocactus ottonis*. Manuskript 1958. Ich möchte an dieser Stelle Herrn HAGEMANN für die freundliche Überlassung einer Kopie des Manuskripts herzlich danken. Das Kapitel "Wurzel" wäre sonst noch weiter verzögert worden.

****) STOCKWELL, P., A Cactus that reproduces like a Date Palm. *Cact. & Succ. Journ. Americ.* III. 1932, S. 157 bis 185. MARSHALL, W. T., Two new Species of *Echinocereus*. *Cact. & Succ. Journ. Americ.* IX. 1938, S. 159 bis 161.

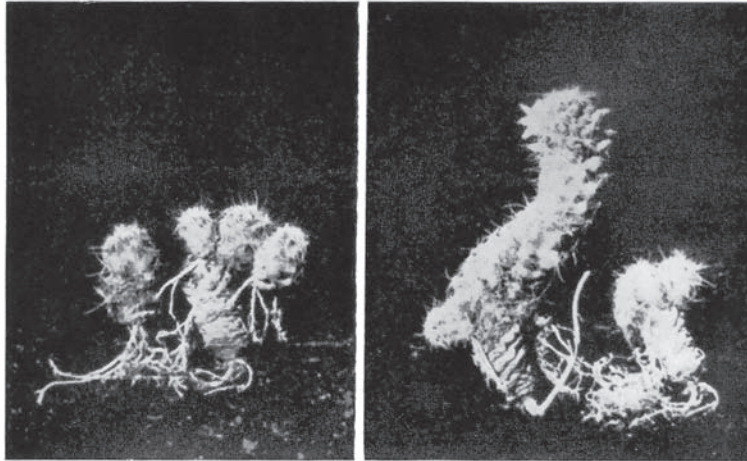


Abb. 252. *Mammillaria fasciculata* mit Ausläuferbildung.

(Nach STOCKWELL)

Mit diesem Kapitel ist die allgemeine Morphologie der Kakteen vorläufig abgeschlossen.

Ein zweifellos wichtiger Abschnitt mußte bisher unberücksichtigt bleiben: Die Infloreszenzen, insbesondere die cephaloiden Bildungen. Auch über diesen Abschnitt sind die Untersuchungen, die z. T. an den Botanischen Instituten der Universitäten Mainz und Heidelberg und vom Autor selbst durchgeführt werden, bereits weit vorgeschritten. Ihre zusammenfassende Veröffentlichung hier soll und kann aber erst erfolgen, wenn die einzelnen Arbeiten darüber veröffentlicht oder mindestens restlos publikationsreif sind. Dies umsomehr, als immer wieder von Laien versucht wird, eigene „Cephalien-Theorien“ aufzustellen und mit großer Lautstärke zu vertreten.

F. Buxb.