

DIE BILDUNG VON ASSIMILATIONSORGANEN BEI KAKTEEN UND DIE ERSCHEINUNG DER IRREVERSIBILITÄT.

Von

RICHARD WETTSTEIN

(Wien).

(Eingelangt am 1. August 1927.)

Es ist ein bleibendes Verdienst L. DOLLO's¹⁾, auf die große Bedeutung hingewiesen zu haben, welche bei allen phylogenetischen Vorgängen der Erscheinung der Irreversibilität, der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung, zukommt. Eine Folge dieser Erscheinung ist, daß Organe, welche — absolut oder relativ im Hinblick auf eine bestimmte Funktion — funktionslos geworden sind, niemals wieder funktionsfähig werden, wenn auch das Bedürfnis darnach wieder vorhanden wäre, sondern daß für die verlorengegangene Funktion durch Neubildungen, sozusagen auf morphologischen Umwegen, vorgesorgt werden muß.

Die botanische Morphologie hat bisher zu wenig die Tragweite der Erscheinung berücksichtigt, die so manche morphologische Bildung dem Verständnis näher zu bringen vermag; ich möchte nur auf die Entstehung der Phyllokladien und Phyllodien bei Gymnospermen und Angiospermen hinweisen, auf die Reduktion der Haploidgeneration bei den Anthophyten und ihren physiologischen Ersatz durch das Nuzellergewebe, auf die Unmöglichkeit der Spermatozoidenentwicklung bei ganz submersen Angiospermen²⁾ u. dgl. m. Ein sehr instruktives Beispiel für Irreversibilität und ihre Folgeerscheinungen bietet die Morphologie der Vegetationsorgane der Kakteen³⁾.

Daß die Kakteen von Formen mit „normal“ ausgebildeten, flächig verbreiterten Laubblättern abstammen und daß die bei ihnen immer stärker hervortretende Reduktion dieser Laubblätter mit der zunehmenden Xerophilie im Zusammenhang steht, kann kaum einem Zweifel unterliegen. Heute gibt es noch dauernd beblätterte Kakteen in der Tribus der *Peireskieae* Br. et R., die auch im Baue des Fruchtknotens zweifellos relativ primitiv sind. Dahin

¹⁾ Vgl. Dollo, L., Les Lois de l'Évolution. Bull. Soc. Belg. de Géol., de Paléont. et d'Hydrol., Vol. VII, 1893, p. 164. — Les Céphalopodes déroulés et l'Irreversibilité de l'Évolution. Bijdr. Dierk., XXII (1922), p. 215.

²⁾ Vgl. auch Mez C., in Botan. Archiv, XVI. Bd., S. 422 (1926).

³⁾ Ich folge im folgenden in systematischer und nomenklatorischer Hinsicht der Monographie der Familie von N. L. Britton und J. N. Rose, The Cactaceae. Vol. I—IV, 1919—1923, Carnegie Institution of Washington. — Eine sehr wertvolle Darstellung des vermutlichen Entwicklungsganges der Familie hat in jüngster Zeit Alwin Berger gegeben (Die Entwicklungslinien der Kakteen. Jena, G. Fischer, 1926), dem ich auch in der phylogenetischen Auffassung folge.

gehören *Peireskia aculeata* Gris. und *P. sacharosa* Griseb., bei denen die die Samenanlagen bergende Höhlung des Fruchtknotens noch unabhängig vom Achsentile über demselben steht. A. BERGER trennt mit Rücksicht auf dieses Merkmal — wohl mit Recht — diese beiden Arten als *Eupeireskia* von den übrigen Arten der alten Gattung *Peireskia* ab, die er als *Rhodocactus* zusammenfaßt.

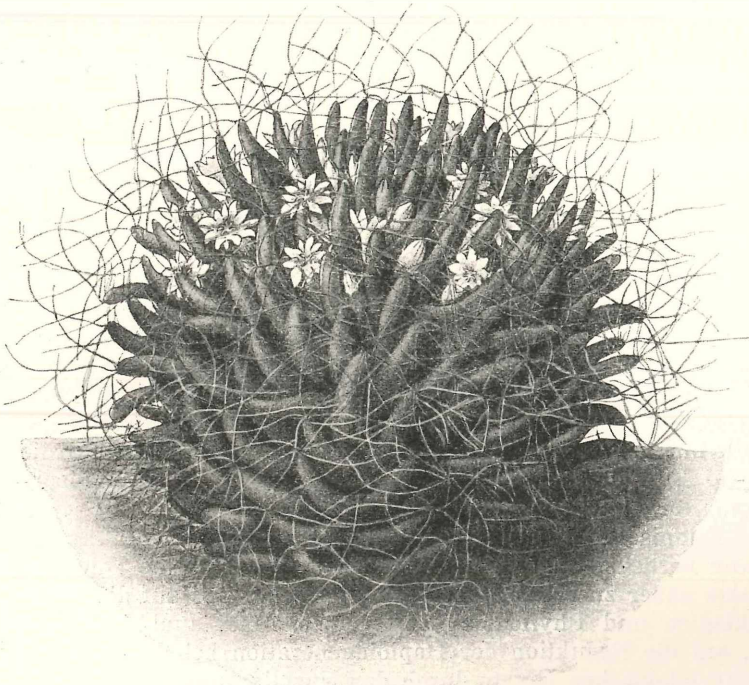


Fig. 1. *Neomammillaria camptotricha* (Dams.) Nach Gürke, Blüh. Kakt. Taf. 151 (als *Mammillaria camptotricha*)

Die Reduktion der Laubblätter läßt sich nun innerhalb der Familie der Kakteen schrittweise verfolgen.

Schon innerhalb der *Peireskieae* zeigt sich die Reduktion der Blätter bei der südamerikanischen *Maihuenia* Phil., bei der sie kurz und zylindrisch sind.

Innerhalb der *Opuntieae* finden wir noch relativ breite, flache Blätter bei *Quiabentia* Br. et R. und *Peireskiopsis* Br. et R., während bei den anderen Gattungen vielfach nur an Keimlingen und jungen Trieben noch kurze, zylindrische, bald abfallende Blätter zu finden sind.

Bei der dritten und größten Hauptgruppe der Kakteen, den *Cereeae* Br. et R., tritt die Reduktion der Blätter noch stärker hervor. Nur bei wenigen Formen sind noch an Keimlingen und jungen Trieben winzige Blätter nachweisbar, so nach A. BERGER bei *Rhipsalidanae*, *Epiphyllanae* und *Hylocereanae*, bei *Pfeiffera*-, *Acanthocereus*- und *Nyctocereus*-Arten, während alle anderen *Cereeae* die Laubblätter ganz eingebüßt haben. Selbst bei den Keimblättern nimmt die Reduktion immer mehr zu.

Die Irreversibilität bewirkt es nun, daß bei allen abgeleiteten Kakteen, also bei weitaus den meisten *Opuntieae* und bei allen *Cereeae* es niemals mehr zur Wiederentwicklung der reduzierten Laubblätter kommt, wenn auch in verschiedenen Formen der Oberflächenvergrößerung das Bedürfnis nach Vergrößerung der assimilierenden Flächen zum Ausdruck kommt, wenn auch bei manchen epiphytischen oder sonst waldbewohnenden Kakteen (*Rhipsalidanae*, *Brasiliopuntia* u. a.) Laubblätter ökologisch gewiß möglich wären.

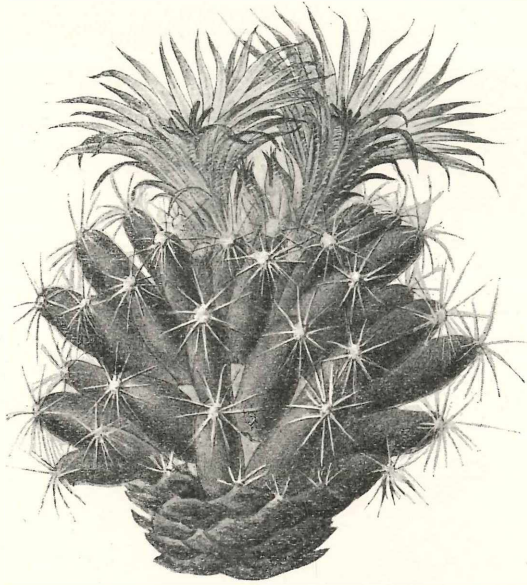


Fig. 2. *Neobesseya missouriensis* (Sw.) Br. et R. Nach Gürke a. o. O. Taf. 145 (als *Mammillaria Nuttallii*).

Die Tendenz der Oberflächenvergrößerung im Dienste der Assimilation führt vielmehr zur Flachsproßbildung, wobei zunächst die Flächen in bezug auf Areolenbildung und Bestachelung noch den zylindrischen Sprossen gleichen, dann zu Flachsproßbildungen mit randständigen Areolen, zu Flügel- und Rippenbildungen, zu Warzenbildungen, die schließlich durch Verlängerung und oberseitige Abflachung der Warzen geradezu blattähnlich werden. Dabei sind diese verschiedenen Arten der Oberflächenvergrößerung nicht Glieder einer Entwicklungsreihe, sie sind unabhängig voneinander sicher wiederholt entstanden, finden sich daher bei systematisch verschiedenen Gruppen.

Bei den Opuntieen entwickeln sich aus den Formen mit zylindrischen Achsen die bekannten Typen (*Opuntia* Mill., *Consolea* Lem., *Nopalea* Salm) mit scheibenförmigen, auf den Flächen noch mit Areolen besetzten Flachsprossen, durch Zwischenformen, welche zylindrische und flache Sprosse tragen (*O. Schickendantzii* Web., *aurantiaca* Lindl. u. a.) mit den zylindrischen Arten verbunden. Besonders auffallend ist die Flachsproßbildung bei

den Arten der Untergattung (SCHUMANN) bzw. Gattung (BERGER) *Brasilio-puntia* mit zylindrischen, ungegliederten Stämmen, an denen laubblattähnliche Flachsprosse an quirligen Ästen stehen.

Unter den Cereen ist es zunächst zur Ausbildung von Flachsprossen mit randständigen Areolen bei den *Rhipsalidanae* Br. et R. gekommen (*Rhipsalis*-Arten, so *Rh. platycarpa* [Zucc.] Pfeiff., *Rh. pachyptera* Pfeiff., *Rh. elliptica* Lindb. [Taf. XXXIII], *Rh. Houlettiana* Lem. u. a., *Schlumbergera* Lem., *Zygocactus* Schum. u. a.), welche vielfach geradezu an am Rande gezähnte oder gekerbte Laubblätter erinnern. Ebenso ist die Flachsproßbildung verbreitet bei den *Epiphyllanae* Br. et R. (*Disocactus* Lindl. [Taf. XXXIV], *Wittia* Schum., *Eccremocactus* Br. et R., *Epiphyllum* Haw.), wobei die Flach-



Fig. 3 *Ariocarpus retusus* Scheidw. Nach Schumann.

sprosse zumeist stielrund beginnen und sich dann ausbreiten. Unter den *Hylocereanae* Br. et R. finden sich dreikantige oder dreiflügelige, aber auch zweikantig-flache Sprosse. Sehr bemerkenswert ist die epiphytische *Deamia testudo* (Karw.) Br. et R., deren Sprosse dreiflügelig sind; zwei Flügel sind dem Tragaste angepreßt und fungieren wie Nischenblätter, der dritte Flügel erhebt sich senkrecht von der durch die beiden anderen Flügel gebildeten Fläche.

Bei der großen und vielgestaltigen Untergruppe der *Cereanae* Br. et R. tritt Flachsprossenbildung ganz zurück; die Tendenz der Oberflächenvergrößerung im Dienste der Assimilation führt vielmehr zu Rippenbildungen und durch Teilung der Rippen zu Warzenbildungen. An diese knüpft die Ausbildung eigenartiger Assimilationsorgane an, wie sich solche insbesondere in den Warzenbildungen der *Echinocacteeae* und vor allem der *Coryphanthanae* Br. et R. (= *Mammillarieae* Schum.) herausgebildet haben. A. BERGER ist gewiß im Rechte, wenn er die der Kugelgestalt sich nähernden Stammformen der beiden genannten Gruppen von den mehr minder säulenförmig verlängerten Stammformen der *Cereanae* ableitet; es ist verständlich, wenn die mit dieser Verkürzung verbundene Oberflächenverminderung nun einen Ersatz durch Vergrößerung der Warzen zur Folge hat.

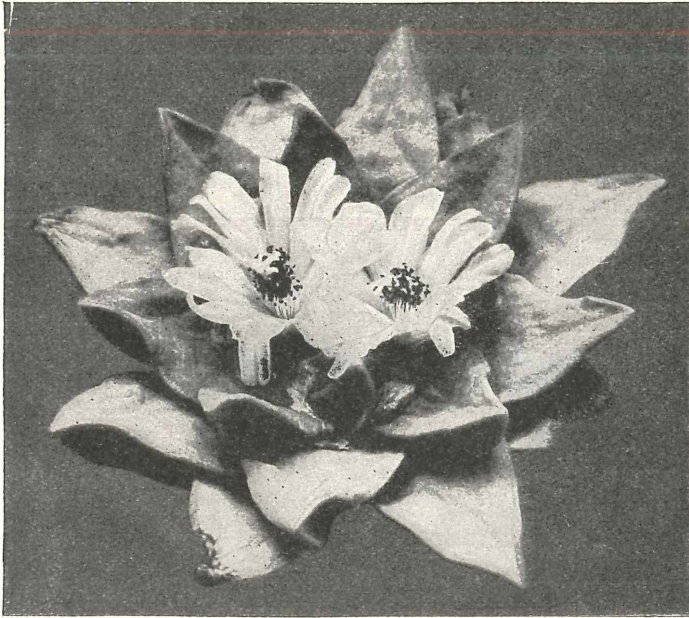


Fig. 4. *Ariocarpus trigonus* Schum. Nach Britton u. Rose III. Tafel IX als *A. retusus*.

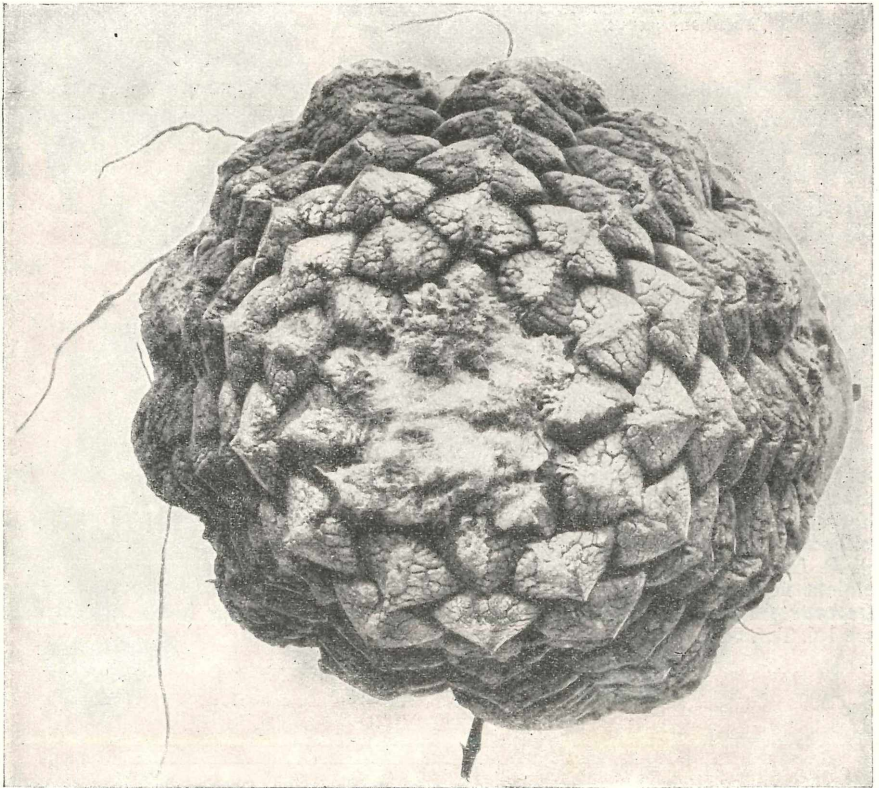


Fig. 5. *Roseocactus Lloydii* (Rose) Berg Nach R. Berger.

Viele Arten der Gattungen *Coryphantha* Lem., *Neomammillaria* Br. et R., *Dolichothele* Br. et R., *Neobesseyia* Br. et R. u. a. sind durch stark verlängerte, walzen- oder kugelförmige, grüngefärbte Warzen ausgezeichnet. Erwähnt seien von bekannteren Formen *Dolichothele longimamma* (P. DC.) Br. et R., *D. uberiformis* (Zucc.) Br. et R., *Neomammillaria camptotricha* (Dams.) Br. et R. (Fig. 1), *N. Brandegeei* (Coult.) Br. et R., *Neobesseyia missouriensis* (Sw.) Br. et R. (Fig. 2), *N. Wissmannii* (Hildm.) Br. et R., *Coryphantha Runyonii* Br. et R. u. a. m.

Die vollkommene Ausgestaltung der Warzen als Assimilationsorgane führt zu oberseits abgeflachten, geradezu laubblattartigen Gebilden. Solche finden wir bei verschiedenen Gattungen der Gattung *Echinocactanae*. Die Arten der Gattung *Ariocarpus*¹⁾ Scheidw. (Fig. 3 und 4, *A. retusus* Scheidw. und *A. trigonus* Schum.) haben dreikantige, besonders bei *A. trigonus* oberseits stark abgeflachte Warzen mit je einer winzigen, behaarten Areole am Ende, hinter der ein sehr kurzer, oft besonders im Alter nur angedeuteter, horniger Dorn steht. Mit Recht haben schon ältere Autoren (vgl. z. B. J. de SALM-DYCK, Caet. in horto Dyck. cultae ann. 1849, p. 77) die Pflanzen in nicht blühenden Zustände mit *Crassula* und *Aloë*-Arten verglichen, worin die große Ähnlichkeit der assimilierenden Warzen mit Laubblättern zum Ausdruck kommt. Von *Ariocarpus* ist in neuerer Zeit von A. BERGER wohl mit Recht die Gattung *Roseocactus* abgetrennt worden; sie umfaßt die Arten *R. fissuratus* (Engelm.) Berg., *R. Lloydii* (Rose) Berg. Fig. 5, *R. Kotschoubeyanus* (Schum.) Fig. 6. Bei diesen sind auch die Warzen oberseits blattartig abgeflacht, aber tief rinnig, mit der großen behaarten Areole in dieser Rinne.



Fig. 6. *Roseocactus Kotschoubeyanus* (Schum.).
Nach Gürke l. c. Taf. 52 a als *Ariocarpus Kotschoubeyanus*.

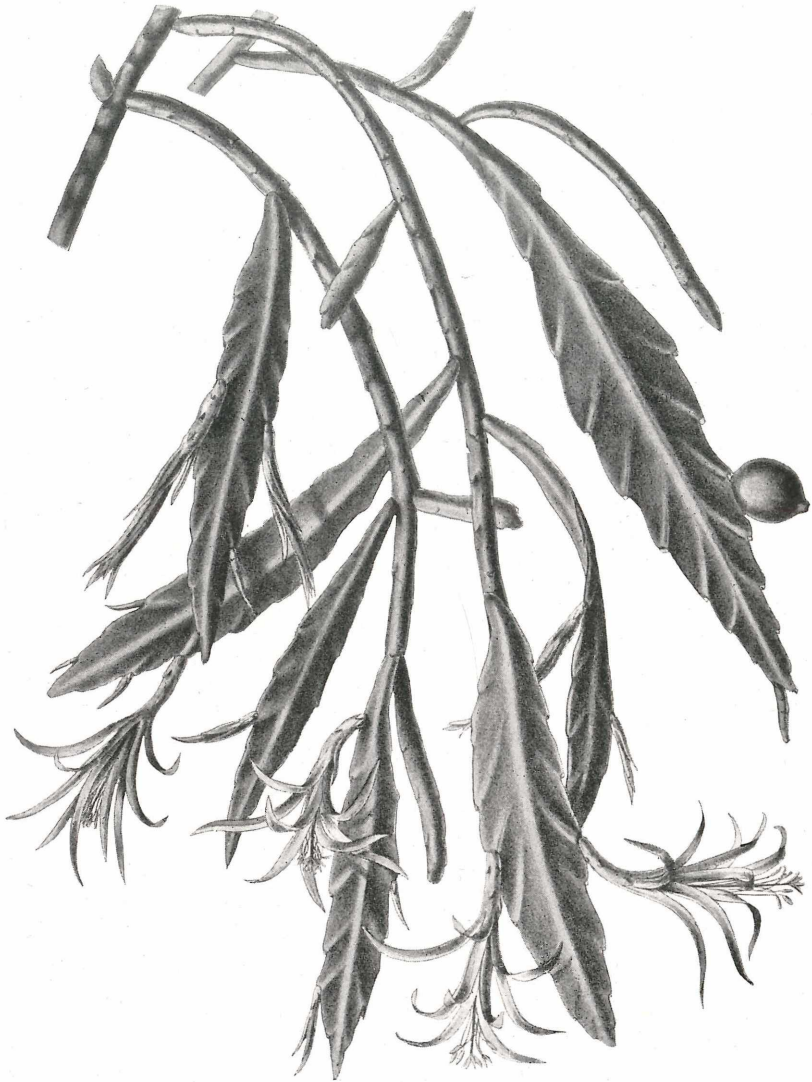
Ganz besonders auffallend ist die Ausbildung der Warzen als Assimilationsorgan bei der bekannten mexikanischen *Leuchtenbergia principis* Hook. (Taf. XXXV). Hier sind sie stark verlängert, dreikantig und oben abgeflacht; ihre Ähnlichkeit mit Blättern wird durch die Abfälligkeit im Alter noch erhöht.

Ganz besonders auffallend ist die Ausbildung der Warzen als Assimilationsorgan bei der bekannten mexikanischen *Leuchtenbergia principis* Hook. (Taf. XXXV). Hier sind sie stark verlängert, dreikantig und oben abgeflacht; ihre Ähnlichkeit mit Blättern wird durch die Abfälligkeit im Alter noch erhöht.

¹⁾ N. L. Britton und J. N. Rose zählen in ihrer großen Monographie III. p. 80 drei Arten der Gattung auf: *A. retusus*, *A. Kotschoubeyanus* und *A. fissuratus*. Abgesehen davon, daß dabei die Gattung *Roseocactus* inbegriffen ist, ist die Artumgrenzung zweifellos zu weit. Zu *Ariocarpus* im engeren Sinne gehört neben *A. retusus* sicher als zweite Art *A. trigonus*, dessen ältester Name allerdings *A. elongatus* (Salm-Dyck) sein dürfte; zu *Roseocactus* gehört außer *R. Kotschoubeyanus* und *R. fissuratus* noch *R. Lloydii* (Rose) Berg. Nach den Andeutungen Bergers a. a. O. gehört dazu vielleicht noch ein oder die andere Art, die ich nicht kenne. Der vielfach erwähnte *Ariocarpus furfuraceus* (Wats.) Thomps. ist nach der Abbildung in Report Miss. Bot. Gard. IX. Taf. 34 zweifellos identisch mit *A. trigonus* resp. *A. elongatus*.



Rhipsalis elliptica Lindb. Nach Gürke, Bl. Kakt. VIII. Bd. Taf. 104 (als *Rh. chloroptera* Web.)



Disocactus biformis Lindl. Nach Gürke a. a. O. Taf. 54 (als *Phyllocactus*).



Leuchtenbergia principis Hook. Nach Gürke.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Wettstein Richard

Artikel/Article: [Die Bildung von Assimilationsorganen bei Kakteen und die Erscheinung der Irreversibilität. 357-362](#)