

Misterul *Rhipsalis* – sau ziua cand cactusii au coborat din copac

de Dr. Phil Maxwell (1998)

“*Rhipsalis* este un gen extrem de specializat, putin probabil sa se fi dezvoltat in perioada mezozoica si in mod cert nu este originea restului familiei [*Cactaceae*] si nici macar inrudit de aproape cu stramosii ancestrali.” Benson 1982: 115

“Tribul *Rhipsalidinae* [*Rhipsalideae*] beneficiaza de o origine extrem de veche, ca nici un alt cactus. Ca ar fi un ‘derivat’ al acestora este pur si simplu imposibil.” Croizat 1961: 759

Introducere

Cu cativa ani in urma, in timp ce rasfoiam diverse carti intr-o librerie, am dat din intamplare peste o carte despre dinozauri pe care nu o mai observasem inainte. Cele mai multe carti despre dinozauri ma plictisesc nespun, aceasta insa avea niste ilustratii destul de atractive chiar daca un pic cam stilizate. Una in mod special mi-a retinut atentia – niste dinozauri care se tineau de sotii in apropierea unei *Opuntii*. Acest lucru m-a facut sa oftez, deoarece toata lumea “stie” ca in mezozoic nici vorba sa fi existat cactusi. Am inchis grabit cartea si am parasit libraria dar nu am reusit sa nu ma mai gandesc la acea ilustratie. In fond – daca artistul avea totusi dreptate? Nu exista evidente fosile ale cactusilor asa incat cum putem spune cu certitudine daca unii au fost sau nu contemporani cu dinozaurii? In fapt putem deduce multe lucruri despre filogenia (genealogia) organismelor fara a avea la dispozitie nici o evidenta fosila, asa cum sper sa arat in acest articol.

Cele mai multe carti sau articole despre cactusi mentioneaza faptul ca membrii acestei familii sunt raspanditi aproape in totalitate in America de Nord, Centrala si de Sud iar genul *Rhipsalis* care este foarte raspandit in padurile tropicale ale Americii de Sud si Centrale este prezent si in zone extinse ale Africii Centrale, Madagascar, Comore, Seychelles, Mascarenes si Sri Lanka. Este remarcabila zgarcenia cu care cele mai multe publicatii acorda spatiu – uneori chiar deloc – unei discutii despre prezenta genului *Rhipsalis* in “lumea veche”, sau daca o fac expediaza subiectul in graba, punand raspandirea pe seama pasarilor. Opinia lui Rowley (1978) este de departe mult mai critica decat cea a celor mai multi autori, dar este mult prea succinct expusa si neconcludenta. Benson (1982: 114-116) dedica mult mai mult spatiu acestei probleme decat alti autori si, desi nu accept concluziile sale, cel putin are meritul de a fi dezbatut ideile de baza mai detaliat. In orice caz cred ca este momentul sa privim din nou la aceasta problema, in lumina ideilor moderne ale biogeografiei istorice.

Cateva definitii

Biogeografia este, ca sa o spunem cat mai simplu cu putinta, stiinta care studiaza distributia organismelor (incluzandu-le aici si pe cele extinse). [Unii autori utilizeaza termeni ca “phyteogeografie” si “zoogeografie” pentru studiul plantelor si respective al

animalelor, dar ce ne facem cu fungi sau bacterii sau alte regnuri care nu sunt nici plante nici animale?] Biogeografia este impartita de obicei in doua discipline care cu certitudine nu sunt lipsite de orice conexiune dar exista tendinta de a fi studiate de biologi cu specializari distincte. Una este "biogeografia ecologica" care trateaza factorii ecologici care influenteaza numarul si tipurile de organisme care traiesc intr-o anumita zona – si are o ramura care studiaza "evolutia relatiilor dintre oameni si mediul ambiant" (Allanby – 1985). Aceasta trateaza in mod deosebit problemele "biodiversitatii" care ingrijoreaza in prezent si care incearca sa determine cate specii se pot mentine in zone [strict delimitate] ramase la dispozitia vietii salbatice si alte aspecte similare.

Desigur ca nu doresc sa diminuez importanta biogeografiei ecologice, dar interesul meu se indreapta spre cealalta ramura – "biogeografia istorica" – care incearca sa explice cum reusesc organismele sa aiba aria de raspandire pe care o au si prin extensie si de ce grupuri extinse au avut o distributie particulara. Este un studiu de importanta fundamentala in teoria evolutionara, chiar daca a fost minimalizat de unii biologi contemporani.

Putina istorie

Explorarea stiintifica a planetei de catre europeni a demarat abia in secolul 18 - chiar daca diversele expeditii nu erau in totalitate lipsite de scopuri comerciale, politice sau militare. Mai inainte de aceasta putini biologi s-au gandit in mod serios la biogeografie – plantele si animalele traiau acolo unde le crease Dumnezeu sau unde s-au raspandit dupa debarcarea din arca lui Noe. In orice caz a devenit evident destul de repede faptul ca organismele nu se gasesc la intamplare in diversele zone ale globului. De ce, spre exemplu, se gasesc atatea marsupiale in Australia si Noua Guinee si in America de Sud dar, cu exceptia oposumului cu marsupiu [oposumul virginian = *Didelphis marsupialis*] in America de Nord, in nici o alta parte a lumii? Plantele au si ele uneori o distributie stranie, un exemplu elocvent fiind *Nothofagus* (fagul austral) care se gaseste in Noua Zeelanda, Tasmania, Noua Caledonie si America de Sud. Studiul fosilelor (paleontologia) a inceput sa fie luata in serios pe la sfarsitul secolului 18 si nu a reusit decat sa sporeasca confuzia, deoarece a devenit repede evident faptul ca anumite grupe de plante si animale au avut in trecut o repartitie mult diferita de cea din zilele noastre.

Ceea ce s-a dovedit a fi fost pana la urma cea mai importanta expeditie de explorare intelectuala nici macar nu a avut pretentia ca era facuta in scopuri stiintifice. Desigur ca este vorba de expeditia efectuata de HMS Beagle in 1831 – 1836, al carei scop a fost cartografierea cat mai exact cu putinta a coastelor Americii de Sud – de interes major pentru Royal Navy. Charles Darwin a fost invitat sa participe la aceasta expeditie [in calitate de medic] mai mult pentru a-i tine companie capitanului Robert Fitzroy (devenit ulterior, intre 1843 si 1845 guvernator al Noii Zeelande). Darwin a plecat in expeditie cu doua componente majore ale bagajului sau intelectual – fixitatea speciilor si o viziune statica a geologiei. Una din cartile luate cu el in aceasta expeditie a fost "Principles of Geology" a lui Charles Lyell, una din cele mai influente lucrari stiintifice ale secolului 19.

In Patagonia el a descoperit scheletul unui lenes gigant si s-a mirat cum a fost cu putinta ca un astfel de animal de o marime considerabila sa devina extinct in vremuri atat de recente. El a colectat si cactusi, inclusiv o planta descrisa ulterior sub numele de *Opuntia darwini*, dar in general a fost mai putin interesat de plante si mai mult de animale si de geologie. Experientele sale din Galapagos – al carei guvernator i-a spus ca doar privind o broaca testoasa poate spune din ce insula a arhipelegului provine – l-au convins sa abandoneze ideea foarte raspandita a fixitatii speciilor si sa formuleze teoria evolutiei speciilor prin selectie naturala.

Oricum, Darwin n-a pus niciodata la indoiala in mod serios stabilitatea geologica. Geologii secolului 19 desigur ca nu puteau nega evidenta miscarilor verticale ale scoartei terestre (in principal cutremurele si prin extensie si formarea muntilor), dar considerau ca continentele au ramas relativ in aceeasi pozitie in toate epocile. Acest lucru a creat o serie de probleme biogeografilor in secolul 19 si ulterior. Adeptii stabilismului aveau practic doar trei optiuni la dispozitie.

In primul rand exista ideea ca actualele bazine ale oceanelor erau ocupate de uscat care, din motive necunoscute, s-a scufundat. Oceanografii au cautat in zadar dovezi in sprijinul ideii unor portiuni de uscat scufundate, acest lucru nu a speriat insa pe sustinatorii ipotezelor extreme ale continentelor disparute cum ar fi Atlantida si Mu.

In al 2-lea rand a existat ipoteza unirii continentelor prin puncti terestre care au permis animalelor si plantelor sa se disperseze (sa “migreze”) mai inainte ca aceste puncti terestre sa se scufunde. Desigur ca nu era o idee absurda – exista o astfel de punte intre America de Nord si cea de Sud si de asemenea ramasitele alteia intre nord-vestul Americii de Nord si nord-estul Asiei. In orice caz nu au existat nici un fel de dovezi in sprijinul celorlalte “puncti” despre care biologii sustineau ca ar fi existat.

A 3-a abordare ignora in totalitate explicatiile geologice si sustine ceea ce a devenit cunoscut ca distributie disjuncta – adica dispersia pasiva a organismelor cu ajutorul vanturilor sau a curentilor oceanici sau cu ajutorul altor organisme cum ar fi pasarile. Acest lucru este cunoscut indeobste sub numele de “dispersia prin salt” sau “dispersia cu raza lunga”. Desigur ca nici aceste ipoteze nu sunt abordari nerezonabile – exista mult seminte care s-au adaptat in mod natural pentru a fi raspandite cu ajutorul vanturilor la distante considerabile si de asemenea exista si mici moluste bivalvulare de apa dulce care se ataseaza de picioarele pasarilor de apa. Marile vertebrate terestre reprezentau pentru adeptii acestei teorii o provocare mai mare, dar acest lucru nu a putut opri dispersionistii mai extremi sa gaseasca imediat si solutia – animalul favorit a plutit in deriva pe resturi de vegetatie purtate de curenti oceanici pe trasee foarte convenabile. In acest mod – in acceptiunea unora – au ajuns in Galapagos testoasele gigantice si stramosii iguanelor marine si terestre. Cu cativa ani in urma un un documentar produs de un post TV local a utilizat o explicatie similara pentru a justifica prezenta iguanelor in Fiji – stramosilor acestora li s-a permis sa pluteasca in deriva pe resturi de vegetatie cale de cateva mii de kilometri traversand Pacificul venind tocmai din America de Sud! Darwin insusi a pierdut foarte mult timp punand seminte diverse in apa sarata pentru a vedea cat timp ar putea petrece acestea in oceane mai inainte de a da peste pamant fertil. Semintele au in genere o coaja destul de dura dar cele mai multe ori se imbiba destul de rapid [si isi pierd fertilitatea]. [Semintele de *Nothofagus* fac parte din aceasta a 2-a

categoriei]. Dispersionistii admit destul de lejer faptul ca cele mai multe din procesele si scenariile create de ei sunt extrem de improbabile dar sustin in acelasi timp cu tarie faptul ca daca acorzi suficient timp orice devine posibil – nu este inasa o argumentatie prea satisfacatoare. Teoria dispersionista este denumita uneori si biogeografia “centrelor de origine” – o specie evolueaza un timp intr-un spatiu bine definit dupa care este dispersata in numeroase locatii indepartate.

Desigur ca exista o alternativa foarte viabila la stabilismul geologic. Povestea ar fi trebuit sa fie familiara deja – cum meteorologul german Alfred Wegener a propus ideea derivei continentelor in 1912, in parte pentru a explica similitudinea formei dar si a structurii geologice a coastelor Atlantice ale Americii de Sud si Africii; cum a fost ridiculizat de catre cei mai multi geologi timp de cinci decenii, pana pe la mijlocul anilor '60, cand cativa geofizicieni inspirati au venit cu ideea expansiunii fundului oceanelor si mai tarziu cu teoria placilor tectonice, toate acestea petrecandu-se spre imensul disconfort al geologilor traditionalisti. Desigur ca lucrurile nu au fost chiar atat de simple – in fapt a existat un nucleu de geologi din emisfera sudica care au tinut in viata teoria lui Wegener – printre acestia numarandu-se si Alexander du Toit in Africa de Sud, Warren Carey si neo zeelandezul prin nastere Lester King in Australia si John Bradley in Noua Zeelanda. In Marea Britanie a fost Arthur Holmes – cel care a venit cu un model mecanic al derivei continentelor. Dar acesti geofizicieni erau mentionati mai ales in legatura cu faptul ca “dovada” derivei continentelor este imposibil de produs. Teoria aceasta a avut priza mai ales in emisfera sudica deoarece aici si dovezile in sprijinul ei au fost mult mai evidente. Conceptul continentului originar Gondwana si a faramitarii sale in mai multe etape a fost piatra de hotar a acestei noi teorii. Este demn de mentionat faptul ca unii biologi au sesizat imediat imensele implicatii ale teoriei derivei continentelor, cu mult mai inainte ca teoria sa devina larg acceptata. Unul dintre acestia, relevant pentru subiectul abordat, este botanistul american W. H. Camp care a publicat in 1948 un articol in jurnalul Gradinii Botanica din New York intitulat "*Rhipsalis* - and plant distributions in the Southern Hemisphere" in care punea in mod expres distributia acestui gen pe seama derivei continentelor. Un alt sustinator timpuriu si ardent al ideii ca *Rhipsalis* este un gen gondwanic a fost Croizat (1952:362 – citat de Hunt 1967:433).

O scurta digresiune

Chiar daca este o abatere de la subiect, trebuie sa spun cateva cuvinte despre unul dintre cei mai controversati biologi ai secolului 20 – mai sus mentionatul Leon Croizat. Trebuie sa fac acest lucru pentru ca a fost ignorat de catre istoria oficiala a biologiei de prea mult timp si cred ca a venit vremea sa fie reevaluat. Informatiile biografice care urmeaza sunt preluate din Hull (1988).

Croizat s-a nascut in 1894 in Torino, Italia din parinti francezi, care s-au despartit pe cand Leon avea numai 6 ani si si-a petrecut prima jumatate a vietii sale in saracie. El a emigrat in 1923 in SUA unde a trait o vreme din vanzarea de desene si acuarele pana la crahul bursier din 1929. Atunci s-a mutat la Paris dar descoperind ca viata de artist sarac este mult mai nesatisfacatoare acolo s-a reintors la New York. Intr-un tarziu a fost angajat ca asistent tehnic al directorului de la Arnold Arboretum din Harvard. Acest aspect este de un real interes pentru cactofili deoarece multe din articolele sale de

inceput trateaza despre plante succulente si au fost publicate in special in "American Cactus and Succulent Journal". A publicat in 1934 si o brosură de 141 de pagini intitulata "De *Euphorbio antiquorum atque officinarum*" (Un studiu despre *Euphorbiile* aflate de multa vreme in cultivatie), carte care se pare ca a fost publicata privat si care este inasa nesemnificativa prin comparatie cu ce avea sa urmeze. [De mentionat ca el a propus genul *Navajoa* in 1943]. A avut inasa temeritatea si nesabuinta de a publica un articol extrem de critic in care ataca pe unul din botanistii de marca de la Kew – motiv pentru care a si fost concediat. Acest eveniment a lasat o pata disproportionat de mare pe CV-ul sau si l-a urmarit toata viata. A emigrat in Venezuela si a avut diverse slujbe academice marunte – evident tot in domeniul botanic - intre 1947 si 1952; a divortat de prima sotie pentru a se insura cu o refugiata de origine ungara care in final a ajuns proprietara celei mai importante firme de amenajari horticole [landscaping] din Caracas. Acest lucru a avut implicatii foarte importante deoarece lucrarile sale majore, incluzand "Panbiogeography" (3 volume masive) "Principia botanica" (2 volume) si "Space, Time Form: the Biological Synthesis" au fost publicate privat. Aceste carti insumand multe mii de pagini nu sunt destinate unui cititor delicat – in fapt este necesar sa fie mentionat faptul ca atacurile vitriolate la adresa oponentilor sai au indepartat multi cititori. Atitudinea generala fata de Croizat a fost deteriorata si mai rau de catre unii din discipolii sai – multi dintre acestia fiind din intamplare neo-zeelandezi – care nu au facut decat sa adopte aceleasi tactici. Croizat, care a murit in 1982, a impus inasa un mare adevar prin sloganul "pamantul si viata au evoluat impreuna".

Pentru Croizat marea revelatie s-a produs in timp ce marca pe o harta a lumii zonele de distributie a unor organisme apropiate (de exemplu membri ai aceluiasi gen). El a observat ca modele de distributie similare (numite de el "tracks") au rezultat in mod surprinzator pentru grupuri foarte indepartate si disparate, indiferent ca era vorba de copaci, soparle sau insecte. Concluzia la care a ajuns – si care este cea mai putin cotroversata din toate concluziile la care a ajuns – este ca dispersia acestor organisme nu este rezultatul hazardului ci este doar reflectarea unei cauze mult simple care a stat la baza ei. Organismele care aveau o arie de distributie la scara mai larga pareau a avea si o origine mult mai indepartata in timp. El nu a exclus si posibilitatea dispersiei datorita hazardului, dar i-a rezervat acestuia doar un rol minor, care putea fi invocat in momentul in care apareau exceptiile – destul de rare dealtfel. Cele mai multe animale sau plante au in fapt o capacitate de dispersie limitata. In 1974 Croizat a publicat o lucrare in colaborare cu doi biologi de la American Museum of Natural History, Gareth Nelson si Don Rosen, intitulata "Centers of Origin and Related Concepts". Era o critica a scenariilor dispersioniste raspandite in lume si a lansat ceea ce este denumit de obicei "vicariance biogeography" (1) – datorate unor cauze indirecte – in acest caz deriva continentelor. Aceasta teorie afirma faptul ca dupa aparitia unei specii noi aceasta se raspandeste rapid in toate zonele adiacente – singura limitare fiind caracteristicile sistemului ecologic. Orice alta distributie disjuncta deriva exclusiv din vicariantia, fragmentand zona de raspandire initiala datorita unor procese climatice, geografice sau geologice. La scara mica acest lucru se poate datora modificarii albiei unui rau, inaltarii unui munte sau prabusirea unor zone de coasta care conduce la aparitia unor insule (ca de exemplu Marlborough Sounds). La scara cea mai larga este cauzata de deriva continentelor. Lucrarea a aparut exact cand trebuia – existenta placilor tectonice fusese deja acceptata la inceputul anilor '70 de majoritatea oamenilor de stiinta – cu toate acestea s-a dovedit a fi foarte controversata. O imensa implicatie a acestei teorii este

faptul ca – independent de alti factori – cel mai raspandit membru al unui grup de organisme cu posibilitati de dispersie limitate este si cel mai vechi membru al acestui grup.

Croizat s-a delimitat ulterior de afirmatiile facute in lucrarea comuna cu Nelson si Rosen, pretinzand ca tipul specific de biogeografie, pe care el o denumea “panbiogeografie” nu este identica cu biogeografia vicarianta. In fapt biogeografia vicarianta se concentreaza asupra continentelor, in timp ce panbiogeografia priveste bazinele oceanice ca fiind determinante. Croizat a subliniat faptul ca marginile continentelor aveau cel putin in cateva cazuri o structura compozita, care pare sa se fi acumulat in perioade mari de timp si care au retinut biosfere cu caracteristici distincte. Un bun exemplu este coasta pacifica a Americii de Sud. In anii '80 geologii au venit cu conceptul de “terrane”. Cercetari efectuate in Alaska au evidentiat faptul ca o zona extrem de intinsa (denumita “Wrangelia”) pare a avea o istorie geologica extrem de diferita de formatiuni geologice adiacente. A fost sugerat faptul ca “Wrangelia” s-a format la mare distanta (cateva mii de kilometri) de pozitia ei actuala si ca a fost alipita formatiunilor adiacente cu mult mai tarziu. S-a stabilit ulterior faptul astfel de “terrane” similare – exotice si suspecte in acelasi timp – sunt foarte raspandite – mai ales in Pacific. Conceptul “terranelor” a devenit intre timp parte componenta a geologiei ortodoxe, iar adjectivele folosite initial au fost de mult abandonate. Se considera ca Noua Zeelanda este formata din mai multe “terrane” alipite unui nucleu continental de foarte mici dimensiuni.

Problema *Rhipsalis*

Acum ca am prezentat problemele de fundal, haideti sa aruncam o privire la *Rhipsalis*. Plantele *Rhipsalis* care se gasesc in afara Americii sunt inrudite foarte indeaproape cu *Rhipsalis baccifera* (J.S. Mueller) Stern [multa vreme cunoscuta si prin sinonimul *R. cassutha* (sau *R. cassutha*) Gaertner]. In fapt Barthlott & Taylor (1995: 63-65) considera ca *Rhipsalis baccifera* este o specie politipica pe care o subdivid in 6 subspecii diferite, incluzand:

- *R. baccifera subsp. baccifera* (Caraibe, estul Mexicului, Florida, America Centrala si nordul Americii de Sud, continuand spre sud pana in nord-estul Braziliei)
- *R. baccifera subsp. mauritiana* (De Candolle) Barthlott (Africa tropicala, Madagascar, Mascarenes, Comores, Seychelles si Sri Lanka)
- *R. baccifera subsp. erythrocarpa* (K. Schumann) Barthlott (Africa de Est)
- *R. baccifera subsp. horrida* (Baker) Barthlott care este cunoscuta numai in Madagascar.

[Doar aceste 4 subspecii sunt interesante in contextul acestui articol deoarece toate celelalte subspecii se intalnesc numai in America de Sud]. Ele nu justifica aceasta clasificare si prefer sa tratez aceste “subspecii” ca specii distincte fie si numai pentru a evita denumiri trinominale incalcite. In fapt *Rhipsalis mauritiana* este tetraploida (adica are dublul numarului normal de cromozomi – care este 22 in acest grup) in timp ce *Rhipsalis baccifera* include atat forme diploide cat si forme tetraploide; conform lui Barthlott & Taylor (1995:64) prima mai difera si prin “caracteristici micromorfologice

ale epidermei si au in general fructele mai mari”. *Rhipsalis horrida* poate fi fie tetraploida fie octoploida (adica are de 4 ori numarul normal de cromozomi) si difera prin faptul ca plantele adulte formeaza tulpini cu coaste si au spini care seamana mai mult cu peri.

Referitor la distributia *Rhipsalis* au fost concepute scenarii care pot fi grupate in 3 categorii. Acestea sunt: (a) introducerea de catre oameni, (b) dispersie la distante mari datorita unor procese naturale si (c) separarea datorita existentei unor bariere geografice.

a) Introducerea de catre oameni

In general se asuma ca fiind certa efectuarea dispersiei in perioada post-columbiana (adica in ultimii 500 de ani), intrucat nu exista nici o evidenta a faptului ca indienii amazonieni ar fi traversat candva Atlanticul (sau ca populatii africane ar fi facut calatorii in Brazilia si retur). Benson (1982: 115) a luat in seama aceasta posibilitate destul de serios pentru a o discuta relativ detaliat si comentand: “*Rhipsalis* este atat o planta foarte frumoasa cat si o curiozitate, este o planta succulenta epifita, lipsita de frunze si leganandu-se gratios atarnata de ramurile copacilor, de buturugi sau faleze stancoase. A fost printre primele plante care au captat atentia exploratorilor din zonele tropicale”. [Chiar asa sa fi fost? – Benson nu fundamenteaza afirmatia]. El a continuat prin a sugera ca: “este cea mai raspandita si abundenta in America Latina si cultivata in toata lumea, scaparea ei din cultivatie in doua zone extrem de diferite si de separate ale hemisferei estice tropicale si dispersia rapida in continuare par extrem de plauzibile. *Rhipsalis baccifera* ar fi putut invada zone instabile sau chiar paduri endemice cu usurinta. Fructele mici, carnoase si mucilaginoase ale *Rhipsalis* sunt mancate sau purtate in cioc, agatate de labe, incurcate in penele atat a pasarilor migratoare cat si a pasarilor nemigratoare iar raspandirea acestui gen din cultivatie in padurile inconjuratoare este extrem de posibila. Sunt aproape 5 secole in care acest lucru s-ar fi putut produce.”

Desigur ca exista numeroase exemple de plante sau animale care invadeaza habitaturi indigene – neo-zeelandezii nu trebuie sa caute prea mult astfel de exemple in jurul lor. In orice caz Benson face o serie de presupuneri care nu sunt documentate. Una dintre ele este faptul ca *Rhipsalis baccifera* este cultivata universal. Exista o dovada a faptului ca *Rhipsalis* de origina Americana a fost cultivata vreodata in vestul Africii anterior secolului 20? Dar Madagascar? Ce se poate spune de Comores, Mascarenes, Seychelles si Sri Lanka – cele mai multe la mare distanta de traseele navale obisnuite? *Rhipsalis baccifera* este mai degraba o planta stearsa si banala cu flori mici si fructe albe, in mod cert nu a fost o preferata a cultivatorilor. [Nici in prezent nu pare a fi preferata crescatorilor – cele mai multe carti populare despre cactusi abia mentioneaza *Rhipsalis* si daca totusi o fac sunt ilustrate alte specii]. Candidati mult mai seriosi pentru cultivare in masa ar fi putut fi specii cu flori care capteaza atentia – cum ar fi *Rhipsalis grandiflora* ori *Rhipsalis megalantha*.

Si este o perioada de 5 secole suficient de lunga pentru a permite unei plante epifite sa se raspandeasca in toata Africa tropicala (la distanta de 3,500 km)? In fapt timpul avut la dispozitie este cu mult mai redus daca tinem seama de faptul ca raspandirea plantei in emisfera estica este cunoscuta de mai bine de 170 de ani. Problema reala este in seama faptul

ca *Rhipsalis* din Lumea Veche nu este identica cu *Rhipsalis baccifera* tipica si ca exista motive intemeiate pentru a le considera specii diferite.

Mai exista o varianta a dispersiei datorate omului pe care doresc s-o mentionez numai pentru ca este rizibila. Nu stiu cine a facut primul afirmatia, dar aceasta este repetata din cand in cand, chiar si numai pentru a rade de ea (de exemplu Rowley 1978: 5). Se sugereaza faptul ca marinari cuprinsi de dorul de casa foloseau planta ca un substitut al vascului in calatoriile pe mare mai lungi; Rowley constata ca exista o asemanare extrem de superficiala intre *Rhipsalis baccifera* si vascul obisnuit. [Rowley nu mentioneaza nationalitatea marinarilor mitici, dar Cullmann, Götz & Gröner (1986: 49) afirma ca ar fi fost englezi.] Te crucesti numai la gandul ca marinarii au agatat *Rhipsalis* de usile cabinelor lor, dar fiind marinari sunt desigur in stare de orice. In acest caz marea problema este larga raspandire a *Rhipsalis* in locuri ca Africa Centrala, departe de orice port sau in insule minuscule cum ar fi Comores si ca sunt implicate diverse entitati taxonomice distincte (posibil chiar specii diferite).

b) Dispersia datorita pasarilor sau a derivei

Cea mai populara explicatie – ghidandu-ma dupa cartile avute de mine la dispozitie – este ca pasarile au dispersat semintele de *Rhipsalis* dincolo de Atlantic in Africa iar mai apoi in Madagascar, Comores, Seychelles, Mascarenes si Sri Lanka. Aceasta teorie are o plauzibilitate superficiala – uneori pasari australiene sunt literalmente suflate de vant peste Marea Tasmaniei pana in Noua Zeelanda cale de 1,700 de km, dar nu a existat nici cea mai mica dovada ca au adus si seminte. (2) Unul din cei care au sustinut in mod explicit faptul ca distributia disjuncta a *Rhipsalis* se datoreaza transportului la mari distante cu ajutorul pasarilor a fost R. Roland-Gosselin a carui lucrare originala a aparut in 1912 dar a fost republicata in 1947. Anthony (1948, citat de Benson 1982: 115) a sustinut aceasta teorie intr-o lucrare aparuta in acelasi numar al Journal of the New York Botanical Gardens cu articolul lui Camp. Idei similare s-au inmultit – invariabil cu foarte putine sau chiar fara comentarii critice – prin numerosi autori in anii care au urmat, desi Benson (1982: 115) a fost laudabil de precaut atunci cand a comentat: “raspandirea prin intermediul pasarilor este o explicatie oarecum plauzibila, dar nu exista nici o dovada ca este si cea corecta”. Cel mai important cunoscator al genului, Wilhelm Barthlott (1979: 23), sustine ca “este de presupus ca pasari migratoare sa fi adus seminte in Africa de Vest, acum cateva mii (sau poate chiar milioane) de ani in urma iar plantele s-au raspandit de aici in continuare”. In excelenta lor carte "The Cactus Primer" Gibson & Noble (1986: 250) mentioneaza faptul ca unii biogeografi au subliniat ca distributia *Rhipsalis* este o dovada a derivei continentale si continua:

“Acest exemplu a fost discreditat in permanenta de biologi care au sustinut ca specia in cauza, *Rhipsalis baccifera*, este foarte raspandita in Lumea Veche deoarece pasarile se hranesc cu fructele mici, albe si lipicioase iar apoi depun semintele impreuna cu fecalele lor la mari desitante de locul unde acestea au fost mancate.”

Doua lucruri sunt de spus in legatura cu aceasta. In primul rand faptul ca *Rhipsalis* din Lumea Veche nu este identica cu *Rhipsalis baccifera* (vezi mai sus). Celalalt aspect este legat de faptul ca Gibson si Nobel nu dovedesc documentat eficienta cu care pasarile ar putea raspandi semintele de *Rhipsalis baccifera* la mare distanta. Ce trebuie inteles prin

“mare distanta” – 10 km, 50 de km sau poate 1,000 de km? Eu as fi foarte curios sa aflu daca au fost efectuate in realitate experiente care sa poata raspunde la aceasta intrebare. Rowley (1978: 4-5) a fost unul din putinii botanisti care au dedicat ceva mai mult de doar cateva vorbe referitor la problema *Rhipsalis* – el a mentionat existenta a trei posibilitati si a continuat spunand ca “Roland-Gosselin a acceptat cu prea multa usurinta faptul ca pasarile sunt agentul responsabil” pentru prezenta sa in Lumea Veche, dar nici nu s-a pronuntat ferm in favoarea uneia sau alteia din ipoteze.

Prima dificultate pe care o intampina orice scenariu dispersalist este gasirea unui vector adecvat. Desigur ca exista o puzderie de pasari migratoare, dar marea majoritate zboara dealungul meridianelor (nord - sud si inapoi). In fond ele pleaca in cautare de hrana si conditii bune pentru cuibarit, parasind emisfera nordica in timpul iernii pentru a beneficia de avantajul verii australe si viceversa. In linii mari acesta este genul de migratie pe care il cautam. Unele pasari oceanice, albatrosii de exemplu, zboara in cele mai diverse directii, mai mult sau mai putin longitudinale, dar nici una nu a fost descrisa ca mancand fructe si cu atat mai putin fructele unor plante epifite crescand prin paduri tropicale. De dragul dezbaterei sa ne imaginam insa o pasare fructofaga mancand fructele *Rhipsalis* undeva prin Brazilia, indeajuns de aproape de tarm. Aceasta pasare este purtata de o furtuna extrem de puternica peste Atlantic (pe o distanta minima de aproape 3,000 de km) fara a elimina semintele ingerate, aterizeaza intr-o padure tropicala in Africa de Vest si defecheaza (sau regurgiteaza) prompt semintele in locul cel mai favorabil germinarii. Dupa un anumit timp acestea germineaza, alte pasari mananca alte fructe si disperseaza alte seminte pana cand *Rhipsalis* devine o prezenta stabila in padurile tropicale umede din Africa de Vest si sunt raspandite mai apoi in intregul continent pana la coasta estica. Intregul proces se repeta si *Rhipsalis* colonizeaza astfel Madagascar, Comores, Mascarenes, Seychelles si Sri Lanka. Chiar daca ignoram faptul ca *Rhipsalis* din Lumea Veche difera de cea din America, nu este greu de inteles cat de improbabil este acest scenariu; daca prezenta *Rhipsalis* in afara Americii s-ar fi rezumat doar la Africa de Vest, ipoteza ar fi putut fi plauzibila intr-o anumita masura, dar prezenta acesteia in atatea alte locuri necesita repetarea la nesfarsit a unui eveniment si asa extrem de improbabil. [Ca o alternativa sa presupunem ca semintele au ramas lipite un timp de pene sau de etichetele acestora – desi pasarile consuma timp si energie incredibile pentru curatirea lor in scopul de a-si imbunatati aerodinamicitatea. Problema este insa aceeaasi – procesul ar trebui repetat de mult prea multe ori]. Desigur ca Atlanticul a fost in trecut cu mult mai ingust – Africa si America de Sud au inceput sa se separe cu circa 130 de milioane de ani in urma, dar daca dispersia asistata de pasari s-ar fi putut petrece pe cand ele erau mai apropiate, cand anume ar fi putut avea loc? Cand erau la 1,000 de km distanta, la 500 sau doar la 50? Dar de ce nu atunci cand inca mai erau lipite?

Mai este un aspect al acestui scenariu care nu a fost, din cate stiu eu, clarificat. O pasare care zboara (sau este purtata de vant) peste Atlantic ar fi avut avantajul unei “tinte” mari, n-ar fi putut evita in nici un fel aterizarea pe coasta vestica a Africii (presupunand ca ar fi supravietuit dupa parcurgerea unei asemenea distante). Madagascar este cu mult mai mica decat Africa, dar se gaseste la numai 425 km de coasta africana, o dispersie asistata de pasari peste canalul Mozambic nu este lipsita de plauzibilitate. [Este demn de mentionat faptul ca pana la sosirea omului (probabil cu mai putin de 2,000 de ani in urma) Madagascar era patria unui hipopotam pitic. Prezenta lui sugereaza fie ca

stramosii lui au inotat traversand canalul pe cand acesta era cu mult mai ingust, fie ca a existat o efemera punte terestra cu Africa in trecut]. Sunt celelalte locatii ale *Rhipsalis* care dau batai de cap si sunt o reala problema pentru teoria dispersiei prin pasari. Sa ne referim mai intai la Comores, un arhipeleg minuscul la 300 km est de Mozambic. Cu siguranta nu este o tinta prea notabila pentru orice pasare care se incumeta sa zboare spre est deasupra Oceanului Indian. Acelasi lucru se poate spune si despre Mascarenes (Mauritius si Reunion), situate la 850 km est de Madagascar si despre Seychelles care sunt la 1,800 km est de Kenia si la 1,200 de km nord-est de extremitatea nordica a Madagascarului. Sri Lanka este cu mult mai mare decat aceste insulite, dar are dezavantajul ca este aruncata la 3,600 km nord-est de Madagascar. (3)

Si asta nu este tot – o alta intrebare trebuie pusa – de ce dintre toti cactusii care au fructe zemoase (si sunt potential atractive pentru pasari) a trebuit sa fie tocmai *Rhipsalis* cea care sa aibe o atat de vasta raspandire? Gibson si Nobel, citati mai sus pentru inclinatia pe care ei considera ca o au pasarile vizavi de fructe, continua doua pagini mai tarziu (1986: 252): “desi in general cactusii au fructe zemoase, dispersia la mare distanta a celorlalte triburi de *Cactaceae* nu a fost la fel de eficienta, facand ca acestea sa-si limiteze aria de raspandire la zone intra-continentale sau chiar un singur continent”.

Chiar! Comentariile lui Croizat sunt foarte relevante in mod particular pentru acest subiect: “ramane de vazut de ce “dispersia ocazionala” nu aputut umple cu *Rhipsalidinae* intreaga zona andina, unde cu certitudine nu lipsesc si habitaturi care sa fie adecvate” (Croizat 1961: 759).

Daca ar fi sa existe un cactus pentru care sa fie plauzibila dispersia cu ajutorul pasarilor – atunci acesta este cu siguranta *Melocactus*. Unele specii cresc din abundenta in proximitatea coastelor marine si desigur ca mai au si fructe nu numai foarte zemoase dar si colorate atragator – de aceea probabilitatea ca acestea sa fie mancate de catre pasari se poate presupune ca este mai mare.

O alternativa la dispersia cu ajutorul pasarilor este plutirea impreuna cu vegetatie spalata in mare de furtuni puternice. Aceasta teorie a captat mult mai putin atentia decat teoria dispersiei cu ajutorul pasarilor, desi Benson (1982: 115) crede ca “*Rhipsalis* ar putea, mai mult decat orice alta planta, sa stea agatata de un trunchi de copac sau de ramurile acestuia deasupra apei”. Da, poate – dar cred ca este atat de putin probabil!

In price caz – si Benson admite asta – nu exista nici un curent marin capabil sa transporte *Rhipsalis* in Madagascar, ca sa nu mai complicam lucrurile cu Sri Lanka sau celelalte insulite din Oceanul Indian.

Trebuie sa ma pronunt foarte clar, mai inainte de a continua discutia, ca teoria dispersiei cu ajutorul pasarilor a murit de mult in apele Atlanticului, odata cu pasarile care se incumetau sa-l traverseze in zbor. Inevitabil mai ramane o singura alternativa deschisa – separarea datorita existentei unor bariere geografice si voi discuta acest scenariu si implicatiile sale in evolutia cactusilor in continuare.

c) Separarea datorita existentei unor bariere geografice

Ipoteza derivei continentelor implica faptul ca genul *Rhipsalis* s-a format mai inainte de fragmentarea Gondwanei, (sau in cel mai fericit caz, mai inainte de a se forma bariere lichide insurmontabile) si se raspandise inca de atunci in multe zone ale supercontinentului. Estimatiile referitoare la momentul in care s-a produs fragmentarea variaza dar exista in schimb un relativ consens in ceea ce priveste secventa evenimentelor, chiar daca datele precise nu sunt intotdeauna cunoscute. Urmatorul rezumat se bazeaza pe Storey (1995). Prima etapa (in jurasicul mijlociu, probabil intre 180 – 160 de milioane de ani in urma) se pare ca a fost formarea unei crevase umplute cu apa oceanica intre Gondwana de Vest (Africa si America de Sud) si Gondwana de Est (Antarctica, Australia, India si Noua Zeelanda), de asemenea Madagascar (pe atunci inca atasata de India) care a inceput sa se desprinda si sa se deplaseze din pozitia originara (aproximativ Somalia / Kenia). A doua etapa – in cretacicul timpuriu – cam acum 130 de milioane de ani, a adus un element nou – desprinderea Americii de Sud de Africa si deriva Indiei fata de restul Gondwanei de Est. In stadiul final (in cretacicul tarziu, acum 100 – 80 de milioane de ani) s-a produs desprinderea Indiei de Madagascar si coliziunea primei cu Asia; de asemenea si separatia Antarcticii de Australia si Noua Zeelanda.

Chiar cu riscul de a simplifica excesiv lucrurile - insulele minuscule care populeaza vestul Oceanului Indian, respectiv Comores, Mascarenes si Seychelles, pot fi considerate firimiturile produse odata cu taierea tortului gondwanez.

In afara prezentei in foste parti ale Gondwanei de Vest, *Rhipsalis* se mai gaseste si in cateva enclave din America Centrala, Antilele Mari si Florida. Presupun ca explicatia standard pentru prezenta in ultimile doua zone ar trebui sa fie dispersia din America de Sud cu ajutorul pasarilor. Cum distantele implicate nu sunt cine stie ce impresionante si cum exista numeroase alte insule in calea prezumtivului traseu care pot fi folosite pentru “popas”, aceasta ipoteza poate avea o anumita doza de plauzibilitate. Oricum, mai exista insa si alte posibilitati. In primul rand Antilele Mari sunt ramasitele unui istm sau arhipieleag care ar fi existat intre America de Nord si cea de Sud si care a fost impins spre est de expansiunea fundului oceanic care a inceput in cretacicul tarziu (Gibson si Nobel 1986: 252). Fasia ingusta de pamant care face legatura intre America de Nord si cea de Sud in vremurile noastre este de data mult mai recenta.

Conform scenariului avansat aici *Rhipsalis* era deja raspandita in padurile tropicale ale “proto-Americii Centrale” in cretacicul tarziu (probabil mult mai devreme) iar de aici a fost dispersata pe pozitile ocupate acum mai degraba datorita unor procese geologice decat datorita unor procese biologice, la limita estica a Caraibelor, impreuna cu alte genuri de cactusi (cum ar fi *Hylocereus*, *Epiphyllum* si *Melocactus*). Prezenta *Rhipsalis baccifera* in Florida este deosebit de incitanta intrucat genul nu se gaseste nicaieri in alta parte in America de Nord. Florida este foarte aproape de Cuba si desigur in raza de zbor a unora din pasarile din padurile tropicale, dar exista dovada de necontestat ca este in fapt un “terran” exotic, un fragment al Gondwanei, format undeva in apropierea Venezuelei, care s-a desprins si a parcurs in deriva drumul spre America de Nord, de care s-a si “lipit” in final (Opdyke et al 1987). Desigur ca existenta *Rhipsalis* in Florida

se poate datora si unei coincidente pure, dar eu vad in acest fapt o dovada a originii gondwanice a genului *Rhipsalis*.

[Implicatia este majora]. Daca *Rhipsalis* este un gen gondwanic, atunci *Cactaceae* ar fi trebuit sa apara foarte devreme in istoria angiospermelor (plantelor cu flori), contrar impresiei lasate de unele carti de popularizare, care considera ca sunt un grup relativ tanar. [Cel mai extrem exemplu ar putea fi afirmatia facuta de W.T. Marshall (in Marshall & Bock 1941:1) care sustine faptul ca “cactusii sunt extrem de tineri, posibil ceva gen 10,000 de ani!”] Barthlott (1979:39) sugereaza ca cactusii au aparut in cretacic dar continua spunand ca “primele diviziuni in cadrul familiei au avut loc probabil pe la sfarsitul erei terciare” [adica in ultimile cateva milioane de ani]; din nefericire nu justifica prin nimic pozitia sa; este posibil sa fi fost influentat de evidente geologice care sugereaza ca habitaturi aride si semi-aride au aparut pe suprafete deosebit de semnificative spre sfarsitul erei terciare. De asemenea el a fost foarte sceptic vizavi de sugestia originii gondwanice a genului *Rhipsalis*, sustinand cu tarie ca in momentul desprinderii Americii de sud de Africa “nu exista nici o planta asemanatoare cu *Rhipsalis* in acceptiunea actuala” (Barthlott 1979: 222). [Ma abtin sa formulez intrebarea care se impune!]

Originea angiospermelor este foarte controversata, dar toti paleobotanistii cad de acord asupra faptului ca acestea aparusera deja in cretacicul timpuriu, cam acum 135 milioane de ani. Cei mai multi sustin ca ar fi aparut doar cu putin timp mai devreme si ca nu exista de fapt evidente solide referitoare la epocile pre-cretacice. Cu toate acestea exista rapoarte despre existenta unor angiosperme mult mai vechi, extinzand existenta lor cel putin pana in jurasicul mijlociu - etapa bathoniana, acum 168-166 milioane ani (conform Shields 1988). Ren (1998) a raportat recent descoperirea unor fosile de *Brachycera* (insecte cu antene scurte) avand un proboscis lung – o adaptare pentru colectarea nectarului – datate in jurasicul tarziu (143 – 150 milioane ani), decoperire facuta in China. Pe aceasta baza el sugereaza faptul ca angiospermele au aparut mult mai devreme, in jurasicul mijlociu (acum 159 – 180 milioane de ani).

Shields (1988) a relevat asocierea foarte stransa a *Lepidoptera* (fluturi si molii) si angiosperme si ca cele mai timpurii *Lepidoptere* cunoscute sunt de la inceputul jurasicului. Datorita acestui fapt el concluzioneaza ca angiospermele au aparut candva pe la granita dintre triassic si jurassic (acum circa 205 milioane ani). [El a mers chiar mai departe considerand ca atat *Dicotyledonae* cat si *Monocotyledonae* au evoluat independent si ca ultimile ar fi aparut in zona in care acum este Queensland, deci au o origine gondwanica]. Alti autori favorizeaza ideea aparitiei in triassicul tarziu (acum 225 – 205 milioane de ani) intr-o perioada cand ar fi putut apare si dinozaurii, mamiferele si (posibil) pasarile (Crane et al, 1995). Cu cat au aparut mai devreme, cu atat este mai usor de explicat distributia in zilele noastre a angiospermelor in general, nu numai a cactusilor. O concluzie extrema ar fi aceea ca *Rhipsalis* ar fi aparut in Jurassic mai inainte de despriderea Madagascar de Africa, posibil cam acum 180 – 160 milioane de ani, dar aceste doua mase terestre par a fi ramas in relativa proximitate (posibil chiar in contact direct) pentru o lunga perioada de timp in continuare, permitand intr-o oarecare masura un schimb de populatii de plante si animale.

Eu sugerez faptul ca *Rhipsalis* a reusit sa ajunga in Madagascar si Sri Lanka (si India?) dupa aparitia marilor intre ele si restul Gondwanei de Est (Antarctica, Australia si Noua Zeelanda), deci nu mai devreme de acum 130 de milioane de ani. Acest lucru ar explica de ce *Rhipsalis* nu se gaseste in Australia. In ciuda existentei unor paduri tropicale care sa asigure un habitat extrem de prielnic, mai ales in Queensland, dar desigur trebuie luata in considerare si posibilitatea ca ar fi reusit sa se raspandeasca in toata Gondwana, dar a devenit extincta in multe parti, exceptand zonele mai calde ale supercontinentului. De notat faptul ca polul sud se afla aproape de marginea sudica a Gondwanei pentru o mare parte din Jurassic si Cretacicul Timpuriu si a fost relativ aproape de pozitia sa actuala in Cratacicul Tarziu, cand Australia si Noua Zeelanda se aflau la latitudini inalte. Sugerez de asemenea ca *Rhipsalis* a fost prezent si in India dar a devenit extinct fie datorita modificarilor climatice petrecute in timp, fie ca urmare a activitatilor umane (4).

O origine foarte timpurie a *Cactaceelor* este in deplina concordanta cu diversitatea ei actuala (circa 2,000 de specii grupate in aproximativ 90 de genuri diferite). Asa cum subliniaza si Gibson si Nobel (1986: 18) familia *Cactaceae* "este o familie foarte numeroasa – una din cele mai numeroase familii de plante din lumea noua si a 2-a ca marime (dupa *Bromeliaceae*) intre familiile care sunt esentialmente restrictionate in raspandire la Lumea Noua".

Daca scenariul vicariantei asa cum a fost rezumat mai sus este corect, atunci nu numai ca *Rhipsalis* este extrem de veche, dar intreg grupul *Rhipsalis baccifera* are o vechime similara si este un exemplu de evolutie neobisnuit de lenta [bradytely = denumire consacrata de G. G. Simpson]. Alte exemple includ crocodilii sau alte "fosile vii" cum ar fi crabul potcovar [*Limulus polyphemus*], tuatara [*Sphenodon sp.*] si okapi [*Okapia johnstoni*].

Implicatii evolutionare

a) Locul *Pereskia* in evolutia cactusilor

Mai devreme am spus ca, indiferent de alte aspecte, cel mai raspandit membru al unui grup este cel mai probabil si cel mai primitiv (sau cel putin a derivat din acesta) membru al grupului. "Cum ramane atunci cu *Pereskia*?" – este intrebarea care se impune. Desigur ca este unul din cele mai putin derivate genuri de cactusi si el sau ceva foarte asemenator ar fi trebuit sa fie trunchiul principal al intregii familii, dar cu toate acestea este cu mult mai putin raspandit decat *Rhipsalis*. In fapt *Pereskia* creste in mod natural doar in America Centrala, Cuba, Haiti, in zone nordice ale Americii de Sud – incepand cu Columbia si continuand spre sud in Peru si nordul Argentinei – o distributie geografica care nu este in esenta mult diferita de cea a speciilor americane de *Rhipsalis*; oricum ocupa un habitat diferit – primii sunt in general arbusti sau copaci sau plante agatatoare crescand insa in zone mai deschise, coabitand de multe ori cu cactusi tipici, pe cand ultimii (cu cateva exceptii notabile pe care le vom discuta ulterior) sunt plante care cresc epifitic in paduri tropicale.

Cu certitudine nu este dificil sa subliniezi caracterele primitive ale *Pereskiei*. Unul din caracterele mai putin evidente [dar nu si mai putin semnificative] este tipul de

fotosinteza utilizat – *Pereskia* utilizeaza fotosinteza C3 (tipul utilizat de marea majoritate a *Dicotyledonae*) si nu CAM (Crassulacean Acid Metabolism) care este caracteristic pentru toti ceilalti cactusi [nu este nici un dubiu in faptul ca fotosinteza CAM este cea care a derivat din C3, dar pare sa fi evoluat independent in mai multe grupuri majore de plante si nu intr-unul singur]. Trebuie subliniat faptul ca plantele clasificate acum ca apartinand *Pereskia* formeaza de fapt un grup foarte eterogen in care coexista atat caracteristici primitive cat si caracteristici derivate. Prezenta frunzelor in genul *Pereskia* este citat mereu ca o caracteristica primitiva, dar aceste frunze variaza foarte mult in marime – de la numai 1 cm (*Pereskia portulacifolia*) la 20 cm (*Pereskia bleo*); multe specii au o petiola distincta dar altele sunt sessile. Tulpina nu este succulenta la unele specii (de exemplu *Pereskia sacharosa*) dar este succulenta la altele (de exemplu *Pereskia pititache*) (Gibson & Nobel 1986: 41). Florile au caracteristici mult mai variate – unele specii (*Pereskia aculeata*) au ovar superior (ovar plasat deasupra staminelor si a altor parti ale florii – aspect in general considerat a reprezenta o caracteristica a primitivismului in *Angiosperme*), dar altele (*Pereskia grandiflora*) ovarul este inferior (adica sub stamine – situatia obisnuita in cazul cactusilor). Florile pot fi sessile sau pedunculata, pot fi solitare sau grupate. [Ele pot varia foarte mult si in ceea ce priveste culoarea sau dimensiunea, dar nu mai mult decat in cazul altor genuri de cactusi]. Asa cum nota Buxbaum (1955:184) exista variatii semnificative si in ceea ce priveste fructele – pot avea un diametru ce variaza de la 4 – 60 mm iar forma lor poate fi de la sferica la conica (*Pereskia bleo*) la polyhedrala. Unele specii au un pericarp gros (invelisul exterior al fructului), la altele pericarpul este foarte subtire iar fructul este umplut aproape numai cu pulpa. Unele fructe sunt zemoase si comestibile, altele sunt tari. Nu este de mirare ca unii botanisti europeni recunosc un gen segregat *Rhodocactus* Knuth pentru acele specii care au ovarul inferior. Pentru motive obscure acest gen nu a castigat suport general in randul cactusologilor americani sau britanici, dar exista un oarecare suport pentru impartirea genului *Pereskia* in doua sau chiar mai multe grupe distincte, chiar in subgenuri distincte (lucru care ar aduce o recunoastere caracterului eterogen al genului).

Mai exista apoi ceva probleme si cu spinii. Toate speciile de *Pereskia* au spini – unii lungi si foarte ascutiti ca la aproape toti membrii familiei. Avem tendinta de a accepta prezenta spinilor la cactusi, alaturi de prezenta areolelor, ca fiind o caracteristica definitorie pentru *Cactaceae*, exceptie facand doar cateva genuri (presupuse a fi mai evolute) la care acestia au dimensiuni reduse sau chiar au disparut cu totul. Au avut insa oare cactusii timpurii spini? Raspunsul depinde de faptul daca vom putea identifica un grup ancestral pentru cactusi sau cel putin un grup “sora” – cu inrudirea cea mai apropiata. Gibson si Nobel (1986: 243-251) au discutat in detaliu problema si au concluzionat ca *Cactaceae* este cel mai aproape inrudit cu *Portulacaceae*, *Didiereaceae* si *Basellaceae*. *Portulacaceae* – care include plante succulente cum ar fi *Anacampseros*, *Ceraria* si *Portulacaria* – este o familie destul de cosmopolita, prezenta din zone temperate pana in zone tropicale, dar este cel mai bine reprezentata doar in cele doua Americi si Africa. Gibson si Nobel (1986:247) subliniaza faptul ca familia include si “doua specii lemnoase aberante” – *Hectorella caespitosa*, o planta alpina din Noua Zeelanda si o foarte similara *Lyallia kerguelensis* din Insulele Kerguelen din Oceanul Indian. [Botanistii neo-zeelandezi plaseaza aceste doua specii intr-o familie distincta - *Hectorellaceae*, dar asta nu schimba cu nimic esenta ideii lui Gibson si Nobel].

Familia *Didieraceae* (incluzand *Decarya* and *Alluaudia*) sunt restrictionate la zone semi-aride din Madagascar si include arbusti si copaci foarte spinosi asemanand oarecum cu cactusii. *Basellaceae* este o mica familie care contine vite, cele mai multe din America de Sud, dar prezenta si in Africa, Asia de Sud si Noua Guinee. Toate aceste familii au in mod tipic flori de mici dimensiuni cu ovar superior, dar numai plantele din familia *Didieraceae* au spini. Faptul ca membri acestei familii sunt raspanditi numai in Madagascar face aproape imposibil ca aceasta familie sa fie cea mai de aproape inrudita cu cactusii; posibil ca spinii sa fi evoluat independent la acest grup.

Toate acestea indica faptul ca specile actuale de *Pereskia* s-au diferentiat in diverse masuri fata de cactusii ancestrali, despre care presupun ca au fost xerofitici (dar nu au dezvoltat fotosinteza CAM), aveau frunze bine dezvoltate, nu aveau spini dar posedau areole si aveau flori relativ mici cu ovar superior. [Alte atribute ipotetice ale cactusilor ancestrali sunt discutate in detaliu de Gibson si Nobel (1986: 235-238), care sustin ca acestia aveau si spini.] Variatiile existente in speciile actuale de *Pereskia* nu trebuie sa ne surprinda daca tinem cont de vechimea asumata a acestui gen. In baza dovezilor actuale ar trebui mult curaj unui botanist (eu unul nu sunt) sa nege faptul ca *Pereskia* (sau cel putin un alt gen de cactusi foarte similar) este anterior aparitiei altor cactusi. Unul care a pus sub semnul intrebarii locul ocupat de *Pereskia* in evolutia cactusilor a fost Croizat, care nu a avut nici cea mai mica ezitare sa reconstruiasca intregul esafodaj biologic de cate ori simtea ca este nevoie. Din nefericire se pare ca a fost influentat mai mult de considerente biogeografice (faptul ca *Pereskia* are o arie de distributie mult mai redusa prin comparatie cu *Rhipsalis*) decat de morfologia plantei (Croizat 1961:758).

Am mai spus de asemenea "indiferent de toate celelalte aspecte" dar bineinteles ca rareori se intampla asa in lumea reala. Speciile (si prin extensie si genurile) devin extinse in mod continuu daca privim lucrurile la scara geologica si este posibil ca si *Pereskia* sa fi fost candva cel putin la fel de raspandita ca si *Rhipsalis* si sa fi disparut din toate locurile mai putin din America tropicala. Exista numeroase exemple ale unor grupuri de organisme candva foarte raspandite dar care au o distributie geografica mult mai limitata in zilele noastre - de exemplu *Coelacanthus sp.*, rhinchocephalieni (tuatara) si *Ginkgo biloba*. In timpul miocenului (23 - 5.5 mil. ani) eucaliptii sau acaciile impanzeau platoul central al Otago, pentru ca mai tarziu sa devina extinse, probabil ca o reactie la racirea din terciarul tarziu.

O posibilitate alternativa ar putea fi faptul ca datorita cerintelor ecologice specifice distributia *Pereskia* sa fi fost mereu restrictionata la anumite parti ale Americii si nu a reusit niciodata sa se raspandeasca in Africa (sau in alte parti ale Gondwanei), fie datorita faptului ca nu au existat habitate adecvate, fie datorita absentei unor vectori care sa asigure raspandirea. Hallam (1985) sintetizeaza, in baza cunostintelor din acea perioada, modelele climatice din perioada mezozoicului. Hartile sale (Hallam 1985: fig. 7, 8) arata cea mai mare parte a Gondwanei de Est ca fiind "uscata" in timpul jurassicului tarziu, dar in cretacul tarziu zonele uscate se rezumau la cateva parti vestice ale Americii de Sud, la Africa vestica si nordica, toate celelalte zone fiind "umede sezonier" sau "umede". Din nefericire el nu a produs si harti pentru cretacul timpuriu, o perioada critica pentru discutia noastra, dar pare foarte probabil ca zonele umede sa se fi extins ca suprafata ocupata pe masura ce s-au format mari intre partile componente ale Gondwanei iar Gondwana de Est s-a deplasat spre zone cu o clima mai

calda. *Pereskia* ar fi putut fi impiedicata sa se raspandeasca din America de Sud spre Africa datorita aparitiei padurilor tropicale (5), spre deosebire de *Rhipsalis*, care ar fi putut avea la dispozitie in aceste circumstante conditiile ideale pentru dispersie.

In continuarea acestui articol voi pune in discutie locul ocupat de *Rhipsalis* in evolutia cactusilor si voi prezenta ideile proprii referitoare la istoria acestei familii.

b) Locul *Rhipsalis* in evolutia cactusilor

Asa cum poate fi vazut si in citatele din debutul acestui articol, opiniile referitoare la locul ocupat de *Rhipsalis* in evolutia *Cactaceelor* sunt foarte impartite. Chorinsky (1931) considera *Rhipsalis* si *Pereskia* ca fiind genuri primitive ale familiei. Berger (1926; 1929: 89) claseaza *Rhipsalidaee* ca un trib la inceputul subfamiliei *Cereoideae* [*Cactoideae*] dar a considerat ca prezenta acestora in Lumea Veche s-a datorat probabil fie dispersiei datorita pasarilor fie derivei (Berger 1929: 18). Backeberg (1950: 183) a degradat *Rhipsalidinae* la rangul de subtrib in cadrul *Hylocereeae*, dar l-a plasat chiar in deschiderea *Cereoideae*. Britton & Rose (1923) au abordat total diferit problema plasand *Rhipsalis* exact la finalul monografiei lor, dupa *Mammillaria* si, desi lucrul acesta ar implica considerarea *Rhipsalis* ca gen evoluat, ei nu au explicat de ce au adoptat o astfel de clasificare (6). Troll (1937) si Buxbaum (1950) au afirmat explicit faptul ca *Rhipsalis* si genurile inrudite sunt taxoni evoluati. Buxbaum i-a clasat initial la nivel de subtrib *Rhipsalinae* in cadrul tribului *Pachycereae* (Buxbaum 1958: 199), dar mai tarziu (Endler & Buxbaum 1979: 18) i-a plasat ca subtrib in cadrul tribului *Hylocereeae* aproape la inceputul [subfamiliei] *Cactoideae*. Hunt (1967:449) a redus subfamiliile cactusilor la nivel de triburi si a clasat *Rhipsalis* impreuna cu alti cactusi epifitici (inclusiv *Epiphyllum* and *Hylocereus*) intr-un subtrib al *Cereinae* numit "Grupa B". Desigur, este foarte dificil sa exprimi intr-un mod adecvat relatii filogenetice prin clasificari care sunt esentialmente lineare, dar este notabil faptul ca majoritatea acestor taxonomisti au plasat *Rhipsalis* si aliatii sai aproape de debutul *Cactoideae*, indiferent de faptul ca erau considerati ca fiind primitivi sau evoluati. Rauh (1979:205) si Barthlott (1979: endpapers) in incercarea de a clarifica de relatiile in cadrul familiei aranjeaza genurile bidimensional formand o diagrama vag amoeboida. (7) Ei reprezinta *Rhipsalis* si genurile inrudite mai degraba ca un grup izolat ("Gruppe II" in cazul diagramei apartinand lui Rauh), dar mentinand posibilitatea existentei anumitor afinitati cu *Hylocereus* si aliatii sai.

Daca mai este cineva care trebuie convins de faptul ca cactusologii au probleme considerabile in a elabora o clasificare a familiei care sa fie si stabila in timp nu trebuie sa rascoleasca prea mult trecutul si nu au decat sa priveasca decat cele elaborate in "sedintele de lucru" ad hoc de catre International Organization for Succulent Plant Study (IOS) (Hunt & Taylor 1986; 1990). In prima clasificare *Cactaceae* este divizata in doua subfamilii si anume *Cactoideae* (subimpartita in triburile *Pereskieae* si *Cactaeae*) si *Opuntioideae*. *Rhipsalis* si aliatii sai formeaza "Grupa II" a *Cactaeae* si sunt plasati intre o grupa [destul de pestrata] care contine si alte genuri epifite (*Hylocereus*, *Epiphyllum*, etc.) dar si *Echinocereus* si *Peniocereus* si alta grupa care include *Cereus*, *Pilosocereus*, *Arrojadoa* si *Melocactus*. Patru ani mai tarziu (Hunt & Taylor 1990) "sedinta de lucru" revine la clasificarea traditionala formata din 3 subfamilii propusa cu un secol in urma de Karl Schumann - *Pereskioideae*, *Opuntioideae* si *Cactoideae* - si a

mutat *Rhipsalis* (si alte cateva genuri disputate) in “Grupa IV” aflata intre doua grupe de genuri strict “terestre” sudamericane (*Copiapoa*, *Eriosyce*, *Parodia*, *Frailea*, *Calymmanthium*, *Browningia*, etc). Implicatiile ultimei clasificari sunt clare: *Rhipsalis* este un gen derivat si “specializat” (8).

Exista insa o intrebare care trebuie pusa – “care sunt caracteristicile *Rhipsalis* (si in mod particular *R. baccifera*) care sa indice ca este un membru relativ primitiv al familiei *Cactaceae*?” Sunt cateva care – cel putin pentru mine – par a sublinia caracterul primitiv, incluzand printre altele tulpinile simple si cilindrice, lipsite de coaste sau tuberculi, areolele minuscule si neafundate, absenta spinilor la plantele adulte si florile mici in culori pale. Florile sunt in mod evident neobisnuite, ele neavand un tub floral bine conturat, ceea ce contrasteaza cu ceilalti membri tipici ai *Cactioideae*, care au un tub floral bine dezvoltat. Buxbaum (1950: 118) afirma faptul ca aceasta caracteristica “a determinat multi autori sa clasifice grupul ca fiind primitiv”, dar personal o ignora deoarece a ajuns la concluzia, in baza altor caracteristici vegetative, ca “*Rhipsalides* este un grup foarte evoluat”. Boke (1955) a studiat evolutia vegetativa a plantulelor *R. cassytha* [= *baccifera*] si, desi a remarcat faptul ca aceasta specie inglobeaza trasaturi aparent primitive, el afirma ca “anatomia relativ simpla este cel mai bine interpretata ca fiind derivata din forme mult mai complexe”, o concluzie care este disputata de Croizat (1961: 758-759).

Buxbaum (1950:76) a subliniat faptul ca “plantulele *Rhipsalis* nu poseda hypocotile sau cotyledoane primitive iar plantula primordiala are un caracter cereiform. Aceasta inseamna, in conformitate cu Legea Recapitularii, ca stramosii *Rhipsalis* erau deja destul de succulenti, cu coaste putine si obiceiul de a se ramifica basitonice [ramificare in care fiecare tulpina are o dezvoltare autonoma] ca la *Cereae*”. Plantulele *R. baccifera* au un hypocotyl (prima parte care se formeaza la tulpina) umflat, succulent si cotyledoane mici (Buxbaum: 1950 fig. 59b,c), aspecte care se regasesc la plantulele marii majoritati a *Cactoideae*, dar nu si la speciile de *Pereskia*, care au un hypocotyl suplu si cotyledoane mari (Buxbaum 1950: fig.51). Acest lucru indica faptul ca *Rhipsalis* are un caracter mult mai derivativ decat *Pereskia* in aceasta privinta, ceea ce nu este o concluzie controversabila; oricum, plantulele *Hylocereus* si *Epiphyllum* sunt similare cu cele de *Pereskia* (Buxbaum 1950: figs. 58, 59a), lucru care ar putea fi considerat o dovada a faptului ca acesti cactusi epifiti sunt mult mai primitivi decat (si posibil stramosii) *Rhipsalis*.

Un scenariu alternativ – cel pe care il prefer eu – este ca *Epiphyllum*, *Hylocereus* si rudele lor pe de o parte iar de cealalta parte *Rhipsalis* si aliatii sai, formeaza grupuri mult separate de cactusi epifitici care au derivat in mod independent din *Pereskia* (sau dintr-un gen asemenator). Acest scenariu este foarte consistent cu a 2-a clasificare IOS (Hunt & Taylor 1990: vezi in mod special 4, p. 87) si are ca principala implicatie originea difiletica (adica are doua origini diferite) a *Cactoideae*. Sugestia mea este ca *Hylocereae* s-au desprins probabil din *Pereskia* mult mai tarziu decat *Rhipsalis*. Marea majoritate a genurilor incluse in *Hylocereae* se gasesc in America de Sud, America Centrala si Caraibe ceea ce indica faptul ca acestea s-au format mai inainte de desprinderea proto-Americii Centrale in cretacul tarziu (vezi mai sus); oricum, absenta acestora din Africa poate fi considerata o dovada a faptului ca au evoluat dupa ce separarea completa de America de Sud era deja un fapt implinit (circa 90 – 80 mil. ani).

O alta problema implica provenienta plantelor identificate ca fiind *Rhipsalis baccifera* (sau *R. cassytha*) in literatura botanica. Localitatea tipului *R. baccifera* este asumat ca fiind in Caraibe, posibil in Jamaica (Barthlott & Taylor 1995: 63) si pare foarte probabil ca marea majoritate a plantelor cultivate provin din acea zona. Acest lucru este cert in ceea ce priveste plantele studiate de Boke, care au fost colectate in Cuba (Boke 1955:1). Oricum, populatiile din Caraibe (ca si cele din America Centrala) sunt tetraploide, pe cand cele din America de Sud sunt diploide si prin urmare mai putin derivate. Acest fapt concorda cu ideea ca grupul *R. baccifera* s-a format in America de Sud. Cred ca ar merita sa fie verificat daca plantule sudamericane ale "*R. baccifera*" (care ar trebui poate diferite taxonomic de populatiile din Caraibe datorita diferentelor cromozomiale) au acelasi hypocotyl succulent si cotyledoane minuscule, sau daca se aseamana mai mult cu plantulele de *Pereskia*.

Singurul lucru care trebuie spus despre a doua obiectie a lui Buxbaum este faptul ca nu exista acea "Lege a Recapitularii". Cunoscuta si sub numele de "Legea Biogenetica" aceasta stipuleaza faptul ca "ontogenia recapituleaza filogenia", adica stadiile de crestere si dezvoltare ale unui organism reflecta istoria sa evolutionara. In prezent se considera ca aceasta teorie este exagerata si generalizanta; exista chiar suficiente dovezi in cazul altor specii de plante sau animale la care caracterele juvenile ale acestora pot deveni caracterele adulte la speciile descendente, adica exact opusul recapitularii. Semnificatia acestui fenomen, denumit paedomorfoza, aplicat la evolutia cactusilor va fi discutata in continuare (vezi si Gould 1977 pentru o dezbaterie aprofundata asupra ontogeniei si filogeniei.)

Putem spune deci ca suntem in situatia in care multi cactusologi recunosc faptul ca *Rhipsalis* este un cactus relativ simplu, dar sustin ca simplitatea lui trebuie sa fie un atribut secundar ca rezultat al derivarii, deoarece ideea care predomina este ca fiind un organism specializat nu a putut apare decat relativ tarziu in istoria familiei [*Cactaceae*]. Se cunoaste faptul ca organisme parazite pot deveni foarte mult simplificate ca rezultat al habitului lor si pot apare din acest motiv ca fiind primitive, dar *Rhipsalis* este desigur o planta epifita si NU un parazit. Cred ca daca *Rhipsalis* este privita ca fiind mai "specializata" decat un cactus semi-desertic, cu coaste bine conturate sau tuberculuate, cu areole prominente si adancite, cu spini lungi si flori mari, intens colorate, atunci as sugera ca acest lucru se datoreaza faptului ca majoritatea covarsitoare a cactusologilor cunt mult mai familiarizati cu acest tip de cactusi si au tendinta de a-i considera pe acestia exemplare caracteristice ale familiei.

O alta dovada a vechimii pe care o are *Rhipsalis* este si marea diversitate a formelor pe care le imbraca in cadrul genului (lucru amplificat daca luam in considerare si speciile incluse in *Lepismium*). Diversitatea este mai mare decat in cazul oricarui gen de cactusi si indica indubitabil o lunga perioada de radiatie evolutiva.

Daca acest scenariu este corect, daca *Rhipsalis* a existat incepand cu cretacicul timpuriu, atunci ar trebui sa existe si posibilitatea de a descoperi dovezi fosile. Conform lui McCarten (1981) cei mai vechi bona fide cactusi fosili dateaza din pleistocenul tarziu (adica in cel mai fericit caz de acum 22,000 de ani). Acest lucru nu ar trebui sa surprinda deoarece cei mai multi cactusi populeaza habitaturi in care fosilizarea este

putin probabila. Dar chiar daca o tulpina de *Rhipsalis* s-ar fi fosilizat intr-un fel oarecare ca urmare a ingroparii rapide oricum aceasta ar fi extrem de dificil de recunoscut daca nu s-ar fi pastrat si floarea. (Acest lucru nu este chiar imposibil – sunt cunoscute un numar considerabil de mare de flori fosile, unele avand chiar 110 milioane de ani). Depozitele de polen au insa sanse mult mai mari sa se pastreze in forma fosila, dar eu unul nu cunosc sa se fi descoperit depozite de polen fosil de cactusi. Dar acest lucru nu trebuie sa surprinda – cactusii nu produc graunte de polen in numar mare deoarece florile lor sunt polenizate de insecte, pasari si lilieci; plantele ale caror flori sunt polenizate de vant sunt nevoite insa sa produca polen in cantitati suficient de mari pentru ca purtat si raspandit de vant sa existe sansa sa intalneasca o floare potrivita si din acest motiv acestea sunt bine reprezentate in descoperirile de polen fosil. Oricum, eu consider ca este doar o problema de timp pentru a descoperi polen fosil de cactusi. Daca se va descoperi candva polen de *Rhipsalis* datand din cretacic, atunci acest lucru va propulsa puternic teoria prezentata aici; cu atat mai mult daca va fi descoperit in Africa, Madagascar sau Sri Lanka.

Una este insa sa sustii faptul ca *Rhipsalis* este un gen stravechi, gondwanic si alta sa sugerezi ca a jucat un rol major in istoria *Cactoideae*. Este posibil ca *Rhipsalideae* (*Rhipsalis*, *Hatiora*, *Lepismium* si *Schlumbergera*) sa reprezinte un cul-de-sac evolutionar (chiar daca unul de mare success) care sa fi aparut devreme in istoria familiei, dar care sa fi ramas aproape integral restrans la existenta ca plante epifite in copaci. O ipoteza alternativa, cea preferata de mine, este ca *Rhipsalis* – si in mod cert un membru al grupului *R. baccifera* – este stamosul tuturor *Cactoideae* (mai putin *Hylocereae*).

La prima vedere pare foarte neplauzibil ca un epifit modest si care nu iese cu nimic in evidenta, lipsit de spini sa stea la originea unei suite de cactusi in marea lor majoritate spinosi si cu habitat terestru. Prima obiectie la o astfel de viziune este faptul ca o parte a membrilor grupului *R. baccifera*, incluzand evident si pe *R. baccifera* insasi, pot avea atat un habit epilithic (adica sa creasca pe roci) cat si un habit epifitic. Dar mult mai important in economia povestirii noastre este prezenta in stadiile timpurii ale dezvoltarii *R. baccifera* a tulpinii costate si plina de peri care este anterioara formarii tulpinilor suple si cilindrice specifice plantelor adulte. Aceasta este formatia cereoida mentionata de Buxbaum (1950: 76) ca dovada in sprijinul existentei unor stramosi “cereozii” ai *Rhipsalis*.

Croizat a luat in mod caracteristic o pozitie radicala si a declarat ca aceasta reprezinta “o forma ancestrala in stadiul de evolutie pre-angiosperm” (1961: 759). O alta posibilitate ar fi ca acest lucru sa reflecte (impreuna cu hipocotilul umflat si cotiledoanele mult reduse) o adaptare menita sa protejeze plantulele intr-un habitat epilithic. Urmatorul pas in acest scenariu este reprezentat de *R. mauritiana*, care este prezenta peste tot in Africa tropicala, Madagascar, Sri Lanka si insulele din vestul Oceanului Indian. Barthlott & Taylor (1995: fig. 12) ilustreaza un specimen din Madagascar care in faze timpurii a inflorit si a format fruct timp de mai multi ani si care a avut tulpini teptoase sau cu peri mai inainte de a incepe sa produca tulpinile lipsite de spini caracteristice plantelor adulte. [Ei au descris stadiul spinos ca fiind “juvenil”, dar faptul ca a inflorit reflecta – prin definitie – stadiul adult.] Etapa finala este *R. horrida* (limitata la Madagascar) care

aproape ca a renuntat la tulpinile lipsite de spini si care are in plus peri si pe pericarp si pe fruct (vezi Barthlott 1979: pl. 93 pentru o fotografie color).

Seria *R. baccifera* – *mauritiana* – *horrida* poate fi interpretata ca un exemplu de paedomorfoza in care tulpinile lipsite de peri devin in mod progresiv din ce in ce mai reduse iar tulpinile “cereiforme” acoperite de peri care initial formau stadiul juvenil ajung sa reprezinte stadiul adult, florifer. In continuare nu devine prea dificil de imaginat ca o planta in genul *R. horrida* sa fi putut deveni linia din care au evoluat celelalte *Cactoideae* cu habitat terestru; oricum *R. horrida* ca atare este restransa ca raspandire doar la Madagascar si este destul de putin probabil ca aceasta sa fie efectiv stramosul acestora, cu atat mai mult cu cat nici un alt membru al *Cactoideae* (cu exceptia *Rhipsalis*) nu este cunoscut in afara Americii. Sugerez insa o origine sudamericana dintr-o alta specie paedomorfica (in prezent extincta) asemanatoare cu *R. horrida*. Paedomorfoza este departe de a fi un fenomen rar, fiind intalnit in multe grupuri de plante (de exemplu cactusul *Turbinicarpus valdezianus*) si animale (de exemplu axolotl [salamandra mexicana = *Ambystoma mexicanum*] si *Homo sapiens*).

O problema?

Principala obiectie la ipoteza ca *Rhipsalis* detine un rol crucial in evolutia *Cactaceae* vine din partea biologiei moleculare, in mod special datorita studiilor lui Wallace referitoare la AND-ul cloroplastic al *Cactaceae* (1995). Cladograma prezentata in fig. 11 in susnumitul studiu nu indica *Rhipsalis* in mod particular ca fiind un gen primitiv, desi nu prezinta nici prea multe dovezi ca ar putea fi un gen avansat. Contrar impresiei pe care o au multi, abordarea moleculara a problemelor filogenetice nu da raspunsuri clare dupa cum s-ar putea crede. O prima problema este data de ceea ce se intampla daca unul sau mai multi taxoni sunt adaugati (sau eliminati) din analiza. Daca reconstructia filogenetica a fost bine conceputa si este robusta, atunci nu va avea decat un impact minor sau nu va influenta chiar de loc cladograma rezultata, dar s-a observat uneori ca efectul poate fi drastic si imprevizibil. Eu personal am mari probleme in a pune de acord cladograma care indica *Leptocereus quadricostatus* ca fiind “bine plasata in cadrul cladei *Pereskia*” (Wallace 1995: 9, fig. 10) cu cea de pe pagina urmatoare (fig.11) in care *Leptocereus* este ilustrat ca fiind unul din taxonii cei mai evoluati din randul celor studiat in acest proiect! Exista dealtfel destule ocazii in care analiza moleculara a produs rezultate spectaculoase dar inacceptabile. Un exemplu edificator provine dintr-o recenta analiza filogenetica moleculara a unor moluste bivalve care intercaleaza doi gastropozi (melci) intre doua bivalve! Probleme de aceasta natura ma determina sa ajung la concluzia ca desi biologia moleculara este o unealta extrem de puternica in studiile sistematice nu poate da, de una singura, toate raspunsurile.

O istorie sinoptica a *Cactaceae*

Pe scurt: cred ca dovezile originii stravechi ale *Rhipsalis* sunt consistente si de aceea cred ca foarte probabil aceasta a fost un element cheie in evolutia *Cactaceae*; admit cu toate acestea ca este o concluzie care poate crea controverse. Sintetizez mai jos episoade importante din istoria familiei, bazate pe evidente biogeografice, geologice si taxonomice.

1. *Pereskia* sau un gen foarte similar a evoluat dintr-un stramos deocamdata necunoscut (*Portulacaceae*?) undeva in Gondwana vestica, probabil actuala America de Sud, lucru care s-a produs probabil in cretacicul timpuriu. A retinut metabolismul C3. Actuala diversitate a genului sugereaza o radiatie foarte timpurie, formand probabil tufisuri, arbusti, plante cataratoare, asa cum sunt si in speciile prezente.

2. *Opuntioidele* se desprind inca dintr-un stadiu timpuriu al istoriei familiei sau, posibil, au chiar o origine independenta (adica nici nu sunt cactusi in sensul strict al cuvantului). [Dupa cum arata Gibson si Nobel (1986:44) exista o problema serioasa in “calea botanistilor care doresc sa demonstreze pe de o parte legatura dintre *Pereskia* si subfamilia *Opuntioideae* si a acesteia cu subfamilia *Cactoideae* pe de alta parte”.] Indiferent insa de originea lor ele probabil au adoptat metabolismul CAM intr-un stadiu inca foarte timpuriu al istoriei lor. (9)

3. O specie cataratoare, posibil avand deja un anumit grad de succulenta, devine epifita; in decursul acestui process isi pierde frunzele si evolueaza spre metabolismul CAM. Aceasta poate fi fie o specie de *Rhipsalis*, fie o specie din care aceasta s-a desprins direct. *R. baccifera* apare intr-un stadiu timpuriu al evolutiei genului si se raspandeste rapid in padurile tropicale din Gondwana de Vest, dar nu si in Gondwana de Est, posibil datorita desprinderii acestora si formarii marilor intre cele doua blocuri ale supercontinentului, acum circa 130 mil. de ani. Populatiile din America si respectiv Africa / Madagascar devin izolate din punct de vedere genetic si incep sa se dezvolte divergent. (10)

4. Unele populatii din grupul *Rhipsalis baccifera* au parasit habitatul epifitic in favoarea unui habitat terestru. *R. baccifera* poate fi fie epifita fie epilitica in functie de imprejurari, este deci “pre-adaptata” pentru astfel de schimbari radicale ale habitatului. NU sunt necesare pentru a face acest pas schimbari majore; poate doar suprimarea dezvoltarii tulpinilor lipsite de spini si concomitent impingerea spre faza adulta a infloririi a stadiului de vegetatie de tip “cereiform” (vezi mai sus). O astfel de schimbare nu implica nici macar o singura mutare genetica la nici una din genele care controleaza dezvoltarea tulpinii. Probabil ca aceasta transformare sa fi avut loc independent in America de Sud si Africa / Madagascar. Populatiile sudamericane au format in timp baza din care s-au desprins toate celelalte *Cactoideae* cu habitat terestru (cu exceptia *Hylocereeae*), dar populatiile estice (reprezentate in prezent de *R. mauritiana* si *R. horrida* si care s-ar putea sa fi aparut mult mai tarziu) s-au dovedit a fi un cul-de-sac evolutionar.

5. *Hylocereeae* s-au desprins din *Pereskia*. Este posibil ca *Leptocereus* sa fie veriga de legatura dintre *Pereskia* si membrii tipici ai acestui trib (*Hylocereus*, *Epiphyllum* si *Selenicereus*), dar vezi si discutia despre sistematica moleculara de mai sus. [De asemenea important de remarcat faptul ca *Leptocereus* este plasat intr-un grup diferit de *Hylocereus* si aliatii sai in a 2-a clasificare IOS (Hunt & Taylor 1990:89).]

6. Radiatia evolutiva a *Cactoideae* cu habitat terestru spre zone aride si semi-aride in era cretacica. Aria de raspandire a cactusilor probabil se limita initial la America de Sud, dar aparitia unui istm sau a unui arhipelag intre [America de] Nord si [de] Sud a permis un anumit schimb de plante si animale in cretacicul tarziu (ca. 90 – 80 mil. ani).

Opuntioideae, *Pereskia*, *Hylocereae*, *Melocactus* si posibil chiar *Mammillaria* au devenit raspandite in aceasta perioada in proto-America Centrala si unele din acestea (in mod special *Opuntioideae*) probabil s-au raspandit in America de Nord.

7. Proto-America Centrala este dislocata de expansiunea fundului oceanic incepand cu ca. 80 mil. ani in urma, componentele acesteia fiind impinse spre est si au purtat odata cu ele si stramosii cactusilor care se gasesc acum in Antilele Mari. America de Nord si America de Sud devin din nou separate complet si in era tertiara cactusii urmeaza cai evolutive diferite in cele doua continente. Procese geologice ample, incluzand ridicarea Muntilor Stancosi si a Anzilor, activitati vulcanice sustinute si aparitia sistemului de falii San Andreas au ca efect aparitia unui spectru larg de habitaturi in care cactusii cu habitat terestru sa se poata adapta si dezvolta.

8. America de Nord si de Sud se unesc din nou in pliocenul tarziu (ca. 3.5 – 3.1 mil. ani) permitand un important schimb de animale (in mod special mamifere) si plante intre cele doua continente. Cactusii probabil s-au raspandit din nou in America Centrala in aceasta perioada, dar se pare ca exista putine dovezi care sa sustina un schimb semnificativ de cactusi intre America de Nord si America de Sud.

Rezumat

Sper ca am putut arata cum poate fi combinata biogeografia cu dovezi provenind din alte discipline stiintifice pentru a arunca putina lumina asupra evolutiei cactusilor, in ciuda faptului ca nu exista nici un fel de evidente fosile concludente. Putine din lucrurile pe care le-am pus in discutie sunt complet noi dar am incercat sa amalgamez informatii publicate in timp cu viziunile curente asupra biogeografiei istorice, geologiei, teoriei evolutionare si taxonomiei pentru a putea produce ceea ce eu cred ca este o marturie coerenta a istoriei acestui fascinant grup de plante. Desigur, are in mare masura un caracter speculativ si poate fi descrisa ca fiind o “poveste” (si poate chiar respinsa de unii), dar speculatia este totusi o parte importanta a proceselor stiintifice, mai ales daca unele idei pot fi demonstrate in final.

Mulumiri

Multumesc editoarei pentru rabdarea cu care a asteptat completarea acestui articol si pentru faptul ca mi-a procurat o copie a articolului din 1950 a lui Backeberg si multumesc si lui Nick Perrin pentru ca am putut folosi scannerul sau, lucru care a fost de un real ajutor in finalizarea acestui articol.

Bibliografie citata

(Deoarece locuiesc la o distanta considerabila de biblioteci academice majore nu a fost posibil sa consult direct toate publicatiile care urmeaza. Cele pe care nu le-am vazut sunt marcate cu *).

Allanby, M. (ed) 1985: "The Oxford Dictionary of Natural History." Oxford; New York: Oxford University Press. 688 p.

*Anthony, H.E. 1948: How *Rhipsalis*, an American cactus, may have reached Africa. *Journal of the New York Botanical Gardens* 49: 33-38.

Backeberg, C. 1950: Some results of twenty years of cactus research. *Cactus and Succulent Journal (US)* 22: 181-190.

Barthlott, W. 1979: "Cacti. Botanical aspects, descriptions and cultivation." Cheltenham; Stanley Thomas. 249 p. [English translation of "Kakteen" (1977)]

Barthlott, W.; Taylor, N.P. 1995: Notes towards a monograph of *Rhipsalideae (Cactaceae)*. *Bradleya* 13: 43-79.

Benson, L. 1982: "The Cacti of the United States and Canada". Stanford; Stanford University. 1044 p.

*Berger, A. 1926: "Die Entwicklungslinien der Kakteen". Jena; G. Fischer. iv + 105pp.

Berger, A. 1929: "Kakteen. Anleitung zur Kultur und Kenntnis der wichtigsten eingeführten Arten". Stuttgart; E. Ulmer. vii + 346 p.

Boke, N.H. 1955: Development of the vegetative shoot in *Rhipsalis cassytha*. *American Journal of Botany* 42: 1-10.

Britton, N.L.; Rose, J.N. 1923: "The *Cactaceae*. Descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Carnegie Institute Publication 248. Vol. 4. vii + 318 p.

Buxbaum, F. 1950-1955. "Morphology of cacti". Pasadena; Abbey Garden Press. 223 p.
Buxbaum, F. 1958: "Cactus Culture based on Biology". London; Blandford. 224 p.

*Camp, W.H. 1948: *Rhipsalis* - and plant distributions in the Southern Hemisphere. *Journal of the New York Botanical Gardens* 49: 88-91.

*Chorinsky, F. 1931: Vergleichende-anatomische Untersuchung der Haargebilde bei *Portulacaceen* und Kakteen. *Österreich. Bot. Zeitschrift* 80: 308-327.

Crane, P.R.; Friis, E.M. Runsgaard Pederson, K. 1995: The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.

*Croizat, L. 1952: *Manual of phytogeography*. The Hague; Junk.

Croizat, L. 1961: "Principia Botanica or Beginnings of Botany". Caracas; privately published. 2 vols. 1821 p.

- Cullmann, W; Götz, E; Gröner, G. 1986: "The Encyclopedia of Cacti". Sherborne; Alphabooks. 340 p. [english translation of "Kakteen" 1984].
- Endler, J; Buxbaum, F. 1979: "Die Pflanzenfamilie der Kakteen". 3rd ed. Minden; A. Philler. 169 p.
- Gibson, A.C.; Nobel, P.S. 1986: "The Cactus Primer". Cambridge, MA; Harvard University Press. vi + 286 p.
- Gould, S.J. 1997: "Ontogeny and Phylogeny". Cambridge, MA; Harvard University Press. ix + 501 p.
- Hallam, A. 1985: A review of Mesozoic climates. Journal of the Geological Society, London 142: 433-445.
- Hull, D.L. 1988: "Science as a process. An evolutionary account of the social and conceptual development of science". Chicago and London; University of Chicago Press. 586 p.
- Hunt, D.R. 1967: "Cactaceae" in Hutchinson, J. (ed) "The genera of Flowering Plants". Vol. 2: 427-467. Oxford; Oxford University Press. [Reprinted as "The genera of the Cactaceae" 1979.]
- Hunt, D.R.; Taylor, N.P. 1986: The genera of the *Cactaceae*: towards a new consensus. *Bradleya* 4: 65-78.
- Hunt, D.R.; Taylor, N.P. 1990: The genera of *Cactaceae*: progress towards consensus. *Bradleya* 8: 85-107.
- *Irmisch, J. 1876: Über die Keimpflanzen von *Rhipsalis cassythra* und deren Weiterbildung. *Bot. Zeit.* 34: 193.
- Marshall, W.T.; Bock, T.M. 1941: "*Cactaceae* with illustrated keys of all tribes, subtribes and genera". Pasadena; Abbey Garden Press. 220 p.
- McCarten, N.F. 1981: Fossil cacti and other succulents from the Late Pleistocene. *Cactus and Succulent Journal (U.S.)* 53: 122-123.
- Opdayke, N.D.; Jones, D.S. MacFadden, B.J.; Smith, D.L.; Mueller, P.A.; Shuster, R.D. 1987: Florida as an exotic terrane: paleomagnetic and geochronologic investigation of lower Paleozoic rocks from the subsurface of Florida. *Geology* 15: 900-903.
- Ren, D. 1998: Flower-associated *Brachycera* flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science* 280: 85-88.
- *Roland-Gosselin, M. 1912. Les *Rhipsalis* découverts en Afrique sont-ils indigènes? *Bulletin de Societe Botanique de France* 59: 97-102. [English translation in *Torreyia* 13: 151-156 (1913) and *Desert Plant Life* 19: 121-124 (1947)]
- Rowley, G.D. 1978: Phytogeography and the study of succulent plants. *Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 40: 3-5.
- Schumann, K. 1897-1898. Gesamtbeschreibung der Kakteen. (Monographia Cactacearum). Neudamm: J. Neumann. xi + 832 p.
- Shields, O. 1988: Mesozoic history and neontology of Lepidoptera in relation to *Trichoptera*, *Mecoptera*, and angiosperms. *Journal of Paleontology* 62: 251-258.

Storey, B.C. 1995: The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwanaland. *Nature* 377: 301-308.

Wallace, R.S. 1995. Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya* 13: 1-12.

Notele mele:

(1) Biogeografie vicariantă; vicariantă înseamnă separarea sau diviziunea unui grup de organisme datorită existenței unor bariere geografice, precum munți sau mase de apă, separare care are ca rezultat o diferențiere a caracteristicilor indivizilor aparținând grupului original ceea ce conduce în ultima instanță la apariția unor tipuri, forme, varietăți, subspecii sau specii noi.

(2) Din lecturile mele referitoare la modul în care au fost naturalizate în Noua Zeelandă diverse specii sau grupe de plante (deși m-am axat pe plante suculente) rezultă destul de clar faptul că speciile naturalizate au fost în cele mai multe cazuri introduse accidental, originea acestora corespunzând aproape perfect cu traseele migrațiilor umane sau cu traseele comerciale, nicidecum cu eventualele trasee migratorii ale pasărilor. Despre relativ puținele plante australiene naturalizate în Noua Zeelandă se știe că sunt introduse datorate omului.

(3) Adică cu mult mai mult decât distanța care separă Africa de America de Sud. La improbabilitatea de a parcurge această distanță imensă (fără defecare) se mai adaugă și improbabilitatea alegerii unei ținte relativ mici în detrimentul Indiei continentale spre exemplu.

(4) Interesant este faptul că *Rhipsalis baccifera* a fost descoperită și în zone nordice ale Indiei și în Nepal, lucru de care Dr. Phil Maxwell pare să nu fi avut cunoștința. Rămâne misterul absenței *Rhipsalis* din sudul Indiei, în ciuda unui climat propice. Desigur, fiind o fostă componentă a Gondwanei de Est, este normal ca *Rhipsalis* să lipsească de aici, dar și propagarea datorită pasărilor s-a dovedit total ineficientă în acest caz, punând sub semnul întrebării întregul esafodaj teoretic al traversării Atlanticului. La fel de interesant și ciudat în același timp este însă și faptul că, deși această a fost legată de Sri Lanka printr-o punte terestră de nu mai puțin de 17 ori în ultimile câteva milioane de ani, *Rhipsalis baccifera* nu a ajuns în sudul Indiei, demonstrând prin aceasta că nici punctele terestre, chiar atunci când ele există, nu se dovedesc (cel puțin în acest caz) a fi de un real ajutor în răspândirea plantelor.

(5) În textul original este utilizat termenul “rainforest”; am utilizat termenul românesc mult mai consacrat de “padure tropicală” care, deși implică existența unui climat tropical (lucru care nu este absolut necesar în contextul utilizat de Dr. Phil Maxwell), subliniază mult mai bine caracterul umed.

(6) Paradoxul constă în alăturarea unui gen evoluat (*Mammillaria*) cu un gen primitiv (cum de altfel era considerat *Rhipsalis* în mod tradițional), deși alăturarea ar putea presupune tacit faptul că *Rhipsalis* este un gen evoluat. Britton și Rose nu au exprimat în mod expres acest lucru.

(7) Termenul este derivat din numele dat unui anumit tip de celulă (cunoscut atât în organisme complexe cât și în organisme unicelulare). Celulele amoebioide se deplasează sau se hrănesc utilizând pseudopozii (un fel de “proiecții” temporare ale peretilor celulari); acestea s-au dezvoltat independent în cele mai diverse tipuri de organisme – celulele albe ale sângelui sau protozoare (*Amoeba proteus* fiind cea mai cunoscută).

(8) Cu alte cuvinte este un gen evoluat și nicidecum un posibil strămos al familiei *Cactaceae*.

(9) Nu este o contradicție, fotosinteza CAM a evoluat independent în cele mai diverse familii de plante și la cele mai diverse tipuri de plante, unele chiar subacvatice.

(10) Dr. Phil Maxwell prezinta comasat o etapa din evolutia sinoptica a *Cactaceae* care consta din doua etape geologice diferite (si putand sa creeze confuzii prin asta) – separarea mai intai a Gondwanei de Est (Antarctica, Australia, India si Noua Zeelanda – in care nu exista *Rhipsalis*) acum 180 – 160 mil. ani si abia apoi separarea Africii de America de Sud acum 130 mil. de ani – amandoua provenind din Gondwana de Vest in care *Rhipsalis* era deja raspandita.

Cateva cuvinte pentru final

Articolul a aparut pentru prima data in 1998 in New Zealand Cactus and Succulent Journal in 3 numere succesive, dar s-a lansat aproape imediat intr-o “cariera” internationala, fiind tradus si retiparit ulterior in alte reviste si publicat in engleza in cel putin 2 website-uri C&S importante. Trebuie sa subliniez faptul ca acest articol a fost primul text care mi-a trezit interesul de a privi putin si dincolo de marginea ghiveciului, prin 2000 sau 2001 cand l-am citit pentru prima data. Si, fie si numai pentru acest lucru, raman profund recunoscator Dr. Phil Maxwell.

Cand prin Martie sau Aprilie 2005 am incercat sa schitez pentru Cactus Romania un foarte ambitios proiect – un articol despre originea si raspandirea cactusilor (din fericire abandonat) – articolul meu gravita inevitabil (si) in jurul acestui text, care (desi personal ma delimitez in cateva aspecte) ramane pentru mine un text esential.

Prin Iunie sau Iulie 2005 a avut loc pe forum un scurt dialog (parca a pornit de la dispersia bananierului) cu d-nii Dag Panco de Grid si Vincentiu Fabian Vanghele (carora le dedic aceasta traducere) si am dorit sa aduc in sprijinul afirmatiilor mele acest articol. Am decis imediat sa abandonez proiectul care (cel putin la acea data, daca nu si acum) era o palarie cam prea mare pentru mine si am inceput traducera in romana a acestui text. Din varii motive am abandonat si reluat traducerea textului de mai multe ori.

Recent am luat hotararea de a reveni si finaliza cateva din proiectele abandonate la plecarea mea de pe forum; o fac din respect pentru “gazdele” mele dar si pentru toti acei membri ai forumului Cactus Romania care ar putea fi interesati de acest subiect. Finalizarea traducerii in limba romana, promisa in cateva randuri, este poate cel mai important din aceste cateva mici proiecte.

As dori sa spun si cateva cuvinte despre traducerea propriuzisa. Expresia “traduttore, traditore” nu este lipsita de adevar, pentru ca fara sa vrei lasi amprenta personalitatii tale (sau a convingerilor tale) in detrimentul autenticitatii. A fost pentru mine o solicitare atat datorita terminologiei uneori destul de complexe si exprimarii uneori foarte precise (tehnice vorbind), cat si datorita faptului ca (exceptand cateva traduceri din limba germana) nu m-am lovit in traducerile mele din limba engleza de texte atat de ample. Dincolo de intreruperile si reluarile in finalizarea acestui proiect, traducerea a avut doua etape:

1. Traducerea din limba engleza in limba romana, cat mai precis cu putinta, incercand sa nu alterez cu nimic textul din punct de vedere al informatiei in primul rand.
2. Traducerea din “romana” in romana. Asta in incercarea de a impaca o traducere fidela cu o anumita eleganta si fluanta a textului (pe alocuri destul de sec si tehnic) care sa-l faca mai usor accesibil.

Nu stiu in ce masura am reusit; nu sunt un traducator profesionist. Este posibil ca datorita intreruperilor cu care am lucrat sa fie vizibila (pentru mine este) si o anumita inconsistenta in abordarea traducerii privita ca un tot unitar. Interventiile mele in textul original au fost minore si s-au rezumat la 3 aspecte:

1. Am incercat sa elimin unele note plemice mai ascutite; in acest sens am eliminat complet o fraza (care nu ajuta oricum cu nimic informatia) si am atenuat in alte 3 – 4 locuri o anumita ironie in exprimare.
2. Am incercat sa nuantez uneori (sau sa explicitez) o exprimare excesiv de concisa sau usor incompleta. In acest sens am introdus (pe langa notele mele la text) in 3 – 4 randuri in corpul textului scurte completari in paranteze patrate. Din nefericire si Dr. Phil Maxwell a procedat in mod similar in varianta electronica a textului care a stat la baza traducerii, utilizand foarte nuanat atat paranteze rotunde cat si paranteze patrate, acestea din urma in locul notelor sale. Cum nu am dorit sa introduc si acolade am reusit sa “pierd” in corpul textului adaugirile mele, facandu-le imposibil de semnalat cititorilor. Cum Dr. Phil Maxwell este (ca si mine) un campion al parantezelor, nu cred ca am alterat insa spiritul acestui text remarcabil.
3. Am renuntat la impartirea originala a textului in trei parti distincte deoarece aceasta a fost motivata in primul rand de spatiul tipografic alocat textului si in mult mai mica masura de structura acestuia. Am modificat de asemenea referirile la structura initiala a textului.

Eduart Zimer, Septembrie 2007