

# Wczesna ewolucja kaktusów i postmodernizm

## Early cactus evolution and postmodernism

**M. Patrick Griffith**

Montgomery Botanical Center  
11901 Old Cutler Road  
Miami, Florida 33156 USA

**Ming Zhou**

School of Educational Studies  
Claremont Graduate University  
Claremont, California 91711 USA

**Streszczenie.** W tej pracy Autorzy stawiają tezę, że na interpretacje wczesnej ewolucji kaktusów w przeszłości miały wpływ konteksty. Ostatnie badania fylogenetyczne, analizowane bez kontekstów, sugerują, że wczesne kaktusy nie musiały być podobnymi do *Pereskia* krzewami, ale małymi sukulentami. [Artykuł częściowo adaptowany z Griffith 2004b]

**Summary.** In this work, the authors submit that the interpretation of early cactus evolution has been contextually influenced in the past. Recent phylogenetic research, when viewed without context, suggests that early cacti may not have been *Pereskia*-like shrubs, but diminutive succulents. [The article is largely adapted from Griffith 2004b]

### Jeszcze jedno dziedzictwo roku 1492

Tym, którzy to czytają, nie trzeba wyjaśniać uroku kaktusów. Warto jednak zauważyć, że botanicy i ogrodnicy europejskiego kręgu kulturowego nieustannie interesowali się tą grupą roślin od czasu jej pojawienia się tu w późnym XV/wczesnym XVI w. (Anderson, 2001), oczywiście dla jej morfologii – czegoś, czego nie można było spotkać w naturze w Europie. W czasach, gdy Stary Świat poznawał Cactaceae, sukulentyzm pędów, tuberkuły, żebra i ciernie (i oczywiście piękne kwiaty), z pewnością, wszystkie razem, tym bardziej były podziwiane w kontekście współczesnej wiedzy europejskiej. Dla zachodnich botaników XV w., kaktusy na pewno były roślinami egzotycznymi. Egzotyczność z definicji jest określona kulturowo. Twierdzą tutaj, że ten specyficzny kontekst kulturowy wpływa na interpretowanie wczesnej ewolucji kaktusów. Uderzająca (ale określona kulturowo) egzotyczność Cactaceae wciąż ma wpływ na nasze postrzeganie tego co jest pierwotne, a co jest pochodne w tej rodzinie. Aby badać sposoby, za pomocą których kulturowa interpretacja morfologii miała wpływ na hipotezy dotyczące ewolucji kaktusów, potrzebny będzie krótki przegląd morfologicznej różnorodności kaktusów.

### Obecna różnorodność kaktusów

Kaktusy mają cechy morfologiczne dużo mówiące o ewolucji i dające się interpretować. Jednym z kryteriów, która ma duży wpływ na interpretowanie ewolucji kaktusów, jest liść (**Fig. 1**, str.13). Cechy charakterystyki liścia u Cactaceae znacznie się różnią (**Fig. 2**, str.13). Poniższy przegląd podrodzin naświetli różnice w obrębie liścia.

Olbrzymia większość gatunków Cactaceae mieści się w podrodzynie Cactoideae, która obejmuje bezlistne sukulenty pędowe. Dla wielu laików pojęcie kaktusa odnosi się

### Another legacy of 1492

For the current readers, the allure of cacti requires no explanation. However, it is worth noting that botanists and horticulturalists of European cultural extraction have sustained particular interest for this group of plants to since their appearance there in the late 15<sup>th</sup> / early 16<sup>th</sup> century (Anderson, 2001). Certainly, this is due to their morphology, something not naturally encountered in Europe. At the time of the Cactaceae's introduction to the Old World, stem-succulence, tubercles, ribs, and spines (and of course, the beautiful flowers) must have all been even more wondrous to experience, in the context of contemporary European botanical knowledge; to the Western botanist of the 1500s, cacti were certainly exotic plants. Exoticness is by definition culturally based. Here, I submit that this specific cultural context influences the interpretation of early cactus evolution. The striking (but culturally determined) exoticness of the Cactaceae still impacts our concept of what is relictual and derived for the family. To investigate the ways in which cultural interpretation of morphology has influenced hypotheses of cactus evolution, a brief overview of cactus morphological diversity will be necessary.

### Extant cactus diversity

Cacti have a variety of morphological features informative about evolution and available for interpretation. One feature that heavily influences the interpretation of cactus evolution is the leaf (**Figure 1**, p. 13). Leaf character states in Cactaceae vary considerably (**Figure 2**, p. 13). The survey of subfamilies below will highlight leaf diversity.

The vast majority of Cactaceae species are circumscribed in the subfamily Cactoideae, which contains

właśnie do tej grupy. Wyjątki od reguły bezlistności w tej podrodzynie to liścienie i malutkie listki u niektórych *Hylocereus* (**Fig. 2d**). Kolejna podrodzina kaktusów, Opuntioideae, obejmuje opuncje i pokrewne. Opuntioideae mają największą różnorodność budowy liścia spośród podrodzin kaktusów – większość opuncjowatych ma liście cylindrycznie sukulentyczne, małe, które wcześniej odpadają, jednak opuncjowate rodzajów *Pereskopsis* i *Quiabentia* mają liście szerokie i sukulentyczne, które utrzymują się w okresie wegetacyjnym, odpadając tylko w czasie suszy, a niektórzy reprezentanci *Austrocyliandropuntia* mają dużo większe liście cylindrycznie sukulentyczne, też trwałe (**Fig. 2e-h**). Podrodzina Pereskioideae, obejmująca rodzaj *Pereskia*, ma szerokie, niesukulentyczne, trwałe liście i, w przeciwieństwie do innych kaktusów, niesukulentyczne pędy (**Fig. 1-2**). Ostatnio uznana podrodzina Maihuenioideae (= *Maihuenia*; monotypowa), ma półsukulentyczne pędy i cylindrycznie sukulentyczne, malutkie, trwałe liście (**Fig. 2c**).

### Wczesne idee ewolucji kaktusów

Pogląd tradycyjny, ustanowiony w początku XX w. przez Brittona i Rosego (1919), mówi, że kaktusy liściaste są pierwotne (lub prymitywne), a kaktusy bezlistne, z sukulentycznymi pędami, od nich pochodne. Britton i Rose (1919) zaproponowali, że „rodzaj *Pereskia*... ze względu na swoje podobieństwo do innych kwitnących roślin ze zdrewniałymi pędami, [jest] kaktusem najbardziej spokrewniony z innymi rodzinami (str. 8)”. Zauważyli też oni bliskie pokrewieństwo pomiędzy liśćmi *Pereskopsis* i *Pereskia*, i na podstawie tej cechy założyli ściśle polrewieństwo tych rodzajów. Historia ewolucji, która wynikła z tych dwóch pokrewieństw, zakłada istnienie podobnych do *Pereskia* przodków całej Cactaceae oraz pewnych mniej pierwotnych linii, ewoluujących w kierunku liściastych sukulentów podobnych do *Pereskopsis*, i w końcu, w pochodzące od nich, bezlistne rośliny, jak i *Carnegiea* i *Echinocereus* (**Fig. 3**).

Ten pogląd na ewolucję kaktusów (*Pereskia*-prymitywna) miał duży wpływ na późniejsze badania. Prawie każda kolejna wzmianka w literaturze, niekoncentrująca się wprost na ewolucji kaktusów, kładzie nacisk na pierwotną naturę tych roślin względem innych Cactaceae (np. Leuenberger, 1986; także Landrum, 2002). Ponadto, koncepcja *Pereskia*-prymitywna miała na tyle duży wpływ (ponieważ wpasowuje się łatwo w swój kontekst, patrz niżej), że następni autorzy czasem źle interpretowali nowe dane (z bezpośrednim związkiem z wczesną ewolucją kaktusów), tak aby były zgodne z Brittonem i Rose (1919), nawet jeśli pokazywały one raczej coś przeciwnego (Griffith, 2004a).

stem-succulent, leafless plants. Many laypeople's conception of a cactus centers upon this group. The exceptions to leaflessness in this subfamily include cotyledons and minute leaves in some *Hylocereus* (**Figure 2d**). Another subfamily of cacti, the Opuntioideae, includes the prickly-pear and its relatives. The Opuntioideae have the most variability in leaf form of the cactus subfamilies: most opuntioids have terete-succulent, diminutive leaves that are early deciduous; however, plants of the opuntioid genera *Pereskopsis* and *Quiabentia* have broad, succulent leaves that persist throughout the growing season, only falling in times of drought, and some members of *Austrocyliandropuntia* have much larger terete-succulent leaves, also persistent (**Figure 2e-h**). The subfamily Pereskioideae, containing the genus *Pereskia*, has broad, non-succulent, persistent leaves and nonsucculent stems, unlike other cacti (**Figures 1-2**). A recently recognized subfamily, the Maihuenioideae (= *Maihuenia*; monotypic), has semi-succulent stems and terete-succulent, diminutive, persistent leaves (**Figure 2c**).

### Early ideas about cactus evolution

The traditional view, codified in the early 20<sup>th</sup> century by Britton and Rose (1919), has advanced that leafy cacti are relictual (or primitive), and leafless, stem-succulent cacti are derived. Britton and Rose (1919) proposed that “the genus *Pereskia* . . . on account of its similarity to other woody flowering plants, [is] considered the nearest cactus relative to the other families (p. 8)” They also noted a close affinity between the leaves of *Pereskopsis* and *Pereskia*, and assumed a close relationship between these genera based on this character. The evolutionary history implied by these two relationships has *Pereskia*-like ancestors for the entire Cactaceae, with some less relictual lineages evolving into *Pereskopsis*-like leafy succulents, and finally into derived, leafless plants like and *Carnegiea* and *Echinocereus* (**Figure 3**).

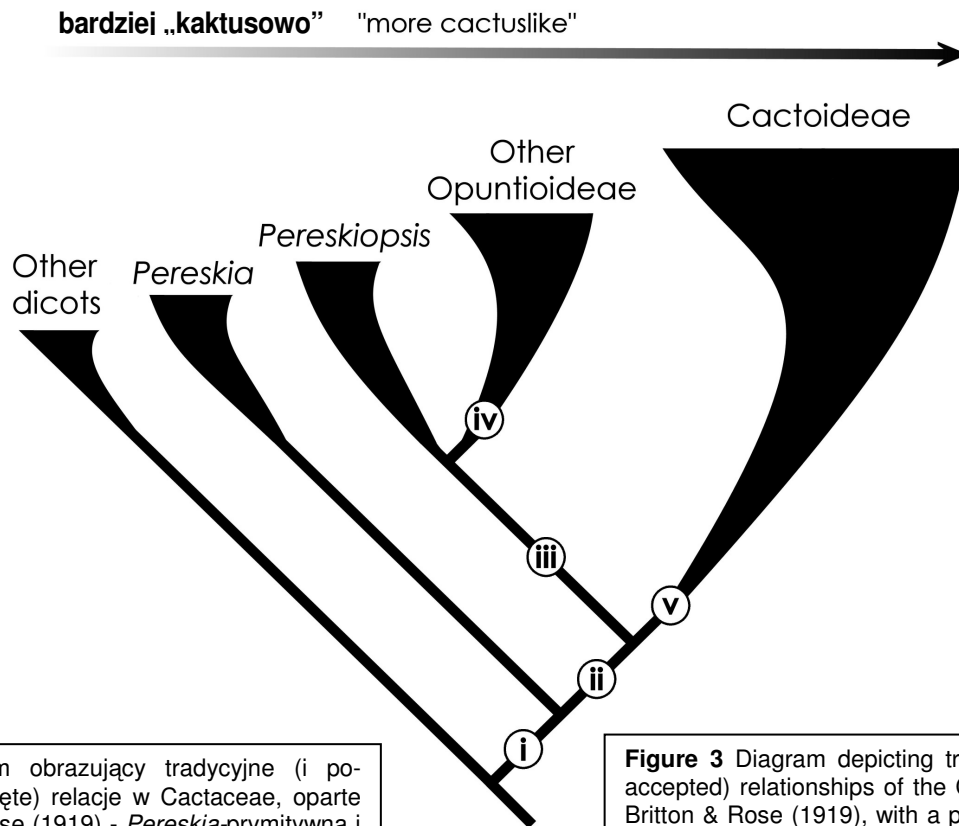
This view of cactus evolution (*Pereskia*-as-primitive) has been very influential upon subsequent work. Almost every subsequent mention of *Pereskia* in the literature that is not directly concerned with cactus evolution stresses the relictual nature of the plants relative to other Cactaceae (e.g. Leuenberger, 1986; also Landrum, 2002). Furthermore, the *Pereskia*-as-primitive idea has been so influential (because it fits so easily within its context; see below), that recent authors have sometimes misinterpreted new data (with direct bearing upon early cactus evolution) to be consistent with Britton and Rose (1919), even when the data are more readily interpreted as contradictory (Griffith, 2004a).

## Pojęcie normalności

Hipotezy ewolucyjne nie są wolne od wpływu kulturowego. Jeden dobrze udokumentowany przykład tyczy

## The idea of normalcy

Evolutionary hypotheses are not free from cultural bias. One well-documented example involves the differences in 20<sup>th</sup> century Western and Soviet evolutionary



**Fig. 3** Diagram obrazujący tradycyjne (i powszechnie przyjęte) relacje w Cactaceae, oparte na Brittonie i Rose (1919) - *Pereskia*-prymitywna i bardzo zaawansowane Cactoideae (*Cereae* sensu Britton i Rose). Opisana tu morfologiczna ewolucja to: **i.** wspólny przodek Cactaceae, o zdrewniałych pędach i szerokich liściach; redukcja krótkich pędów do areol, a listków pąków liściowych do cierni (Cactaceae); **ii.** rozwój sukulentycznych pędów; **iii.** rozwój glochidów i arili nasion (Opuntioideae); **iv.** redukcja liści do cylindrycznie sukulentycznych i w większości bardzo nietrwałych; **v.** zupełna utrata liści (Cactoideae).

**Figure 3** Diagram depicting traditional (and widely accepted) relationships of the Cactaceae, based on Britton & Rose (1919), with a primitive *Pereskia* and highly derived Cactoideae (*Cereae* sensu Britton & Rose). Morphological evolution depicted here: **i.** a woody, broadleaved common ancestor of the Cactaceae; reduction of short shoots into areoles and bud scales into spines (Cactaceae); **ii.** development of succulent stems; **iii.** development of glochids and bony seed arils (Opuntioideae); **iv.** reduction of leaves to terete-succulent and mostly ephemeral; **v.** complete loss of leaves (Cactoideae).

się różnic w XX-wiecznych, zachodniej i sowieckiej, teoriach ewolucji, kładących naciski odpowiednio na: wewnątrzgatunkową i międzygatunkową rywalizację, co odzwierciedlało klimat polityczny w każdej dziedzinie (Todes, 1989). Zatem kontekst danego naukowca może mieć wpływ na odkrycia naukowe. Takie zjawisko prawdopodobnie miało wpływ na badania nad Cactaceae.

Określanie charakteru liści pereskii jako pierwotnego wśród Cactaceae, zwykle nie odbywało się poprzez systematyczną analizę cech. Sądzę raczej, że te wnioski zostały wyciągnięte na podstawie założeń tego, co jest „normalne” lub „typowe” w świecie roślin. Normalność to pojęcie określone kulturowo, więc może być dość subiektywne (James 1979; Blais, 1997). Kształtowanie krajobrazów jest integralną częścią kultury (Hunt, 1991), i może często służyć jako mocny kulturowy wyznacznik, poprzez aspekty formy i kompozycji nieoczywiste dla obcego ob-

theory, with respective emphases on intraspecific or interspecific competition, reflecting the prevailing political climate in each realm (Todes, 1989). So, a scientist's context may influence that science's findings; this phenomenon has possibly affected the study of the Cactaceae.

The determination of *Pereskia* leaves as a relictual character in the Cactaceae has usually not been made through systematic analysis of character state polarity. Rather, I propose that this conclusion was reached based on assumptions about what is 'normal' or 'typical' in the plant world. Normality is a culturally determined concept, and can therefore be quite subjective (James 1979; Blais, 1997). Landscaping is an integral part of culture (Hunt, 1991), and can often serve as a potent cultural signifier, through aspects of form and composition unobvious to the foreign observer (Tuan, 1974; Hunt, 1996). These semiotic elements of landscape – which subconsciously influence the perceiver – are difficult to translate

serwatora (Tuan, 1974; Hunt, 1996). Takie semiotyczne elementy krajobrazu, które podświadomie wpływają na obserwatora, są trudne do przełożenia między kulturami (Feleppa, 1988; **Fig. 4**, str.14). Ponieważ to zachodnioeuropejska kultura, i kultury pochodne, wydały pierwszych interpretatorów ewolucji kaktusów, warto rozważyć kontekst botaniczny, w którym znajdują się te osoby. Praca Brittona i Rosego ma olbrzymie znaczenie jako źródło opisów kaktusów, jednak w sytuacji, gdy nie było zachowanych szczątków kaktusów, ani obiektywnych ocen związków z innymi grupami roślin (patrz niżej), określanie ich pokrewieństw mogło zostać nieświadomie ukierunkowane poprzez wpływ kontekstowy.

Britton i Rose byli naukowcami zatrudnionymi w New York Botanical Garden w Bronx, w Nowym Yorku. Ponieważ NYBG to światowej klasy skarb botaniczny i ogrodniczy, zwiedzający mają szansę zobaczyć wielką różnorodność interesujących, poglądowych i pięknych kolekcji roślin. Odzwierciedlając zbieżność klimatu, historię uprawy i gusty nowojorskie, estetyka prezentacji mocno przypomina ogród europejski, głównie angielski (np. Blomfield, 1901). Ten kulturowy(-ywatywny) kontekst nie ogranicza się do NYBG – ogromna większość projektowanych terenów w USA jest modelowana na wzór ogrodu angielskiego (Slade, 1895; Kaufman, 2000, i inni). Elementy tej krajobrazowej estetyki obejmują: szerokie trawniki, żywopłoty i duże majestatyczne drzewa – wszystko często ułożone w uporządkowany sposób (Darian-Smith, 1999). Zakorzenione w naszej kulturze preferencje dotyczące estetyki trawników i drzew są bardzo dobrze poświadczane – stopień rozprzestrzenienia tej estetyki znacznie przekracza jej opłacalność na wielu obszarach Ameryki Północnej, gdzie nawadnianie takich terenów spowodowało wyczerpanie się dużych zbiorników wodnych oddalonych setki mil (e.g. Owens Lake and Los Angeles; Ewan, 2000; zobacz też **Fig. 4**, na górze). Pomiędzy kosztów środowiskowych i odczuciowej monotonii, ta estetyka krajobrazowa osiąga apogeum na kampusach.

Ten trwały krajobraz odzwierciedla się w umysłach jego mieszkańców. Nie twierdzą, że zachodni uczeni nie jest w stanie patrzeć obiektywnie na niemieszane, nie z północnej półkuli, nieozdobne taksony obiektywnie, jednak powinniśmy być świadomi uprzedzeń i podświadomych kontekstów zanim zaczniemy oceniać nie mając danych.

### **Kulturowy(-ywatywny) kontekst: pogląd postmodernistyczny**

Przykład ogrodniczego kontekstu, którego naukowcy muszą być świadomi, jest przedstawiony w Griffith (2004), poprzez proste studium porównawcze. Złożone wyobrażenie „normalnego” liścia zostało skonstruowane z dwóch kontekstów – dwóch miejsc: kampusu Claremont

between cultures (Feleppa, 1988; **Figure 4**, p. 14). Since Western European and European-derived cultures have produced the primary interpreters of cactus evolution, it is worth considering the botanical context in which these people exist. Britton and Rose's work is absolutely of great relevance as a reference for cactus descriptions; however, in the absence of a fossil record for cacti or objective estimates of outgroup relationships (see below), their determinations of relationships may have been influenced by unconscious contextual bias.

Britton and Rose were scientists employed by the New York Botanical Garden in the Bronx, New York. As a world-class botanical and horticultural treasure, visitors to NYBG have the opportunity to see a great variety of interesting, informative, and beautiful plantings. Reflecting a confluence of the climate, cultural history, and tastes of New York, the garden's presentation aesthetic draws largely upon the European garden, especially the English Garden (e.g. Blomfield, 1901). This (horti)cultural context is not limited to NYBG; the vast majority of landscaped areas in the United States are modeled after the English estate (Slade, 1895; Kaufman, 2000, among others). Elements of this landscape aesthetic include broad lawns, hedgerows, and large stately trees, often arranged in an orderly fashion (Darian-Smith, 1999). Our culture's long-standing preference for the lawn-and-tree aesthetic is strongly attested to: that aesthetic's distribution far exceeds its economy in many areas of North America, where the irrigation required for its survival has depleted large water reserves to feed thirsty landscaping hundreds of miles away (e.g. Owens Lake and Los Angeles; Ewan, 2000; see also **Figure 4**, top). In spite of environmental costs and sensory monotony, this landscape aesthetic reaches a zenith on college campuses.

This consistent landscape will mirror itself in the minds of its inhabitants. I am not arguing that the western academic is unable to view non-mesic, non-boreal, non-ornamental taxa objectively; however, we should be aware of assumptions and subconscious contexts before making estimations without data.

### **The (horti)cultural context: a postmodern view**

An illustration of the horticultural context current scientists must be aware of is presented in Griffith (2004), through a simple comparative study. A composite image of a 'normal' leaf was constructed from two contexts, represented by two sites: the Claremont Colleges campus (**Figure 5**, p. 14), and a field site in arid, 'transmontane' California (**Figure 6**, p. 14). The Claremont site was chosen to represent the horticultural context of the western academic; like nearly all colleges, the Claremont campus comprises large broadleaf trees, broad

Colleges (**Fig. 5**, str.14) i kawałka „nieucywilizowanej” pustynnej Kalifornii (**Fig. 6**, str.14). Claremont został wybrany by reprezentować ogrodniczy kontekst zachodniego naukowca. Jak prawie wszystkie kampusy, Claremont posiada duże, szerokolistne drzewa, szerokie trawniki, pnącza i krzewy, i to mimo klimatu śródziemnomorskiego i półpustynnej średniej opadów (choć coraz większe części kampusu, szczególnie Pitzer College, są zamieniane na tereny z kserofitami i rodzimymi roślinami, dzięki wysiłkom grup otwarcie myślących studentów i zarządów). Obszar pustynny obszar został wybrany aby przedstawić kontekst alternatywny, w którym reprezentowane są właśnie Cactaceae. Z 20 liści szerokolistnych Angiospermae, zebranych z każdego stanowiska, 16 wybrano przypadkowo, następnie uśredniono ich morfologie, pokazując to na jednym złożonym obrazku (**Fig. 7**, str.14), obrazującym „normalny” liść z każdego kontekstu. Uśrednienie morfologiczne zostało wykonane przy pomocy programu WinMorph 3.01 (Kumar, 2001).

W oparciu o powyższe złożenia, mimo, iż są widoczne duże różnice w każdym kontekście, wynika, że dla mieszkańca kampusu lub ogrodu botanicznego, pojęcie (kontekstowo określone) normalnego liścia szerokolistnych Angiospermae, oznacza prawdopodobnie liść prosty, z szeroką blaszką, zielony, wielkości dłoni. Z drugiej strony, pytany o opisanie typowego liścia, mieszkańiec terenów pustynnych, może sobie wyobrazić liść szarzielony, wąski, wielkości paznokcia (**Fig. 7**). To, co jest normalnym liściem, zależy od kontekstu, a więc przy braku danych, ocena związku czegoś botanicznie „innego” z własnym kontekstem botanicznym może być subiektywna.

Czy pustynny reżim (**Fig. 6**) jest bardziej adekwatnym kontekstem dla śledzenia wczesnej ewolucji kaktusów? Być może, ale jako kontekst ma te same ograniczenia jak kampus lub jak „ogród” na Antarktydzie. Zamiana wpływu jakiegoś kontekstu na kolejny subiektywny punkt widzenia, nie da lepszej dokładności. Musimy raczej szukać obiektywnych metod oceny związków pomiędzy taksonami, całkowicie wolnych od morfologicznego kontekstu obserwatora. Choć dużo informacji można uzyskać przez analizę morfologiczną, gdyż selekcja naturalna dotyczy namacalnych cech organizmów (takich jak morfologia), to być może ewolucję formy można lepiej naświetlić dzięki źródłom danych, które nie obejmują formy.

### **Czy istnieje obiektywna interpretacja?**

Jedną z najbardziej ekscytujących i bogatych kategorii danych z ostatnich lat są sekwencje DNA. Z pomocą wielu danych dotyczących i taxonów, i sekwencji, można uzyskać model pokrewieństw, mogący być mniej podatny na subiektywność obserwatora. Takim przykładem wniosku opartego na DNA, obrazującego sposób, w jaki jest interpretowana ewolucja roślin, są najwcześniejsze angio-

lawns, ivy, and evergreen shrubs, despite a Mediterranean climate and semiarid average rainfall (to be fair, a growing portion of the Claremont campuses, particularly Pitzer College, are converted to xeriscape and native plantings, through the efforts of progressive student groups and receptive administrations). The arid site was chosen to represent an alternative context, in which the Cactaceae actually see representation. Of twenty broadleaf angiosperm leaves collected at each site, sixteen were chosen at random, and their morphologies averaged to produce a single composite image (**Figure 7**, p. 14), representing the ‘normal’ leaf from each context. Morphological averaging was performed with the software package WinMorph 3.01 (Kumar, 2001).

Based on the above composites, although much variation in leaf shape is observable in each context, to the denizen of a college campus or botanic garden, the (contextually determined) concept of a normal broadleaved angiosperm leaf will probably approach a broad-bladed, simple, green leaf, about hand-sized. In contrast, when prompted to describe a typical leaf, a desert inhabitant may visualize a gray-green, farinose, fingernail-sized leaf (**Figure 7**). The normal leaf differs as the context differs. So, in the absence of objective data types, estimation of the relationship of a botanical “other” to one’s own botanical context may be subjective.

Is the arid regime (**Figure 6**) a more relevant context in which to view early cactus evolution? Perhaps it might be, but as a context it has the same limitations as the college campus, or as a ‘garden’ in Antarctica; replacing a contextual bias with yet another subjective viewpoint will not yield greater accuracy. Rather, we must look for an objective method of estimating relationships among taxa, ideally one free of the observer’s morphological context. Although much information can be gained through the morphological analysis, since natural selection acts upon tangible aspects of organisms (such as morphology), perhaps the evolution of form can be further illuminated through data sources that do not involve form.

### **Is there an objective interpretation?**

One of the most exciting and informative data types to appear in recent decades has been DNA sequence data. With broad sampling of both taxa and sequences, a pattern of relationships can be recovered that can be less affected by observer bias. An example of a DNA-based inference that can inform the way plant evolution is interpreted involves the earliest angiosperms:

For many years, the Magnoliaceae and Winteraceae were considered to represent relictual morphology for early dicots, owing to morphological features readily interpreted as primitive (apocarpous gynoecia, polypetal, etc.), as they appear intermediate between gymno-

spermy.

Przez wiele lat uważano, że Magnoliaceae i Winteraceae reprezentują pierwotną morfologię wczesnych dwuliściennych, a to dzięki cechom morfologicznym łatwo interpretowalnym jako prymitywne (apokarpiczne gynaecia, polipetalia, itd.), ponieważ wydają się być pośrednie między gymnospermami i bardziej synkarpicznymi angiospermami (Cronquist, 1981; Takhtajan, 1991). Choć te dwie rodziny są dawnymi liniami rozwojowymi, to wnioski oparte na DNA (np. Zanis et al., 2002) pokazują, że niekoniecznie są one najstarszymi (tzn. najbardziej pierwotnymi) liniami rozwojowymi wśród roślin kwitnących. To odnosi się do tropikalnego krzewu *Amborella trichopoda* (który ma wiele cech morfologicznych uchodzących za prymitywne) oraz grupy, głównie wodnych roślin, obejmujących lilie wodne i *fanworts*, rośliny, których nie obejmuje (utworzone z kontekstu) pojęcie „typowy” krzew lub drzewo. To ma znaczenie dla naszej interpretacji wczesnych angiospermów – czy były one naziemnymi krzewami i drzewami, roślinami wodnymi, czy jednym i drugim? Nowi interpretatorzy koniecznie muszą rozstać się z kontekstowymi uwarunkowaniami, by to rozważyć.

### Obiektywne spojrzenie na ewolucję kaktusów

Chociaż molekularne związki fylogenetyczne w Cactaceae rozwijały się wolniej niż w innych grupach, to dzisiaj istnieje duża ilość obiektywnych danych (Wallace, 1995; Hershkovitz and Zimmer, 1997; Martin and Wallace, 2000; Applequist and Wallace, 2001; Nyffeler, 2002; Wallace and Dickie, 2002; Griffith, 2002; 2003; Edwards et al., 2005). To umożliwia próbne hipotezy dotyczące wczesnej ewolucji kaktusów. Ciekawe, że mimo iż wiele z tych opracowań podaje dane stojące w sprzeczności z hipotezą *Pereskia*-prymitywna, to ta właśnie hipoteza jest czasem podawana jako fakt. Przegląd tej literatury jest w Griffith (2004a). Model ewolucji kaktusów oparty na konsensusie z ostatnich danych molekularnych prezentuje **Fig. 8**. Ten konsensus nie wyjaśnia fylogenetycznej pozycji *Pereskia* jako wyjściowej czy pochodnej, tylko podkreśla, że to wczesna linia, ale niekoniecznie najwcześniejsza.

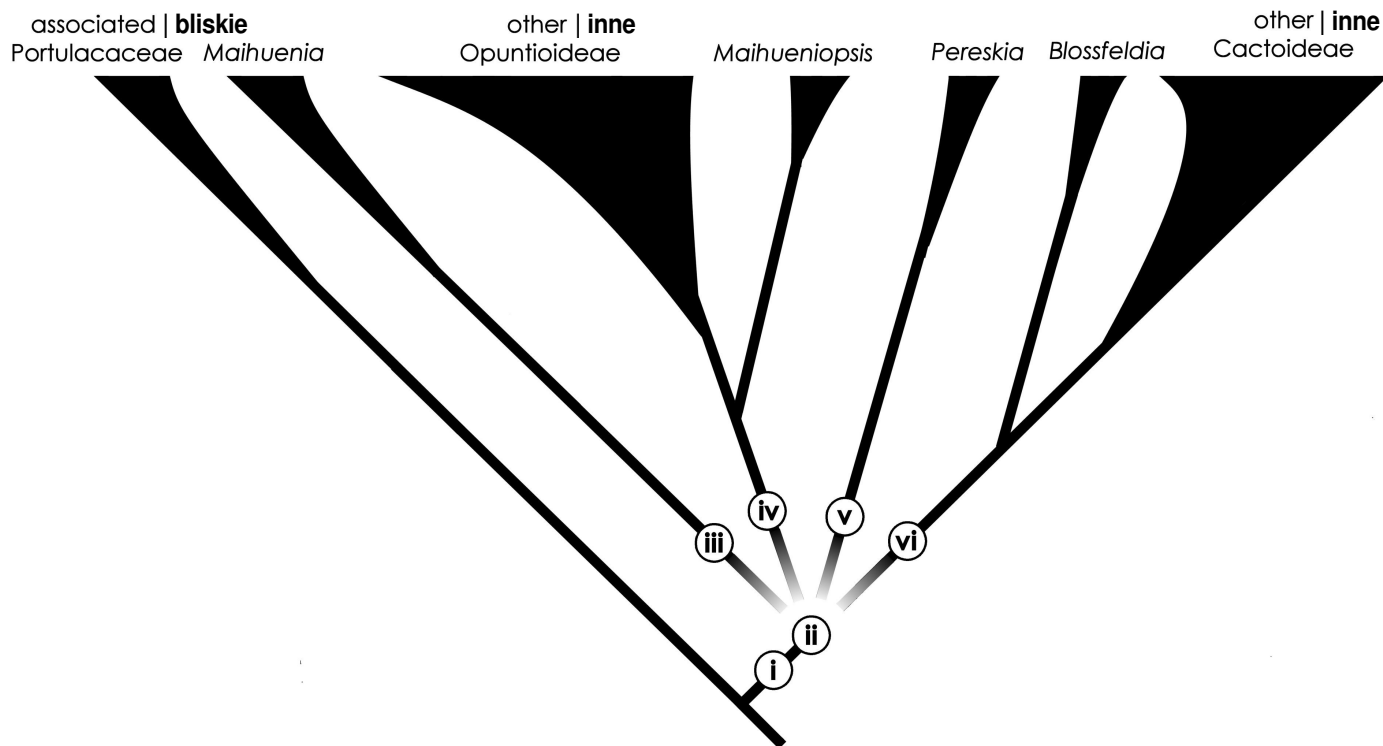
Szerokie spojrzenie na dane DNA mówi nam wiele rzeczy. Po pierwsze, najbliższe spokrewnione z Cactaceae nie były szerokolistne dwuliścienne, o powierzchniowym podobieństwie do *Pereskia* – raczej Cactaceae są usadowione wewnątrz (i dlatego prawdopodobnie z nich wyevoluowały) małych, często geofitycznych Portulacaceae (Hershkovitz and Zimmer, 1997; Applequist and Wallace, 2001). Dlatego pochodzenie szerokich, trwałych, niesukulentycznych liści u *Pereskia* jest trochę zagadkowe, niezależnie czy *Pereskia* jest, czy nie, najstarszą linią w rodzinie. Związki DNA również nie są tu jasne – niektóre badania mówią, że *Pereskia* to zbiór wczesnych lini (Nyffeler 2002; Edwards et al., 2005), podczas gdy inne ją obra-

sperms and more syncarpous angiosperms (Cronquist, 1981; Takhtajan, 1991). Although these two families are deep lineages, DNA-based inferences (e.g. Zanis et al., 2002) show they are not necessarily the deepest (i.e. most relictual) lineages of flowering plants; that distinction belongs to the tropical shrub *Amborella trichopoda* (which has many morphological features considered primitive), and a group of primarily aquatic plants including Water Lilies and Fanworts, plants which do not conform to the (contextually informed) concept of a ‘typical’ shrub or tree. This has bearing on our interpretation of the early angiosperms: were they terrestrial shrubs and trees, aquatic herbs, or both? The new interpreters must necessarily divorce themselves from contextual influences in order to ponder these questions.

### An objective view of cactus evolution

Although the molecular phylogenetic relationships of the Cactaceae have been slower to develop than in other groups, a growing body of objective evidence now exists (Wallace, 1995; Hershkovitz and Zimmer, 1997; Martin and Wallace, 2000; Applequist and Wallace, 2001; Nyffeler, 2002; Wallace and Dickie, 2002; Griffith, 2002; 2003; Edwards et al., 2005); this evidence is available to test hypotheses of early cactus evolution. Interestingly, although many of the above studies present data that do not support the *Pereskia*-as-primitive hypothesis, this hypothesis is sometimes presented as fact. For a review of this literature, see Griffith (2004a). A model for cactus evolution based on consensus of recent molecular evidence is presented in **Figure 8**. This consensus does not resolve the phylogenetic position of *Pereskia* as basal or derived, but emphasizes that it is a deep lineage, but not necessarily the deepest.

A broad look at the DNA evidence informs us of numerous things. Firstly, the nearest relatives of the Cactaceae were not broadleaf dicots superficially similar to *Pereskia*; rather, the Cactaceae is nested within (and therefore likely evolved from) diminutive, often geophytic Portulacaceae (Hershkovitz and Zimmer, 1997; Applequist and Wallace, 2001). Therefore, the origin of broad, persistent, nonsucculent leaves in *Pereskia* is somewhat of a mystery, whether *Pereskia* is the deepest lineage in the family or not. The DNA relationships are unclear on this point as well; some studies support *Pereskia* as a set of deep lineages (Nyffeler, 2002; Edwards et al., 2005), while others show it as a derived group, relatively younger than the Opuntioideae (Wallace, 1995; Griffith, 2003), and still others show equivocal deepness for these two subfamilies (Crozier, 2004). Additionally, if monophyly is a desired feature of classification, then future circumscriptions of the Cactaceae may include those current members of the Portulacaceae that are close



**Fig. 8.** Nowy konsensus wczesnej ewolucji kaktusów (adaptowane z Griffith 2004a). Pojęciowy model związków w Cactaceae, oparty na połączonych wynikach ostatnich badań molekularnych. Kółka z numerami mówią: **i.** małe, sukulentyczne Portulacaceae są najbardziej spokrewnione z Cactaceae; **ii.** związki pomiędzy podrodzinami kaktusów nie są wyjaśnione; **iii.** wczesna linia Cactaceae obejmuje mniejsze, tworzące poduszki, sukulenty (*Maihuenioidae*; *Maihuenia*); **iv.** powstanie glochidów i arili w jednej wczesnej linii (*Opuntioideae*), *Maihueniopsis* przedstawia wczesny morfotyp; **v.** jedna wczesna linia kaktusów wytwarza szerokie liście i traci dużo z sukulentyzmu (*Pereskioideae*; *Pereskia*); **vi.** Całkowita utrata liści (*Cactoideae*), *Blossfeldia* przedstawia wczesną linię w obrębie tej grupy.

**Figure 8.** A new consensus of early cactus evolution (Adapted from Griffith 2004a). Conceptual model of the relationships among Cactaceae, based on consensus of recent molecular work. Numerated points are as follows: **i.** diminutive, succulent Portulacaceae are the closest relatives of the Cactaceae; **ii.** relationships among the subfamilies of cacti are not resolved; **iii.** a deep lineage of Cactaceae maintains a smaller, cushion-like, succulent habit (*Maihuenioidae*; *Maihuenia*); **iv.** evolution of glochids and bony arils in one deep lineage (*Opuntioideae*), *Maihueniopsis* represents an early morphotype; **v.** one deep lineage of cacti evolves broad leaves and loses much succulence (*Pereskioideae*; *Pereskia*); **vi.** Complete loss of leaves (*Cactoideae*), *Blossfeldia* represents a deep lineage within this group.

zują jako młodszą niż *Opuntioideae* (Wallace, 1995; Griffith, 2003), a jeszcze inne pokazują dla tych dwóch podrodzin ten sam poziom. Ponadto, jeśli monofylia jest pożądaną cechą w klasyfikacji, to przyszłe zdefiniowanie Cactaceae może objąć tych obecnych przedstawicieli Portulacaceae, którzy są blisko spokrewnieni z Cactaceae.

Silne argumenty przemawiają za tym, że małe sukulenty (i możliwe, że geofity) to przodkowie wszystkich kaktusów, ponieważ małe rozmiary, małe cylindryczne listki (lub ich brak) i geofityzm są cechami wczesnych linii większości podrodzin kaktusów. Wallace (1995) potwierdził szybko tę hipotezę – jego badania wykazały, że *Maihuenia* to wczesna linia w podrodzinie. Rodzaj ten ma cylindrycznie sukulentyczne liście i krzewi się tworząc poduszki, ale nie jest geofitem. Co więcej, okazuje się, że rodzaj *Maihueniopsis* (najstarsza linia w *Opuntioideae*; Griffith, 2003) ma zespół cech wczesnych opuncjowatych, m.in. wczesnie odpadające liście i geofityzm (Griffith, 2004). Ponadto, geofityczny rodzaj *Pterocactus* jest wcze-

relatives.

A strong case can be made for diminutive succulents (and possible geophytes) as the ancestors of all cacti, as diminutive habit, diminutive terete (or absent) leaves, and geophytism mark early lineages in most cactus subfamilies. Wallace (1995) provides early support for this hypothesis; this study found that *Maihuenia* was a deep, subfamilial lineage. This genus has terete-succulent leaves and a cushion habit, but is not geophytic. Furthermore, the genus *Maihueniopsis* (the deepest lineage in *Opuntioideae*; Griffith, 2003) appears to circumscribe a suite of early Opuntioideae characters including diminutiveness, early-deciduous leaves, and geophytism (Griffith, 2004). Additionally, the geophytic, leafless genus *Pterocactus* is a deep lineage within the *Opuntioideae*, whereas leafy *Pereskioideae* is quite derived (Griffith, 2002, 2003). One further example is the position of *Blossfeldia* (a diminutive succulent) as deepest within the *Cactoideae*, supported by various studies (Nyffeler, 2002; Crozier,

sną linią w Opuntioideae, natomiast liściasty *Pereskia* jest trochę zaawansowany (Griffith, 2002, 2003). Kolejny przykład, to miejsce *Blossfeldia* (mały sukulent) jako najstarszej wśród Cactoideae, potwierdzony wieloma badaniami (Nyffeler, 2002; Crozier, 2004). Te badania trudno pogodzić z morfologicznymi ocenami opartymi o hipotezę prymitywnej pereskii, przewidującymi, że wczesne linie Cactoideae obejmują *Leptocereus* i inne drzewiaste i zdrewniałe rodzaje (np. Gibson i Nobel, 1986).

### Przyszłe kierunki

Ten nowy model pojęciowy, zakładający, że wczesne kaktusy były małymi pędowymi sukulentami, jest naszym najlepszym przybliżeniem wczesnej ewolucji kaktusów, opartym o obecnie publikowane badania molekularne, i będzie on poddawany dalszym badaniom. Wraz z pojawianiem się nowych danych, obraz ten nabierze większej „rozdzielczości”. Nasz wgląd w ewolucję kaktusów i fylogenezę jest obecnie lepszy niż kiedyś, być może jedynie dlatego, że postępujemy naprzód szybciej i jesteśmy o jeden wiek poprzednich prac do przodu. Badania morfologiczne mają wielkie znaczenie, podobnie jak badania DNA – więcej próbek genów, okazów roślinnych, i taksonów, w połączeniu z innymi badaniami morfologii i anatomii, da nam razem dużo lepszy ogląd niż każde z tych badań osobno. Jeśli będziemy dążyć do odkrywania tajemnic rodziny kaktusów, to odrzucenie kulturowego balastu pozwoli nam patrzeć na rzeczywistość mniej subiektywnie. Świadomość takiego kontekstu to pierwszy krok, by się go pozbyć.

### Podziękowania

Pragniemy wyrazić swoje podziękowania: Gary’emu Lyonsowi i Johnowi Tragerowi z Huntington (San Marino, California) za udostępnienie okazów roślin; Erice Edwards za komentarze; Sarze DeGroot i Naomi Fraga za pomoc na stanowiskach naturalnych i przy poszczególnych egzemplarzach, Irene Holiman z RSA Library, Kelley Wolfe z Denison Library i Carrie Marsh z Honnold / Mudd Library (Claremont) za udostępnienie swoich kolekcji; Tomaszowi Romulskiemu za zachętę do opublikowania tej pracy w *Kaktusy i Inne*; oraz Lee Lenzowi za jego niesłabnące poczucie humoru i dobrego smaku.

### Cytowana literatura | Literature Cited

Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland, Oregon.  
Applequist, W. L., and R. S. Wallace. 2001. Phylogeny of the portulacaceous cohort based on *ndhF* sequence data. *Systematic Botany* 26: 406-419.  
Blais, A. L. 1997. On the plurality of actual worlds. University of Massachusetts Press, Amherst.  
Blomfield, R. 1901. The formal garden in England. Macmillan and Company, London.

2004). This finding is hard to reconcile with morphological estimates based on the *Pereskia*-as-primitive hypothesis, which predicts the deep lineages of Cactoideae to include *Leptocereus* and other arborescent, woody genera (e.g. Gibson and Nobel, 1986).

### Future Directions

This new conceptual model of early cacti being diminutive stem-succulents is our best estimate of cactus evolution based on currently published molecular data, and is open for testing with further research. As more data become available, the picture will gain further resolution. Our estimation of cactus evolution and phylogeny is better now than it has been, perhaps only because we are approaching it more vigorously, and have had an additional century to build on previous work. Morphological studies are of great benefit, as are DNA studies; greater sampling of genes, specimens, and taxa, coupled with further investigation of morphology and anatomy will yield synergistic amounts of insight far above what any study can produce separately. If we strive to uncover the hidden mysteries of the cactus family, paring away more and more cultural baggage will allow us to perceive truths less relative; being aware of that context is the first step towards leaving it behind.

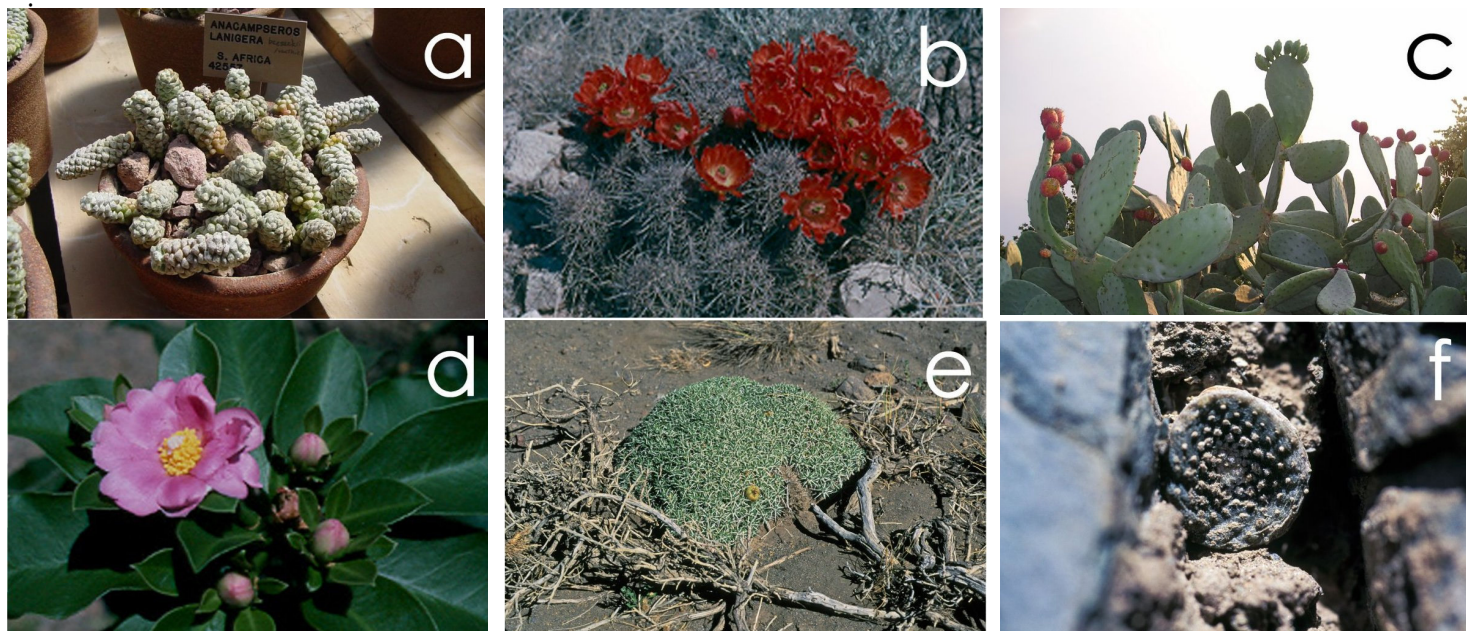
### Acknowledgements

We wish to thank: Gary Lyons and John Trager of the Huntington (San Marino, CA) for providing specimens; Ericka Edwards for discussion; Sarah DeGroot and Naomi Fraga for assistance with field localities and specimens; Irene Holiman of RSA Library, Kelley Wolfe of Denison Library and Carrie Marsh of Honnold / Mudd Library (Claremont) for use of their collections; Tomasz Romulski for encouragement to submit this work to *Kaktusy i Inne*; and Lee Lenz for his unflagging sense of humor and good taste.

---

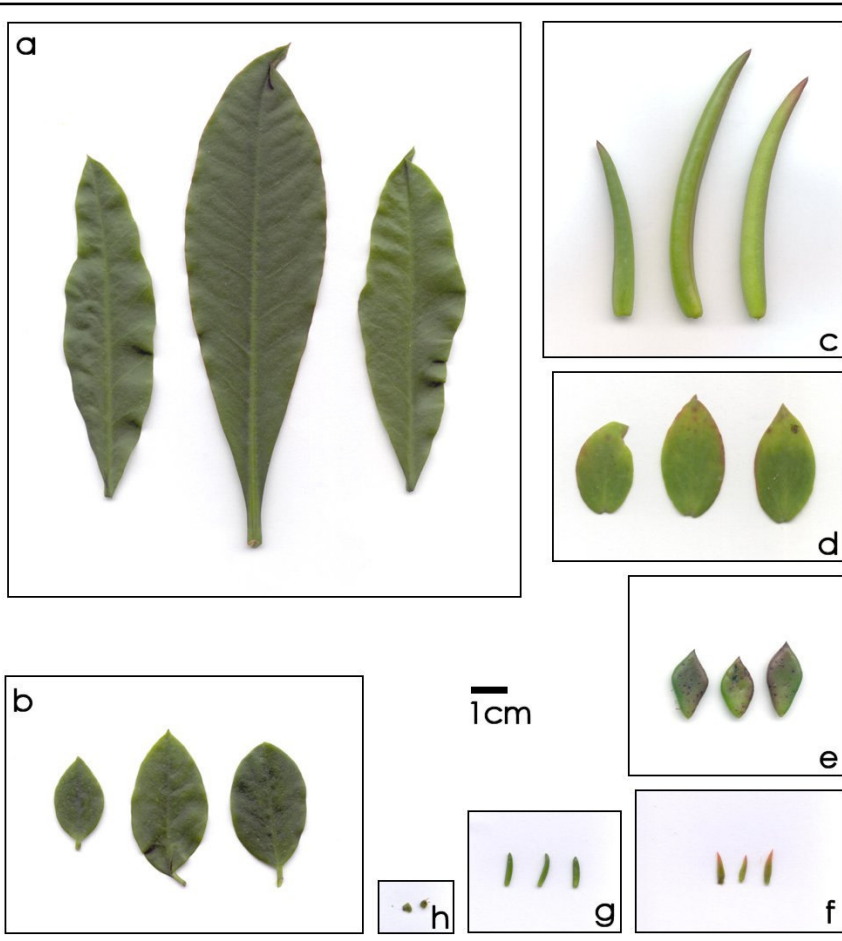
Britton, N. L., and J. N. Rose. 1919–1923. The Cactaceae. 4 volumes. Carnegie Institution, New York.  
Britton, N. L., and J. N. Rose. 1919–1923. The Cactaceae. 4 volumes. Carnegie Institution, New York.  
Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University press, New York.  
Crozier, B. S. 2004. Subfamilies of Cactaceae Juss., including Blossfeldioideae subfam. nov. *Phytologia* 86: 52-64.  
Darian-Smith, E. 1999. Bridging divides: the channel tunnel and English legal identity in the new Europe. University of California Press, Berkeley.





**Fig. 1.** Różnorodność Cactaceae i pokrewnych im group. Większość kaktusów jest bezlistna w dojrzałym wieku; ich liście można interpretować jako prymitywne lub rozwinięte na podstawie związków między kaktusami, i między kaktusami a ich bliskimi krewnymi. **a)** *Anacampteros lanigera* (Portulacaceae). Takie małe sukulenty należą do najbardziej spokrewnionych z Cactaceae. **b)** *Echinocereus coccineus* – pustynia Chihuahua ma dużą różnorodność Cactoideae (określonych brakiem liści) (fot.: A. M. Powell). **c)** *Opuntia ficus-indica* – Opuntioideae charakteryzują się glochidami, a gatunki z rejonu pust. Chihuahua mają nietrwałe liście. **d)** *Pereskia grandifolia* – niesukulentyczny szerokolistny kaktus. Z uwagi na morfologię liścia, gatunki *Pereskia* od dawna uważano za kaktusy pierwotne – być może ta idea to efekt kontekstu ogrodniczego (fot.: A. M. Powell). **e)** *Maihuenia poeppigii*; nowi badacze uznają Maihuenioideae (z cylindrycznymi sukulentycznymi, trwałymi liśćmi) za wczesną linię w Cactaceae (fot.: J. D. Mauseth). **f)** *Blossfeldia liliputiana* – ten mały (rzadko ponad 3 cm szer.), odporny na odwodnienie sukulent, jest wczesną linią w Cactaceae (fot.: J. D. Mauseth).

**Figure 1.** Diversity of Cactaceae and its outgroups. The majority of cacti are leafless at maturity; leaves in cacti can be interpreted as primitive or derived based on relationships within cacti, and between cacti and its close relatives. **a)** *Anacampteros lanigera* (Portulacaceae). Diminutive succulents like this are some of the closest relatives to the Cactaceae. **b)** *Echinocereus coccineus*; the Chihuahuan Desert has a high diversity of Cactoideae, marked by the absence of leaves (Photo: A. M. Powell). **c)** *Opuntia ficus-indica*; Opuntioideae are marked by glochids, and species in the Chihuahuan Desert region possess ephemeral leaves. **d)** *Pereskia grandifolia*; a non-succulent, broadleaved cactus. Due to leaf morphology, *Pereskia* species have long been considered relictual cacti; perhaps this idea is a horticultural artifact (Photo: A. M. Powell). **e)** *Maihuenia poeppigii*; recent workers recognize Maihuenioideae (with terete-succulent, persistent leaves) as a deep lineage of Cactaceae (Photo: J. D. Mauseth). **f)** *Blossfeldia liliputiana*; this diminutive (rarely exceeding 3 cm wide) desiccation-tolerant succulent is a deep lineage in the Cactaceae (Photo: J. D. Mauseth).



**Fig. 2.** Różnorodność liści kaktusów **a-b**: podrodzina Pereskioideae ma szerokie niesukulentyczne, z żebrami w środku. **a)** *Pereskia grandifolia* i **b)** *P. aculeata*. **c-f**: Opuntioideae mają największą różnorodność liści wśród Cactaceae. **c)** *Austrocyllindropuntia subulata*; niektóre gatunki tego rodzaju mają liście duże, trwałe, cylindryczno-sukulentyczne. **d)** *Pereskiaopsis diguetii* i **e)** *P. porteri*; liście tego rodzaju są z szeroką blaszką, sukulentyczne i trwałe. **f)** *Opuntia santa-rita*; większość opuncjowatych ma liście małe i wczesnie odpadające, jak te. **g)** *Maihuenia poeppigii* (Maihuenioideae); dwa gatunki w tej podrodzinie mają cylindryczno-sukulentyczne, trwałe liście. **h)** *Hylocereus undulata* (Cactoideae); choć Cactoideae to typowo bezlistne kaktusy, to *Hylocereus* ma bardzo małe, wczesnie odpadające liście.

**Figure 2.** Diversity of cactus leaves. **a-b**: the subfamily Pereskioideae has broad, non-succulent, midribbed leaves. **a)** *Pereskia grandifolia* and **b)** *Pereskia aculeata*. **c-f**: the Opuntioideae have the widest diversity of leaf form among the Cactaceae. **c)** *Austrocyllindropuntia subulata*; some members of this genus have relatively large, persistent, terete-succulent leaves. **d)** *Pereskiaopsis diguetii* and **e)** *Pereskiaopsis porteri*; leaves of this genus are wide bladed, succulent, and persistent. **f)** *Opuntia santa-rita*; most opuntoid leaves are diminutive and early deciduous like these. **g)** *Maihuenia poeppigii* (Maihuenioideae); the two species in this subfamily have terete-succulent, persistent leaves. **h)** *Hylocereus undulata* (Cactoideae); although cactoid cacti are typically leafless, *Hylocereus* has extremely diminutive, early deciduous leaves.





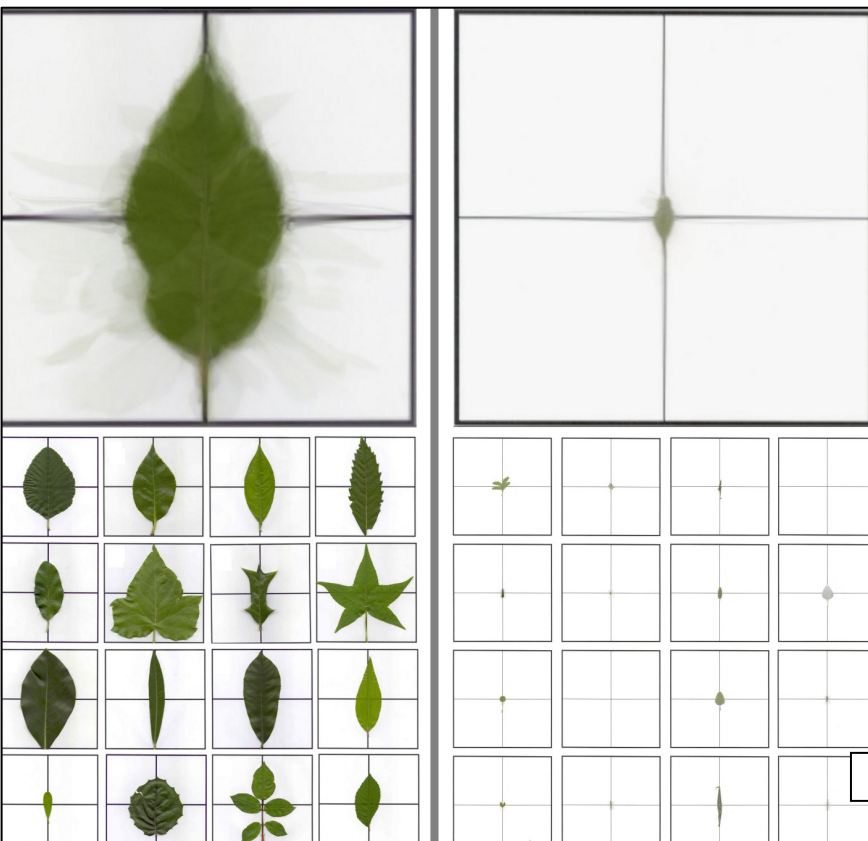
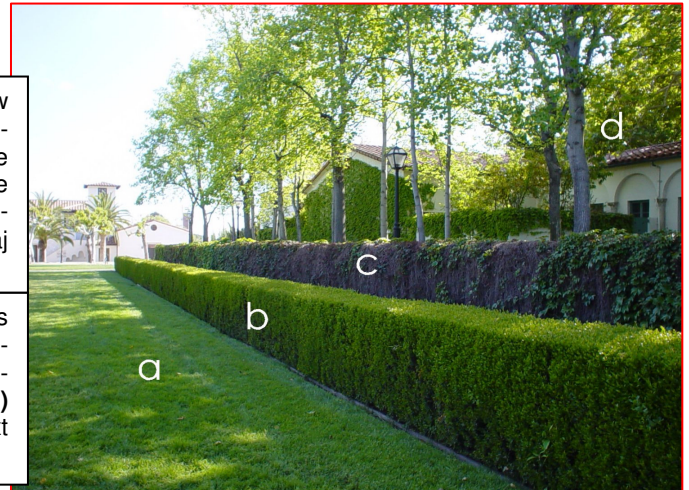
**Fig. 4.** Semiotyczne przedstawianie motywów kulturowych poprzez tworzenie krajobrazów. **Wyżej:** Ogród administratora, Suzhou, Chiny, 2004. Zachodni i chińscy obserwatorzy chińskich ogrodów inaczej interpretują estetykę, dzięki różnym wyznacznikom. Chińskie ogrodnictwo przekazuje w swojej prezentacji nieprzetłumaczalne pierwiastki filozofii buddyjskiej i taoistycznej. Mimo, że ta estetyka wymaga dużo pracy, zachodni obserwator może mieć wrażenie zaniedbanych roślin (Zhou, w przygot.). **Niżej:** tradycyjny amerykański obraz, White Sands, New Mexico, 1979. Ten krajobraz sugeruje stabilność, odpowiedzialność i zgodność z normami społecznymi ludzi zachodu (Nassauer, 1995; Kaufman, 2000), podczas gdy obserwator chiński może tu odnieść wrażenie przesadnej dbałości (Zhou, w przygot.). Ta oto rodzinka wygrała konkurs na przykład idealnego amerykańskiego (tzn. uzależnionego od nawadniania) krajobrazu, w swojej społeczności, mimo, że społeczność ta żyje na pustyni.



**Figure 4.** Semiotic communication of cultural themes through landscaping. **Above:** Humble administrator's garden, Suzhou, China, 2004. Western and Chinese observers of Chinese gardens interpret the aesthetic differently, due to differing reference points. Chinese gardening communicates untranslatable elements of Buddhist and Daoist philosophy in its presentation; although this aesthetic requires much maintenance, Western observers may sense busy, unpruned plants (Zhou, in prep.). **Below:** Traditional American landscaping, White Sands, New Mexico, 1979. This landscape aesthetic communicates stability, dependability, and conformity to societal norms among westerners (Nassauer, 1995; Kaufman, 2000), whereas Chinese observers may sense overpruned vegetation at such locations (Zhou, in prep.). The family depicted here won an award for exemplifying ideal American (i.e. irrigation-dependant) landscaping within their community, despite that community's location in an arid desert.

**Fig. 5.** Reprezentatywny kulturowy kontekst, z którego pochodzą, i w którym często pracują, zachodni naukowcy - środowisko kampusu Claremont Colleges, Los Angeles County, California. Są tu przedstawione cztery cechy "akademickiego" krajobrazu: **a)** szerokie trawniki, **b)** stałe zielone krzewy; **c)** mury pokryte pnączami; i **d)** drzewa. Większość dwuliściennych w tym kontekście ma szerokie, trwałe, proste liście (porównaj z Fig. 6).

**Figure 5.** Representative cultural context from which Western scientists from, and often work in: the campus environment of the Claremont Colleges, Los Angeles County, California. Four features of academicscape are depicted here: **a)** broad lawns, **b)** evergreen shrubs; **c)** ivy-covered walls; and **d)** hardwood trees. Most dicots in this context have broad, persistent, simple leaves (see also Figure 6).



**Fig. 6.** Alternatywny kontekst krajobrazowy: Whipple Mountains, San Bernardino County, California. Tu morfologia liścia dwuliściennych różni się w sposób nieunikniony od tej z krajobrazu „akademickiego”

**Figure 6.** Alternative landscape context: Whipple Mountains, San Bernardino County, California. Dicot leaf morphology here necessarily differs from that of the academicscape

**Figure 7.**

**Fig. 7.** Semiotyczne 'normalne' liście, dla obserwatorów w różnych kontekstach. **(Na lewo)** Semiotyczny 'normalny' liść, dla obserwatora kampusu: morfologiczna średnia szesnastu liści dwuliściennych, zebranych z Claremont Colleges (zobacz Fig. 5). Kwadraty wokół liści mają 12.7 cm. Niewyraźny zarys liścia to wynik morfologicznego uśrednienia. **(Na prawo)** Semiotyczny 'normalny' liść z pustynnego kontekstu: morfologiczna średnia szesnastu liści dwuliściennych, zebranych z Whipple Mountains (zobacz Fig. 6). Dwie rośliny z tego miejsca były bezlistne; biały obszar dookoła liści oddaje odpowiednią skalę w stosunku do lewej strony diagramu.

**Figure 7.** Semiotic 'normal' leaves, to observers of different contexts. **(Left)** The semiotic 'normal' leaf, to a campus-based observer: Morphological average of sixteen dicot leaves collected from the grounds of the Claremont Colleges (see Figure 5). Squares around leaves measure 12.7 cm (5 inches). The indistinct outline of the leaf is an artifact of the morphological averaging. **(Right)** Semiotic 'normal' leaf for an arid context (left): Morphological average of sixteen dicot leaves collected from the Whipple Mountains (see Figure 6). Two plants from this site were leafless; white space around leaves reflects matching scale with left side of figure.

Edwards, E., M. J. Donaghue, and R. Nyffeler. 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *American Journal of Botany* 92: 1177-1188.

Ewan, R. F. 2000. *A land between: Owens Valley, California*. John Hopkins University Press, Baltimore.

Feleppa, R. 1988. Convention, translation, and understanding: philosophical problems in the comparative study of culture. State University of New York Press, Albany.

Gibson, A. C. & Nobel, P. S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Griffith, M. P. 2002. *Grusonia pulchella* reclassification and its impact on the genus *Grusonia*: morphological and molecular evidence. *Haseltonia* 9: 86-93

Griffith, M. P. 2003. Relationships among the genera of Opuntioideae (Cactaceae): preliminary insights. *Cactaceae Systematics Initiatives* 15: 12-13.

Griffith, M. P. 2004a. What did the first cactus look like? An attempt to reconcile the morphological and molecular evidence. *Taxon* 53 (in press).

Griffith, M. P. 2004b. Early cactus evolution: the post-modern view. *Haseltonia* 10: 3-11.

HersHKovitz, M. A., and E. A. Zimmer. 1997. On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46: 217-232.

Hunt, J. D. 1996. Garden and grove: the Italian renaissance garden in the English imagination, 1600-1750. University of Pennsylvania, Philadelphia.

Hunt, J. D. 1991. The garden as a cultural object. Pp. 19-32 in S. Wrede and W. H. Adams (eds). 1991. *Denatured visions: landscape and culture in the twentieth century*. The Museum of Modern Art, New York.

James, W. 1979. *The will to believe*. Harvard University Press, Cambridge.

Kaufman, A. J. 2000. Where the lawn mower stops: The social construction of alternative front yard ideologies. M. S. Thesis, Sociology, Iowa State University.

Kumar, S. 2001. WinMorph 3.01 for Windows.

Landrum, J. V. 2002. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny? *Taxon* 51: 463--474

Leuenberger, B. E. 1986. *Pereskia* (Cactaceae). *Memoirs of the New York Botanic Garden* 41: 1--141.

Martin, C. E. & Wallace, R. S. Photosynthetic pathway variation in leafy members of two subfamilies of the Cactaceae. *International Journal of Plant Science* 161: 639--650.

Nassauer, J. I. 1995. Messy Ecosystems, Orderly Frames. *Landscape Journal* 14:161-170.

Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* sequences. *American Journal of Botany* 89: 312-326.

Slade, D. D. 1895. *The evolution of horticulture in New England*. G. P. Putnam's Sons, New York.

Takhtajan, A. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia University Press, New York.

Todes, D. P. 1989. Darwin without Malthus: the struggle for existence in Russian evolutionary thought. Oxford University Press, Oxford.

Tuan, Y.-F. 1974. *Topophilia: a study of environmental perception, attitudes, and values*. Prentice, Engelwood Cliffs.

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

Wallace, R. S., and S. L. Dickie. 2002. Systematic implication of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae (Cactaceae). *Succulent Plant Research* 6: 9-24

Zanis, M. J., D. E. Soltis, P. S. Soltis, S. Mathews, and M. J. Donoghue. 2002. The root of the Angiosperms revisited. *Proceedings of the National Academy of Science* 99: 6848-6853.

Zhou, M. in prep. Untranslatability of Chinese gardens to Western sites. Ph.D. Dissertation, Claremont Graduate University.