

Die Samenzapfenmorphologie der rezenten Koniferen

© Dr. VEIT M. DÖRKEN, Universität Konstanz, FB Biologie

1 Was sind Koniferen?

Koniferen gehören zu einer relativ kleinen, erdgeschichtlich aber sehr alten Gruppe von Samenpflanzen, den Gymnospermen (= Nacktsamer). Gymnospermen traten im späten Devon das erste Mal auf und erreichten im Jura und der Kreidezeit die höchste Artenanzahl und Formenvielfalt. Heutzutage hat die ganze Gruppe mit nur noch rund 800 Arten Reliktcharakter und wurde von den sich in der späten Kreidezeit rasant entwickelnden Angiospermen (= Bedecktsamer) in die heutigen Randsituationen verdrängt. Dennoch dominieren heute Gymnospermen und besonders Arten aus den Coniferopsida (= Koniferen) in vielen Regionen die Vegetation, auch wenn ihr Anteil an der Flora nur gering ist.

Die Koniferen umfassen ca. 524 rezente Arten aus 6 Familien. Je nach systematischer Auffassung werden die Cephalotaxaceae in die Taxaceae, die Taxodiaceae in die Cupressaceae und die Phyllocladaceae in die Podocarpaceae einbezogen. Generell können Koniferen als lebende Fossilien betrachtet werden, da es sich bei allen Gruppen um erdgeschichtlich sehr alte Taxa handelt, die ehemals eine wesentlich höhere Diversität aufwiesen. So sind alleine von den 30 rezenten Gattungen der Cupressaceae (Zypressengewächse) 17 heute nur noch monotypisch.

2 Samenzapfenmorphologie

Die Coniferopsida (lat. conus = Kegel; lat. ferre = tragend) sind unter den 4 rezenten Gymnospermenklassen die artenreichste Gruppe und stellen die echten zapfentragenden Gymnospermen dar. Der Samenzapfen der heutigen Koniferen ist generell aus zwei Typen von Zapfenschuppen aufgebaut. Dies ist zum einen die Deckschuppe, die das Tragblatt für die samenanlagentragende Samenschuppe darstellt und somit Blattcharakter aufweist, während die andere, die Samenschuppe, einen stark reduzierten und kondensierten Kurztrieb darstellt. Daher kann die Samenschuppe aus morphologischer Sicht auch als Phyllokladium (Flachspross) bezeichnet werden. Die phylogenetische Entstehungsweise der Samenschuppe sowie deren ehemalige Verzweigungsstruktur werden auch heute noch vielfach

kontrovers diskutiert. Das Vorhandensein des sog. Deck-/Samenschuppen-Komplexes, aus denen die Samenzapfen aufgebaut sind, ist ein gemeinsames Merkmal der Koniferen. Unter den heutigen Koniferen sind die Deck- und Samenschuppen nur bei den Pinaceae so deutlich ausgebildet, dass sie noch als 2 separate Strukturen erkennbar sind. Bei den übrigen Koniferen-Familien hat dieser Deck-/Samenschuppen-Komplex starke Reduktionen und Modifikationen erfahren

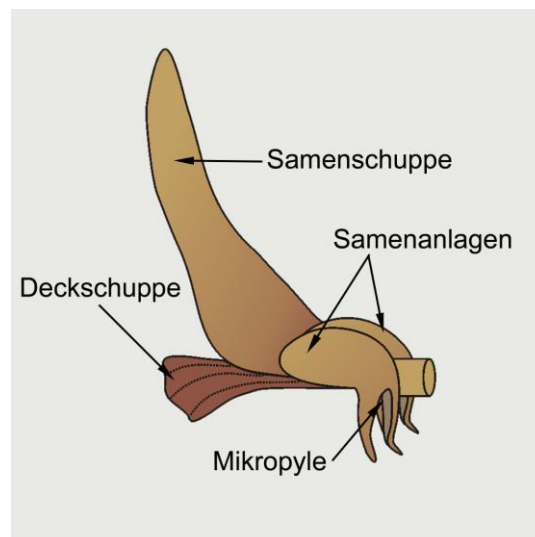


Abb. 1: Deck-/Samenschuppen-Komplex am Beispiel der Gattung *Pinus* (Pinaceae);

und ist vielfach als solcher besonders in reifen Samenzapfen nicht mehr erkennbar. Das Konzept einer schuppigen bzw. flächig ausgebildeten Samenschuppe ist daher vornehmlich auf die Situation bezogen, wie man sie in den heutigen Pinaceae vorfindet. Die Samenzapfen der heutigen Koniferen, egal, ob der Deck-/Samenschuppen-Komplex deutlich erkennbar oder stark reduziert ist, sind als ein verzweigtes System zu betrachten, welches der Definition eines "Blütenstandes" bei den Angiospermen entspricht.

3 Weiterführende Literatur

BATEMAN, R. M., HILTON, J. & RUDALL, P. J. (2011): Spatial separation and developmental divergence of male and female reproductive units in gymnosperms, and their relevance to the origin of the angiosperm flower. In: L. WANNTORP & L. P. RONSE DE CRAENE (eds): *Flowers on the tree of life*. Systematics Association Special Volume 80. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 8-48.

CARON, G. E. & POWELL, G. R. (1991): Proliferated seed cones and pollen cones in young black spruce. *Trees* **5**: 65-74.

DALLIMORE, W. & JACKSON, A.B. (1966): *A Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*, 4th ed. – Edward Arnold (Publisher) LTD., London.

DÖRKEN, V. M. & JAGEL, A. (2014): Orientation and withdrawal of pollination drops in the Cupressaceae s. l. (Coniferales). *Flora* **209**(1): 34-44.

- DÖRKEN, V. M. (2012): The evolutionary relevance of vegetative long-shoot/short-shoot differentiation in gymnospermous tree species. *Bibliotheca Botanica* **161**. – Schweitzerbart Science Publishers, Stuttgart.
- DÖRKEN, V. M. (2012): Proliferating seed cones in *Metasequoia glyptostro-boides* HU & CHENG (Cupressaceae s.l., Coniferales) elucidate the evolution of seed cones and ovules in Cupressaceae s.l. *Feddes Repert.* **122**(2011):1-11.
- DÖRKEN V. M.; ZHANG, Z. X.; MUNDRY, I. B. & STÜTZEL, TH. (2011): Morphology and anatomy of male reproductive structures in *Pseudotaxus chienii* (W.C. CHENG) W.C. CHENG (Taxaceae). *Flora* **206**(5): 444-450.
- ECKENWALDER, J.E. (2009): *Conifers of the world*. – Timber Press, Portland.
- FARJON, A. & GARCIA, S. O. (2003): Cone and ovule development in *Cunninghamia* and *Taiwania* (Cupressaceae sensu lato) and its significance for conifer evolution. – *Amer. J. Bot.* **90**(1): 8-16.
- FARJON, A. (1984): *Pines, drawings and descriptions of the genus Pinus*. – Brill, Leiden.
- FARJON, A. (1999): Introduction to the conifers. – *Curtis's Bot. Mag.* **16**(3): 158-172.
- FARJON, A. (2005): *A monograph of Cupressaceae and Sciadopityaceae*. – Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond.
- FARJON, A. (2008): *A natural history of Conifers*. – Timber Press, Portland.
- FARJON, A. (2010): *A handbook of the world's conifers, Vol. I*. – Brill, Leiden & Boston.
- FARJON, A. (2010): *A handbook of the world's conifers, Vol. II*. – Brill, Leiden & Boston.
- FLORIN, R. (1951): Evolution in cordaites and conifers. – *Acta Horti Berg.* **17**: 7-37.
- FLORIN, R. (1954): The female reproductive organs of conifers and taxads. – *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* **29**: 367-389.
- HERZFELD, S. (1914): Die weibliche Koniferenblüte. – *Österr. Botan. Z.* **64**(8): 321-358.
- JAGEL, A. & STÜTZEL, TH. (2003): On the occurrence of non-axillary ovules in *Tetraclinis articulata* (VAHL) MAST. (Cupressaceae s.str.). – *Feddes Repert.* **114**(7-8): 497-507.
- JAGEL, A. & STÜTZEL, TH. (2001): Zur Abgrenzung von *Chamaecyparis* SPACH und *Cupressus* L. (Cupressaceae) und die systematische Stellung von *Cupressus*

- nootkatensis* D. DON [= *Chamaecyparis nootkatensis* (D.DON) SPACH]. Feddes Repert. **112**(3-4): 179-229.
- JAGEL, A. & STÜTZEL, TH. (2001): Untersuchungen zur Morphologie und Morphogenese der Samenzapfen von *Platyclusus orientalis* (L.) FRANCO (= *Thuja orientalis* L.) und *Microbiota decussata* KOM. (Cupressaceae). – Bot. Jahrb. Syst. **123**(3): 377-404.
- JAGEL, A. (2002): Morphologische und morphogenetische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Cupressaceae s.l. (Zypressengewächse). – PhD thesis, Ruhr-University Bochum.
- KNOFF, P., SCHULZ, CH., LITTLE, D.P., STÜTZEL, TH., STEVENSON, D.W. (2012): Relationships within Podocarpaceae based on DNA sequence, anatomical, morphological, and biogeographical data. *Cladistics* **28**: 271-299.
- KRAMER, K.U. & GREEN, P.S. (1990): The families and genera of vascular plants, Pteridophytes and Gymnosperms, edited by K. KUBITZKI. – Springer, Heidelberg.
- KRÜSSMANN, G. (1983): Handbuch der Nadelgehölze, 2nd ed. – Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg.
- LEPAGE, B.A. & BASINGER, J.F. (1995): Evolutionary history of the genus *Pseudolarix* GORDON (Pinaceae). – *Int. J. Plant Sci.* **156**(6): 910-950.
- LEPAGE, B.A. (2003): The evolution, biogeography and palaeoecology of the Pinaceae on fossils and extant representatives. – *Proc. 4th IS Conifers, Acta Hort.* **615**: 29-52.
- LEPAGE, C. N. (1990): Gymnosperms. In: KUBITZKI, K. (ed.): The families and genera of vascular plants. Vol. **1**: 279-391. – Berlin, Heidelberg, Springer.
- LOTSY, J.P. (1911): Vorträge über botanische Stammesgeschichte, ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. 1. Aufl. Bd. 3,1. – Fischer, Jena.
- MELIKIAN, A.P. & BOBROV, A.V. (1997): On the structure of the outer seed envelopes – aril and epimatium – in the family Podocarpaceae. *Bull. Mosk. Obshch. Isp.* **102**(5): 46-53.
- MILLER, C.N. (1977): Mesozoic Conifers. – *Bot. Rev.* **43**(2): 218-281.
- MILLER, C.N. (1999): Implications of fossil conifers for the phylogenetic relationships of living families. – *Bot. Rev.* **65**(3): 240-277.
- MUNDRY, I. (2000): Morphologische und morphogenetische Untersuchungen zur Evolution der Gymnospermen. – *Biblioth. Bot.* **152**: 1-90.

- OWENS, J. N. (2008): The reproductive biology of western larch. – The Inland Empire Tree Improvement Cooperative, Victoria (B.C.).
- PILGER, R. (1926): Coniferae. In: ENGLER, A.: Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere der Nutzpflanzen. – Leipzig: Engelmann.
- RESTEMEYER, J. (2002): Morphologische und morphogenetische Untersuchungen zur Phylogenie und Evolution der Podocarpaceae und Phyllocladaceae. – PhD-thesis, Ruhr-University Bochum.
- RIEGER, M. (2002): Morphologischer und histologischer Vergleich der Zapfenentwicklung bei Podocarpaceae und Phyllocladaceae. – Diploma, Ruhr-University Bochum.
- RUDALL, P. J.; HILTON, J.; VERGARA-SILVA, F. & BATMEMANN, R. M. (2011): Recurrent abnormalities in conifer cones and the evolutionary origins of flower-like structures. *Trends in Plant Science* **16**(3): 151-159.
- SCHUHMANN, K. (1902): Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen. – Verhandl. Botan. Ver. Prov. Brandenburg **44**: 5-79.
- SCHULZ, CH. & STÜTZEL, TH. (2007): Evolution of taxodiaceous Cupressaceae. – *Org. Divers. Evol.* **7**: 124-135.
- SCHULZ, CH. (2001): Morphologie und Morphogenese von weiblichen *Juniperus*-Zapfen und ihre mögliche Bedeutung für die Phylogenie der Gymnospermen. – Diploma thesis, Ruhr-University Bochum.
- SCHULZ, CH. (2006): Differentialdiagnose und Evolution der Cupressaceae s. l. (Zypressengewächse). – PhD thesis, Ruhr-University Bochum.
- SCHULZ, CH., JAGEL, A. & STÜTZEL, TH. (2003): Cone morphology in *Juniperus* in the light of cone evolution in Cupressaceae s. l. – *Flora* **198**: 161-177
- SCHWEITZER, H.J. (1963): Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen. – *Palaeontographica Abt. B.* **113**(1-4): 1-29.
- SCHWEITZER, H.-J. (1974): Die "Tertiären" Koniferen Spitzbergens. – *Palaeontographica Abt. B.* **149**(1-4): 1-89.
- STEFANOVIC, S., JAGER, M., DEUTSCH, J., BROUTIN, J. & MASSELOT, M. (1998): Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences. – *Am. J. Bot.* **85**(5): 688-697.
- STEVENS, P. F. (2001): Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012. <http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/>

- STOFFBERG, E. (1991): Morphological and ontogenetic studies on the southern African podocarps. Initiation of the seed scale complex and early development of integument, nucellus and epimatium. *Bot. J. Lin. Soc.* **105**: 21-35.
- STOFFBERG, E. (1991): Morphological and ontogenetic studies on the southern African podocarps. Shoot apex morphology and ovuliferous cone initiation. *Bot. J. Lin. Soc.* **105**: 1-19.
- STRASBURGER, E. (1872): Die Coniferen und Gnetaceen. – A. Abel, Leipzig. **49**: 382-390.
- STUDT, W. (1927): Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. – Mitteilungen aus dem Institut für allgemeine Botanik in Hamburg, Hamburg, Band **6**(3): 167-307.
- STÜTZEL, TH. & RÖWEKAMP, I. (1997): Bestäubungsbiologie bei Nacktsamern. – *Palmengarten* **61**(2): 100-110.
- STÜTZEL, TH. & RÖWEKAMP, I. (1999): Bestäubungsbiologie bei Nacktsamern (Gymnospermen). IN: ZIZKA, G. & SCHNECKENBURGER, S.: Blütenbiologie - faszinierendes Miteinander von Pflanzen und Tieren. – Kleine Senckenberg-Reihe **33**: 107-117.
- TAKASO, T. & TOMLINSON, P.B. (1991): Cone and ovule development in *Sciadopitys* (Taxodiaceae-Coniferales). *Am. J. Bot.* **78**(3): 417-428.
- TAKASO, T. & TOMLINSON, P.B. (1992): Seed cone and ovule ontogeny in *Metasequoia*, *Sequoia* and *Sequoiadendron* (Taxodiaceae, Coniferales). – *Bot. J. Linn. Soc.*, London **109**: 15-37.
- TAYLOR, T.N., TAYLOR, E.L. & KRINGS, M. (2009): Paleobotany, the biology and evolution of fossil plants. 2nd ed. – Academic Press, Burlington, London, San Diego, New York.
- TOMLINSON, P.B. & TAKASO, T. & RATTENBURY, J.A. (1989): Cone and ovule ontogeny in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **99**: 209-221.
- TOMLINSON, P.B. & TAKASO, T. & RATTENBURY, J.A. (1989): Developmental shoot morphology in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **99**: 223-248.
- TOMLINSON, P.B. (1992): Aspects on cone morphology and development in Podocarpaceae. *Int. J. Plant. Sci.* **153**: 572-588.
- WANG, X.-Q., TANK, D.C. & SANG, T. (2000): Phylogeny and divergence time in Pinaceae: Evidence from three genomes. – *Mol. Biol. Evol.* **17**(5): 773-781.
- WILDE, M.H. (1944): A new interpretation of microsporangiate cones in Cephalotaxaceae and Taxaceae. *Phytomorphology* **25**: 434-450.

WILSON, N.S. (1983): *Palaeobotany and the evolution of plants.* – Cambridge University Press, Cambridge.