

Podocarpaceae – Steineibengewächse (Coniferales)

1 Systematik und Verbreitung

Die Podocarpaceen sind eine recht große, überwiegend südhemisphärische Familie mit rund 18 Gattungen sowie 130 Arten, die in tropischen bis temperaten Gebieten verbreitet ist. Je nach Autor werden die Phyllocladaceae zu den Podocarpaceae gestellt. Die Podocarpaceae gehören zusammen mit den Araucariaceae zu den ältesten rezent noch vorkommenden Koniferenfamilien. Die Familie der Podocarpaceae kann bis ins mittlere Trias (225 Mio. Jahre) zurückverfolgt werden.

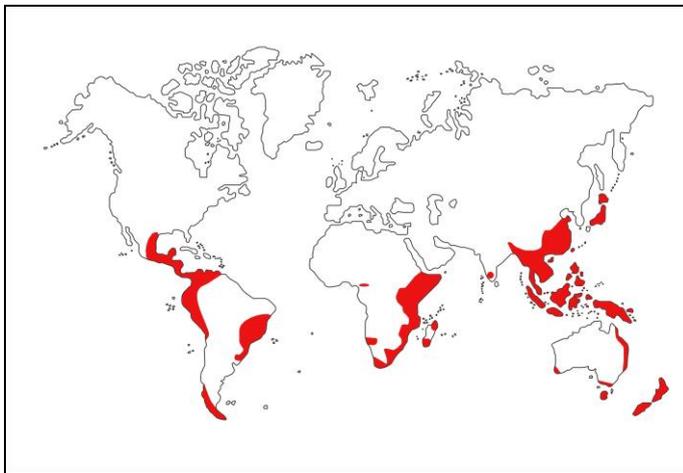


Abb. 1: Verbreitungskarte (vgl. ECKENWALDER, 2009);

2 Morphologie

2.1 Habitus

In den Podocarpaceae kommen sowohl kleine niederliegende **Sträucher** als auch große **Bäume** vor. Die Familie enthält mit der Gattung *Parasitaxus* die **einzige parasitierende Gymnosperme**. Der Wirtsorganismus der einzigen *Parasitaxus*-Art (*P. usta*) ist *Falcatifolium taxoides*, welcher ebenfalls zu den Podocarpaceae gehört.

2.2 Belaubung

Alle Podocarpaceae sind **immergrüne Gehölze** mit entweder kleinen **Schuppenblättern** (z. B. *Microcachrys* und *Lagarostrobus*) oder großen länglich elliptischen Blättern (z. B. *Podocarpus*). Bei der Gattung *Nageia* werden fast laubblattartig

gestaltete **Flächenblätter** hervorgebracht. Bei allen Podocarpaceae fehlt eine echte Endodermis um die Leitbündelstränge. Besonders in der Gattung *Podocarpus* ist das **akzessorische Transfusionsgewebe** besonders stark entwickelt. Bei einigen Arten (z.B. *Podocarpus elatus*) ist der Neuaustrieb kräftig orange bis rot gefärbt.



Abb. 2: *Nageia nagi*, Flächenblatt;



Abb. 3: *Podocarpus elatus*, Austrieb orangefarben;

2.3 Reproduktive Strukturen

Der Großteil der Podocarpaceen ist **diözisch**, das heißt männliche und weibliche Zapfen befinden sich auf getrennten Individuen. Die männlichen **Pollenzapfen** bauen sich aus zahlreichen spiralgig stehenden **hyposporangiaten Sporangioophoren** auf. Die Pollenkörner sind ähnlich wie bei den meisten Pinaceae mit 2 Luftsäcken ausgestattet.



Abb. 4: *Podocarpus macrophyllus*, Pollenzapfen;

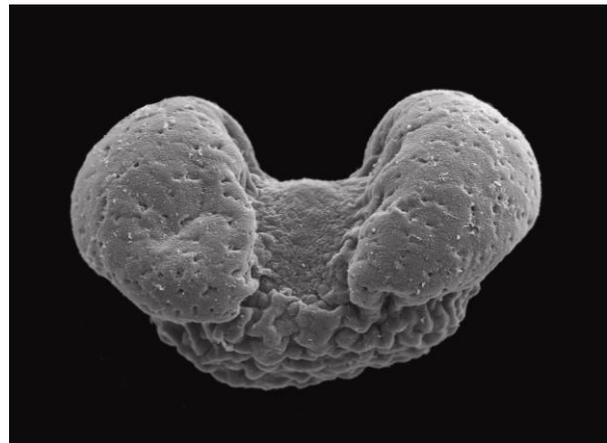


Abb. 5: *Podocarpus gnidioides*, Pollenkorn;

Die Samenzapfen der Podocarpaceae s.str. sind bei einigen Arten bis auf wenige, oder sogar auf nur einen Deck-/Samenschuppen-Komplex reduziert. Die reifen Samen sind von einer fleischigen Hülle umgeben, die als **Epimatium** bezeichnet wird. Lediglich bei *Microstrobis* fehlen Arillus- oder Epimatium-ähnliche Strukturen.

Bei den Arten aus der Gattung *Halocarpus* werden ausschließlich Arilli ausgebildet, Podocarpaceen-typische Epimatien fehlen.



Abb. 6: *Microcachrys tetragona*, Samenanlage zum Zeitpunkt der Bestäubung mit abwärts ausgerichtetem Bestäubungstropfen;

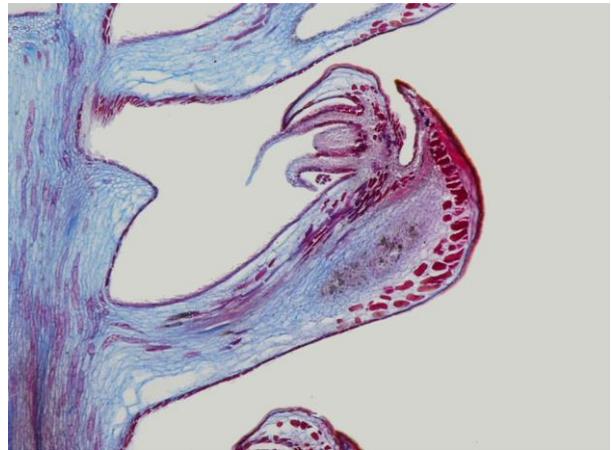


Abb. 7: *Microcachrys tetragona*, Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe; Nucellus von Integument und Epimatium umgeben;

Bei Arten wie z.B. denen aus der Gattung *Podocarpus* schwillt zur Samenreife der Zapfenstiel zusammen mit den Tragblättern stark an, sodass letztendlich eine saftig-fleischige, meist kräftig rot gefärbte Struktur (**Receptaculum**) entsteht. Je Zapfenschuppe wird in den Podocarpaceae nur eine Samenanlage ausgebildet.



Abb. 8: *Lagarostrobos franklinii*, junger Samenzapfen; zahlreiche Übergangsblätter zwischen den basalen sterilen Schuppenblättern und den subterminalen fertilen Zapfenschuppen ausgebildet;

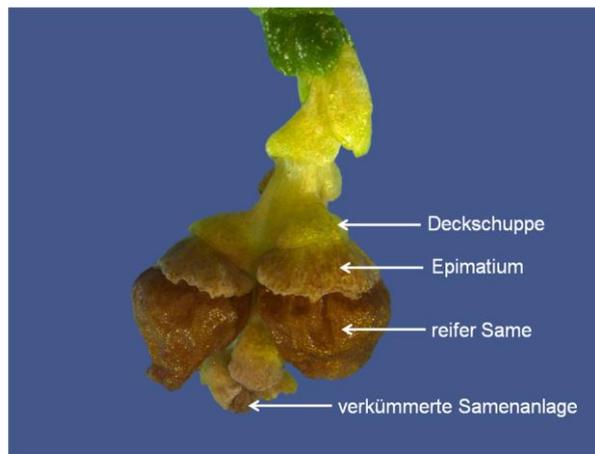


Abb. 9: *Lagarostrobos franklinii*, reifer Samenzapfen; nur wenige Samenanlagen kommen zur Entwicklung; die Samen mit umgebendem Epimatium sitzen unmittelbar in der Achsel der Deckschuppe;

Im Unterschied zu vielen anderen Koniferen ist die Abgrenzung des Zapfens als eine deutlich erkennbare morphologische Einheit nicht so einfach, da bei vielen Podocarpaceae **zahlreiche Übergangsblätter** zwischen den **basalen sterilen Schuppenblättern** und den **subterminalen fertilen Zapfenschuppen** ausgebildet sind. Teilweise sind diese sterilen Schuppenblätter den subterminal fertilen

Zapfenschuppen so ähnlich, dass sie morphologisch kaum von ihnen zu unterscheiden sind und daher häufig als sterile Zapfenschuppen bezeichnet werden, wie dies z.B. bei *Lagarostrobos franklinii* der Fall ist. Nur bei vergleichsweise wenigen Podocarpaceae wie z.B. *Saxegothaea* oder *Microcachrys* werden mehr oder weniger kompakte Zapfen hervorgebracht.

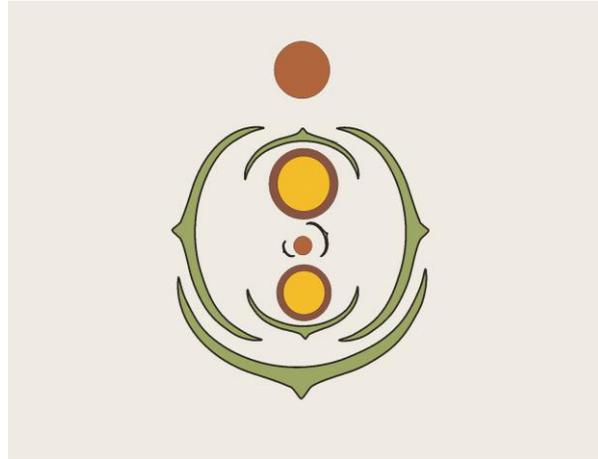


Abb. 10 & 11: *Podocarpus macrophyllum*, Samenzapfen zum Zeitpunkt der Bestäubung (links); schematisches Diagramm eines Samenzapfen; meist ist die median vordere Samenanlage nur rudimentär ausgebildet (rechts);

Bei Arten der Gattung *Phyllocladus* inserieren die Pollenzapfen in der Regel terminal an Langtrieben, die Samenzapfen stehen vermehrt im basalen stielartigen Bereich des Phyllokladiums, seltener randständig. Je Phyllokladium werden dabei zw. 2-6 (-8) Samenanlagen in der Achsel kleiner Schuppenblätter hervorgebracht. Die Bildung des Bestäubungstropfens und somit auch die Bestäubung erfolgt bereits lange bevor das Phyllokladium auf dem die Samenanlagen inserieren, vollkommen ausgewachsen ist. Die Zapfenschuppen bei der Gattung *Phyllocladus* stehen meist mehr oder weniger spiralig, seltener dekussiert.

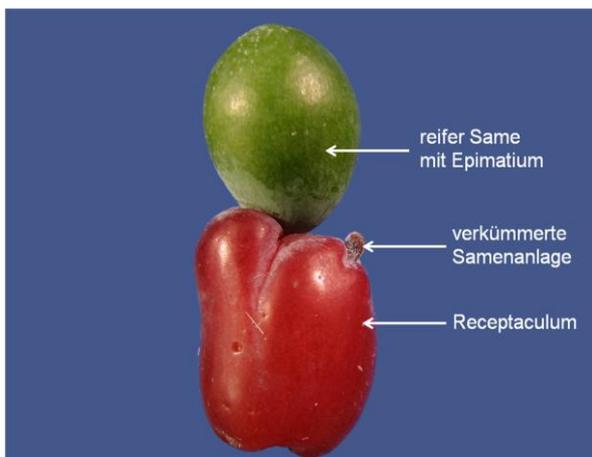


Abb. 12: *Podocarpus macrophyllum*, reifer Samenzapfen; Same vom grünen Epimatium vollständig umgeben; die roten Tragblätter (Receptaculum) verwachsen und stark angeschwollen;



Abb. 13: *Microcachrys tetragona*, Zapfenschuppen zum Zeitpunkt der Reife stark angeschwollen und fleischig werdend; einen mehr oder weniger kompakten Zapfen bildend;



Abb. 14: *Saxegoethea conspicua*, reifer Samenzapfen;

Reife *Phyllocladus*-Samen sind später zu rund $2/3$ von einem Arillus sowie von den fleischig werdenden Tragblättern umgeben. Im Unterschied zu den meisten anderen Podocarpaceae wird bei der Gattung *Phyllocladus* kein Epimatium ausgebildet, außer man deutet den Arillus als solches. Bei *Phyllocladus* wird der Arillus von der Samenanlagenbasis gebildet. Das

Epimatium der übrigen Podocarpaceae entsteht mehr im Bereich der abaxialen Verbindungszone zwischen Samenanlagenbasis und samenanlagentragender Struktur. Die Identität bzw. die phylogenetische Ableitung des Epimatiums bei den Podocarpaceae wird auch heute noch kontrovers diskutiert. So wird das Epimatium je nach Autor unterschiedlich interpretiert so z.B. als Auswuchs eines Sporophylls, als ein zweites Integument, als einen achselständigen Spross oder als Samenmantel wie dies auch für den Arillus zutrifft. Da der Ursprung des Epimatiums noch nicht abschließend geklärt ist, sollte der Arillus von *Phyllocladus* nicht mit dem Epimatium der übrigen Podocarpaceae homologisiert werden. Vielmehr entsprechen sowohl die Morphogenese als auch die spätere Funktion des *Phyllocladus*-Arillus den Arilli der Taxaceae, mit denen *Phyllocladus* ansonsten nur wenig gemein hat. Es scheint vielmehr so, als handele es sich bei der Arillusentwicklung in den beiden Gruppen um eine parallele, jedoch unabhängig voneinander stattgefundenene Evolution.

3 Weiterführende Literatur

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

DÖRKEN V. M. (2020). Cones of conifers. – Verlag Kessel, Remagen-Oberwinter.

DÖRKEN V.M. & NIMSCH H. (2018). Differentialdiagnostik in Koniferen – ein illustrierter Gattungsschlüssel. – Verlag Kessel, Remagen-Oberwinter.

ECKENWALDER J.E. (2009). Conifers of the world. – Timber Press, Portland.

FARJON A. (2008). A natural history of Conifers. – Timber Press, Portland.

- FARJON A. (2010).** A handbook of the world's conifers, Vol. I. & II – Brill, Leiden & Boston.
- KNOPF 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).** Pteridophytes and Gymnosperms. In: KUBITZKI K. (ed.): The families and genera of vascular plants. – Springer, Heidelberg.
- KRÜSSMANN, G. (1983).** Handbuch der Nadelgehölze, 2nd ed. – Parey, Berlin & Hamburg.
- 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.
- MUNDRY I. (2000).** Morphologische und morphogenetische Untersuchungen zur Evolution der Gymnospermen. – *Biblioth. Bot.* **152**: 1-90.
- 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.
- STEVENS P.F. (2017).** Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, Juli 2017 (kontinuierlich aktualisiert) <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- STÜTZEL TH. & RÖWEKAMP I. (1997).** Bestäubungsbiologie bei Nacktsamern. – *Palmengarten* **61**(2): 100-110.
- 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.