

5 Zusammenfassung

Von der weltweit verbreiteten Familie der Cupressaceae s.l. wurden insgesamt 23 Gattungen hinsichtlich ihrer Zapfenmorphologie und Bestäubungsbiologie untersucht, um die große Variabilität der Zapfen darzustellen, die innerhalb dieser Koniferenfamilie zu finden ist. Die Variabilität aller untersuchten Gattungen der Cupressaceae s. str. wurde anhand einer Auswahl typischer Zapfendiagramme charakterisiert. Darüber hinaus wurden die mittels REM durchgeführten Untersuchungen zur Zapfenentwicklung von 17 Arten aus 12 Gattungen dargestellt.

Mit der genauen Erfassung der Anzahl der Samenanlagen pro Zapfenschuppe, der Anzahl der Reihen in denen sie stehen und der Ausgestaltung des Zapfenendes werden bisher nicht bekannte bzw. nicht verwendete Merkmalskomplexe ausführlich erarbeitet. Anhand dieser Ergebnisse konnten folgende systematische Probleme innerhalb der Cupressoideae geklärt werden.

- Eine enge Verwandtschaft zwischen *Platycladus orientalis* und *Microbiota decussata*, wie sie bisher nur anhand molekularer Analysen postuliert wurde, konnte anhand morphologischer Merkmale bestätigt werden.
- Eine nahe Verwandtschaft zwischen *Cupressus* und *Chamaecyparis*, wie sie in der Vergangenheit angenommen wurde, kann hier ausgeschlossen werden. Nachdem sich diese beiden Gattungen morphologisch bisher nicht durchgehend unterscheiden ließen, wurden hier erstmals Zapfenmerkmale herausgearbeitet, durch die dies eindeutig gelingt.
- Die bisher als Bindeglieder betrachteten Arten *Cupressus nootkatensis* und *C. funebris* sind aufgrund der Ergebnisse in die Gattung *Cupressus* zu stellen. Bisher beschriebenen Gemeinsamkeiten zwischen beiden Gattungen sind teils Ergebnis oberflächlicher Vergleiche, teils sogar falsch.

Die morphogenetischen Untersuchungen umfassten überwiegend die Gattungen der Cupressaceae s. str. Sie zeigten, dass bei allen untersuchten Gattungen mit mehr als zwei Samenanlagen pro Zapfenschuppe die Samenanlagen innerhalb einer Reihe zentripetal angelegt werden. Werden mehrere Samenanlagen-Reihen pro Zapfenschuppe ausgebildet, erscheinen diese sukzessiv in absteigender Richtung. Mehrere Reihen von Samenanlagen wurden über die bekannten Fälle *Cupressus*, *Callitris*, *Thujopsis*, *Sequoiadendron* und *Sequoia* bei *Fitzroya*, *Widdringtonia* und *Chamaecyparis* nachgewiesen. Besonders überraschend war diese Entdeckung bei *Chamaecyparis*, da hier in der Regel nur zwei Samenanlagen pro Reihe entstehen, sodass es den Anschein hat, dass alle Samenanlagen in einer Reihe stehen und zentrifugal angelegt werden. Bei *Thuja koraiensis* konnte darüber hinaus die Anlegung einer zweiten Reihe während der Morphogenese nachgewiesen werden. Diese zweite Reihe ist aber offenbar zur Blütezeit niemals ausgeprägt.

Auf der Basis von bekannten und hier erarbeiteten Merkmalskomplexen ergeben sich folgende Progressionen innerhalb der Gymnospermen.

- Der ursprünglich offene lockere Blütenstand, aus dem sich der Zapfen der Koniferen entwickelt hat, wird zunehmend gestaucht und das sterile Zapfenende unterdrückt. Die fertile Zone des Zapfens wird dadurch an das Zapfenende verlegt, bis schließlich die Achse durch terminale Samenanlagen oder durch zu Zapfenschuppen alternierende Samenanlagen abgeschlossen wird.
- Die Anzahl der Samenanlagen und Samenanlagen-Reihen wird bei einigen Gattungen erheblich vermehrt.
- Bestäubungstropfen benachbarter Samenanlagen können zu gemeinsamen größeren Tropfen zusammenfließen. Daraus ergeben sich neue reproduktionsbiologische Ansätze, die voraussichtlich weiteren Aufschluss über verwandtschaftliche Zusammenhänge geben können

Zwar treten bei einigen Gattungen plesiomorphe und apomorphe Merkmalszustände parallel auf, doch kann anhand der Anhäufung von ursprünglichen oder abgeleiteten Merkmalen ein möglicher Stammbaum erstellt werden, wie dies hier für die Cupressoideae geschehen ist. Dieser Stammbaum weist weitgehend, aber nicht in allen Einzelheiten eine Übereinstimmung mit jüngsten molekularen Analysen auf (GADEK et al. 2000).

Für das seit STRASBURGER (1872) nicht befriedigend gelöste Problem der Ableitung des *Juniperus*-Zapfens wurde eine überzeugende Lösung vorgeschlagen. Die zu den distalen Zapfenschuppen alternierenden Samenanlagen der sect. *Juniperus* werden als Kurztrieb interpretiert, entsprechend den sonst in den Achseln der Zapfenschuppen stehenden. Die zu Zapfenschuppen alternierenden Samenanlagen entstehen direkt aus dem Apikalmeristem und stehen anstelle von Zapfenschuppen. Solche Samenanlagen in der sect. *Juniperus* müssen daher als achsenständig betrachtet werden. Terminale und zu Zapfenschuppen alternierende Samenanlagen, wie sie bisher nur für die Gattung *Juniperus* bekannt waren, wurden hier erstmals auch bei *Microbiota decussata* sicher nachgewiesen. Darüber hinaus tritt bei *Tetraclinis articulata* regelmäßig ein terminaler Samenanlagen-Quirl auf, was durch die Analyse der Morphogenese und des blühenden sowie der reifen Zapfens belegt wurde. Hierdurch wurde die bisher irreführenden Angaben über die Verteilung der Samenanlagen im *Tetraclinis*-Zapfen geklärt. Die morphogenetischen Ergebnisse für diese Art unterstützen darüber hinaus die hier für die Stellung der zu den Zapfenschuppen alternierenden Samenanlagen aufgestellte Hypothese, da diese Samenanlagen bei *Tetraclinis* vor den im selben Zapfen vorhandenen, axillären Samenanlagen angelegt werden.

Die Zapfenschuppe der Cupressaceae s. str. muss aufgrund der morphogenetischen Untersuchungen als Tragblatt betrachtet werden, das der Deckschuppe bei den Pinaceae entspricht. Mit Ausnahme der achsenständigen Samenanlagen entstehen die Samenanlagen bei allen untersuchten Cupressaceae s. str. eindeutig in der Achsel, nicht auf der Basis der Zapfenschuppen. Die Samenschuppe der Cupressaceae ist vollständig reduziert und wird nur noch durch die Samenanlagen und deren Ansatzstellen repräsentiert. Diese Ergebnisse

widersprechen der bisherigen Ansicht, dass es sich bei der Zapfenschuppe der Cupressaceae s. str. um ein Verschmelzungsprodukt aus Deck- und Samenschuppe handelt.

Auch bei den taxodioiden Cupressaceae kann die Zapfenschuppe anders, als bisher interpretiert, nicht in jedem Fall als ein vollkommenes Verschmelzungsprodukt angesehen werden, bei dem der gesamte adaxiale Anteil der Zapfenschuppe die Samenschuppe darstellt. Der aus der Zapfenschuppe herauswachsende, vegetative Anteil der Samenschuppe bei *Cunninghamia* und *Athrotaxis* stellt den distalen Teil der Samenschuppe dar. Nur bis zu diesem Auswuchs ist die Samenschuppe mit dem adaxialen Teil der Deckschuppe verwachsen, darüber hinaus reicht sie nicht. Es konnte außerdem gezeigt werden, dass sich der Zapfen von *Athrotaxis laxifolia* eindeutig durch eine dorsale Anschwellung der Deckschuppen schließt. Solche Anschwellungen wurden bislang als Teil der Samenschuppe angesehen. *Sequoia sempervirens*, *Sequoiadendron giganteum* und *Metasequoia glyptostroboides* können von *Athrotaxis* abgeleitet werden. Hier besteht die Samenschuppe nur aus einem kurzen, mit der Basis der Deckschuppe verwachsenen Anteil, der nicht über die Ansatzstellen der Samenanlagen hinausreicht. Der Verschluss des Zapfens erfolgt auch bei diesen Arten durch einen Deckschuppen-Wulst.

Die sukzessive Anlegung der verschiedenen Samenanlagen-Reihen bei *Sequoia*, *Sequoiadendron* und einigen Gattungen der Cupressaceae s. str. weist darauf hin, dass es sich um Ausbildungen im Sinne von Beiknospen handelt. Die mehr als zwei Reihen von Samenanlagen bei *Cupressus*, *Callitris*, *Chamaecyparis* und *Thujopsis* entstehen demnach aus weiteren Beiknospen. Aus dem gleichen Grund wird hier davon ausgegangen, dass es sich auch bei dem sichtbaren, vegetativen Anteil der Samenschuppe bei *Athrotaxis*, *Cryptomeria*, *Taxodium* und *Glyptostrobos* um eine Beiknospenbildung handelt. Die Samenschuppe bei den zuletzt genannten Arten repräsentiert also einen anderen Kurztrieb als der vegetative Anteil der Samenschuppe und entspricht daher nicht der Samenschuppe der Pinaceae oder dem der fossilen Gattungen *Pseudovoltzia* und *Voltzia*.

Die Ergebnisse der Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie wurden durch bisher zu diesem Themenkomplex weitgehend fehlende Abbildungen dokumentiert. Die Freilandbeobachtungen zeigen, dass sowohl die Ausrichtung des Bestäubungstropfens als auch die Orientierung des Zapfens zur Blütezeit und Reife zwar außerordentlich variabel, aber dennoch weitgehend artspezifisch sind. Darüber hinaus ist sie mit wenigen Ausnahmen auch innerhalb der Gattungen konstant und kann außerdem verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Gattungen anzeigen wie bei den Arten der *Sequoia*-Gruppe. Die Zapfen richten sich bei den meisten Gattungen aktiv in eine bevorzugte Position aus, nur bei wenigen Taxa (*Juniperus* sect. *Juniperus*, *Diselma*, *Widdringtonia*) stehen sie ausschließlich abhängig von der Orientierung der sie tragenden Astsysteme. Außerdem wurde bei einigen Gattungen ein Orientierungswechsel der Zapfen nach der Blütezeit festgestellt. Eine mögliche phylogenetische Bedeutung der verschiedenen Bestäubungstypen kann aber erst bewertet werden, wenn Genaueres über deren Funktion bekannt ist.