

Ruhr-Universität Bochum, Fakultät für Biologie, Lehrstuhl für Spezielle Botanik, Bochum

A. JAGEL & TH. STÜTZEL

Zur Abgrenzung von *Chamaecyparis* SPACH und *Cupressus* L. (Cupressaceae) und die systematische Stellung von *Cupressus nootkatensis* D.DON [= *Chamaecyparis nootkatensis* (D.DON) SPACH]

Mit 24 Abbildungen und einer Tabelle

Zusammenfassung

Die Samenzapfen der Gattungen *Chamaecyparis* und *Cupressus* (Cupressaceae) werden morphologischen Untersuchungen zum Zeitpunkt der Blüte sowie morphogenetischen Untersuchungen unterzogen und Unterschiede zwischen den Gattungen herausgearbeitet. Zapfendiagramme von neun Arten werden gegeben. *Chamaecyparis* hat am distalen Zapfenende immer mindestens ein steriles Paar Zapfenschuppen und ein gut ausgebildetes Terminalstück. Zusammen mit den distalen, sterilen Zapfenschuppen nimmt dieses am Aufbau des reifen Zapfens teil. Die Samenanlagen stehen auf den Zapfenschuppen scheinbar in einer Reihe und werden von innen nach außen angelegt. Dem zuerst angelegten Paar von Samenanlagen können nach beiden Seiten weitere Paare von Samenanlagen folgen. Nur bei *Ch. obtusa* tritt häufiger eine einzelne mediane Samenanlage in der Ontogenese auf, welche später als die mittleren beiden Samenanlagen der Zapfenschuppen angelegt wird. In reifen Zapfen ist diese seltener zu finden. Dieser Sachverhalt führt zu der Hypothese, dass die Samenanlagen nicht in einer Reihe, sondern in ein bis vier Reihen, die jeweils nur zwei Samenanlagen tragen, stehen. Die mediane Samenanlage bei *Ch. obtusa* stellt die ausnahmsweise gebildete mediane Samenanlage der ersten Reihe in zentripetaler Anlegung dar, die dann drei Samenanlagen enthält. Die Bestäubungstropfen bei *Chamaecyparis* stehen einzeln und verlaufen nicht miteinander. Bei der Gattung *Cupressus* tritt am Zapfenende nirgends ein auffälliges Terminalstück auf. Am distalen Ende stehen entweder sterile oder fertile Zapfenschuppen. Letztere kommen bei allen Arten vor, bei einigen Arten (z. B. *C. arizonica*, *C. duclouxiana*, *C. nootkatensis*) sogar über-

Summary

Morphological studies on flowering seed cones and studies of early cone development were carried out in the genera *Cupressus* and *Chamaecyparis* (Cupressaceae)

Cone diagrams are given for nine species and diagnostic characters on the generic level in cone morphology and development are presented. The cones of *Chamaecyparis* always bear at least one pair of sterile scales and stub like piece of the cone axis at the distal end. They undergo further growth after pollination and form part of the ripe seed cone. Ovule formation starts with a pair of ovules, additional ones may follow in centrifugal direction. Only in *Ch. obtusa* a median ovule can frequently be found during the ontogeny which develops after the first pair and often degenerates at early stages. We therefore suppose, that the basic pattern is not a single but several rows with centripetal formation of ovules. Due to the reduced number of ovules within the rows, these may appear as a single row with centrifugal pattern. Pollination droplets in *Chamaecyparis* remain always separate. The cones of *Cupressus* lack a stub like terminal piece and the ultimate scales are often fertile which is the usual case in *C. arizonica*, *C. duclouxiana* and *C. nootkatensis*. The ovules are arranged in one to five rows; within a row, they are formed in centripetal sequence. This is obvious for the first row and can be assumed for the further rows, as well. Scales with only a single row of ovules can be found in all species; it is the usual case in *C. nootkatensis* where a second row is formed only exceptionally. Pollination drops of neighbouring ovules often fuse into one very large droplet. *C. nootkatensis* shares all these features and

wiegend. Die Samenanlagen stehen in ein bis fünf Reihen, bei allen Arten treten auch Zapfenschuppen mit einreihigen Samenanlagen auf, bei *C. nootkatensis* nur selten eine zweite. Innerhalb einer Reihe erfolgt die Anlegung der Samenanlagen zur Mitte hin. Bei der ersten Reihe ist dies gut zu erkennen, bei den zwischen der ersten Reihe und der Zapfenschuppe eingeschobenen weiteren Reihen ist es ebenfalls wahrscheinlich. Mediane Samenanlagen treten häufig auf. Die Bestäubungstropfen benachbarter Samenanlagen fließen regelmäßig zu einem großen Tropfen zusammen. Diese Merkmalskombination weist *Ch. nootkatensis*, die häufiger zu *Chamaecyparis* gestellt wird, eindeutig als zu *Cupressus* gehörend aus. Die Gattung *Fokienia* wird anhand von Untersuchungen an blühenden Zapfen als eng verwandt mit *Chamaecyparis* betrachtet.

1. Einleitung

Die Familien der Cupressaceae und Taxodiaceae werden heute in systematischer Literatur fast einheitlich zu einer einzigen Großfamilie Cupressaceae zusammengefasst. Die Cupressaceae s. str. sind monophyletisch und bilden einen Ast, der sich aus der früher als Taxodiaceae zusammengefassten Gruppe ableitet. Die ausführliche Überarbeitung von ECKENWALDER (1976) wird in jüngster Zeit durch genetische Analysen (BRUNSFELD et al. 1994; GADEK et al. 2000) bestätigt. Innerhalb dieser Großfamilie bleiben allerdings verschiedene Probleme offen, die bisher weder morphologisch noch genetisch befriedigend gelöst werden konnten. Bei der Unterfamilie der Cupressoideae, die die Cupressaceae s. str. der Nordhemisphäre enthält, wird bis in jüngste Zeit darauf hingewiesen, dass eine zufriedenstellende Bearbeitung der Gattungen *Chamaecyparis* und *Cupressus* sowie *Juniperus* noch ausstehen (FARJON 1998: 39). Die Zuordnung der nordhemisphärischen Gattung *Tetraclinis* ist ebenfalls umstritten. Zumeist wird sie als einzige rein nordhemisphärische Gattung zur südhemisphärischen Unterfamilie Callitroideae gestellt (LI 1953; HART 1987). Bei neueren kladistischen Analysen anhand von molekularen Daten erscheint sie allerdings an verschiedenen Stellen inmitten der Cupressoideae (vgl. BRUNSFELD et al. 1994; GADEK et al. 2000).

therefore is placed best in *Cupressus* and not in *Chamaecyparis* as it has been done frequently in the past. On the basis of flowering cones *Fokienia hodginsii* seems to be closely related to *Chamaecyparis*.

In der hier vorliegenden Arbeit sollen zunächst die Gattungen *Chamaecyparis* und *Cupressus* behandelt werden. Beide treten sowohl in Nordamerika als auch in Eurasien auf. Als typisch betrachtete Arten der beiden Gattungen lassen sich leicht unterscheiden, allerdings fehlen bisher zumindest morphologische Merkmale, die durchgehend zur Differenzierung anwendbar sind. Die beiden Gattungen werden insbesondere durch *Cupressus nootkatensis* und *Cupressus funebris* miteinander verbunden, die scheinbar Übergangsarten darstellen (vgl. auch DALLIMORE 1931). Durch sie kommt die generelle Frage nach der Abgrenzung und Unterscheidbarkeit der Gattungen auf und FARJON schreibt noch 1998: „More detailed research is needed to establish if the two are indeed separable by discrete and discontinuous characters“.

Als typisch für die Gattung *Chamaecyparis* (z. B. *Chamaecyparis pisifera*) gelten im vegetativen Bereich die abgeflachten terminalen Ästchen, welche in (meist) waagerechten Ebenen stehen. Die Blätter sind ausgebildet als Kanten- und Flächenblätter [in der Gattungsbeschreibung von PAGE (1990) ist dies sogar der einzige greifbare Unterschied zu *Cupressus*, obwohl abgeflachte Äste auch bei einigen unstrittigen *Cupressus*-Arten vorkommen] und auf der Unterseite der Ästchen mit weißen Zeichnungen versehen. Die Zapfen sind klein (<1 cm), sie reifen noch im selben Jahr nach der Blüte. Die Zapfenschuppen tragen „we-

nige“ Samenanlagen, die Anzahl wird im Allgemeinen mit Werten von 1 bis 5 angegeben (z. B. PILGER 1926; DALLIMORE 1931). Die Samenanlagen stehen auf der Schuppe in einer Reihe. Reife Samen sind breit geflügelt.

Ein typischer Vertreter von *Cupressus* dagegen (z. B. die Nominatart der Gattung, *Cupressus sempervirens*) hat vierkantige, also nicht abgeflachte Äste, die nicht in einer Ebene stehen und deren Blätter keine weißen Zeichnungen aufweisen. Die Zapfen sind „groß“ (>1 cm) reifen erst im zweiten Jahr (d. h. im Jahr nach der Blüte), bleiben noch mehrere Jahre am Baum und tragen „viele“ Samen pro Schuppe, die in zwei oder mehreren Reihen stehen. Meist werden Zahlen von „mehr als 5“ oder „bis zu 20“ angegeben. Die Samen sind kantig oder nur schmal geflügelt.

Bei den oben genannten strittigen Arten sind die Äste zwar abgeflacht und stehen in Ebenen, weisen aber keine weißen Zeichnungen auf. Die Zapfen stehen in ihren Dimensionen zwischen typischen Vertretern beider Gattungen und bilden „wenige“ Samenanlagen pro Schuppe. Die Zapfen reifen im zweiten Jahr. Diese Merkmalskombination hat bis heute zur Folge, dass die Zuordnung von *Cupressus nootkatensis* und *Cupressus funebris* verschieden gehandhabt wird. Mehrere Publikationen beschäftigen sich bereits mit dieser Thematik, insbesondere die Stellung von *C. nootkatensis* wird in verschiedenen Arbeiten diskutiert (s. o.). Diese Art zeichnet neben den bereits erwähnten Abweichungen von *Chamaecyparis* außerdem die Besonderheit aus, dass sie mit verschiedenen *Cupressus*-Arten Hybriden bildet (z. B. \times *Cupressocyparis leylandii* = *Chamaecyparis nootkatensis* \times *Cupressus macrocarpa*). Dass diese Hybriden nur in Kultur entstehen, hängt damit zusammen, dass *C. nootkatensis* mit keiner der beteiligten *Cupressus*-Arten sympatrisch vorkommt. Dort wo verschiedene *Cupressus*-Arten auch sympatrisch auftreten, finden Hybridisierungen auch am Wildstandort statt (SILBA 1983). Dieser Umstand muss als starkes Argument gegen die Einordnung in verschiedene Gattungen gelten. Die Existenz einer Hybride von *Cupressus nootkatensis* mit *Chamaecyparis lawsoniana* [„*Chamaecyparis* \times *nidifera* (NICHOLSON) HORNIBR.“] (vgl. DALLIMORE & JACKSON 1966) dagegen ist eher zweifelhaft (TYLOR

1976). Bei Untersuchungen der Blattkutikula durch ALVIN et al. (1982) erscheint *Cupressus nootkatensis* zusammen mit \times *Cupressocyparis leylandii* und *Cupressus macrocarpa* in einem Cluster isoliert von den Arten der Gattung *Chamaecyparis*. GADEK & QUINN (1985) stellen bei ihrer Untersuchung über den Biflavon-Gehalt innerhalb der Cupressoideae ebenfalls fest, dass *C. nootkatensis* innerhalb der Gattung *Chamaecyparis* atypisch ist und eher *Cupressus* und *Juniperus* ähnelt.

C. funebris ähnelt in ihrem Biflavon-Gehalt ebenfalls eher den anderen *Cupressus*-Arten durch das Vorhandensein von Cupressu-Flavonen, die bei *Chamaecyparis* fehlen (GADEK & QUINN 1987). Schließlich gibt LITTLE (2000) im Rahmen eines kurzen Abstracts ein anatomisches Merkmal zur Unterscheidung beider Gattungen an. Eine Aufstellung über Zuordnung der Arten wird darin allerdings nicht gegeben, sodass nicht klar wird, zu welcher Gattung die beiden fraglichen Arten gestellt werden.

Trotz dieser Publikationen wird *Cupressus nootkatensis* heute fast ausschließlich noch immer zu *Chamaecyparis* gestellt (so z. B. PAGE 1990; FARJON 1998; ZANDER 2000). Offensichtlich wird der Aufbau des Zapfens als besonders „hartes“ Merkmal gewertet und hier wurden bisher keine differenzierenden Merkmale gefunden. Die geringe Größe der Zapfen und die wenigen, einreihig stehenden Samen pro Schuppe zählen als Merkmale für *Chamaecyparis*. *Cupressus funebris* wird häufiger unabhängig von der Einordnung der *Cupressus nootkatensis* behandelt und zu *Cupressus* gestellt (DALLIMORE 1931; MITCHELL 1972; FARJON 1998).

Die Schwierigkeiten, durchgehende morphologische Merkmale zur Trennung beider Gattungen zu nennen, veranlasste PILGER (1926: 394) zur Aussage über *Chamaecyparis*: „In den wichtigsten Merkmalen mit *Cupressus* übereinstimmend und von dieser Gattung nicht durchgreifend verschieden“. Die genetischen Stammbäume allerdings weisen *Cupressus* und *Chamaecyparis* als nicht monophyletisch aus, weswegen es auch im morphologischen Bereich Merkmale zur Unterscheidung geben sollte, die dieses unterstreichen. Dies gab Anlass zu genauen LM- und REM-Untersuchungen der Morphologie und Morphoge-

nese der Zapfen beider Gattungen um festzustellen, inwiefern solche Unterschiede zu finden sind.

In den jüngst veröffentlichten, genetischem Stammbäumen (GADEK et al. 2000) ist *Fokienia* eine Schwestergruppe zu *Chamaecyparis* (also enger verwandt mit *Chamaecyparis* als *Cupressus*, was bereits frühere Untersuchungen ergaben, vgl. z. B. GADEK & QUINN 1985) und bei ALVIN et al. (1982) erscheint *Fokienia* sogar innerhalb *Chamaecyparis*. Dies veranlasste uns, auch *Fokienia* auf der Basis des uns zur Verfügung stehenden Materials mit in die Untersuchungen einzubeziehen.

2. Material und Methoden

Das Material für die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1999 bis 2001 in verschiedenen Botanischen Gärten (BG), privaten Gärten und Parks gesammelt: *Chamaecyparis formosensis*: BG Düsseldorf. – *Chamaecyparis lawsoniana*: Privatgarten in Castrop-Rauxel, Bochumer Straße (Cultivar), Schlosspark Bochum-Weimar (Cultivar), BG Bochum (Geobotanik) (vermutlich Wildtyp), BG Bochum (Versuchsfeld, Cultivar). – *Chamaecyparis obtusa*: Schlosspark Bochum-Weimar, BG Bochum (Geobotanik), Palmengarten Frankfurt (Main), BG Düsseldorf (Geobotanik). – *Chamaecyparis pisifera*: BG Bochum (Geobotanik), BG Düsseldorf (Geobotanik), Vorgarten Bochum-Querenburg (Cultivar), Rombergpark Dortmund (Cultivar). – *Chamaecyparis thyoides*: BG Bochum (Versuchsfeld), Rombergpark Dortmund. – *Cupressus arizonica*: BG Bochum (Anzucht, „Fastigiata“), Bochum-Kornharpen im Ruhrpark vor dem Kleemarkt, Bochum-Kornharpen in einem Vorgarten. – *Cupressus bakeri*: Rombergpark Dortmund, Palmengarten Frankfurt (Main) (subsp. „matthewsii“), BG Düsseldorf. – *Cupressus duclouxiana*: BG Bochum (Überwinterung). – *Cupressus funebris*: Alter Botanischer Garten Göttingen (Überwinterung), BG Strasbourg (Freiland). – *Cupressus nootkatensis*: Grugapark Essen (vermutlich Wildtyp), BG Bochum, vor dem Tropenhaus („Pendula“), BG Düsseldorf auf der Insel („Pendula“), Schlosspark Herten vor dem Schlosseingang („Pendula“), Bochum-Kornharpen im Ruhrpark in der Fußgängerzone („Pendula“). – *Cupressus sempervirens* var. *sempervirens*: BG Bochum. – *Fokienia hodginsii*: BG Bonn (Überwinterung), BG Düsseldorf (Überwinterung).

Lichtmikroskopische Untersuchungen wurden am frischen Objekt durchgeführt oder das Material für spätere Untersuchungen nach einer 24-stündigen

Fixierung in FAA (Formalin alcohol acetic acid) in 70%igen Alkohol überführt. Untersuchungen zur Erstellung der Zapfendiagramme wurden an Material zur Blütezeit oder im Stadium der Winterpause durchgeführt. Als Vorbereitung zur REM-Untersuchung wurden unter dem Binokular die Zapfenschuppen abpräpariert. Die Objekte wurden anschließend in FDA (Formaldehyl-Dimethylacetat) dehydriert, critical-point getrocknet und mit Gold besputtert.

Zur Erstellung der Zapfendiagramme wurden Zapfen mit ausgereiften Samenanlagen untersucht. Bei den hier betrachteten *Cupressus*-Arten mit höherer Anzahl von Samenanlagen ist die Anordnung der Samenanlagen unübersichtlich und anhand von Untersuchungen mit dem Stereomikroskop nicht sicher durchzuführen. In solchen Fällen wurden von den Zapfen die Zapfenschuppen abpräpariert, die Objekte critical-point getrocknet und von oben sowie allen vier Seiten gerastert. Anschließend wurden die Samenanlagen unter dem Stereomikroskop vorsichtig herausgebrochen und anhand der Narben der Samenanlagen die Lage und die Zuordnung zu den verschiedenen Reihen bestimmt.

Taxonomie und Nomenklatur richten sich mit Ausnahme von *Cupressus nootkatensis* nach FARJON 1998.

3. Ergebnisse

Die Position der Samenzapfen im Verzweigungssystem stimmt bei allen untersuchten Arten überein. Die weiblichen Zapfen werden im distalen Bereich der Äste, also an der Peripherie der Baumkrone, im Bereich des im laufenden Jahr gewachsenen Verzweigungssystem angelegt. Die Samenzapfen stehen an Kurztrieben, die im basalen Bereich der Verzweigungen 1. Ordnung angelegt werden (Abb. 1). Die Samenzapfen werden im Allgemeinen in sehr viel geringerer Zahl gebildet als die Pollenzapfen. Dies kann allerdings zumindest bei Einzelexemplaren in manchen Jahren abweichen, so z. B. bei dem untersuchten Exemplar von *Chamaecyparis formosensis*, welches in den Untersuchungsjahren sehr reichlich weibliche Zapfen trug, aber nur wenige Pollenzapfen bildete. Wird in dem beschriebenen Verzweigungssystem pro Verzweigung 1. Ordnung nur ein Zapfen ausgebildet, steht dieser fast immer basal am ersten Kurztrieb, der nach distal ausgerichtet ist. Die Anlage der Zapfen erfolgt im betrachteten Verzweigungssystem

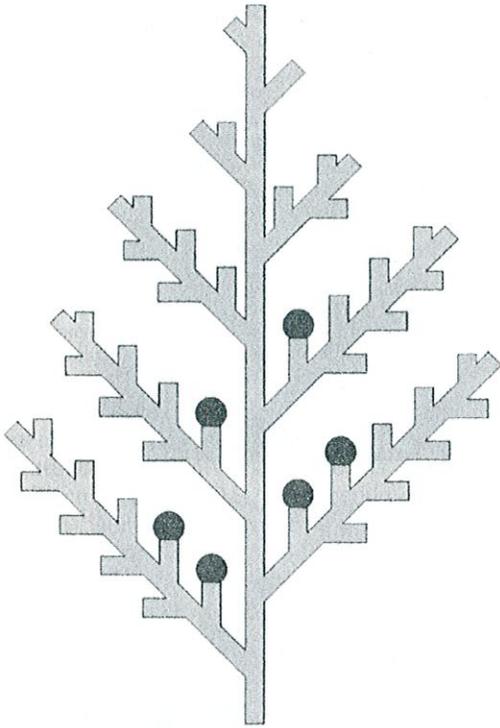


Abb. 1
Position der Samenzapfen am diesjährigen Verzweigungssystem: hellgrau: Zweige, dunkelgrau: junge Zapfen

Fig. 1
Position of the seed cones at the branching system of the running year: bright grey: twigs, dark grey: young cones

von proximal nach distal, was zur Folge hat, dass an einem solchen System Zapfen geringfügig verschiedener Entwicklungsstadien gefunden werden können. Die Zeitspanne von den ersten Entwicklungsschritten bis zum Zapfen im Stadium der Winterruhe beträgt allerdings nur etwa zwei bis drei Wochen. In diesem Zustand verharren die Zapfen, bis sie kurz vor der Blüte ein geringes Größenwachstum zeigen, in dessen Verlauf sie sich öffnen. Bei allen untersuchten Arten einschließlich bei *Fokienia hodginsii* (Abb. 24D) stehen die Zapfen zur Blütezeit plagiotrop bis leicht nach unten geneigt. Diese Position bleibt bis zum Ausstreuen der Samen (anders als z. B. bei *Thuja* oder *Cryptomeria*) unverändert. Dass es sich bei der Stellung um einen aktiven Prozess

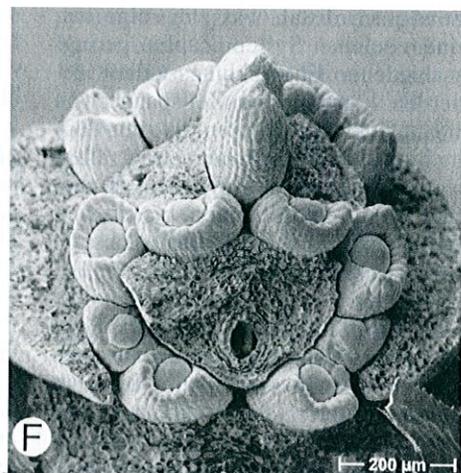
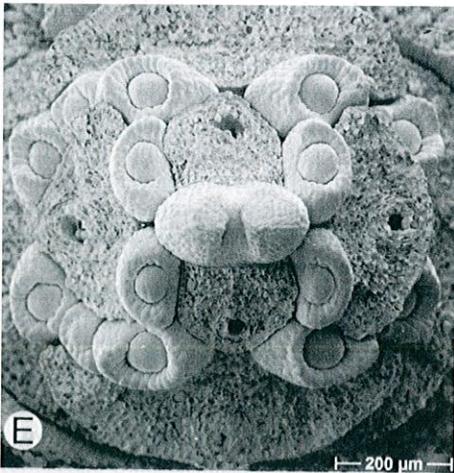
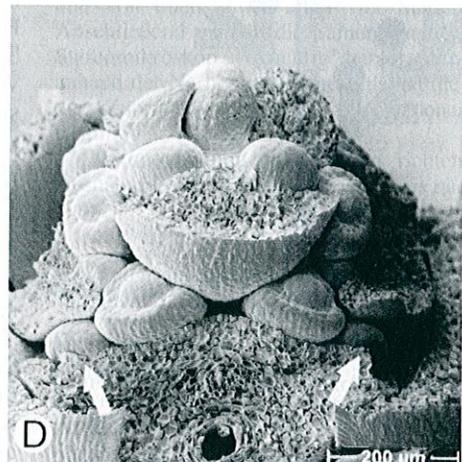
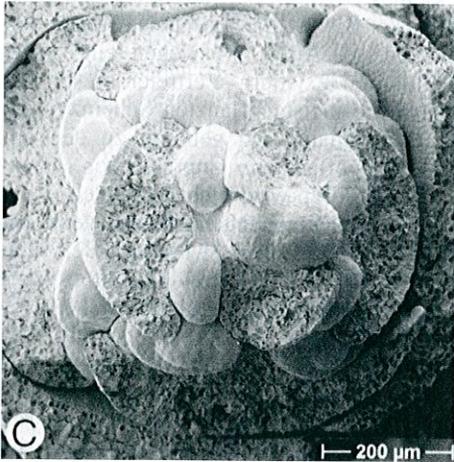
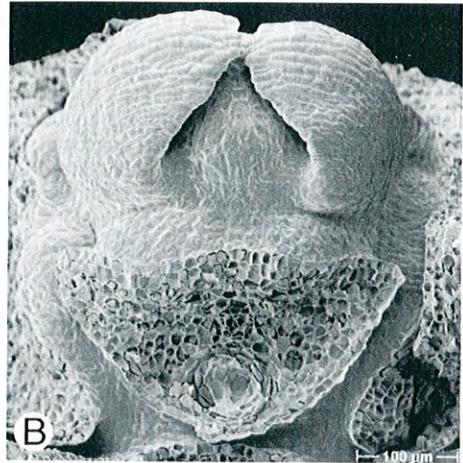
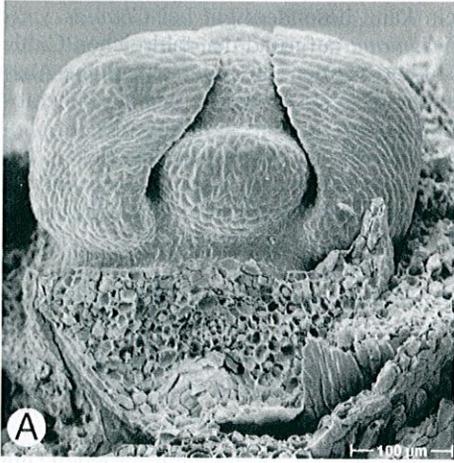
handelt, kann besonders gut bei *Chamaecyparis lawsoniana* aufgrund der zahlreichen Cultivare studiert werden, die unterschiedliche Ausrichtungen der Äste zeigen. Bei stark herabhängenden Seitenästen kommen die Zapfen oberhalb der Ebene der Ästchen zu liegen, bei steif aufrecht stehenden Ästen weisen die die Zapfen tragenden Kurztriebe eine Krümmung von 90° in die Waagerechte auf.

3.1 *Chamaecyparis lawsoniana* (A.MURRAY BIS) PARL.

Synonymie: *Cupressus lawsoniana* A.MURRAY BIS; engl.: Lawson's Cypress, Port Oxford Cedar; deutsch: Lawsons Scheinzypresse.

Chamaecyparis lawsoniana besiedelt ein recht kleines Areal an der nordamerikanischen Pazifikküste. Sie ist die variabelste unter den Scheinzypressen-Arten, weswegen eine Fülle von Cultivaren existiert. Vertreter dieser Art sind heute die meistgepflanzten Scheinzypressen in Deutschland und gehören zu den am häufigsten gepflanzten Cupressaceen überhaupt. Der Wildtyp wird nicht gehandelt, weswegen die Untersuchungen überwiegend an Cultivaren durchgeführt wurden. Bei den Exemplaren im BG Bochum handelt es sich nach unserer Determination um den Wildtyp.

Die Entwicklung der Zapfen beginnt Anfang August. Abb. 2A zeigt ein junges Stadium, bei dem erst drei Paare von Zapfenschuppen zu erkennen sind (das untere wurde entfernt). Am unteren Zapfenschuppenpaar ist der Abstand zwischen der Zapfenschuppe und der Zapfenachse bereits deutlich verbreitert. Hier bildet sich im Weiteren eine breite meristematische Zone. Abb. 2B zeigt ein etwas älteres Stadium. Am distalen Ende des Zapfens wird ein viertes Paar Zapfenschuppen ausgegliedert. Die unterste Zapfenschuppe links trägt bereits zwei junge Samenanlagen-Primordien, das rechte Gegenstück zeigt keine Primordien. Das distal folgende Paar trägt jeweils zwei Primordien, die aber noch schwächer ausgebildet sind als die auf dem vorhergehenden Zapfenschuppenpaar. Abb. 2C und 2D zeigen die ersten Ausgliederungen der Integumente auf den unteren beiden Zapfenschuppenpaaren. Auf dem oberen Paar sind noch keinerlei derartige Einschnürungen zu erkennen. Die unterste Schuppe weist hier insgesamt vier Sa-



◀ Abb. 2

Morphogenetische Entwicklung der Samenzapfen von *Chamaecyparis lawsoniana*

A — In den Achseln der Zapfenschuppen entsteht eine breite meristematische Zone. B — Auf den unteren und mittleren Zapfenschuppen entstehen junge Samenanlagen-Primordien. C, D — Die unteren beiden Zapfenschuppen bilden je vier Samenanlagen aus. Bei den inneren Samenanlagen sind bereits junge Integumente ausgebildet. Die äußeren beiden Samenanlagen entstehen später (Pfeile). C: Ansicht von oben, D: Ansicht von der Seite. E, F — Alle Samenanlagen haben Integumente ausgebildet. Die beiden mittleren fertilen Zapfenschuppen tragen je vier Samenanlagen. Die beiden äußeren Samenanlagen entstehen später als die inneren.

Fig. 2

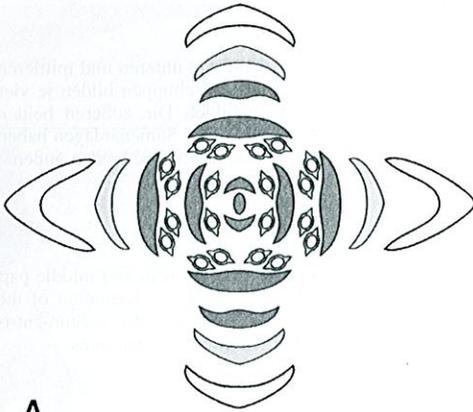
Development of seed cones in *Chamaecyparis lawsoniana*

A — Formation of a broad axillary meristematic zone. B — Formation of ovular primordia in the lower and middle part of the cone. C, D — The two lowermost scales bear four ovules each, the innermost ones show the formation of the integument. The outermost ones develop later (darts). C: top view; D: lateral view. E, F — Initiation of the integument is finished in all ovules, middle fertile scales bear four ovules each, the lateral ovules are formed after the inner ones.

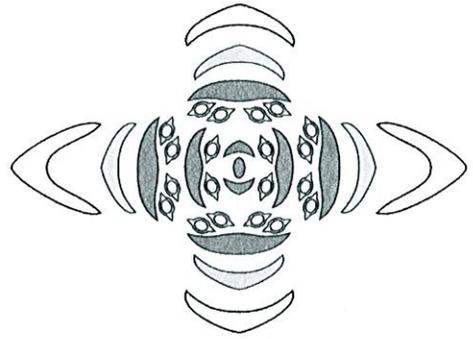
menanlagen auf, von denen die beiden inneren deutlich weiter entwickelt sind als die beiden äußeren (Pfeile). Das Zapfeneende wird von einem sterilen Zapfenschuppenpaar sowie einem Terminalstück gebildet. In Abb. 2E und 2F ist bereits an allen Samenanlagen das Integument angelegt. Bei diesem Objekt weisen die mittleren fertilen Zapfenschuppen vier junge Samenanlagen auf, von denen die jeweils äußeren gegenüber den inneren in ihrer Entwicklung zurück sind. In allen untersuchten jungen Stadien lagen jeweils gerade Anzahlen von Samenanlagen vor. Ein Samenanlagen-Primordium in der Medianebene trat niemals auf.

Die Zapfen sind aus vier oder fünf Paaren von Zapfenschuppen zusammengesetzt. Den Zapfenschuppen voraus gehen (1–)2(–3) Paare von Übergangsblättern, die grünlich und im basalen Bereich mehr oder weniger mit schwarzen Punkten und Strichen versehen sind. Die Schwarzfärbung ist auf dem distalen Paar der Übergangsblätter deutlich stärker. Die darauf folgenden Zapfenschuppen sind in der Grundfarbe hellbraun, im distalen Bereich schwarz gefärbt. Das erste den Übergangsblättern folgende Zapfenschuppenpaar ist gelegentlich steril, dann folgen (zwei bis) drei fertile Zapfenschuppenpaare. Die Anzahl der Samenanlagen auf den gegenüberliegenden Zapfenschuppen eines Paares ist zumeist gleich, allerdings wurden in Einzelfällen auch unterschiedliche Zahlen gefunden (vgl. *Chamaecyparis formosensis*, Abb. 4E). Das in Abb. 2B abgebildete junge Stadium dürfte bei weiterer Entwicklung ebenfalls zu einer entsprechenden asymmetrischen Verteilung der Samenanlagen führen, wobei die rechte der

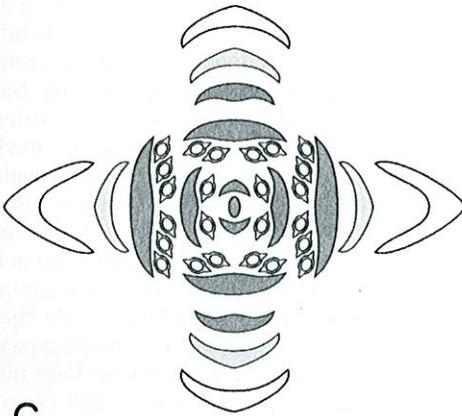
beiden dargestellten Zapfenschuppen des unteren Paares steril bleiben dürfte. Die meisten Samenanlagen pro Zapfenschuppe treten im mittleren oder unteren Bereich des Zapfens auf. Hier sind zumeist vier Samenanlagen ausgebildet (Abb. 3A, B), seltener aber auch sechs (Abb. 3C). Distal nimmt die Anzahl der Samenanlagen ab. Auf dem obersten, fertilen Zapfenschuppenpaar werden so meist nur noch zwei Samenanlagen ausgebildet. Das folgende Paar ist steril, terminal folgt ein mehr oder weniger differenziertes, kegelförmiges, kurzes Achsenende (Abb. 7A). Sind auf dem untersten fertilen Zapfenschuppenpaar sechs Samenanlagen pro Zapfenschuppe ausgebildet, geht diesem immer ein steriles Zapfenschuppenpaar voraus (Abb. 3C, E). Ist das unterste Paar nur mit zwei Samenanlagen versehen, fehlt dieses sterile Zapfenschuppenpaar (Abb. 3D). Die meist zwei Samenanlagen des obersten fertilen Schuppenpaares können reduziert sein, sodass im Zapfen distal ein zusätzliches steriles Zapfenschuppenpaar zu finden ist (Abb. 3E). Besonders auf den untersten und obersten fertilen Zapfenschuppenpaaren sind häufiger ungerade Anzahlen von Samenanlagen zu finden (Abb. 3F). Diese entstehen offensichtlich durch den Ausfall einer randlichen Samenanlage. Oft können an dieser Stelle im blühenden Zustand noch Rudimente der zunächst angelegten, dann aber nicht weiter entwickelten Samenanlage beobachtet werden. Abb. 7B zeigt zwei randliche, in unterschiedlichem Entwicklungszustand fehlgeschlagene Samenanlagen auf Zapfenschuppen mit je sechs Samenanlagen. Die Anordnung der Samenanlagen bzw. den zwei Gruppen von Samenanlagen



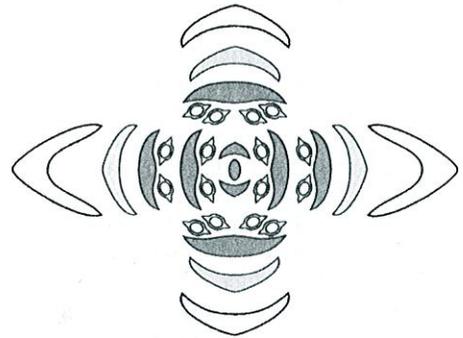
A



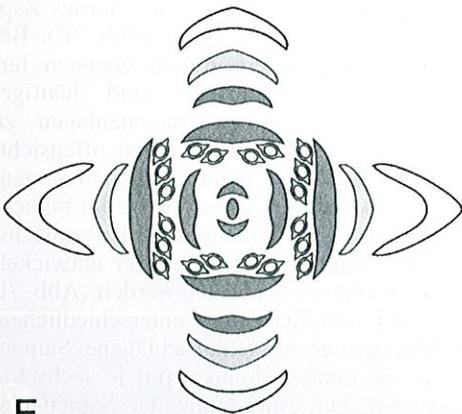
B



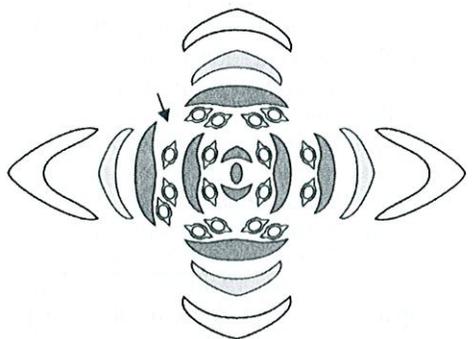
C



D



E



F

◀ Abb. 3
Zapfendiagramme von *Chamaecyparis lawsoniana*: vegetative Blätter weiß, Übergangsblätter hellgrau, Zapfenschuppen dunkelgrau

A–D — Häufig gefundene Typen. E — Typ mit zwei sterilen Zapfenschuppenpaaren im distalen Bereich. F — Typ mit fehlgeschlagener Samenanlage auf einer der Zapfenschuppen des unteren Paares (Pfeil)

Fig. 3
Cone diagrams of *Chamaecyparis lawsoniana*: vegetative leaves white, transitional leaves bright grey, cone scales dark grey

A–D — Frequently found types. E — Type with a second sterile pair of cone scales distally. F — Type with an aborted ovule on one cone scale of the lowest pair (arrow)

einer Zapfenschuppe bleibt auch bei der Reduktion einer randlichen Samenanlage erhalten. Die Samenanlagen in einer Reihe ungerader Anzahl sind daher nicht gleichmäßig auf der Zapfenschuppe verteilt. Bei Reduktion einer Samenanlage aus einer Zweiergruppe füllt die verbleibende Samenanlage manchmal den Platz der beiden aus, wobei in Einzelfällen eine Vergrößerung der Samenanlage beobachtet werden konnte. Zur Blütezeit weisen die Samenanlagen bereits deutlich erkennbare Flügel auf (Abb. 7B).

Zur Reife des etwa 8 mm großen, kugeligen Zapfens verholzen alle Zapfenschuppen, wobei das unterste Zapfenschuppenpaar, wenn es steril ist, klein bleibt. Die Übergangsblätter bleiben unverdickt und stehen an der Basis des Zapfens senkrecht von der Achse ab. Die beiden sterilen, distal ausgebildeten Zapfenschuppen bilden zusammen mit dem Achsenende einen gemeinsamen Schild aus, der zwei- oder dreigeteilt sein kann.

3.2 *Chamaecyparis formosensis* MATSUM.

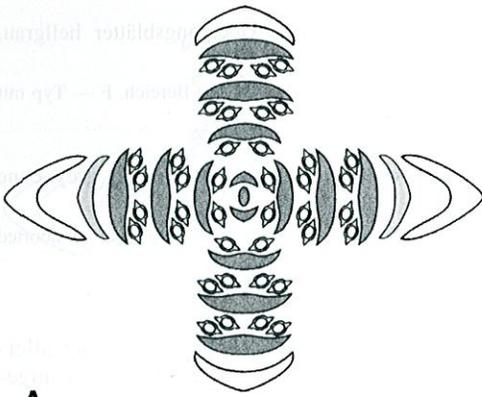
Synonymie: *Cupressus formosensis* (MATSUM.) A. HENRY; engl.: Taiwan Red Cedar, Formosan Cypress; deutsch: Taiwan-Scheinzypresse.

Chamaecyparis formosensis ist die größte Scheinzypresse. Sie erreicht am Wildstandort im Gebirge Taiwans eine Höhe von 60–65 m (HENRY 1912; KRÜSSMANN 1983) und wird als größte Konifere der Alten Welt betrachtet (BEAN 1920). Da die Art in Deutschland als nicht winterhart gilt (KRÜSSMANN 1983), ist sie hier sehr selten und wird kaum in Botanischen Gärten gehalten. Das einzige uns zur Verfügung stehende Exemplar dieser Art wird im BG Düsseldorf kultiviert. Da es im Untersuchungsjahr 2000 nur sehr vereinzelt Zapfen bildete, entwickelte sich nach der Blüte

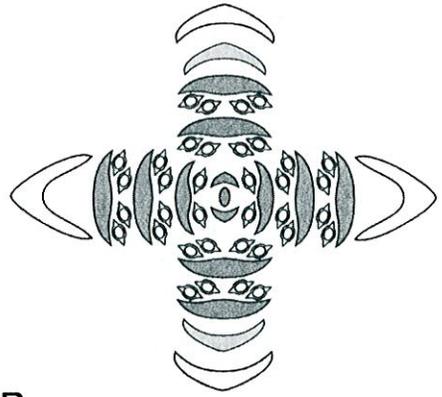
nur ein einziger Samenzapfen weiter, der allerdings deutlich unter den in der Literatur angegebenen Maßen blieb.

Die blühenden Zapfen (Abb. 7D) bestehen aus (5–)6(–7) Schuppenpaaren, von denen (4–)5(–6) fertil sind (Abb. 4A–C). Unterhalb der Zapfenschuppen findet sich ein Paar Übergangsblätter, die den Schuppenblättern sehr ähnlich, aber deutlich größer sind. Das folgende Zapfenschuppenpaar trägt jeweils zwei oder vier Samenanlagen pro Zapfenschuppe. Die Schuppen der zwei oder drei Zapfenschuppenpaare im mittleren Bereich der Zapfen tragen überwiegend vier Samenanlagen, die folgenden ein oder zwei Paare jeweils zwei. In den meisten Fällen stehen auf den gegenüberliegenden Zapfenschuppen eines Quirls gleich viele Samenanlagen, doch gibt es gelegentlich Ausnahmen, wodurch es zur asymmetrischen Verteilung innerhalb des Zapfens kommt. Besonders auf den unteren und den oberen fertilen Zapfenschuppenpaaren treten gelegentlich durch das Fehlschlagen einer der äußeren Samenanlagen ungerade Zahlen von Samenanlagen auf (Abb. 4D), oder gegenüberliegende Zapfenschuppen eines Quirls tragen eine unterschiedliche, gerade Anzahl von Samenanlagen (Abb. 4E). Am distalen Ende des Zapfens steht ein steriles Paar von Zapfenschuppen und zusätzlich eine rudimentäre, vielfach nur flach ausgebildete Struktur. Selbst im blühenden Zustand ist dieses Terminalstück häufig nur schwach ausgebildet bis nicht zu erkennen. Inwieweit es sich zur Reife vergrößert bzw. verdickt konnte mangels reifen Materials nicht untersucht werden. Die Samenanlagen haben zur Blütezeit bereits deutlich ausgebildete Flügel.

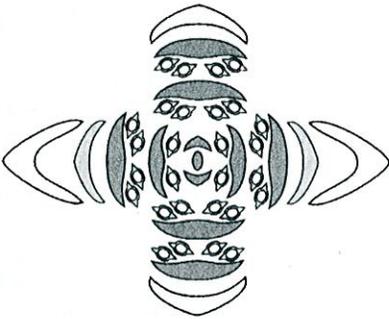
Während am untersuchten Material nie mehr als vier Samenanlagen pro Zapfen-



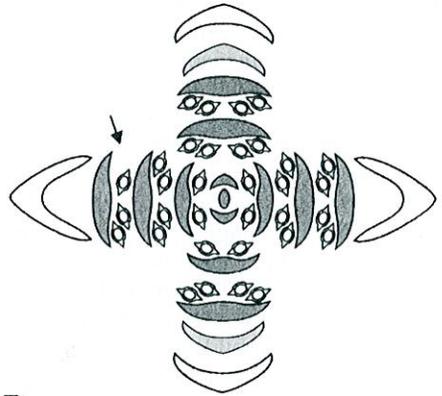
A



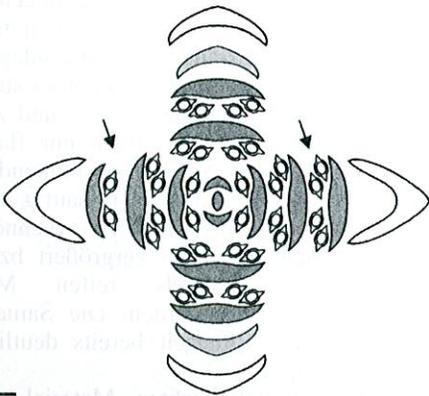
B



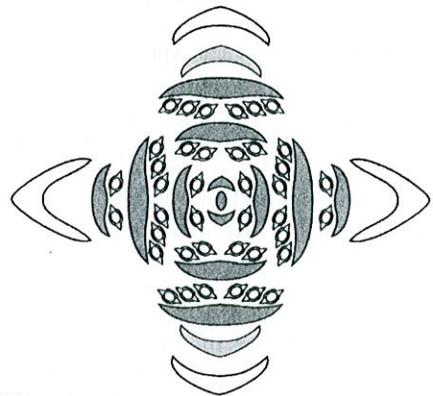
C



D



E



F

◀ Abb. 4

Zapfendiagramme von *Chamaecyparis formosensis*: vegetative Blätter weiß, Übergangsblätter hellgrau, Zapfenschuppen dunkelgrau

A–C — Verschiedene Typen nach Material aus dem BG Düsseldorf mit 6, 5 und 4 fertilen Zapfenschuppenpaaren. D — Typ mit fehlgeschlagener Samenanlage auf einer der untersten Zapfenschuppen (Pfeil). E — Typ mit unterschiedlicher, gerader Anzahl von Samenanlagen auf dem untersten Schuppenpaar (Pfeile). F — Diagramm nach LI (1972)

Fig. 4
Seed cone diagrams of *Chamaecyparis formosensis*: vegetative leaves white, transitional leaves bright grey, cone scales dark grey

A–C — Different types after material from the Botanical Garden Düsseldorf with 6, 5 and 4 fertile pairs of cone scales. D — Types with aborted ovule on one of the lowest cone scales (arrow). E — Type with different, but even numbers of ovules on the lowest pair of cone scales (arrows). F — Diagram after LI (1972)

schuppe beobachtet werden konnten, berichtet LI (1972) auf der Basis von Material aus einem Wildstandort von höheren Werten. Er fand im mittleren und unteren Bereich des Zapfens Schuppen, die sechs oder sogar acht Samenanlagen trugen. Generelle Angaben wie „2 Samen auf jeder Schuppe“ (vgl. HENRY 1912; DALLIMORE & JACKSON 1966) sind also nicht korrekt bzw. treffen nur auf Einzelfälle zu. Diese Angaben beziehen sich möglicherweise auf die Originaldiagnose der Art, in der MATSUMURA (1901) eben diese Angaben macht.

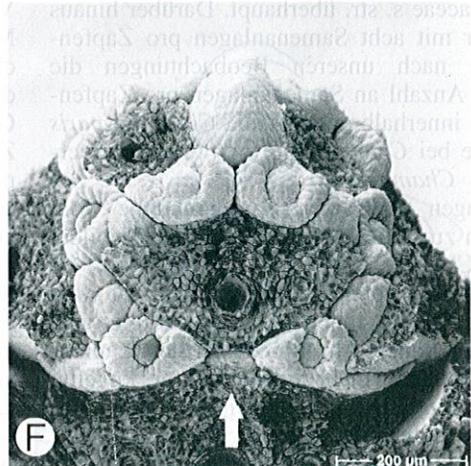
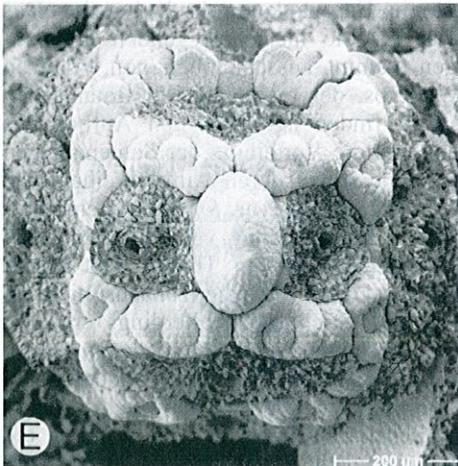
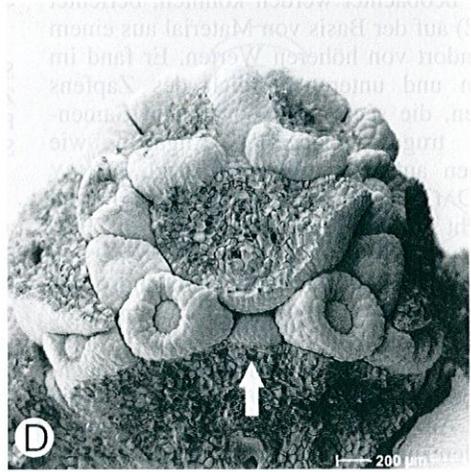
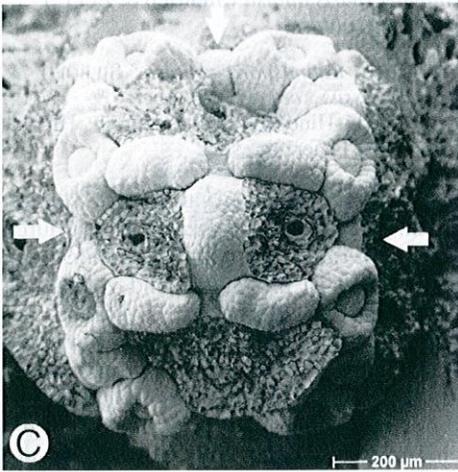
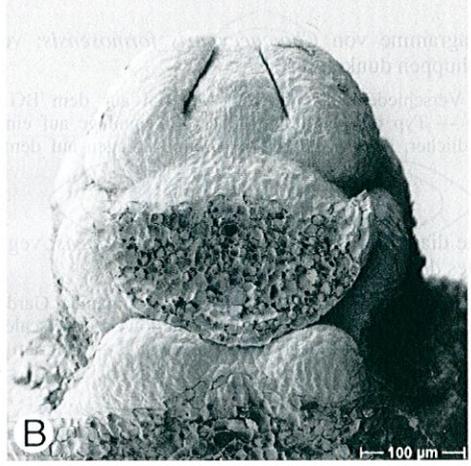
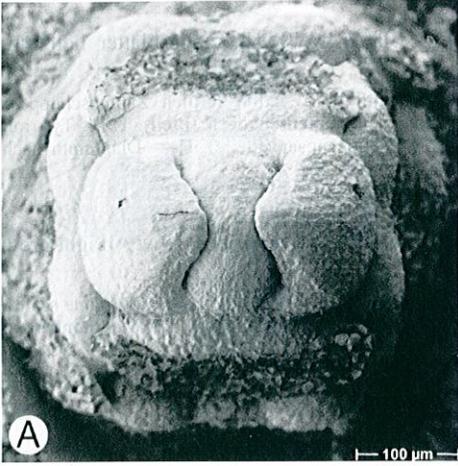
Mit fünf bis sechs fertilen Zapfenschuppenpaaren besitzt *Chamaecyparis formosensis* die höchste Anzahl an fertilen Zapfenschuppen unter allen untersuchten Arten beider Gattungen und unserer Kenntnis nach innerhalb der Cupressaceae s. str. überhaupt. Darüber hinaus tritt hier mit acht Samenanlagen pro Zapfenschuppe nach unseren Beobachtungen die höchste Anzahl an Samenanlagen pro Zapfenschuppe innerhalb der Gattung *Chamaecyparis* auf. Wie bei *Chamaecyparis lawsoniana* werden bei *Chamaecyparis formosensis* die Samenanlagen auf einer Zapfenschuppe vom Zentrum zur Peripherie fortschreitend gebildet (Abb. 7C).

Der reife Zapfen ist im Gegensatz zu allen anderen Zapfen innerhalb der Gattung aufgrund der hohen Anzahl von fertilen Zapfenschuppen nicht mehr oder weniger kugelig, sondern deutlich ellipsoid geformt. Abbildungen des reifen Zapfens finden sich bei LI (1972) und HENRY (1912).

3.3 *Chamaecyparis obtusa* (SIEBOLD & ZUCC.) ENDL. var. *obtusa*

Synonymie: *Retinospora obtusa* SIEBOLD & ZUCC., *Cupressus obtusa* (SIEBOLD & ZUCC.) F.MUELL.; engl.: Hinoki Cypress; deutsch: Hinoki-Scheinzypresse, Feuerzypresse.

Chamaecyparis obtusa var. *obtusa* stammt aus Japan, in Taiwan wird diese Varietät durch die var. *formosana* vertreten. Zumindest die Nominatvarietät ist in Deutschland vollständig winterhart und wird daher häufig verkauft und gepflanzt, allerdings überwiegend in Form des Cultivars ‚Nana Gracilis‘, das aufgrund seines großen gärtnerischen Erfolges sogar einen eigenen deutschen Namen bekommen hat, die Muschelzypresse. Über die Winterhärte der var. *formosana* ist nichts bekannt, da diese Varietät in Europa kaum in Kultur ist. Das Material für die hier vorliegenden Untersuchungen stammt ausschließlich von Pflanzen des Wildtyps, der regelmäßig in Botanischen Gärten zu finden ist. Über den Aufbau des Zapfens und die Verteilung der Samenanlagen pro Schuppe sowie deren Aufblühreihenfolge legt LI (1972) für die var. *formosana* eine herausragende Untersuchung vor, eine der seltenen Arbeiten zu diesem Thema. Für unsere Studien stand diese Art daher zunächst nicht im Vordergrund. Stichproben allerdings ergaben, dass die Verteilung der Samenanlagen häufig von der gewöhnlichen Verteilung bei den anderen *Chamaecyparis*-Arten abweicht, daher wurde diese Art nachträglich noch mit in die Arbeit einbezogen.



◀ Abb. 5

Morphogenetische Entwicklung der Samenzapfen von *Chamaecyparis obtusa*

A, B — In den Achseln der Zapfenschuppen entstehen Samenanlage-Primordien. Die der unteren Zapfenschuppen sind weiter entwickelt als die der oberen. Mediane Primordien sind nicht zu beobachten. A: Ansicht von oben; B: Seitenansicht desselben Zapfens. C, D — Fortgeschrittenes Stadium. Auf den drei unteren Zapfenschuppen sind junge, median stehende Primordien entwickelt (Pfeile). C: Ansicht von oben; D: Seitenansicht desselben Zapfens. E, F — Alle Samenanlagen weisen Integumente auf. Die mit Pfeil gekennzeichnete mediane Samenanlage ist in einem jungen Zustand fehlgeschlagen. Auch die beiden randlichen Samenanlagen der unteren Zapfenschuppe weisen Defekte auf.

Fig. 5

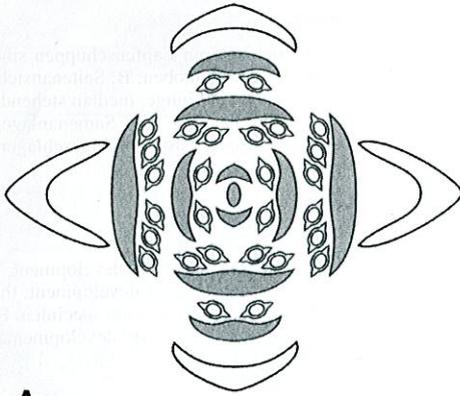
Development of seed cones in *Chamaecyparis obtusa*

A, B — Formation of ovular primordia in the axils of the cone scales. Basal scales show later stages of development, a median ovule is not formed. A: top view; B: lateral view of the same specimen. C, D — Later stage of development, the basal three pairs of cone scales bear a median primordium (arrows). C: top view; D: lateral view of the same specimen. E, F — Formation of the integument is finished in all ovules, the median ovule (arrow) is aborted in an early developmental stage, the lateral ovules of the lowermost scale are also abnormal.

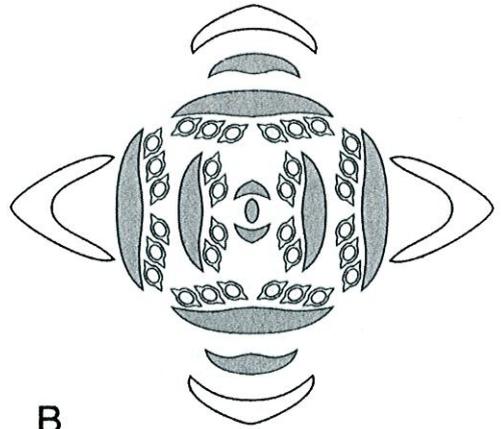
Der Zapfen besteht aus (vier bis) fünf Zapfenschuppen. Auffällige Übergangsblätter sind nicht ausgebildet, lediglich das letzte Schuppenblattpaar unterhalb des Zapfens ist ein wenig breiter entwickelt, gleicht aber in Farbe und Form den sonstigen vegetativen Schuppenblättern. Die Zapfenschuppen sind zur Blütezeit einheitlich hellbraun gefärbt. Das unterste Zapfenschuppenpaar trägt häufig lediglich zwei Samenanlagen (Abb. 6A) oder ist steril (Abb. 6B). Distal folgen meist vier oder sechs Samenanlagen pro Zapfenschuppe, an der Zapfenspitze manchmal nur zwei. Den fertilen Zapfenschuppen folgt stets ein Paar sterile Zapfenschuppen sowie ein gut ausgebildetes Achsenende, an dem sich häufig ein weiteres Schuppenpaar abzugliedern beginnt. In den meisten Fällen sind Anzahl und Anordnung der Samenanlagen auf den Schuppen eines Wirtels gleich und die Zapfenschuppen tragen eine gerade Anzahl von Samenanlagen. Anders als bei den oben geschilderten *Chamaecyparis*-Arten treten hier ungerade Zahlen nicht ausschließlich durch das Fehlschlagen einer randlichen Samenanlage auf. Im unteren Bereich des blühenden Zapfens ist gelegentlich eine Samenanlage zu beobachten, die median vor den beiden zuerst angelegten, innenliegenden Samenanlagen steht. Durch diese Samenanlage sind hier also bereits im Bauplan festgelegte, ungerade Zahlen von fünf und sieben zu finden (Abb. 6D–F), die nicht auf eine Fehlentwicklung im Laufe der Ontogenese zurückzuführen sind. Stadien während der frühen Morphogenese (Abb. 5) zeigen die Anlegungsreihenfolge der Samenanlagen auf

einer solchen Schuppe. Zunächst werden die beiden inneren Samenanlagen gebildet (Abb. 5A, B). Das folgende Paar schließt die beiden zuerst gebildeten Samenanlagen ein und liegt etwas nach vorne (zur Zapfenschuppe hin) versetzt. Weiterhin wird eine mediane Samenanlage gebildet, von der bisher nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, ob sie vor oder nach der Anlegung des 2. Samenanlagenpaares angelegt wurde. Die in Abb. 5D mit Pfeil gekennzeichnete mediane Samenanlage ist in der Entwicklung zwar am weitesten zurück, dennoch weist die Häufigkeit der Entwicklung einer medianen Samenanlage in der Ontogenese gegenüber dem viel selteneren Auftreten dieser Samenanlage im blühenden Zapfen darauf hin, dass diese häufig frühzeitig fehlschlägt. So ist also die in Abb. 5D zu sehende mediane Samenanlage möglicherweise bereits fehlgeschlagen und zeitlich vor dem zweiten Paar angelegt worden. Das begrenzt zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial der jungen Stadien enthielt keine Proben mit sechs oder sieben Samenanlagen pro Schuppe, sodass deren Anlegungsreihenfolge nur vermutet werden kann. Weitere überzählige Samenanlagen außer dieser einen, median stehenden, wurden nicht gefunden.

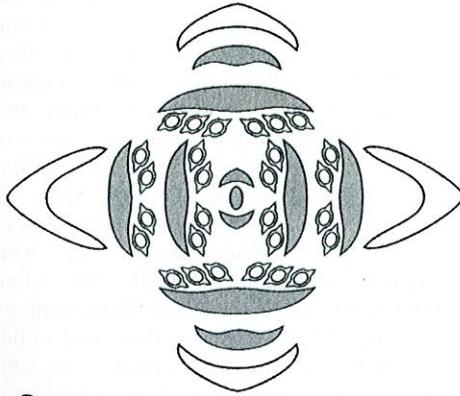
Bei der Reife verdicken und verholzen alle Zapfenschuppen. Sind die unteren Zapfenschuppen steril, werden sie nur wenig verdickt und bleiben klein. Die distalen, sterilen Zapfenschuppen bilden zusammen mit der Endstruktur einen einzigen kompakten Schild oder eine zwei- oder dreiteilige Struktur aus.



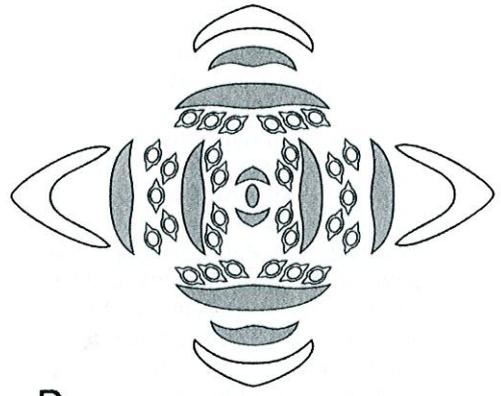
A



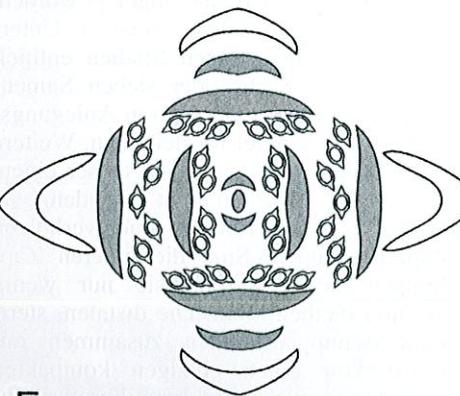
B



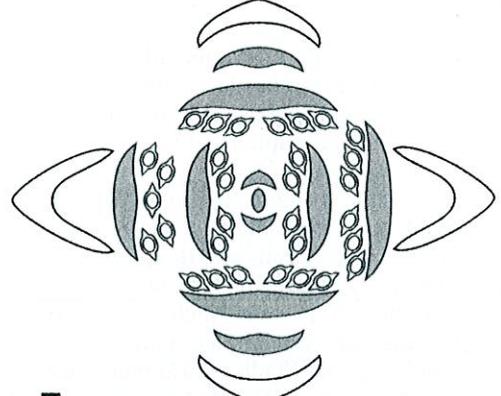
C



D



E



F

◀ Abb. 6

Zapfendiagramme von *Chamaecyparis obtusa*: vegetative Blätter weiß, Zapfenschuppen dunkelgrau

A–C — Häufig gefundene Typen. D–F — Typen mit medianer Samenanlage im unteren Zapfenbereich

Fig. 6

Cone diagrams of *Chamaecyparis obtusa*: vegetative leaves white, cone scales dark grey

A–C — Frequently found types. D–F — Type with a median ovule in the lower part of the cone

3.4 Weitere *Chamaecyparis*-Arten

Die beiden verbleibenden Arten der Gattung, *Chamaecyparis pisifera* (SIEBOLD & ZUCC.) ENDL. und *Chamaecyparis thyoides* (L.) BRITTON, STERNS & POGGENB., stimmen im generellen Aufbau der Zapfen sowie der distalen Endstrukturen mit den oben beschriebenen Zapfen der Gattung *Chamaecyparis* überein. Beide tragen pro fertiler Zapfenschuppe jeweils zwei Samenanlagen, auch in der Literatur werden nirgendwo höhere Zahlen genannt. Wie bei den drei oben detaillierter beschriebenen Arten treten vor allem im Bereich der unteren und oberen fertilen Zapfenschuppen gelegentlich einzelne Samenanlagen auf, die jedoch deutlich seitlich stehen, sodass paarige Anlegung und nachfolgender Abort einer Samenanlage angenommen werden muss. Bei Untersuchungen von 60 blühenden Zapfen von drei Individuen von *Chamaecyparis pisifera* konnten nie mehr als zwei Samenanlagen pro Zapfenschuppe gefunden werden. Sollten in Einzelfällen dennoch höhere Anzahlen vorkommen, ist die Wahrscheinlichkeit, diese bei ontogenetischen Untersuchungen zu treffen äußerst gering. Bei der Anlage von nur zwei Samenanlagen pro Zapfenschuppe kann sicher von einer gleichzeitigen Anlegung ausgegangen werden, weswegen auf solche Untersuchungen verzichtet wurde. Einen Zapfen von *Chamaecyparis pisifera* zum Zeitpunkt der Blüte zeigt Abb. 7E, F. Einige Zeichnungen verschiedener Zapfen und Zapfenschuppen von *Chamaecyparis thyoides* liegen außerdem von HART & PRICE (1990) vor.

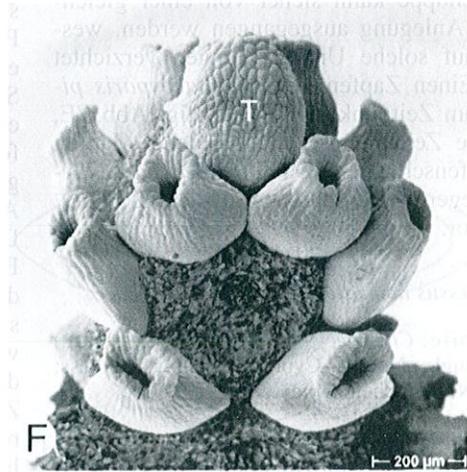
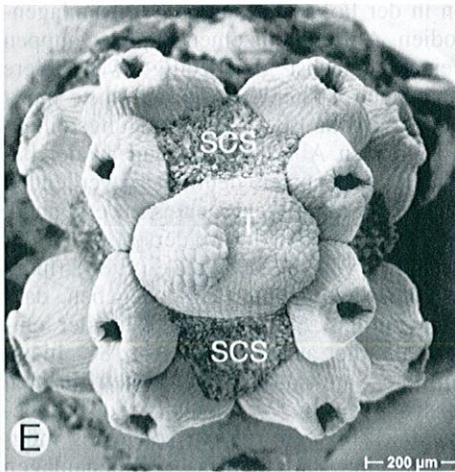
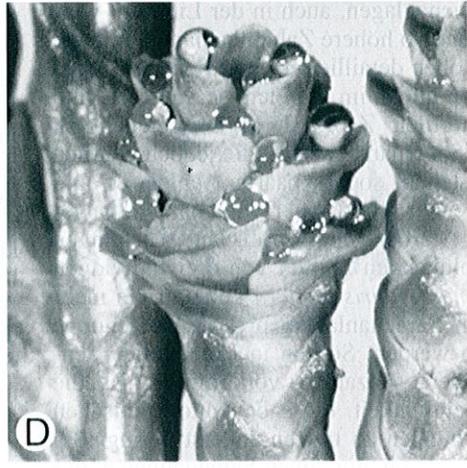
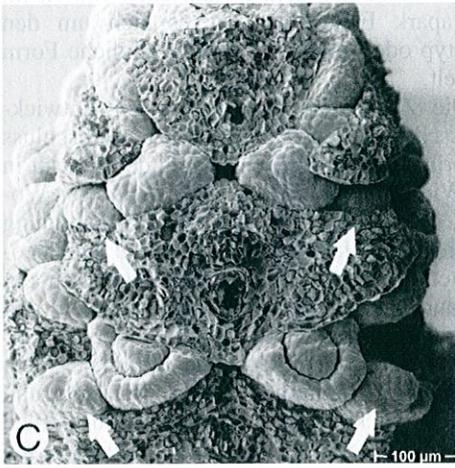
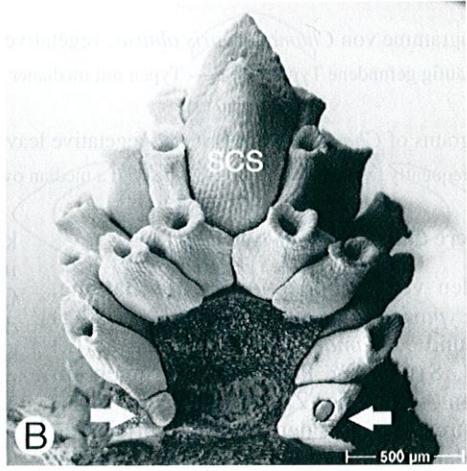
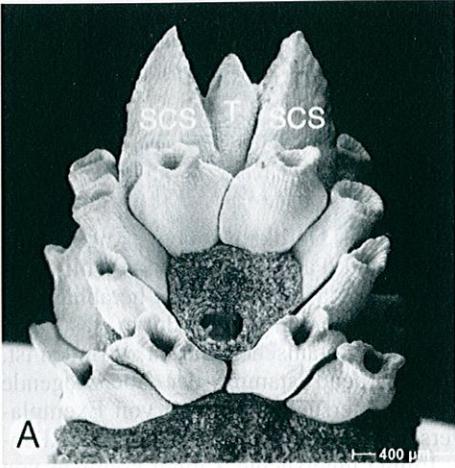
3.5 *Cupressus nootkatensis* D.DON

Synonymie: *Chamaecyparis nootkatensis* (D.DON) SPACH; engl.: Nootka Cypress, Yellow Cypress; deutsch: Nutka-Scheinzyprisse.

Cupressus nootkatensis stammt aus der Küstenregion des nordwestlichen Nordameri-

kas (Alaska bis Nordkalifornien). Angepflanzt in Gärten und Parks findet man häufig das Cultivar ‚Pendula‘ mit senkrecht herabhängenden Ästen, während der Wildtyp fast ausschließlich in Botanischen Gärten zu finden ist. Dementsprechend stammt der überwiegende Anteil der untersuchten Zapfen von Exemplaren verschiedener Pflanzen des Cultivars ‚Pendula‘. Einige untersuchte Zapfen kommen von einer Pflanze aus dem Botanischen Garten im Grugapark Essen, bei der es sich um den Wildtyp oder um eine ihm sehr ähnliche Form handelt.

Die Zeitspanne von den ersten Entwicklungsschritten des Zapfens bis zum Abschluss der primären Morphogenese und den Eintritt in die Winterruhe beträgt nur zwei bis drei Wochen. Die jüngsten Stadien der Zapfenbildung konnten im Jahr 2000 bereits Mitte Juni beobachtet werden. Zunächst verbreitert sich der Abstand zwischen den Zapfenschuppen und der Achse und es wird ein breites meristematisches Gewebe gebildet (Abb. 8A). Dies geht mit einer Verbreiterung einher, was aufgrund einer Verdickung des Kurztrieb-Endes auch äußerlich erkennbar ist. In der verbreiterten Zone in den Achseln der Zapfenschuppen entstehen in der Folge die jungen Samenanlagen-Primodien. Auf den einzelnen Zapfenschuppen erscheinen zunächst gleichzeitig zwei äußere Samenanlagen, später dann in der Mitte meist eine dritte (Abb. 8B). Die Anlegungsreihenfolge ist in den Abb. 8B–D, F gut an der beginnenden und später deutlicher werdenden Ausgliederung des Integumentes zu erkennen. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu der Beobachtung von OWENS et al. (1980) (nicht durch Fotos dokumentiert), die angeben, dass sich die mittlere Samenanlage schneller entwickelt als die äußeren. In Abb. 8C bleibt die mittlere Samenanlage auf beiden distalen Zapfenschuppen im Vergleich zu den äußeren bereits sehr weit zurück, sodass es möglich erscheint, dass diese Samenanlagen



◀ Abb. 7

A, B — REM-Fotos von *Chamaecyparis lawsoniana* zum Zeitpunkt der Blüte

A — Distal befindet sich ein Paar steriler Zapfenschuppen (SCS) und ein Terminalstück (T). B — Die beiden randlichen Samenanlagen der sechs Samenanlagen tragenden Schuppen sind in unterschiedlichem Entwicklungszustand fehlschlagen (Pfeile). C — REM-Foto eines jungen Stadiums von *Chamaecyparis formosensis*. Die beiden randlichen Samenanlagen (Pfeile) auf jeder Zapfenschuppe werden nach den innen stehenden angelegt. D — LM-Foto eines blühenden Zapfens (im BG Düsseldorf Mitte Februar). Die Bestäubungstropfen fließen nicht zusammen. E, F — REM-Fotos von *Chamaecyparis pisifera* zum Zeitpunkt der Blüte. Distal befinden sich ein Paar steriler Zapfenschuppen (SCS) und ein Terminalstück (T). E: Ansicht von oben; F: Ansicht von der Seite

Fig. 7

A, B — REM photos of *Chamaecyparis lawsoniana* at pollination time

A — The distal end of the cone with a pair of sterile cone scales (SCS) and a terminal piece (T). B — The lateral ovules of the two six ovules bearing cone scales are aborted in a different state of development (arrows). C — REM photo of a young state of *Chamaecyparis formosensis*. The lateral ovules (arrow) on each cone scale develop after the inner ones. D — LM photo of a cone at pollination time. The pollination droplets do not fuse with each other. E, F — REM photos of *Chamaecyparis pisifera* at pollination time, the distal end of the cone with a sterile pair of cone scales (SCS) and a terminal piece (T). E: top view; F: lateral view

nicht weiter entwickelt werden und fehlschlagen.

Die Orientierung der Zapfen im Raum entspricht beim Wildtyp derjenigen aller anderen von uns untersuchten Arten der Gattung *Cupressus*. Der Zapfen steht zur Blütezeit Mitte März bis Anfang April waagrecht bis leicht nach unten geneigt. Die Angabe bei OWENS et al. (1980), die Zapfen seien zur Blütezeit mehr oder weniger aufrecht, ist nach unseren Untersuchungen daher nicht zutreffend. Während sich die Zapfen auch bei den Cultivaren der anderen untersuchten Arten unabhängig von der Stellung der Zweige jeweils aktiv in die geschilderte waagerechte Position ausrichten, bleibt dies bei *Cupressus nootkatensis* ‚Pendula‘ aus. Der Zapfen zeigt hier entsprechend der Anordnung der Seitenzweige senkrecht nach unten.

Die Zapfen stehen an Kurztrieben, die im Durchschnitt aus nur zwei bis fünf Schuppenblattpaaren bestehen. Den Schuppenblättern folgen zwei oder drei Paare stets steriler Übergangblätter, welche etwas breiter, flacher und größer sind als die Schuppenblätter und häufig, besonders basal, mit schwarzer Färbung versehen, die aus kleinen schwarzen Flecken besteht. Die distal folgenden Zapfenschuppen werden zunehmend schmaler und sind blassgrün gefärbt. Sie überragen die Übergangblätter im Allgemeinen nur wenig und bilden mit ihnen meist eine becherartige Struktur, in der zum Blütezeitpunkt alle Samenanlagen freisichtbar sind. Die beiden obersten Zapfenschuppen können sich jedoch zur Blütezeit

weit nach außen biegen und so die weiter proximal liegenden überdecken, sodass eine Bestäubung des unteren Quirls bei Zapfen mit drei fertilen Schuppenpaaren behindert wird. Die Samenanlagen zeigen bereits zur Blüte deutlich ausgebildete Flügel (vgl. Abb. 10D–F).

Bei 156 untersuchten Zapfen von fünf Individuen wurden 42 verschiedene Verteilungsmuster der Samenanlagen gefunden. 80 % der Zapfen haben zwei fertile Zapfenschuppenpaare. Die beteiligten vier Zapfenschuppen tragen im Allgemeinen jeweils zwei bis drei Samenanlagen, wie dies auch OWENS & MOLDER (1974) feststellen, doch konnten immerhin 28 Zapfenschuppen mit nur einer Samenanlage gefunden werden. Das häufigste Verteilungsmuster war mit knapp 20 % der untersuchten Fälle das in Abb. 9A und 11A dargestellte: Jede der vier Zapfenschuppen trägt hier drei Samenanlagen. Eine solche Verteilung ist auch bei zwei von vier der bei OWENS & MOLDER (1975) abgebildeten Zapfen zu erkennen, die vom Wildstandort stammen. Durch die Reduktion der mittleren Samenanlagen auf den gegenüberliegenden Zapfenschuppenpaars entstehen weitere häufig angetroffene Fälle, die in Abb. 11B–E dargestellt sind. Die bisher genannten fünf Typen machen zusammen 50 % aller gefundenen Varianten aus. Die weitere Reduktion von Samenanlagen führt zu nur einer Samenanlage pro Zapfenschuppe, bzw. zu sterilen Zapfenschuppen (Abb. 11F–O). In den meisten Fällen steht

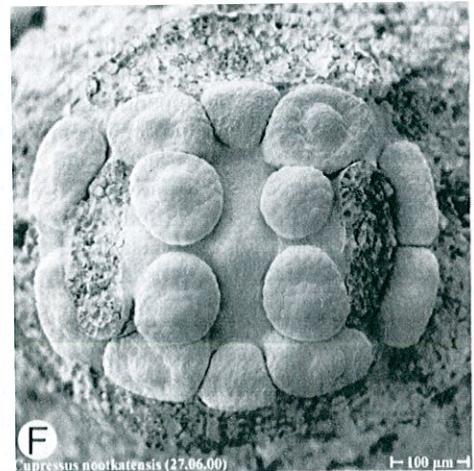
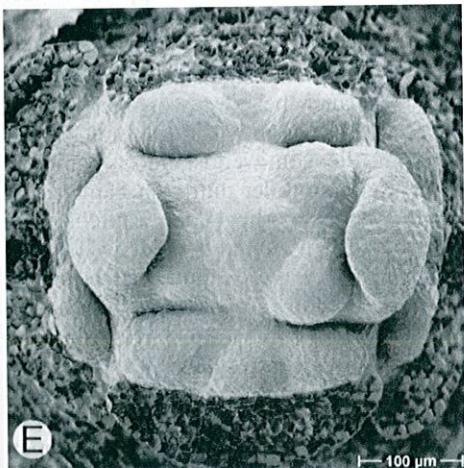
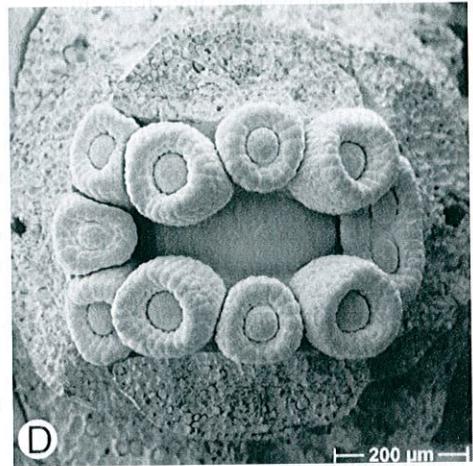
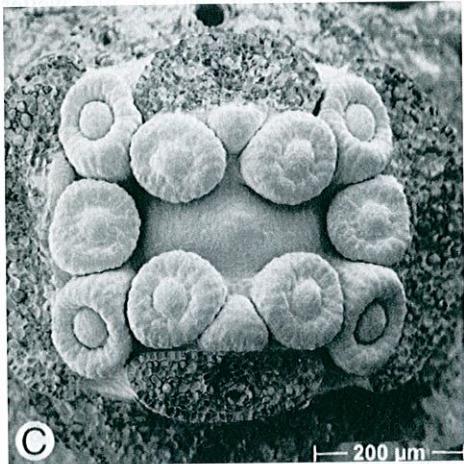
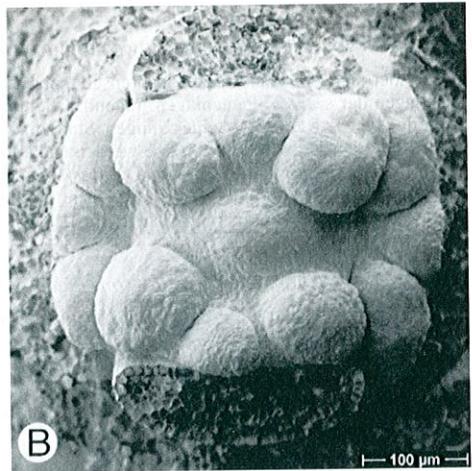
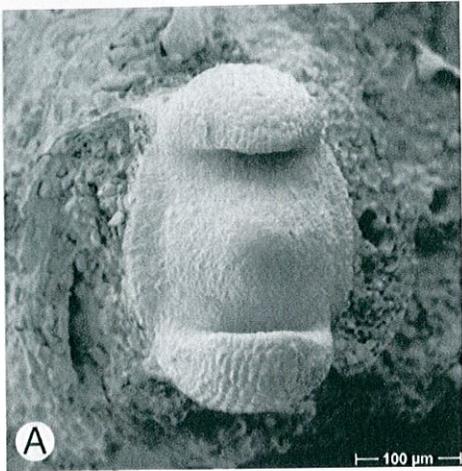


Abb. 8

Morphogenetische Entwicklung zum Samenzapfen von *Cupressus nootkatensis*

A–D — Entwicklung zum Zapfen aus zwei Zapfenschuppenpaaren. A: in den Achseln der Zapfenschuppen wird eine breite, flache, meristematische Zone ausgebildet; B: die Samenanlagen-Primordien sind deutlich zu erkennen. Die randlichen entstehen vor der medianen. Bei den randlichen Samenanlagen-Primordien gliedert sich bereits das Integument heraus; C: älteres Stadium, bei dem die Integumente ausgebildet sind. Nur bei den medianen Anlagen der oberen Zapfenschuppen ist noch kein Integument zu erkennen. Diese Primordien sind in der Entwicklung zurück und sind vermutlich bereits fehlgeschlagen. Der Zapfen entwickelt sich vermutlich zu dem in Abb. 11E abgebildeten; D: alle Samenanlagen haben ein junges Integument ausgebildet. Die zwei Samenanlagen auf der rechts liegenden Zapfenschuppe haben sich während der Entwicklung nicht vollständig getrennt und führen vermutlich zu einer Samenanlage, wie sie in Abb. 10C dargestellt ist. Sie enthalten zwei Nucelli innerhalb eines einzigen Integumentes. E, F — Entwicklung zum Zapfen aus drei Zapfenschuppenpaaren. E: auf den oberen Zapfenschuppen ist nur das rechte mit gut ausgebildeten Samenanlagen-Primordien versehen; F: eine der oberen Samenanlagen ist in der Entwicklung zurück und vermutlich fehlgeschlagen.

Fig. 8

Development of seed cones in *Cupressus nootkatensis*

A–D — Development of a seed cone with two pairs of scales. A: A broad meristematic zone is formed in the axils of the scales; B: The formation of the ovules has started, the lateral ovules are preceding the median one in development and show the first stages of the formation of the integument; C: Formation of the integument finished except for the median ovule of the distal whorl, the latter ones probably still aborted or aborting. The ripe cone is supposed to show the diagram given in Fig. 11E; D: All ovules have formed the integument. The lower right cone scale bears a double ovule with two nucelli within a single integument. Later stages of such a development are illustrated in Fig. 10C. E, F — Development towards cones composed of three whorls. E: Only the right leaf of the distal whorl seems to be fertile; F: One ovule of the distal whorl seems to abort.

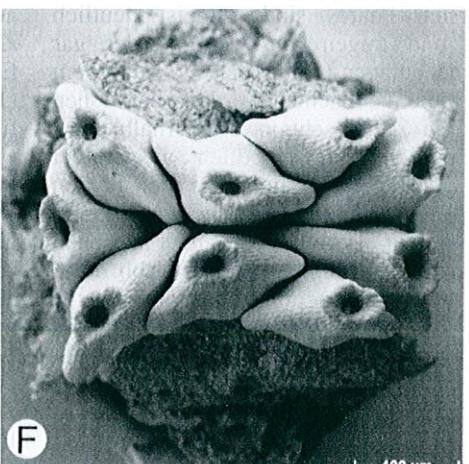
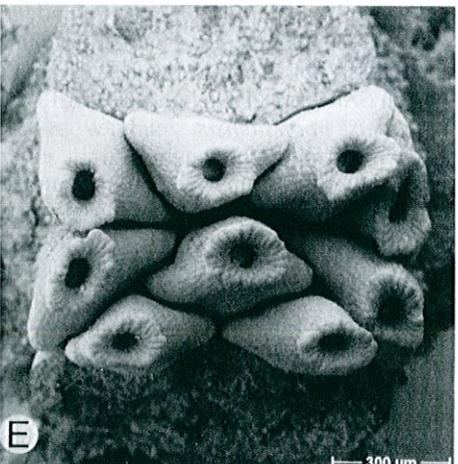
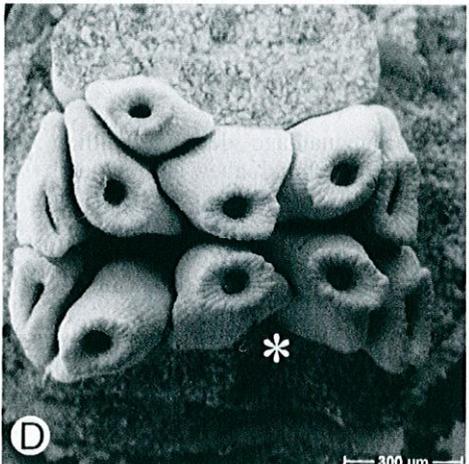
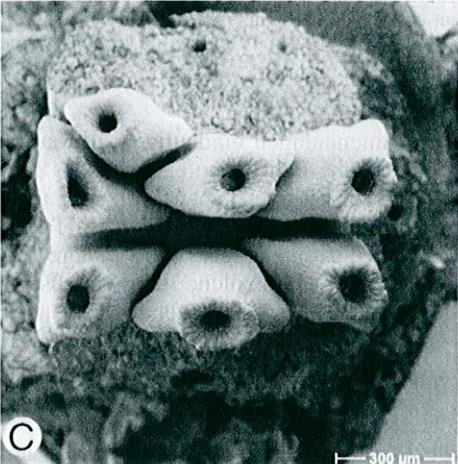
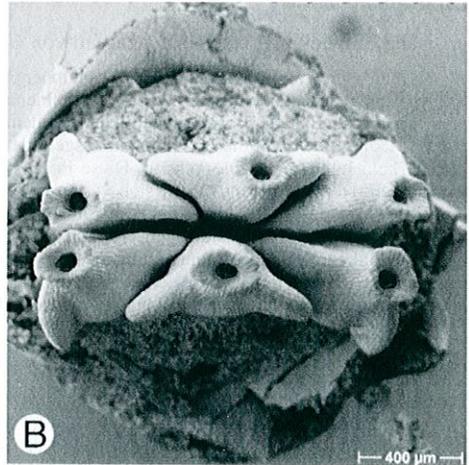
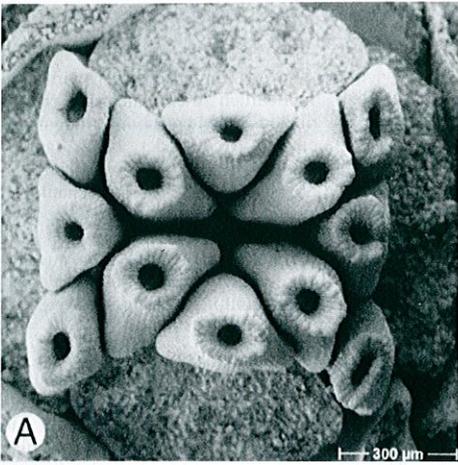
eine einzelne Samenanlage deutlich seitlich (Abb. 11G, M), manchmal aber anscheinend zentral (Abb. 11F, H, I). Die Reduktion von Samenanlagen führt letztlich zu Zapfen mit nur einem fertilen Zapfenschuppenpaar (Abb. 11N, O). Der Typ in Abb. 11N wurde dabei auffallend häufig gefunden (Abb. 9B).

Neben den bisher beschriebenen Diagrammen treten seltener solche mit drei Zapfenschuppenpaaren auf (Abb. 12A–I, 13A–F). Das mittlere Zapfenschuppenpaar trägt dabei in der Regel die höchste Anzahl von Samenanlagen pro Zapfenschuppe. Die Zapfenschuppen des obersten Paares sind zumeist deutlich schmaler und tragen nur wenige oder gar keine Samenanlagen (Abb. 10D, E). Außerdem konnten Fälle beobachtet werden, bei denen diese oberen Zapfenschuppen innerhalb eines Paares deutlich unterschiedlich ausgebildet sind (Abb. 10D, 12H), nur eine der beiden Zapfenschuppen ausgebildet wird (Abb. 10E, 12J–L) oder nur als kurzes Rudiment zwischen den Samenanlagen sichtbar werden (Abb. 10A, 12M, O). Reduktionen auf dem obersten bzw. untersten Zapfenschuppenpaar führen letztlich zu nur einem fertilen Zapfenschuppenpaar (Abb. 13F).

Besonders bemerkenswert sind Beobachtungen von Zapfenschuppen, die mehr als drei Samenanlagen tragen. Hierbei stehen die über-

zähligen Samenanlagen eindeutig in der zweiten Reihe. Solche Fälle konnten nur sechs Mal in sechs verschiedenen Typen gefunden werden (Abb. 9C–F, 13G–L). Es traten Typen mit nur einer zusätzlichen Samenanlage auf (Abb. 9C, 13H, L) und solche mit zwei zusätzlichen, die entweder auf gegenüberliegenden Zapfenschuppen lagen (Abb. 9D, F, 13G, I) oder auf derselben (Abb. 9E, 13J, K). Zweireihig stehende Samenanlagen wurden ausschließlich auf Zapfenschuppen gefunden, bei denen die erste Reihe die sonst maximale Zahl von drei Samenanlagen aufwies. Die höchste auf einer einzelnen Zapfenschuppe gefundene Zahl von Samenanlagen liegt damit bei fünf. Eine Verteilung der Samenanlagen wie sie LI (1972) nach SARGENT (1896, zit. nach LI 1972) für *Cupressus nootkatensis* zeichnet – vier symmetrisch verteilte Samenanlagen in einer Reihe – konnte von uns niemals gefunden werden und dürfte auf falschem Material beruhen.

In keinem Fall war im blühenden Zapfen eine auffällige terminale Struktur zu beobachten. Das Achsenende bleibt bereits während der Entwicklung zum blühenden Zapfen stark zurück und ist während der Blüte zwischen den Samenanlagen verborgen. Es wird erst nach Entfernung der Samenanlagen als flache Erhebung erkennbar. Die Samenanlagen des obers-



◀ Abb. 9

REM-Fotos verschiedener Zapfentypen von *Cupressus nootkatensis*

A — Am häufigsten gefundener Typ aus zwei Paaren fertiler Zapfenschuppen (vgl. Abb. 11A). B — Häufig gefundener Typ aus zwei Wirteln Zapfenschuppen, davon nur der obere fertil (vgl. Abb. 11N). C–F — Verschiedene Typen mit Samenanlagen in der zweiten Reihe. C: vgl. Abb. 13L; D: vgl. Abb. 13G, die rechte untere Samenanlage in der zweiten Reihe ist bei der Präparation verloren gegangen (Stern); E: vgl. Abb. 13J; F: vgl. Abb. 13I

Fig. 9

Different types of seed cones in *Cupressus nootkatensis*

A — Most common type with two pairs of fertile scales (see also Fig. 11A). B — Frequent type composed of two whorls with only the distal one being fertile (see Fig. 11N). C–F — Cones with a second row of ovules: C: equivalent to diagram 13L; D: equivalent to diagram 13G, one ovule got lost during dissection in the position marked by an asterisk; E: equivalent to diagram 13J; F: equivalent to diagram 13I

ten Zapfenschuppenpaares stehen daher dicht nebeneinander, sodass ein Zusammenfließen der Bestäubungstropfen zweier gegenüberstehender Samenanlagen möglich wird (Abb. 10F). In wenigen Fällen konnten einzeln auf einer Zapfenschuppe stehende Samenanlagen gefunden werden, die deutlich größer waren, als die übrigen (Abb. 10B).

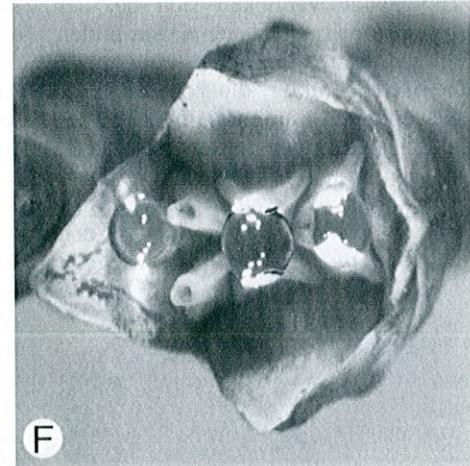
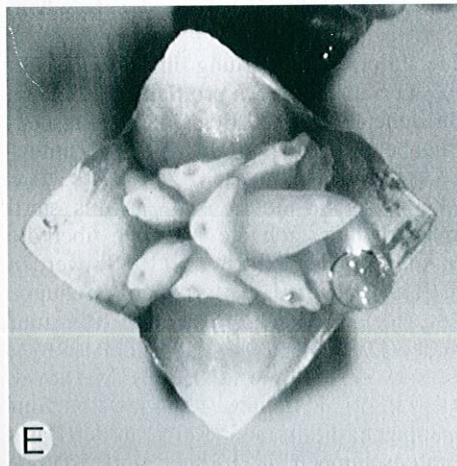
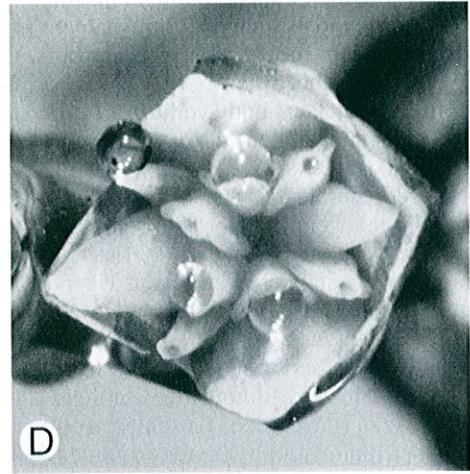
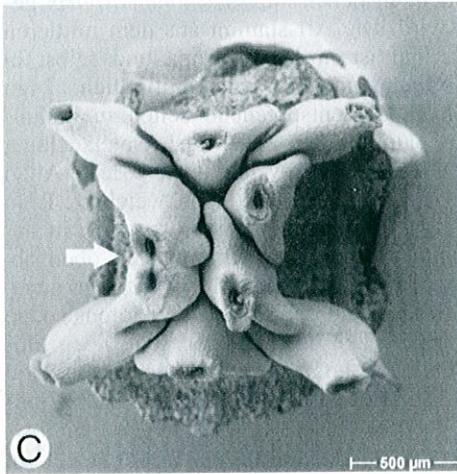
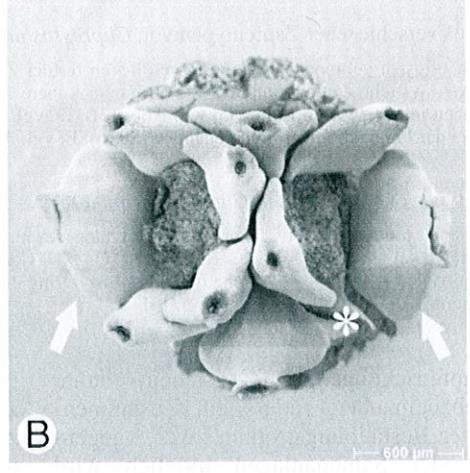
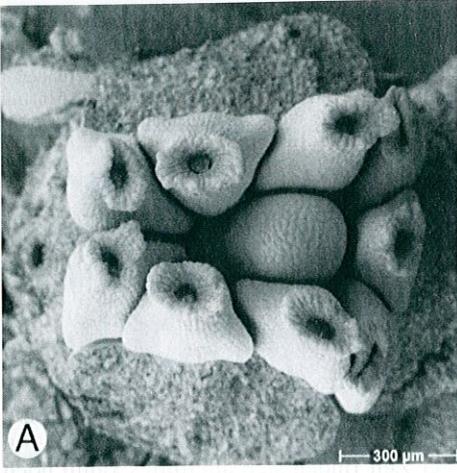
Zur Reife verdicken und verholzen die Zapfenschuppen und bilden den etwa 1 cm großen Zapfen (OWENS & MOLDER 1974: 0,6–1,4 cm), der durch deutlich hervortretende, nach unten gebogene Spitzen auf dem Rücken der Zapfenschuppen sehr charakteristisch ist. Die nicht oder nur leicht verdickten Übergangsblätter stehen senkrecht abgespreizt an der Basis des Zapfens. Stehen am distalen Ende einzelne fertile Zapfenschuppen, so nehmen diese auch an der Bildung des Zapfens teil, sodass es zu ungeraden Anzahlen von Zapfenschuppen beim reifen Zapfen kommen kann. Rudimentäre, sterile Schuppenblätter am distalen Zapfeneinde verdicken sich bei der Reife häufig nur noch unbedeutend. Sie bilden dann im Inneren des reifen Zapfens eine kurze, oft asymmetrische Struktur, die von den fertilen, voll ausgeprägten Zapfenschuppen immer deutlich überragt wird. Die reifen Zapfen öffnen sich im Herbst des folgenden Jahres und entlassen die breit geflügelten Samen. Die Zapfen fallen daraufhin im Unterschied zu den meisten anderen *Cupressus*-Arten überwiegend sofort ab.

3.6 *Cupressus funebris* ENDL.

Synonymie: *Chamaecyparis funebris* (ENDL.) FRANCO; engl.: Funeral Cypress, Chinese Weeping Cypress, Mourning Cypress; deutsch: Tränen-Zypresse.

Neben *Cupressus nootkatensis* ist dies die zweite Art mit strittiger systematischer Position zwischen *Chamaecyparis* und *Cupressus*. In jüngerer Zeit finden sich allerdings kaum noch Arbeiten, in denen sie zu *Chamaecyparis* gestellt wird. Die Art stammt aus dem mittleren China und ist in Mitteleuropa und selbst in Großbritannien sehr kälteempfindlich. Man findet sie dementsprechend selten in botanischen Sammlungen. Das der Untersuchung zugrunde liegende Material aus dem Alten Botanischen Garten Göttingen weicht z. T. in der Anzahl der Samenanlagen von den in der Literatur angegebenen Werten nach oben ab. Da aber die vegetativen Merkmale, der generelle Aufbau und die Größe des Zapfens sowie die zur Blütezeit deutlich zu erkennenden Flügel der Samenanlagen, ferner die sehr breiten Flügel zur Reife mit den Angaben in der Literatur gut übereinstimmen und andere *Cupressus*-Arten mit abgeflachten Ästen nicht in Frage kommen, ist gesichert, dass es sich bei unserem Material um *Cupressus funebris* handelt.

Eine Literatursauswertung hinsichtlich der Anzahl der Samenanlagen pro Schuppe brachte verschiedene Angaben. Bei übereinstimmenden Angaben über die Anzahl von acht Zapfenschuppen, von denen nach KONAR & BANERJEE (1963) das untere Paar jeweils steril sei, unterscheiden sich die Angaben über die Samenanlagen. Bei THROWER (1988) werden ein bis fünf Samenanlagen pro Zapfenschuppe genannt, meist aber ist von drei bis fünf die Rede (DALLIMORE 1931; DALLIMORE & JACKSON 1966; KRÜSSMANN 1983). MEHRA & SIRCAR (1949) berichten von jeweils fünf Samenanlagen, die in einer Reihe an der Basis der Zapfenschuppen angeordnet sind. KONAR



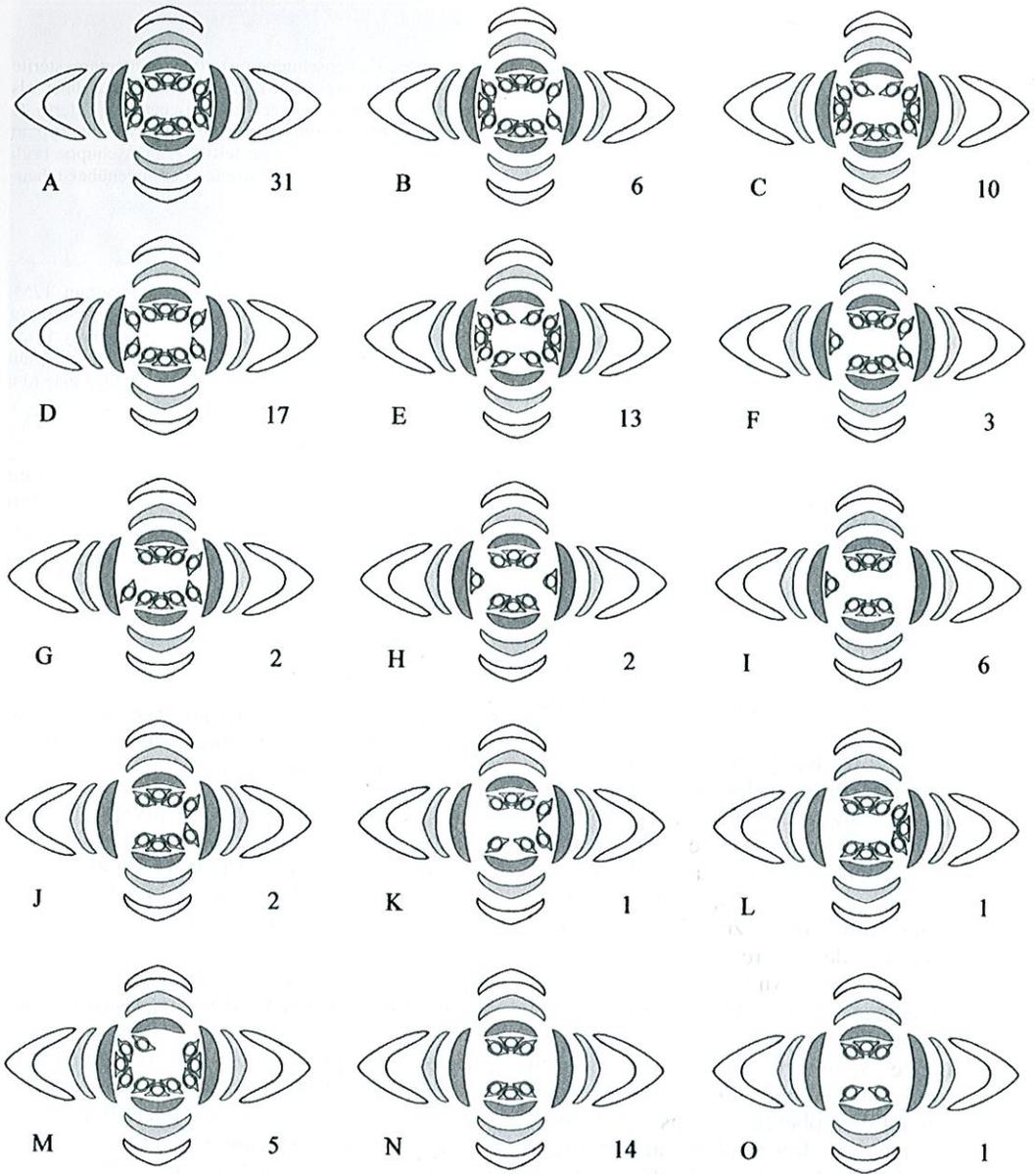


Abb. 11

Zapfendiagramme von *Cupressus nootkatensis*: Zapfen mit zwei Zapfenschuppenpaaren, vegetative Blätter weiß, Übergangsblätter hellgrau, Zapfenschuppen dunkelgrau; rechts neben dem Diagramm: Anzahl der gefundenen Zapfen dieses Diagramms

Fig. 11

Cone diagrams of *Cupressus nootkatensis*: cones with two pairs of cone scales, vegetative leaves white, transitional leaves bright grey, scone scales dark grey; lower right side of the diagram: number of observed cones of this type

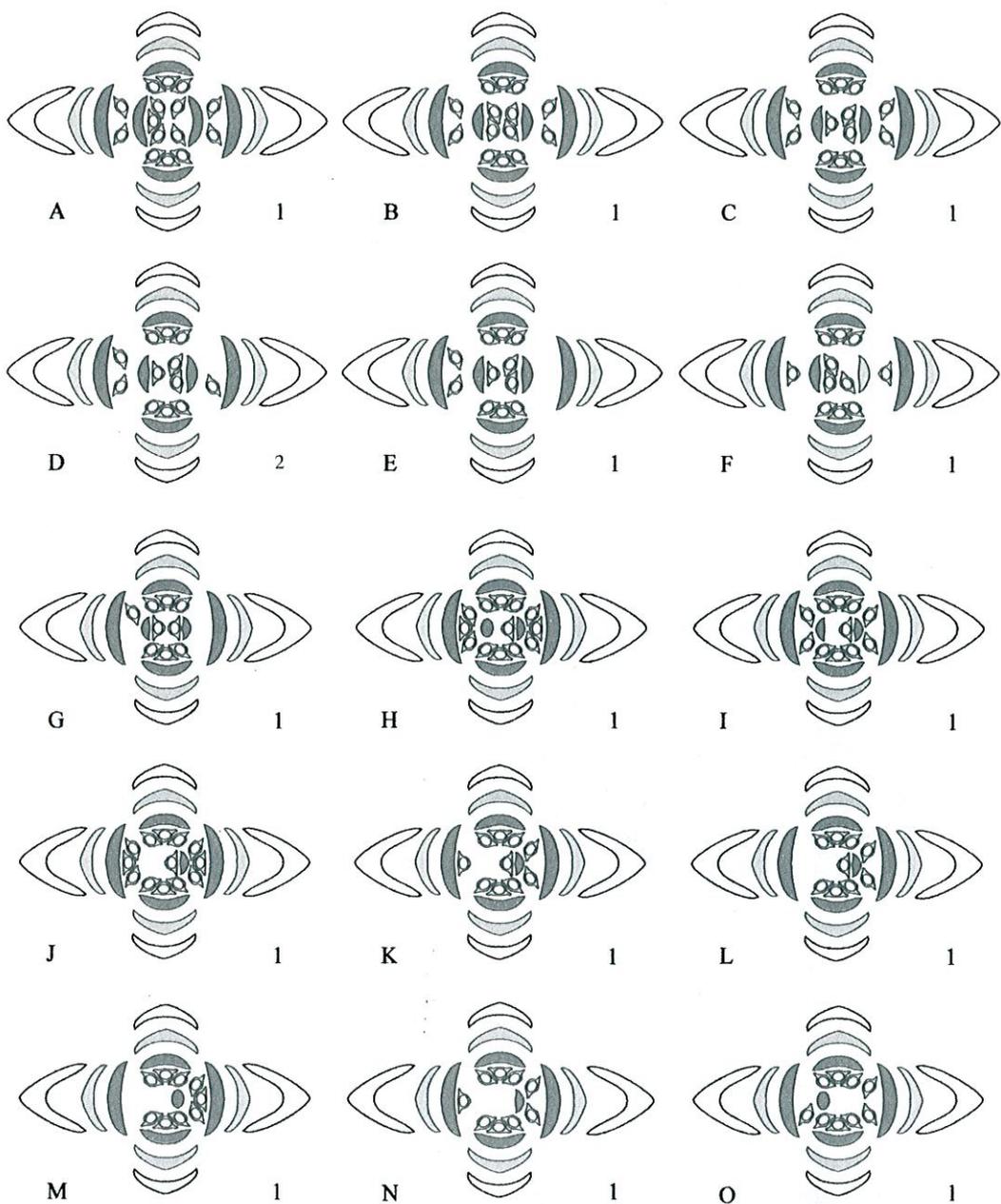


Abb. 12
 Zapfendiagramme von *Cupressus nootkatensis*: Zapfen mit Zapfenschuppenpaaren in drei Quirlen
 vegetative Blätter weiß, Übergangsblätter hellgrau, Zapfenschuppen dunkelgrau; rechts neben dem
 Diagramm: Anzahl der gefundenen Zapfen dieses Diagramms

Fig. 12
 Cone diagrams of *Cupressus nootkatensis*: cones with cone scales in three whorls
 vegetative leaves white, transitional leaves bright grey, scone scales dark grey; lower right side of the dia-
 gram: number of observed cones of this type

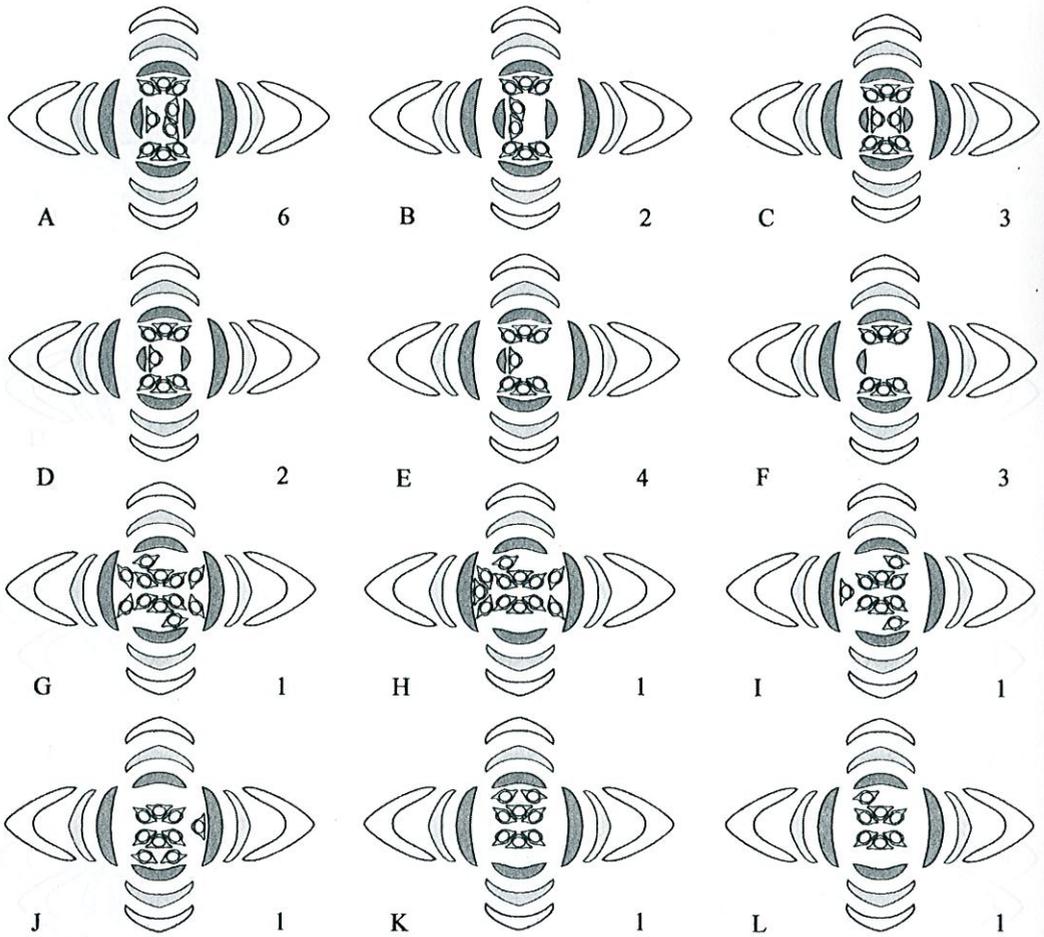


Abb. 13

Zapfendiagramme von *Cupressus nootkatensis*: vegetative Blätter weiß, Übergangsblätter hellgrau, Zapfenschuppen dunkelgrau; rechts neben dem Diagramm: Anzahl der gefundenen Zapfen dieses Diagramms

A–F — Zapfen mit Schuppen in drei Quirlen; G–L — Zapfenschuppen mit Samenanlagen in der zweiten Reihe

Fig. 13

Cone diagrams of *Cupressus nootkatensis*: vegetative leaves white, transitional leaves bright grey, cone scales dark grey; lower right side of the diagram: number of observed cones of this type

A–F — cones with three whorls of cone scales; G–L — cone scales with ovules in a second row

Abb. 14

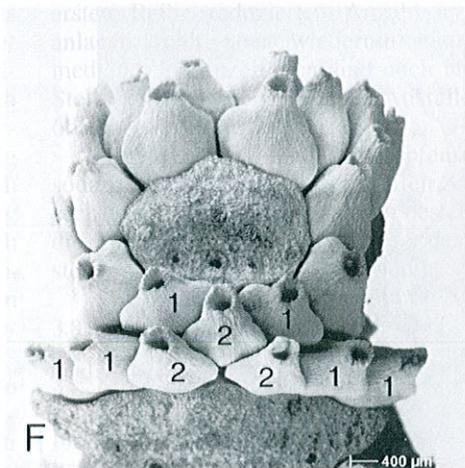
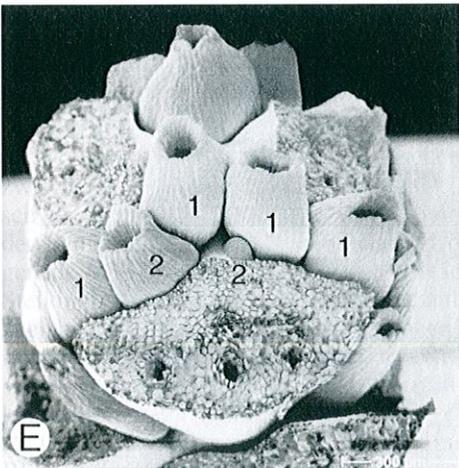
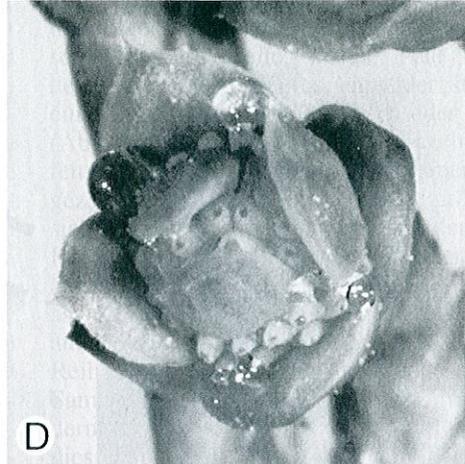
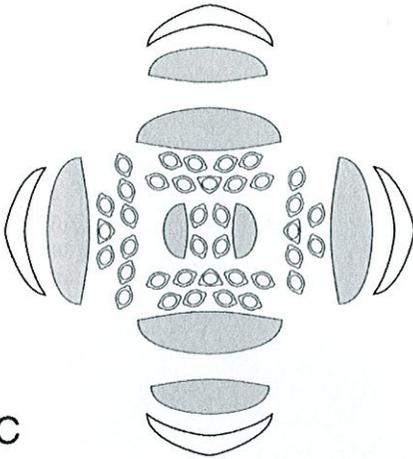
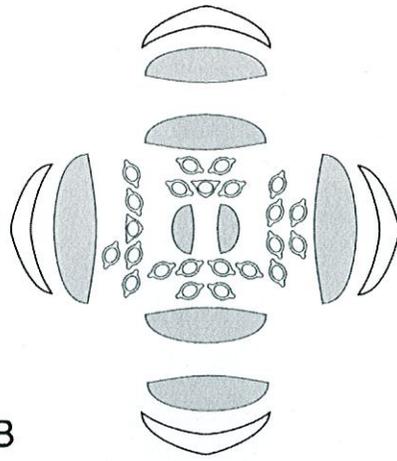
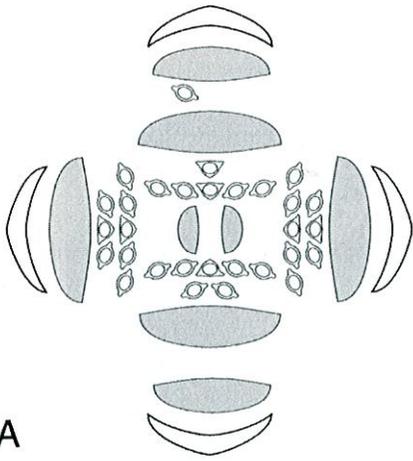
Cupressus funebris (Alter Botanischer Garten Göttingen)

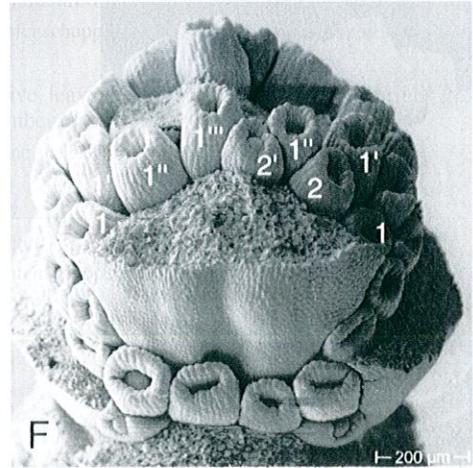
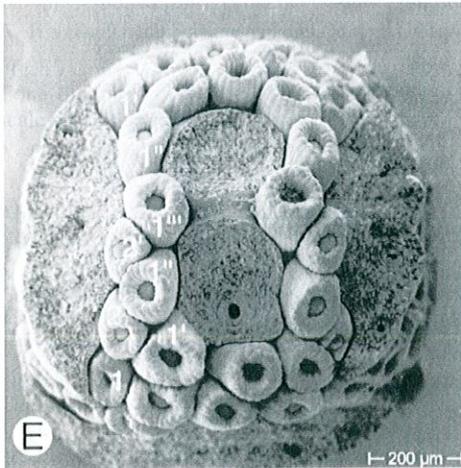
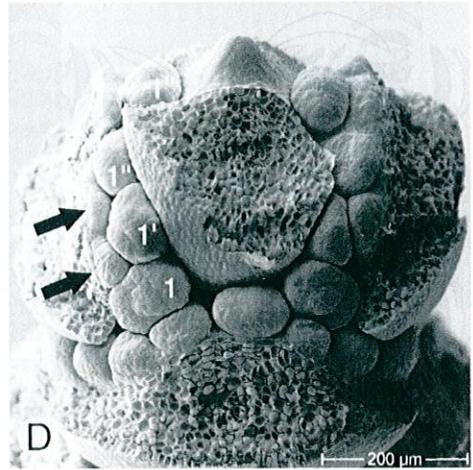
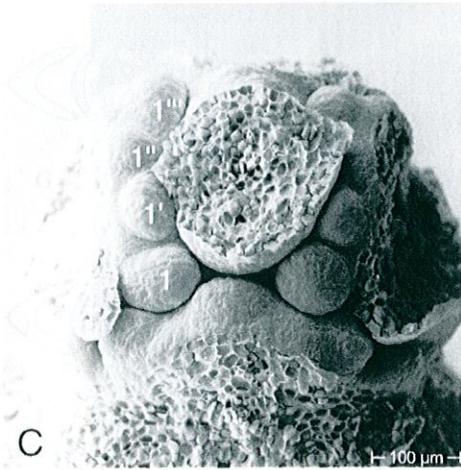
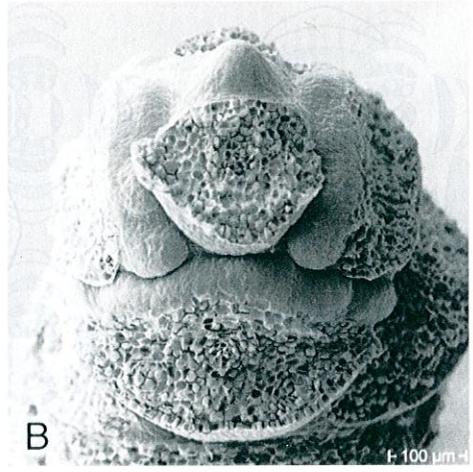
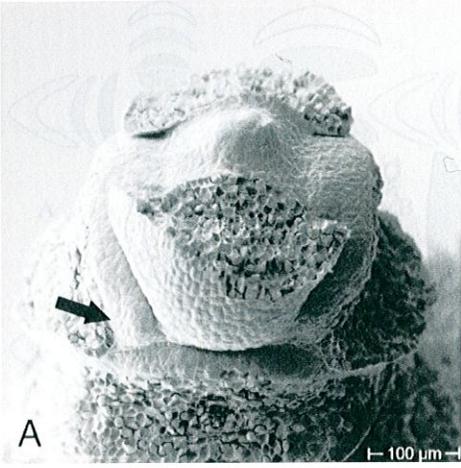
A–C — Zapfendiagramme: A, B — Einer der unteren Zapfenschuppen ist fertil. C — Das obere Zapfenschuppenpaar ist fertil. D — Blühender Zapfen (entspricht Diagramm C). E — REM-Foto des Zapfens B; die rechte der Samenanlagen in der zweiten Reihe ist fehlgeschlagen. F — REM-Foto des Zapfens C; eine der unteren fertilen Zapfenschuppen trägt neun Samenanlagen.

Fig. 14

Cupressus funebris (Old Botanical Garden Göttingen)

A–C — Cone diagrams: A, B — One of the lowest cone scales is fertile. C — The upper pair of cone scales is fertile. D — Cone C at pollination time. E — SEM photo of cone B; the right ovule in the second row is aborted. F — SEM photo of cone C; one of the lowest fertile cone scale bears nine ovules.





◀ Abb. 15

Morphogenetische Entwicklung der Samenzapfen von *Cupressus bakeri*

A — Die ersten Samenanlagen-Primordien sind zu erkennen (Pfeil). B — Weitere Primordien sind zu erkennen. C, D — Auf der linken oberen Zapfenschuppe ist fortlaufend die Entwicklungsreihenfolge von außen nach innen markiert. Samenanlage 1''' ist in der Entwicklung etwas voraus. D — Beginnende Einschnürung der Integumente in der ersten Reihe. Mit Pfeilen sind die jungen Primordien der Samenanlagen aus der zweiten Reihe markiert. E, F — Auch bei den Samenanlagen der zweiten Reihe sind Integumente zu erkennen. Samenanlage 2 ist gegenüber 2' in der Entwicklung voraus.

Fig. 15

Development of seed cones in *Cupressus bakeri*

A — The first ovular primordia appear (arrow). B — Slightly older stage. C, D — The ovules of one upper scale are marked according to the initiation sequence from 1' to 1'''. D: Initiation of the integuments in the first row and start of the development of the second row (arrows). E, F — Integuments are formed also in the second row. Ovule 2 precedes 2' slightly in its development.

wickeln sich diese zu kugeligen bis eiförmigen Primordien (Abb. 15C, D). Bei einzelnen davon ist bereits in der ersten Juliwoche das Integument als schwacher Ring erkennbar (Abb. 15D). Deutlich zu sehen ist, dass zuerst die innerste (hinterste) Reihe angelegt wird und die zweite dann in einem relativ deutlichen Entwicklungsabstand folgt (Abb. 15D–F, Pfeile). Die Anlegung innerhalb der ersten Reihe erfolgt von deutlich außen nach innen. Die mittlere Samenanlage ist allerdings in der Entwicklung etwas voraus. Offenbar wegen Platzmangels bleiben einzelne Samenanlagen manchmal in ihrer Entwicklung zurück, während Samenanlagen, die mehr Platz haben, wie z. B. die median ausgebildete auf den obersten fertilen Schuppen, in der Entwicklung meist ein wenig voraus sind. In Abb. 15C–F ist anhand des Entwicklungszustandes der Samenanlagen auf der links dargestellten Zapfenschuppe eine Anlegungsreihenfolge von außen nach innen zu beobachten. Dabei ist allerdings in beiden Abbildungen die mediane Samenanlage der ersten Reihe aus dem oben geschilderten Grund weiter entwickelt als die seitlich von ihr stehenden. Sind die Integumente überall voll ausgebildet, ist die Unterscheidung zwischen erster und zweiter Reihe nur noch schwer sicher zu erkennen. Die Zuordnung der Samenanlagen kann nun am besten durch genaue bildliche Darstellung von allen Seiten, Stellung und Ausrichtung der Samenanlagen zueinander sowie durch nachfolgendes Herausbrechen der Samenanlagen und Untersuchung von Form und Lage der Ansatzstellen kontrolliert werden (Abb. 16A–D).

Die sechs bis acht Zapfenschuppen sind zur Blüte bräunlich-grün gefärbt, deutlich ausge-

bildete Übergangsbblätter sind nicht vorhanden. Das unterste Zapfenschuppenpaar ist steril (Abb. 17B, C, E) oder trägt ein bis zwei Reihen von Samenanlagen (Abb. 17A, D, F). Die beiden folgenden Paare sind immer fertil. Das nur schwach entwickelte, distale Paar war bei den untersuchten Zapfen entweder steril, auf eine Zapfenschuppe (Abb. 17E) oder gänzlich (Abb. 17F) reduziert. Auf den einzelnen Zapfenschuppen wurden bis zu elf Samenanlagen gezählt, für die erste Reihe war die größte Zahl sieben, gegenüber maximal fünf in der zweiten Reihe. Durch Fehlschlagen einzelner Samenanlagen kommt es in zahlreichen Fällen zur asymmetrischen Verteilung der Samenanlagen auf den Zapfenschuppen. Innerhalb der ersten Reihe ist häufiger ein Ausfall der medianen Samenanlage zu beobachten, doch an den Rändern kommt es ebenfalls vielfach zu Ausfällen, dies besonders in der zweiten Reihe. Abgesehen von der in allen Fällen gegenüber der ersten Reihe reduzierten Anzahl an Samenanlagen fehlt aber wiederum häufiger die mediane. In Einzelfällen sind auch an anderer Stelle innerhalb einer Reihe Ausfälle zu beobachten (Abb. 17B).

Zur Reife verholzen alle Zapfenschuppen, sodass die etwa 2 cm dicken, reifen Zapfen aus sechs oder acht Schuppenpaaren bestehen. Sind die Zapfenschuppen an der Basis des Zapfens steril, vergrößern sie sich nur wenig.

3.8 *Cupressus arizonica* GREENE

engl.: Arizona Cypress; deutsch: Arizona-Zypresse.

Die Arizona-Zypresse stammt aus den Gebirgen Arizonas und Nordmexikos. Sie ist sehr variabel und wird in verschiedene Varietäten

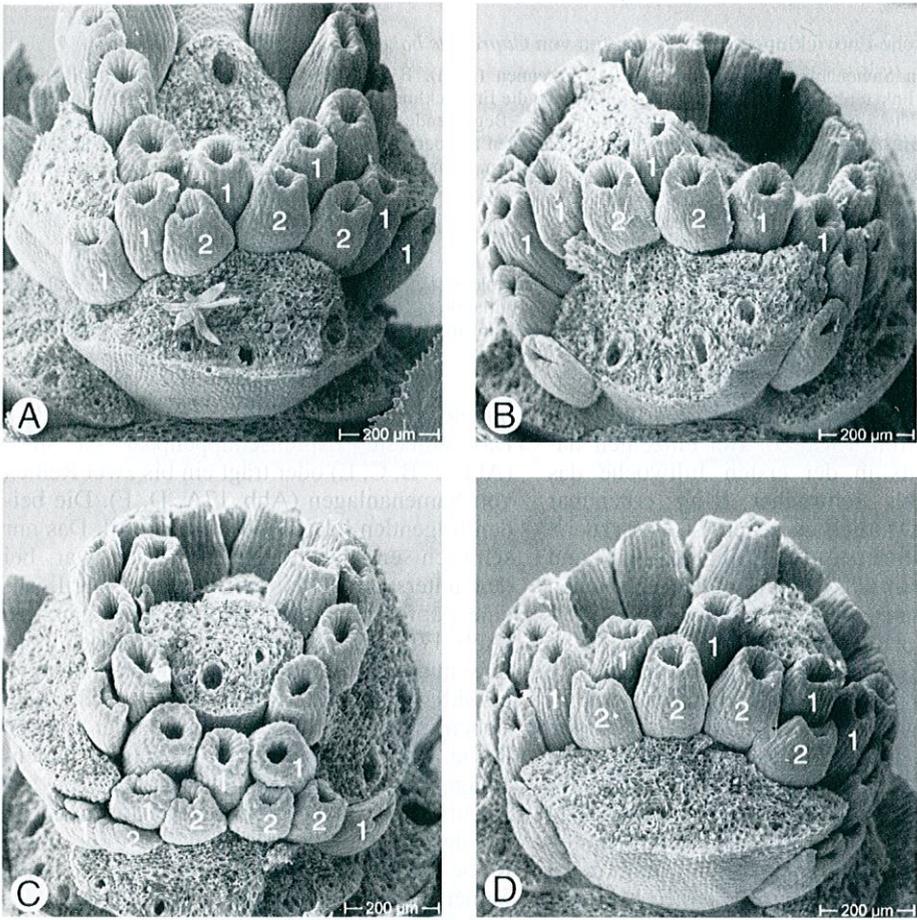
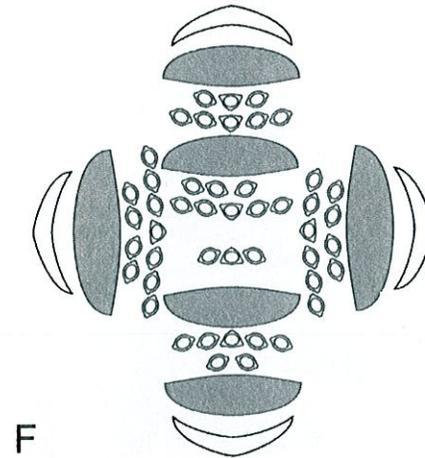
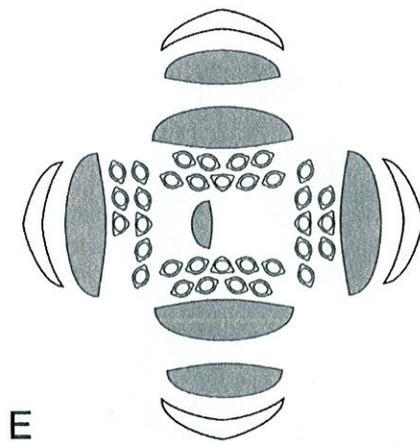
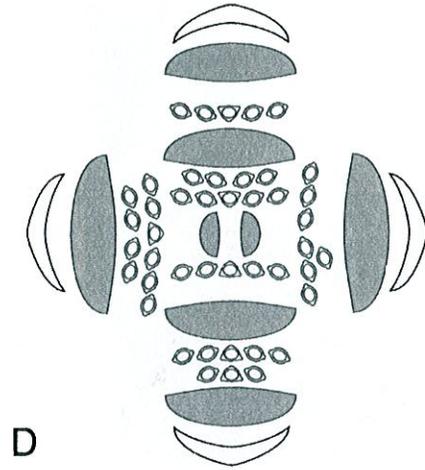
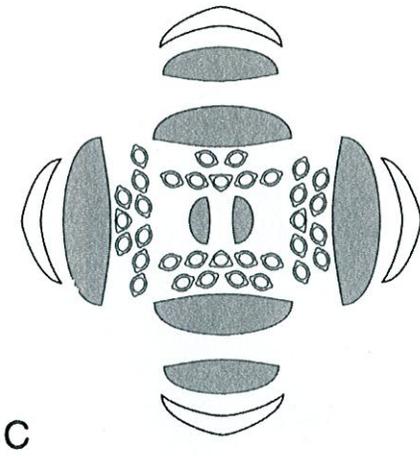
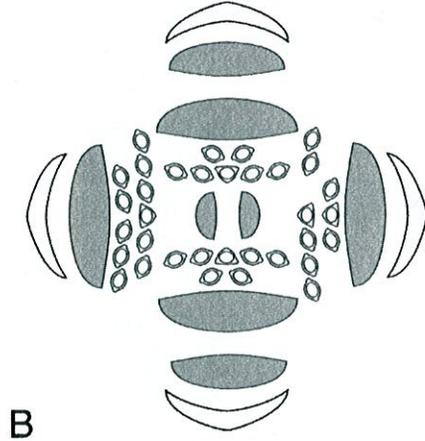
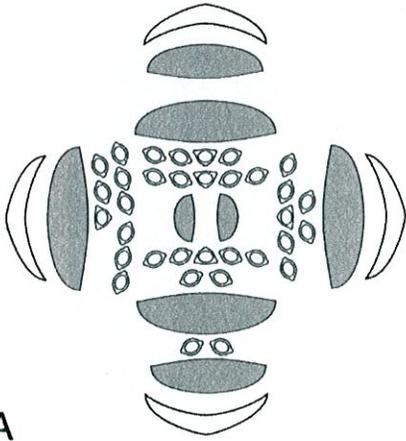


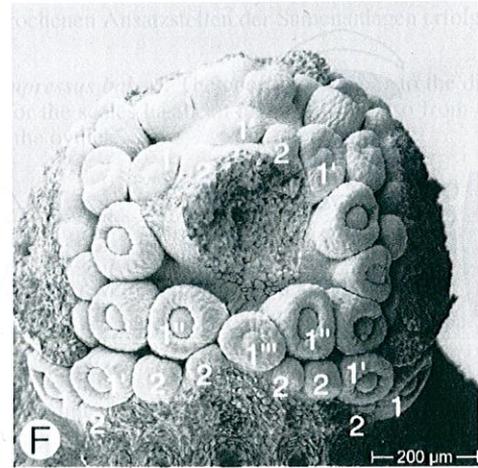
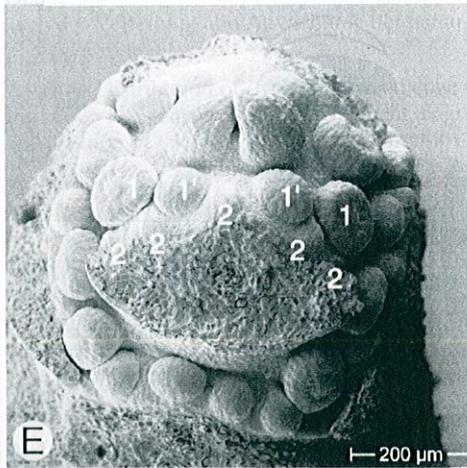
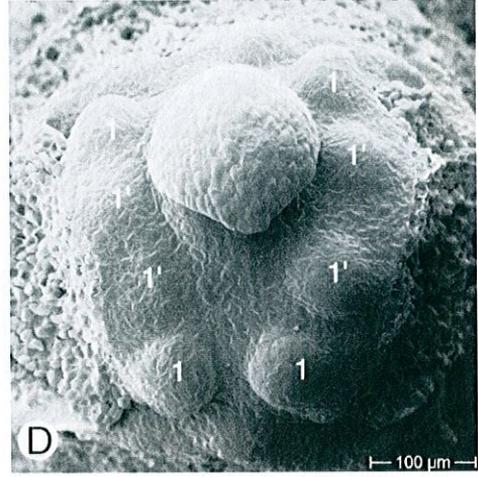
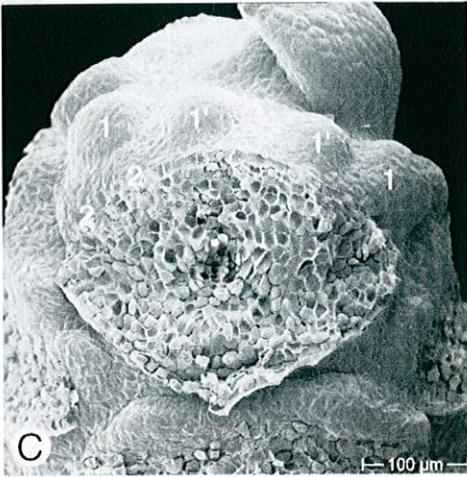
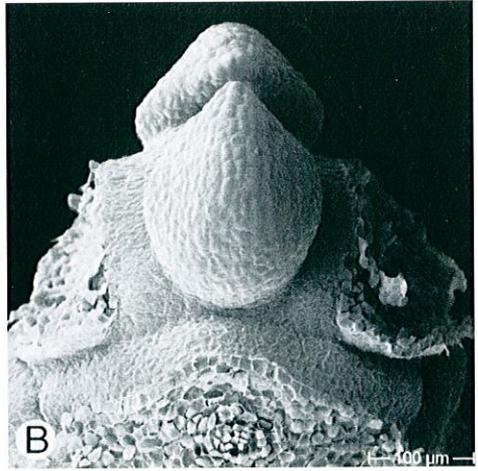
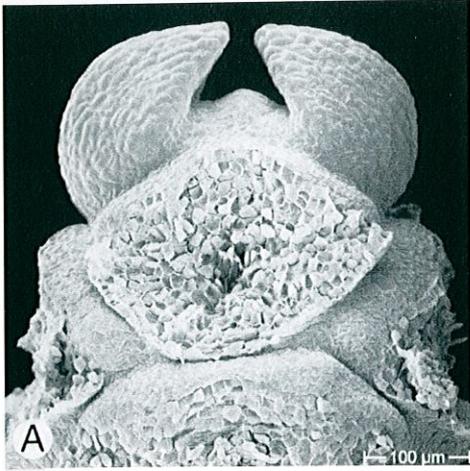
Abb. 16
 A-D — Verteilung der Samenanlagen in einem Zapfen von *Cupressus bakeri*. Der Zapfen entspricht dem Diagramm in Abb. 17C. Die genaue Zuordnung ist hier durch exakte Analyse sowohl der REM-Fotos, als auch der Verteilung und Ausrichtung der herausgebrochenen Ansatzstellen der Samenanlagen erfolgt.

Fig. 16
 A-D — Distribution of ovules in a seed cone of *Cupressus bakeri*. The cone corresponds to the diagram in Fig. 17C. The sequence and arrangement as given for the scales has been reconstructed also from the shape and position of the scars remaining after removal of the ovules.

Abb. 17
 Zapfendiagramme von *Cupressus bakeri*: vegetative Blätter weiß, Zapfenschuppen dunkelgrau
 A-D — Typen mit zwei sterilen distalen Zapfenschuppen. E — Typ mit einer sterilen distalen Zapfenschuppe. F — Typ ohne sterile distale Zapfenschuppen

Fig. 17
 Cone diagrams of *Cupressus bakeri*: vegetative leaves white, cone scales dark grey
 A-D — Types with two sterile, distal cone scales. E — Type with one sterile distal cone scale. F — Type without sterile distal cone scales





◀ Abb. 18
Morphogenetische Entwicklung des Samenzapfens von *Cupressus arizonica*

A, B — In den Achseln der Zapfenschuppen entsteht eine breite meristematische Zone. In den Randbereichen dieser Zone sind bereits flache Samenanlagen-Primordien zu erkennen.
A — Seitenansicht. B — Seitenansicht um 90° gedreht. C, D — Typ mit nur einer sterilen, distalen Zapfenschuppe. Auf der oberen Zapfenschuppen ist die Entstehungsabfolge der Samenanlagen der ersten Reihe markiert. Darüberhinaus sind in C bereits zwei Samenanlagen-Primordien der zweiten Reihe zu erkennen. C: Seitenansicht. D: dasselbe Objekt von oben.
E — Typ mit zwei sterilen, distalen Zapfenschuppen. Die äußeren Samenanlagen zeigen eine beginnende Ausbildung des Integumentes. In der zweiten Reihe sind fünf Samenanlagen-Primordien zu erkennen. F — Typ ohne sterile, distale Zapfenschuppen

Fig. 18
Cone development in seed cones of *Cupressus arizonica*

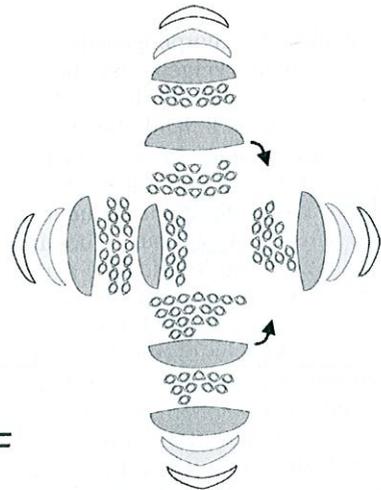
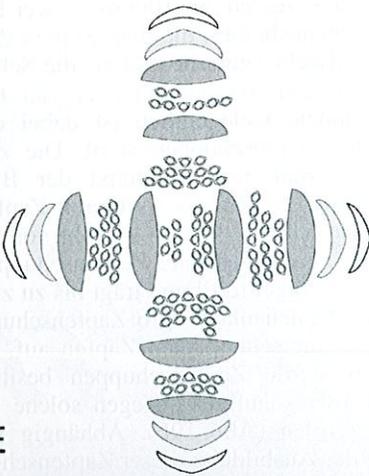
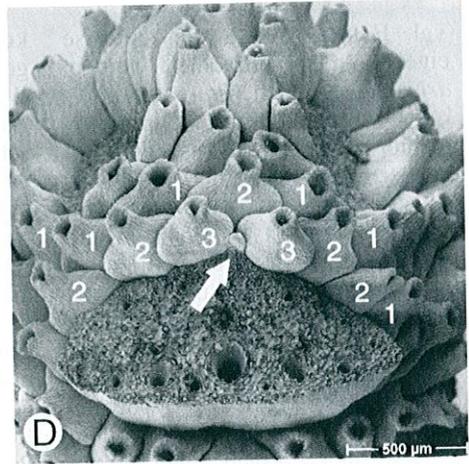
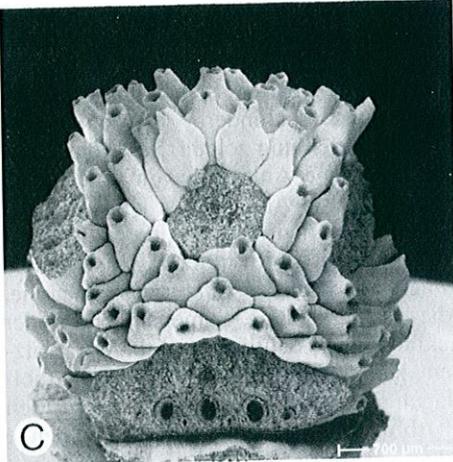
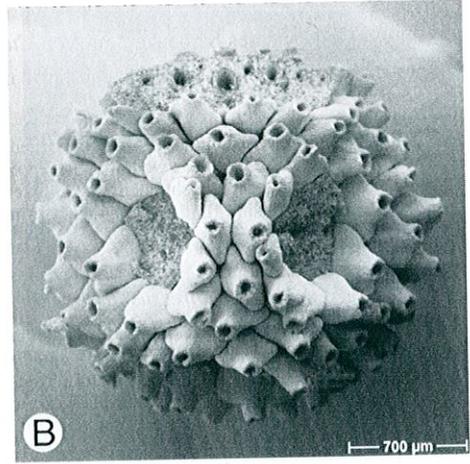
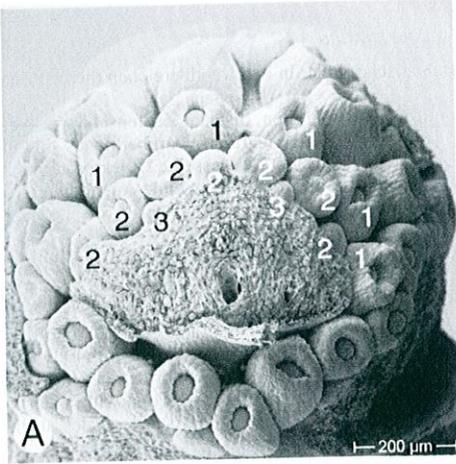
A, B — In the axils of the fertile cone scales a broad meristematic zone is formed. In the lateral areas of this zone first stages of ovular primordia can be seen. A: lateral view; B: same specimen from a 90° angle. C–D — Cone with only one scale of the distal whorl developed. The ovules of a distal fertile scale are marked according to their formation sequence, two ovules of the second row can be seen. C: lateral view; D: top view of the same specimen. E — Cone with a sterile whorl at the distal end, lateral ovules showing the formation of the integument. F — Cone without sterile scales at the distal end

aufgeteilt (vgl. FARJON 1998), die teilweise auch als eigene Arten betrachtet werden. *Cupressus arizonica* ist nach *Cupressus nootkatensis* bei uns die winterhärteste *Cupressus*-Art. Sie wird hier und da in Baumschulen angeboten, ist daher auch außerhalb von Botanischen Gärten zu finden und wächst z. B. im Freiland in den Botanischen Gärten Köln und Düsseldorf sowie an drei verschiedenen Stellen im Bochumer Stadtgebiet zu Bäumen bis zu 8 m Höhe heran, ohne dass Frostschäden zu beobachten sind. Bei diesen Exemplaren sollte es sich jeweils um die var. *glabra* (SUDW.) LITTLE handeln, so auch bei dem untersuchten Exemplar des Cultivars ‚Fastigiata‘ aus dem BG Bochum und den übrigen untersuchten Exemplaren.

Die ersten Stadien der morphogenetischen Entwicklung des Zapfens zeigen eine breite meristematische Zone in den Achseln der Zapfenschuppen, auf denen sich bald die ersten jungen Samenanlage-Primordien der ersten Reihe zeigen (Abb. 18A). Das abgebildete Stadium wurde Anfang Juli 2000 gefunden. Die Zapfen sind zu diesem Zeitpunkt bereits von außen durch ihre leichte Verdickung deutlich zu erkennen (Abb. 20A). Im Weiteren vergrößern sich die kugeligen Primordien. Hierbei wird eine Entwicklung von der Peripherie zum Zentrum hin sichtbar (Abb. 18C, D). Zu diesem Zeitpunkt sind bereits Anfänge der zweiten Reihe zu finden (Abb. 18C). Die Reihenfolge innerhalb der zweiten Reihe ist nicht leicht zu erkennen. Unregelmäßigkeiten

kommen dadurch zustande, dass Samenanlagen, die in der Umgebung nicht durch das Wachstum benachbarter Samenanlagen oder Zapfenschuppen behindert werden, eine schnellere Entwicklung zeigen. So könnte man aus Abb. 18E eine Anlegung von innen nach außen ableiten. Bei Abb. 18F ist keine eindeutige Anlegungsreihenfolge zu erkennen, während in Abb. 19A eine Anlegung von außen nach innen zu erkennen ist unter der Annahme, dass die rechte, äußere Samenanlage in der Entwicklung aus deutlich sichtbaren Platzgründen zurückgeblieben oder bereits fehlgeschlagen ist. Bei der Anlegung der dritten Reihe (Abb. 19A) stößt man auf entsprechende Probleme.

Die Zapfen zeigen zur Blütezeit zwei Paar flache Übergangsblätter, die dem Zapfen dicht anliegen und heller gefärbt sind als die Schuppenblätter. Darauf folgen drei oder vier Paar Zapfenschuppen. Gelegentlich ist dabei eine der unteren Zapfenschuppen steril. Die Zapfenschuppen sind zum Zeitpunkt der Blüte bräunlich grün gefärbt. Die mittleren Zapfenschuppen weisen die höchste Anzahl von Samenanlagen auf. Das distale Zapfenschuppenpaar ist in der Regel fertil und trägt bis zu zwei Reihen von Samenanlagen pro Zapfenschuppe (Abb. 19E). Nur selten treten Zapfen auf, die distal zwei sterile Zapfenschuppen besitzen (vgl. Abb. 18E), häufiger dagegen solche mit nur einer fertilen (Abb. 19F). Abhängig von der Stärke der Ausbildung dieser Zapfenschuppen wird die Symmetrie des Zapfens deutlich



◀ Abb. 19

Cupressus arizonica

A — Seitenansicht. Die erste Reihe von Samenanlagen weist auf allen abgebildeten obersten Zapfenschuppen bereits deutliche Integumente auf. In der zweiten Reihe ist von außen nach innen eine fortschreitende Integumententwicklung zu beobachten. Die äußerste rechte Samenanlage ist offenbar in einem frühen Stadium fehlgeschlagen. In der dritten Reihe ist das Primordium der mittleren Samenanlage am weitesten entwickelt. B-D — Zapfen zur Blütezeit. B: Ansicht von oben. Zapfen mit zwei fertilen, distalen Zapfenschuppen; C: derselbe Zapfen in Seitenansicht um 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht; D: Seitenansicht desselben Zapfen um weitere 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht. Gekennzeichnet sind die Samenanlagen-Reihen, die in der Achsel der im Vordergrund stehenden (abpräparierten) Zapfenschuppen stehen. Mit Pfeil gekennzeichnet ist eine fehlgeschlagene Samenanlage, die vermutlich die mittlere der dritten Reihe oder die einzige Samenanlage einer vierten Reihe darstellt. E — Diagramm des in B-D abgebildeten Zapfens mit insgesamt sechs Zapfenschuppen, von denen die zwei distalen fertil sind. Die Ausrichtung des Diagramms entspricht B. F — Diagramm eines Zapfens mit nur einer fertilen, distalen Zapfenschuppe

Fig. 19

Cupressus arizonica

A — Lateral view, first row of ovules showing a well developed integument, the second row shows a centripetal sequence of the development of the ovules, the ovule at the right margin of the second row probably is aborted in an early developmental stage, in the third row a median ovule precedes the other ones in development. B-D — Cone at anthesis. B: top view, showing the two distal fertile scales; C: lateral view of the same specimen turned 90° clockwise; D: same specimen turned 90° clockwise in comparison to C, ovules in the axil of the removed scale are numbered according to the respective rows, the dart indicates an aborted ovule which is either the median one of the third row or a single one of the fourth row. E — Diagram for Fig. D, E, F — Diagram of a cone with a single fertile scale at the distal end

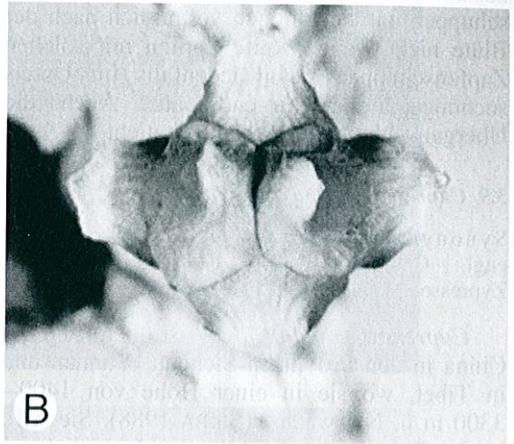


Abb. 20

LM-Fotos von Zapfen von *Cupressus arizonica*

A — Zapfen im Zustand der ersten frühen morphogenetischen Entwicklung (Pfeile). B — Heranreifender Zapfen. Die fertilen Zapfenschuppen schließen die Samenanlagen durch einen ventralen Auswuchs ein.

Fig. 20

LM photos of *Cupressus arizonica*

A — Seed cone in early developmental stage, the buds (arrows) are slightly rounder than vegetative buds. B — After pollination, the fertile scales form the ripening cone and cover the ovules soon by ventral outgrowths.

gestört. Die Zapfenschuppen des vorausgehenden Wirtels rücken dabei aus ihrer dekussierten Position etwas weg in die durch die fehlende Zapfenschuppe frei bleibende Lücke (Abb. 19F, Pfeile). Für die vorausgehenden

Wirtel bedeutet dies eine Raumbegrenzung auf der einen Seite (im Diagramm 19F rechts zwischen den Pfeilen) und eine Erweiterung auf der Gegenseite. Die Asymmetrie setzt sich außerdem unter den weiter proximal folgenden

Wirteln fort, sodass dort eine dekussierte Stellung kaum noch zu erkennen ist. Durch solche Verschiebungen kann sogar der Eindruck trimerer Wirtel entstehen. Dies ist möglicherweise für die Ableitung der trimeren Wirtel bei *Juniperus* von Bedeutung, wo Dekussation und trimere Wirtel auch innerhalb einer Art (z. B. *Juniperus phoenicea*) auftreten. Die Zapfenachse ist stark gestaucht, sodass die Samenanlagen aufeinanderfolgender Wirtel seitlich aneinander stoßen. Am Zapfende stoßen dadurch die Samenanlagen von vier Zapfenschuppen auf einer gewölbten Ebene zusammen. Die Samenanlagen zeigen zur Blütezeit teilweise deutliche Flügel. Pro Zapfenschuppe traten bis zu 18 Samenanlagen in bis zu vier Reihen auf. Zur Reife verdicken und verholzen alle Zapfenschuppen. Die distalen, meist besonders viele Samenanlagen tragenden Zapfenschuppen stoßen dabei auf breiter Linie zusammen (Abb. 20B). Sterile, distale Zapfenschuppen entwickeln sich vermutlich nach der Blüte nicht weiter. Reife Zapfen mit solchen Zapfenschuppen traten jedenfalls im Untersuchungsmaterial nirgends auf. Auch die Übergangsblätter verdicken sich nicht.

3.9 *Cupressus duclouxiana* HICKEL

Synonymie: *Cupressus austrotibetica* SILBA; engl.: Chinese Cypress; deutsch: Chinesische Zypresse.

Cupressus duclouxiana ist heimisch in China in den Provinzen Sichuan, Yunnan und in Tibet, wo sie in einer Höhe von 1400–3300 m ü. NN wächst (SILBA 1988). Sie wird in der Bretagne und England gelegentlich im

Freiland gepflanzt, ist aber auch dort frostempfindlich (DALLIMORE & JACKSON 1966; KRÜSSMANN 1983). In Deutschland ist sie selbst in Botanischen Gärten recht selten zu finden. Früher wurde die Art vielfach nur als chinesische Form von *Cupressus sempervirens* (vgl. DALLIMORE 1931) betrachtet, sie lässt sich aber durch die grazileren Äste, die bläulich-grüne Farbe und die Struktur des Laubes sicher unterscheiden (DALLIMORE & JACKSON 1966; MITCHELL 1972).

Das jüngste Stadium der Morphogenese der Zapfen wurde im Kalthaus des Botanischen Gartens Bochum Ende November 2000 gefunden. In den Achseln der Zapfenschuppen entsteht eine breite meristematische Zone (Abb. 21A). Im Folgenden werden kugelige bis eiförmige Samenanlagen-Primordien gebildet (Abb. 21B), die in der ersten, innersten Reihe sehr bald Einschnürungen des Integumentes erkennen lassen (Abb. 21C). Die Integumentbildung in der zweiten Reihe schließt sich daran an (Abb. 21D) und der Zapfen geht nach etwa zwei bis drei Wochen in den Zustand der Winterruhe über. Die Blüte begann im Botanischen Garten Bochum Anfang März. Während die ersten bestäubten Zapfen sich bereits stark verdickten, konnten bei anderen noch bis Ende April Bestäubungstropfen gefunden werden. Die Samenanlagen stehen dicht beieinander, sodass sich die Bestäubungstropfen benachbarter Samenanlagen sich zu großen Bestäubungstropfen vereinigen (Abb. 21F).

Die untersuchten Zapfen bestehen aus vier Paaren von Zapfenschuppen, von denen die unteren z. T. steril waren (Abb. 22B). Von STAFF (1924) werden nur zwei bis drei Paare

Abb. 21

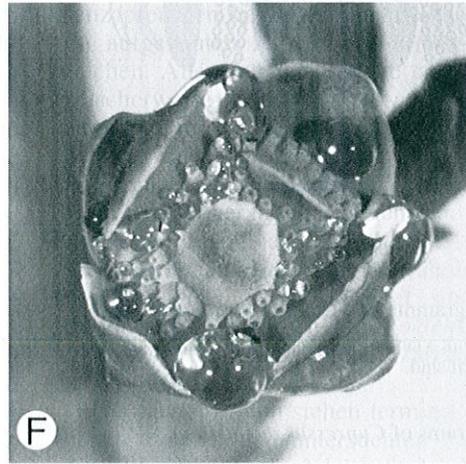
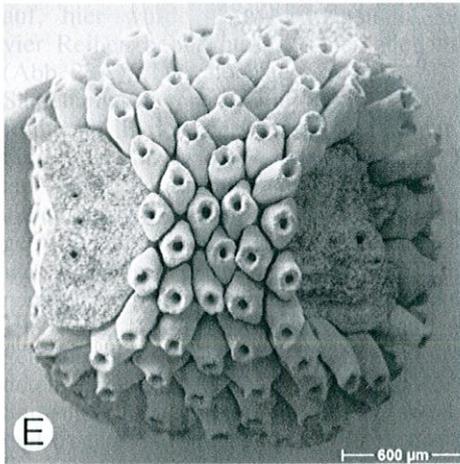
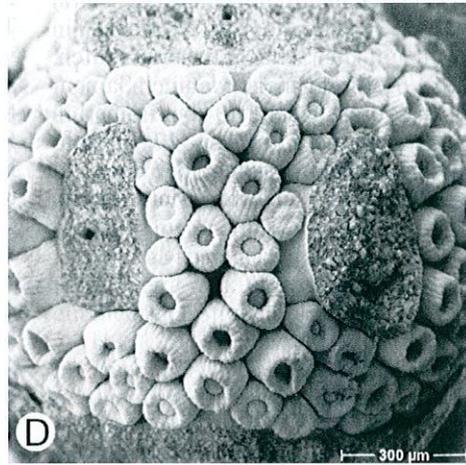
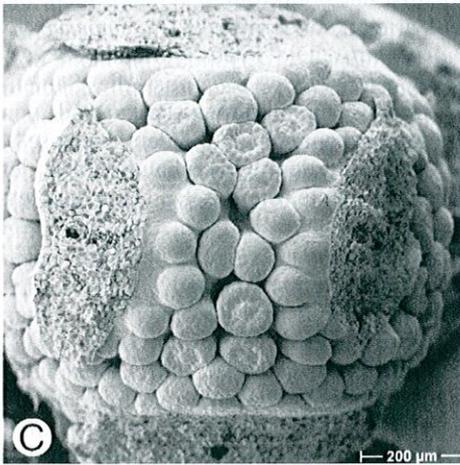
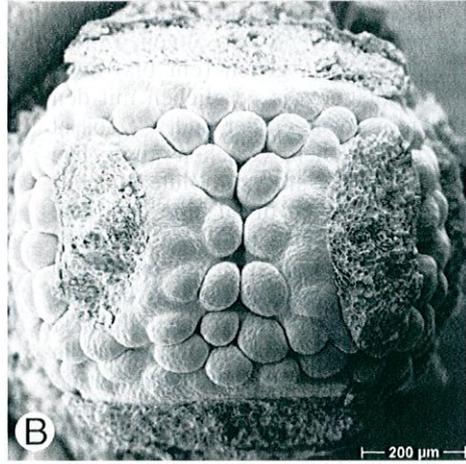
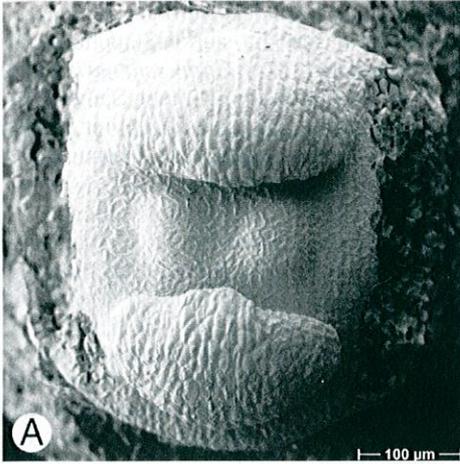
Cupressus duclouxiana

A–D — Verschiedene Stadien der morphogenetischen Entwicklung eines Samenzapfens in der Ansicht von oben. A: Junges Stadium Ende November. Breite meristematische Zonen werden in den Achseln der Zapfenschuppen angelegt; B: Samenanlagen-Primordien werden angelegt. Die zweite Reihe folgt der ersten Reihe. C: Erste Stadien der Entwicklung des Integuments in der ersten Reihe; D: Fortschreitende Entwicklung der Integumente auch in der zweiten Reihe. E, F — Zapfen zum Zeitpunkt der Blüte. E: REM-Photo; F: LM-Foto. Die großen Bestäubungstropfen werden von mehreren Samenanlagen gemeinsam gebildet.

Fig. 21

Cupressus duclouxiana

A–D — Developmental stages of seed cones in top view. A: broad meristematic zones are formed in the axils of fertile scales; B: ovule primordia are formed, the second row of ovules is intercalated between the first row and the scale; C: beginning of the formation of the integument in the first row. D: formation of the integument in the second row. E — At anthesis; F — Macro photo at anthesis. Pollination droplets of neighbouring ovules fuse to very large droplets



genannt, während DALLIMORE & JACKSON (1966) überwiegend vier Paare angeben. Den Zapfenschuppen voraus gehen (ein bis) zwei Paar Übergangsblätter, die verglichen mit den Schuppenblättern etwas größer und z. T. basal mit schwarzen Strichen versehen sind. Die Zapfenschuppen selbst sind zur Blütezeit hellbraun gefärbt und haben distal eine deutliche schwarze Färbung. Die mittleren Zapfenschuppen tragen bis zu 28 Samenanlagen (Abb. 22A), was die höchste Anzahl bei den untersuchten *Cupressus*-Arten darstellt. Sie stehen in bis zu vier Reihen, von denen die erste im Allgemeinen am kräftigsten entwickelt ist und bis zu 12 Samenanlagen trug (Abb. 22B). In der vierten Reihe traten immerhin noch bis zu vier Samenanlagen auf (Abb. 22A). Die Zapfenschuppen sind zentral stark gewölbt, sodass die Samenanlagen in einem Bogen um die Schuppen herumlaufen. Der distale Wirtel trägt meist weniger Samenanlagen als die vorausgehenden, aber immerhin wurden auch hier noch bis zu 17 gezählt. Sterile Zapfenschuppen konnten bei dem geringen zur Verfügung stehenden Material von

12 Zapfen nicht gefunden werden. Die Zapfen ähneln in Bezug auf die starke Stauchung der Zapfenachse denen von *Cupressus arizonica*, tragen aber im Durchschnitt mehr Samenanlagen pro Zapfenschuppe, die z. T. in vier Reihen stehen. Reife Zapfen lagen zum Zeitpunkt der Untersuchung nicht vor.

3.10 *Cupressus sempervirens* L.

engl.: Mediterranean Cypress, Italian Cypress; deutsch: Mittelmeer-Zypresse.

Die Art wird seit jeher im gesamten eumediterranen Raum gepflanzt, ist dort vielfach eingebürgert und daher über das ursprüngliche Areal, die Ostmediterraneis, hinaus verbreitet und eingebürgert. Aus nomenklatorischen Gründen ist der breitkronige Wildtyp nicht die Typus-Varietät, sondern heißt *C. sempervirens* var. *horizontalis*. Die Typus-Varietät (*C. sempervirens* var. *sempervirens*) ist die Säulenform, die aus mediterranen Parks und von Friedhöfen bekannt ist („Säulen-Zypresse“). Diese ist neben dem Olivenbaum eines der typischen Elemente, die das Bild des mediter-

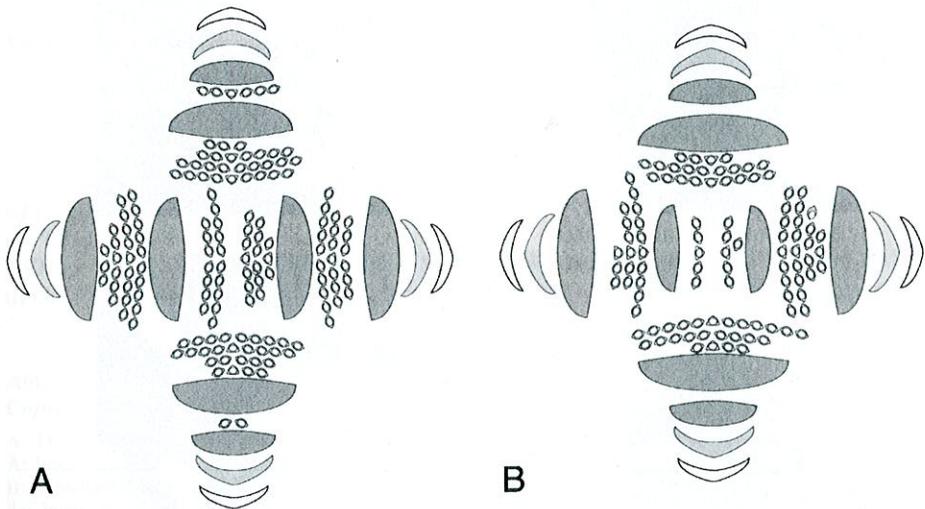


Abb. 22
Zapfendiagramme von *Cupressus duclouxiana*

A — Typ mit vier fertilen Paaren von Zapfenschuppen. B — Typ mit vier Paaren von Zapfenschuppen, von denen die unteren steril sind.

Fig. 22
Cone diagrams of *Cupressus duclouxiana*

A — With four fertile pairs of cone scales. B — With four pairs of cone scales, the lowermost pair being sterile.

ranen Raumes prägen. In der botanischen Systematik werden die Varietäten nach FARJON (1998) nicht anerkannt, im gärtnerischen Bereich wird die var. *sempervirens* als Cultivar 'Stricta' gehandelt. In den wärmebegünstigten Gegenden in Deutschland ist *Cupressus sempervirens* bedingt winterhart und wird in verschiedenen Botanischen Gärten im Freiland kultiviert. Die Mittelmeer-Zypresse ist die Typusart der Gattung *Cupressus*, wurde bereits von LINNÉ beschrieben und gilt gemeinhin als die typische *Cupressus*-Art.

Die Zapfen bestehen überwiegend aus sechs bis sieben Zapfenschuppenpaaren (Abb. 23A, B). Die Zapfenschuppen sind zur Blütezeit grün gefärbt, häufig mit einem dunkelbraunen Einschlag. Die Zapfenachse ist gegenüber den sonstigen untersuchten *Cupressus*-Arten weniger gestaucht. Ausgeprägte Übergangsblätter sind nicht ausgebildet, die letzten Schuppenblattpaare unterhalb des Zapfens sind nur unbedeutend vergrößert und entsprechen in Farbe und Form den vegetativen Schuppenblättern. Die unteren Zapfenschuppen sind steril oder tragen, verglichen mit den distal folgenden, eine geringe Anzahl von Samenanlagen. Das distal stehende Zapfenschuppenpaar ist meistens steril, die beiden Zapfenschuppen stoßen anders als bei den anderen untersuchten *Cupressus*-Arten in der Mitte auf breiter Linie aneinander (Abb. 23E). Nur in seltenen Fällen konnten auf dem distalen Zapfenschuppenpaar Samenanlagen gefunden werden (Abb. 23D). Die höchste Anzahl an Samenanlagen tritt auf den mittleren und unteren Zapfenschuppen auf, hier wurden Samenanlagen in bis zu vier Reihen beobachtet, seltener auch in fünf (Abb. 23A). Die höchste Anzahl von zehn Samenanlagen pro Reihe trat in der ersten Reihe auf. In der überwiegenden Zahl der Fälle nimmt die Anzahl der Samenanlagen pro Reihe auf einer Zapfenschuppen von innen nach außen ab. Die höchste Anzahl von Samenanlagen pro Zapfenschuppe betrug 24 (Abb. 23A), was über dem in der Literatur meistens genannten Wert von bis zu 20 (z. B. KRÜSSMANN 1983) liegt. Die Gesamtanzahl der Samenanlagen innerhalb eines blühenden, gut ausgebildeten Zapfens liegt zwischen 140 und 150. Die Samenanlagen sind zur Blütezeit zweikantig und tragen keine auffälligen Flügel, die reifen Samen sind schmal geflügelt. Die 2,5–3 cm

langen Zapfen sind kugelig oder länglich eiförmig, alle Zapfenschuppen verholzen bei der Reife.

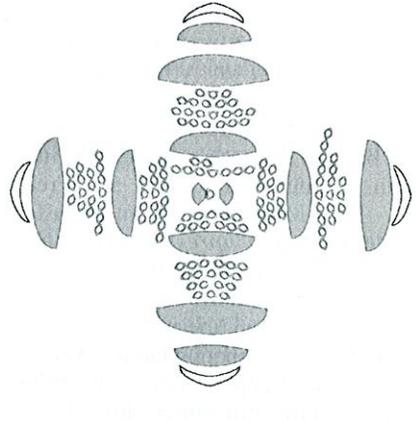
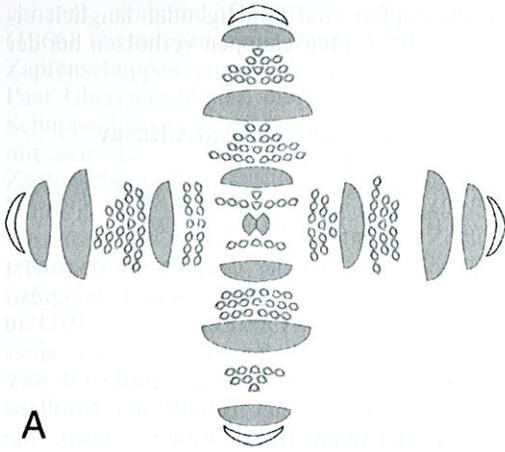
3.11 *Fokienia hodginsii* (DUNN) A. HENRY & H. H. THOMAS

Synonymie: *Cupressus hodginsii* DUNN, *Fokienia kawaii* HAYATA, *Fokienia maclurei* MERR.

Die einzige Art der Gattung wurde zuerst als *Cupressus* (sect. *Chamaecyparis*) *hodginsii* beschrieben (DUNN 1909) und bereits 1911 in eine eigene Gattung gestellt, die nach einer chinesischen Provinz benannt wurde (HENRY 1911). Sie ist verbreitet in Südchina, Nordlaos und Nordvietnam. Zwei weitere Arten, die später aufgrund von vegetativen Unterschieden (*F. maclurei*, MERRILL 1922) bzw. Abweichungen in der Samenmorphologie (*F. kawaii*, HAYATA 1917) beschrieben wurden, werden heute als Synonyme von *Fokienia hodginsii* betrachtet (vgl. HU 1951). Die Art ist in Deutschland nur bedingt winterhart, weswegen sie nur in Botanischen Gärten und in Sammlungen zu finden ist. Im Allgemeinen wird sie im Kalthaus überwintert (BG Bonn, BG Köln), manchmal aber auch im Freien gehalten [Palmengarten Frankfurt (Main)], wo sie allerdings ein niedriger Strauch bleibt.

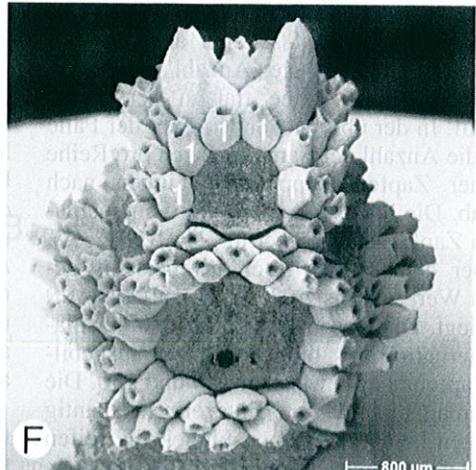
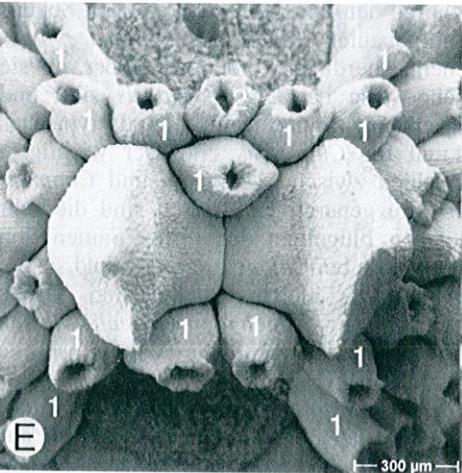
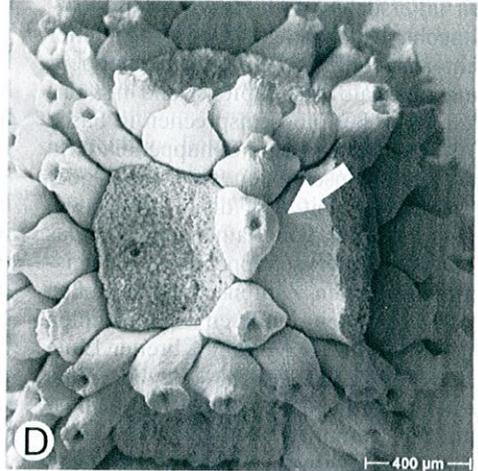
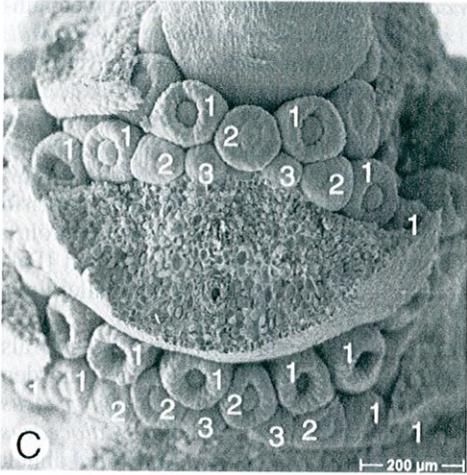
HENRY (1911) charakterisiert *Fokienia* als intermediär zwischen *Chamaecyparis* und den nordhemisphärischen Arten von *Libocedrus* (welche mittlerweile zur Gattung *Calocedrus* gestellt werden). Das Laub von *Fokienia* ähnelt stark den asiatischen Arten, während die Samenzapfen den kugeligen, aus peltaten Schuppen aufgebauten Zapfen von *Chamaecyparis* gleichen. Allerdings werden sie größer, als sie typischerweise bei *Chamaecyparis* sind und reifen erst im zweiten Jahr, was als typisches Merkmal für *Cupressus* gilt. Der wichtigste Unterschied zwischen *Fokienia* und *Chamaecyparis* im generativen Bereich sind die sehr ungleichen Flügel an den reifen Samen von *Fokienia* (wie bei *Calocedrus*), während sie bei *Chamaecyparis* gleich gestaltet sind. Größe und Gestalt der Samen bei *Fokienia* weisen allerdings eine beträchtliche Variationsbreite auf (vgl. HU 1951).

Die Samenzapfen stehen terminal an Kurztrieben, die bei den untersuchten Proben aus sechs bis acht Zapfenschuppenpaaren bestan-



A

B



E

F

Abb. 23

Cupressus sempervirens

A, B — Zapfendiagramme. A: Zapfen mit sieben Zapfenschuppenpaaren, oberes Zapfenschuppenpaar steril; B: Zapfen mit sechs Paaren von Zapfenschuppen, einer der oberen Zapfenschuppen fertil. C — Junges Stadium: gekennzeichnet sind die jeweils drei Reihen von Samenanlagen der abgebildeten Zapfenschuppen. D — Ansicht von oben. Eine der distalen Zapfenschuppen ist fertil. E — Die oberen Zapfenschuppen sind steril und stoßen zusammen. F — Zapfen aus E in Seitenansicht. Die Zapfenschuppen sind stark gewölbt, sodass die Zuordnung der Samenanlagen zu den einzelnen Schuppen außerordentlich schwer fällt.

Fig. 23

Cupressus sempervirens

A, B — Cone diagrams. A: cone with seven pairs of cone scales, the distal one being sterile; B: cone with six pairs of cone scales and one scale of the distal whorl being fertile. C — Young developmental stage, ovules numbered according to the rows to which the ovules belong. D — Top view, one scale of the distal whorl bears one ovule (arrow). E — Distal whorl sterile, scales touching each other. F — Same specimen as E in lateral view; due to the protrusion of the ventral side of the scales it is very difficult to detect the lateral margins of the scales and to confine the ovules to the appropriate scale.

den. Hinsichtlich ihrer Lage und Ausrichtung zur Gravitation entsprechen sie den Bedingungen bei *Chamaecyparis* und *Cupressus* (Abb. 24D). Im Botanischen Garten Düsseldorf, wo die Pflanze im Kalthaus überwintert wird, erscheinen die Betäubungstropfen von Anfang bis Ende November.

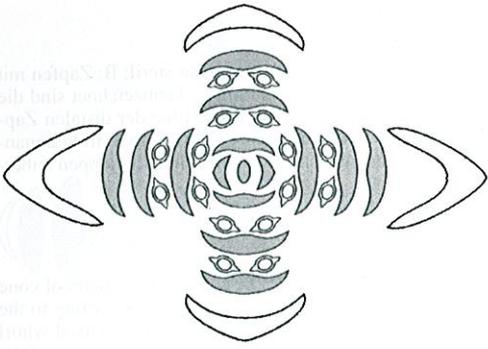
Die blühenden Zapfen bestehen aus sechs (Abb. 24C) bis sieben (Abb. 24A, B), laut Literaturangaben auch bis acht Zapfenschuppen. Das unterste Paar war bei den untersuchten Objekten jeweils steril, die mittleren Paare trugen jeweils zwei Samenanlagen, die oberen ein bis zwei Paare waren wiederum steril. Den Abschluss des Zapfens bildet ein mehr oder weniger differenziertes Achsenende, an dem sich zumeist ein weiteres Schuppenpaar abzugliedern beginnt (Abb. 24E, F). Auffällige Übergangsblätter sind nicht ausgebildet. Zur Blütezeit sind die Samenanlagen abgeflacht, haben eine große Mikropyle und bereits leicht angedeutete Flügel, die zu diesem Zeitpunkt noch gleich gestaltet sind. Letzteres veranlasste HENRY (1911) zu der Vermutung, dass die Flügel des reifen Samens von der Schuppe gebildet würden, was jedoch nicht der Fall ist.

In allen untersuchten Proben konnten weder ungerade Zahlen von Samenanlagen noch mehr als zwei Samenanlagen pro Schuppe gefunden werden und in der Literatur sind bisher ebenfalls keine höheren Zahlen angegeben. Junge Stadien vor der Blüte lagen zum Zeitpunkt der Untersuchungen nicht vor, doch scheinen diese hinsichtlich der Fragestellung der Anlegungsreihenfolge nicht von Belang. Die zwei pro Schuppe gebildeten Samenanlagen sollten nach

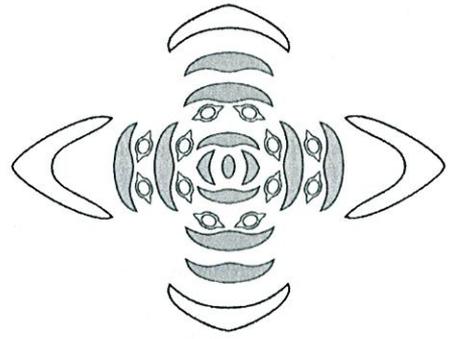
den bisher bei anderen Arten innerhalb der Cupressaceae beobachteten Bedingungen synchron angelegt werden. Die reifen Zapfen werden bis zu 2,5 cm dick und gleichen im Aufbau denen von *Chamaecyparis* mit dem Unterschied, dass sie distal zumeist mehr sterile Schuppenpaare besitzen und erst im zweiten Jahr reifen. Nach der Bestäubung verdicken und verholzen die Zapfenschuppen, werden schildförmig und besitzen auf dem Rücken eine nach unten gerichtete Spitze.

4 Diskussion

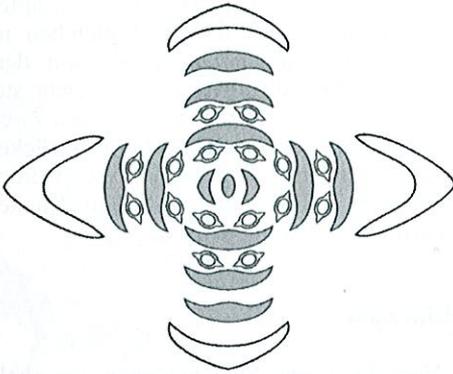
Die Verteilung der Samenanlagen innerhalb der Gattungen *Chamaecyparis* und *Cupressus* war bisher nicht Gegenstand ausführlicher Untersuchungen. Die Angaben in der Literatur sind fast immer irreführend, da der Eindruck vermittelt wird, dass die Anzahl der Samenanlagen auf allen Zapfenschuppen eines Zapfens identisch sei. Teilweise basieren die Angaben über Zahlen von Samenanlagen offenbar auf Zählungen entwickelter Samen und lassen die unter systematischen Gesichtspunkten interessantere Zahl angelegter Samenanlagen ebenso außer Acht wie deren genaue Anordnung. Anders lassen sich die Unterschiede zwischen den von uns gefundenen Zahlen und den Literaturangaben kaum erklären. Dies zeigt z. B. der unter 3.6 vollzogene Literaturvergleich für *Cupressus funebris*. Die höchste Angabe von sieben Samenanlagen pro Zapfenschuppe stammt bezeichnenderweise aus einer Arbeit, in der Schnittserien zur Untersuchung



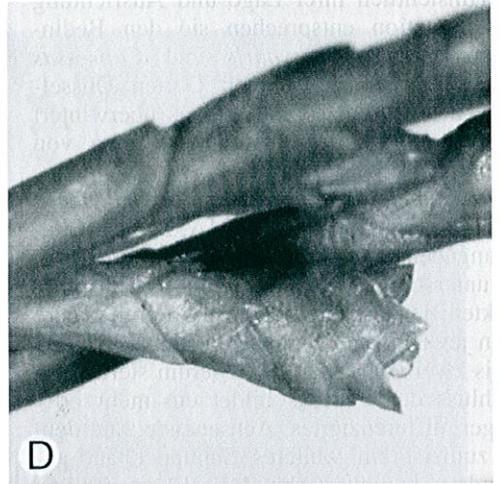
A



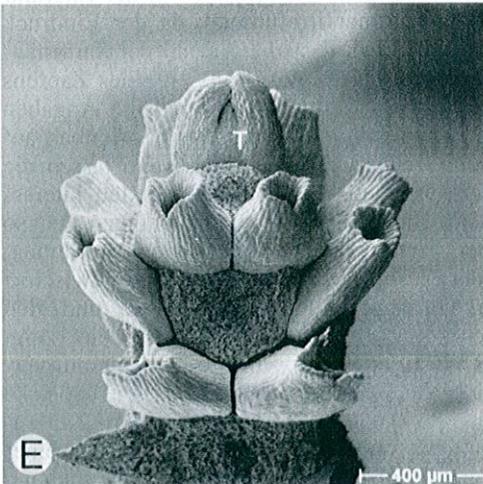
B



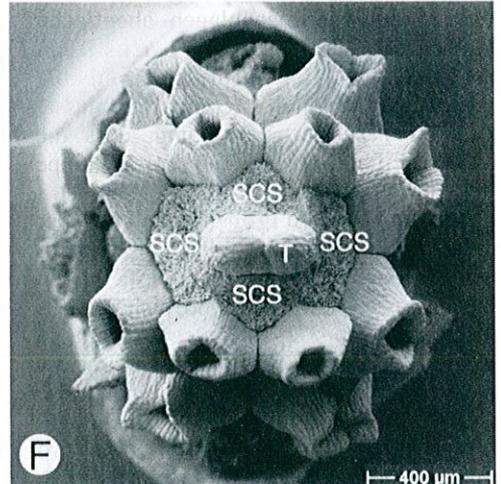
C



D



E



F

◀ Abb. 24

Fokienia hodginsii

A-C — Zapfendiagramme: A, B — Typen mit zwei sterilen, distalen Zapfenschuppenpaaren. C — Typ mit einem sterilen, distalen Zapfenschuppenpaar. D — Der Zapfen ist zur Blütezeit im Raum waagrecht bis leicht nach unten ausgerichtet. Die Bestäubungstropfen stehen daher ebenfalls in dieser Position. E, F — REM-Fotos eines Zapfens zur Blütezeit. Distal stehen hier zwei Paare steriler Zapfenschuppen (SCS) und ein Terminalstück (T), an dem Rudimente zweier weiterer Zapfenschuppen erkennbar sind.

Fig. 24

Fokienia hodginsii

A-C — Different diagrams: A, B — With two pairs of sterile scales at the distal end. C — With a single pair of sterile scales at the distal end. D — Cone at anthesis oriented horizontally or slightly bent downwards, pollination droplets visible. E, F — Cone at anthesis, distally with two pairs of sterile cone scales (SCS) and a terminal piece (T), scales removed. E: lateral view, F: top view

der Embryologie angefertigt wurden (KONAR & BANERJEE 1963). Auf den Mangel an Untersuchungen an blühenden Zapfen und die dadurch entstehenden Defizite in der Rekonstruktion der Evolution weisen unter anderem bereits HAGERUP (1933) und LI (1972) hin.

Auch die fast durchweg höhere Anzahl von Samenanlagen auf den mittleren Zapfenschuppen fand wie die bei jeder Art beobachtete ungleiche Verteilung der Samenanlagen im Zapfen nur geringe oder gar keine Beachtung. Einige Angaben basieren auf zu wenigen Zählungen, was angesichts der teilweise großen Variabilität problematisch ist. Letzteres gilt offensichtlich auch für einige auf begrenztem Material basierende Originalbeschreibungen (z. B. MATSUMURA 1901). Der außerordentlichen Variabilität innerhalb der Zapfen wurde bisher nicht genügend Aufmerksamkeit geschenkt, vielleicht weil eine so starke Variabilität innerhalb der besser untersuchten Angiospermen nicht zu finden ist. Um diese Variabilität von Zapfen einer Art aufzuzeigen, haben wir beispielhaft 156 Zapfen von *Cupressus nootkatensis* untersucht und alle gefundenen Typen als Zapfendiagramme dargestellt (Abb. 11–13). Hier konnten bereits bei dieser vergleichsweise wenigsamigen *Cupressus*-Art 42 verschiedene Typen gefunden werden. Die möglichen Varianten bei den vielksamigeren *Cupressus*-Arten steigen ins Vielfache. Allerdings wird das grundlegende Muster der Verteilungs- und Anlegungsfolge durch Variationen der Zahlenverhältnisse im Gegensatz zu wenigsamigen Zapfen kaum beeinträchtigt. So wünschenswert es wäre, einzelne Zapfendiagramme zu zeichnen, die als typisch für die verschiedenen Arten oder gar Gattungen stehen können, konnten wir

bei unseren Untersuchungen innerhalb der vielksamigen *Cupressus*-Arten keine Zapfen mit exakt identischer Verteilung finden. Die genaue Verteilung im Zapfen, insbesondere aber die Anlegungsreihenfolge bieten unserer Ansicht nach unverzichtbare Indizien für die verwandtschaftlichen Zusammenhänge. Berücksichtigt werden muss allerdings, anhand welchen Materials die Untersuchungen durchgeführt wurden, denn die Entwicklung und insbesondere die Fertilität der Samen kann bei kultivierten Exemplaren entscheidend geringer sein als an Material von Wildstandorten (vgl. LI 1972). Andererseits ist die Lebensfähigkeit von Samen auch am Wildstandort nicht immer hoch, wie OWENS & MOLDER (1975) bei *Cupressus nootkatensis* feststellen. Festzuhalten bleibt, dass keines der von uns untersuchten Objekte von einem Wildstandort stammt.

Des Weiteren war bisher die Anzahl der Reihen, in denen die Samenanlagen bei *Cupressus* stehen, noch nicht genügend bekannt. Bei vielksamigen Arten dieser Gattung wird die Mehrreihigkeit zwar regelmäßig erwähnt, nicht aber die Anzahl der Reihen. Auch bei *Cupressus funebris* stehen die Samenanlagen in zwei Reihen, was offensichtlich bisher nicht bekannt war und selbst bei *Cupressus nootkatensis* konnten wir einige Fälle mit Zweireihigkeit beobachten. In der Tat ist die Zuordnung der Samenanlagen zu den verschiedenen Reihen bei den sehr vielksamigen Arten unübersichtlich und daher kompliziert zu vollziehen, nicht zuletzt deshalb, weil es regelmäßig zum Ausfall von Samenanlagen während der gesamten Entwicklung bis zum reifen Samen kommen kann. Eine Zuordnung kann in den meisten Fällen, und bei den sehr vielksamigen Arten aus-

Tabelle 1

Merkmale der Morphogenese und Morphologie der Samenzapfen und Samen der Gattungen *Cupressus*, *Chamaecyparis* und *Fokienia*

Tab. 1: Features of morphogenesis and morphology of seed cones and seeds of the genera *Cupressus*, *Chamaecyparis* and *Fokienia*

	<i>Cupressus</i>	<i>Chamaecyparis</i>	<i>Fokienia</i>
Terminalstück	nie vorhanden	immer vorhanden	immer vorhanden
steriles Paar von Zapfenschuppen am distalen Zapfeneende	vorhanden oder nicht vorhanden, nie mehr als ein Paar	immer vorhanden, mindestens ein Paar	immer vorhanden, mindestens ein Paar
fertile Zapfenschuppen am distalen Zapfeneende	in jeder Art auftretend	niemals vorhanden	niemals vorhanden
Anzahl der Samenanlagen pro fertiler Zapfenschuppe	1–28 (und mehr)	(1–)2–8	(1–)2
Anlegungsreihenfolge der Samenanlagen bei mehr als 2 Samenanlagen	zentripetal	zentripetal, aber scheinbar zentrifugal*	–
Anordnung der Samenanlagen auf der Zapfenschuppe	einreihig bis mehrreihig innerhalb jeder Art auftretend	einreihig oder scheinbar einreihig*	einreihig
mediane Samenanlage	regelmäßig vorhanden	nicht vorhanden*	nicht vorhanden
Reife der Samen bzw. Zapfen	im Jahr nach der Blüte	im Jahr der Blüte	im Jahr nach der Blüte
Morphologie der Samen	mit oder ohne deutliche, aber immer gleich gestaltete Flügel	mit deutlichen, gleich gestalteten Flügeln	mit deutlichen, verschieden gestalteten Flügeln
Bestäubungstropfen	Bestäubungstropfen benachbarter Samenanlagen können zu einem gemeinsamen Tropfen zusammenfließen	Vereinigung von Bestäubungstropfen kommt nicht vor	Vereinigung von Bestäubungstropfen kommt nicht vor

	<i>Cupressus</i>	<i>Chamaecyparis</i>	<i>Fokienia</i>
terminal piece	never present	always present	always present
sterile pair of cone scales at the distal end of the cone	present or absent, never more than one pair	always present, at least one pair	always present, at least one pair
fertile cone scales at the distal end	occurring in each species	always absent	always absent
number of ovules per fertile cone scale	1–28 (and more)	(1–)2–8	(1–)2
order of development of the ovules if more than 2	centripetal	centripetal but seemingly centrifugal*	–
arrangement of ovules per cone scale	one to more rows within each species	in one row or seemingly in one row*	in one row

Tabelle 1 (Fortsetzung)

	<i>Cupressus</i>	<i>Chamaecyparis</i>	<i>Fokienia</i>
median ovule per cone scale	common	absent*	absent
maturity of the seeds respectively cones	in the year after pollination	in the year of pollination	in the year after pollination
morphology of seeds	with or without distinct, but always evenly developed wings	with distinct, evenly developed wings	with distinct, unevenly developed wings
pollination drops	neighbouring ovules may form a fused pollination drop	fusion of pollination drops does not occur	fusion of pollination drops does not occur

* mit seltener Ausnahme bei *Chamaecyparis obtusa* und dann häufig nur während der frühen Morphogenese sichtbar/ except sometimes in *Chamaecyparis obtusa*, and then often only visible in early stages of the morphogenesis

schließlich durch die genaue Abbildung der Zapfen mittels REM und der danach folgenden Untersuchung der Ansatzstellen der herausgebrochenen Samenanlagen erfolgen.

Die Anlegungsreihenfolge der Samenanlagen auf einer Schuppe wurde bisher ebenfalls nicht eingehend untersucht. Zwar zeigen z. B. die vorliegenden Untersuchungen bei *Callitris* (TAKASO & TOMLINSON 1989a) sowie *Sequoiadendron* und *Sequoia* (TAKASO & TOMLINSON 1992), dass die Samenanlagen der Cupressaceae nicht etwa regellos auf den Zapfenschuppen erscheinen, für die von uns untersuchten Gattungen standen jedoch solche REM-Analysen noch aus und gerade *Cupressus* mit seinen vielen Samenanlagen ist hier als möglicherweise ursprünglicher Typ von besonderer Bedeutung. Die Analyse der Anlegungsreihenfolge bei solchen Arten ist allerdings außerordentlich kompliziert. Verschiedene Ursachen erschweren das Erkennen der Entwicklungsreihenfolge:

1. Die Entwicklungsfolge der Samenanlagen auf den Schuppen erfolgt in einem sehr kurzen Zeitraum. Kleinere, interne Störungen bei Samenanlagen führen zu Verzögerungen in der Entwicklung, auch ohne dass die Samenanlage fehlschlägt. Diese Verzögerung ist an den Samenanlagen aber ebensowenig zu erkennen wie das mögliche nachfolgende Fehlschlagen.

2. Ein Fehlschlagen von Samenanlagen kann zu jeder Zeit der Entwicklung erfolgen und führt zu Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Samenanlagen. Frei gewordener Platz wird von benachbarten Samenanlagen eingenommen, wodurch eine optische Störung in den Reihen erfolgt.
3. An den Stellen, an denen mehr Platz vorhanden ist, können sich Samenanlagen bedeutend schneller entwickeln und auch größer werden, als dort, wo sie in dichten Packungen vorkommen. Dies tritt besonders im terminalen Bereich von *Cupressus*-Zapfen zutage. Hier entstehen freie Bereiche, wodurch dann die mediane Samenanlage der nach unten folgenden Zapfenschuppen bedeutend mehr Platz hat als die benachbarten Samenanlagen der gleichen Reihe. Der Größenunterschied kann bis zum blühenden Zapfen erhalten bleiben, was zu der von uns als irrig betrachteten Annahme verleiten kann, dass die Samenanlagen bei *Cupressus sempervirens* von innen nach außen (zentrifugal) angelegt werden (vgl. BAILLON 1861).
4. Die dicht gepackten Samenanlagen bedrängen sich nicht nur untereinander, sondern werden auch von den eigenen und den darüber liegenden Zapfenschuppen im Wachstum behindert, sodass es zu deutlicher Entwicklungsverzögerung bis zum Ausfall dieser Samenanlagen kommen kann.

5. Wegen der zahlreichen und zu verschiedenen Zeitpunkten in der Ontogenese beginnenden Varianten der Zapfenmorphologie sind morphogenetische Studien schwierig. Nur wenn das Endstadium – wie in der Regel bei Angiospermen – einheitlich ist, können verschiedene Entwicklungsstadien problemlos zu einer Ontogenese zusammengesetzt werden. Eine intensive Untersuchung einer großen Anzahl von jungen Stadien der Zapfenentwicklung ist daher unverzichtbar.

Bei der Gattung *Chamaecyparis*, die nach der hier vorgeschlagenen Umgrenzung die fünf Arten *Ch. lawsoniana*, *Ch. thyoides*, *Ch. formosensis*, *Ch. obtusa*, und *Ch. pisifera* umfasst, werden die Zapfen aus vier bis sieben Paaren von Zapfenschuppenpaaren gebildet, die höchste Anzahl tritt bei *Ch. formosensis* auf.

Den Zapfenschuppen gehen vielfach Übergangsblätter voraus, die immer steril sind, in Farbe und Form aber zwischen den Schuppenblättern und den Zapfenschuppen vermitteln. Die Samenanlagen werden in den Achseln der Zapfenschuppen angelegt. Die Anzahl der Samenanlagen pro Zapfenschuppe reicht innerhalb der Gattung *Chamaecyparis* von durchgehend zwei bei *Chamaecyparis pisifera* und *Chamaecyparis thyoides* bis hin zu sechs bis acht bei *Chamaecyparis formosensis*. Die untersten Zapfenschuppen sind häufiger steril oder tragen nur eine geringe Anzahl von Samenanlagen. Die höchste Anzahl von Samenanlagen pro Zapfenschuppe wird bei den mehrsamigen Arten im mittleren Bereich des Zapfens erreicht, während auf den obersten, fertilen Zapfenschuppen sich wiederum fast immer nur zwei Samenanlagen finden. Die Zapfenschuppen tragen überwiegend eine gerade Anzahl von Samenanlagen, die symmetrisch zur Medianebene angeordnet sind. Bei Arten mit mehr als zwei Samenanlagen pro Zapfenschuppe ist während der Ontogenese deutlich zu beobachten, dass die inneren Samenanlagen zuerst angelegt werden. Die außen liegenden folgen synchron Schritt für Schritt den weiter innen liegenden. Dieses stimmt gut mit den Beobachtungen von LI (1972) überein, der das Erscheinen des Bestäubungstropfen bei *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* und

Chamaecyparis formosensis pro Zapfenschuppe von innen nach außen beobachtete. Innerhalb des Zapfens werden die Samenanlagen von proximal nach distal angelegt, d. h. die Samenanlagen auf den untersten fertilen Schuppen erscheinen zuerst, die auf den obersten zuletzt. Die Anlegung der fünften und sechsten Samenanlagen von *Ch. lawsoniana* und *Ch. obtusa* konnte bei unseren Untersuchungen nicht anhand junger Stadien verfolgt werden, doch dürften sie gleichzeitig im Anschluss an die dritte und vierte beginnen, was durch die Aufblühfolge gestützt wird (LI 1972). Auf solchen Zapfenschuppen, die bei *Ch. formosensis* und *Ch. lawsoniana* zu finden sind, sind ungerade Zahlen von Samenanlagen pro Schuppe nur durch das Fehlschlagen einzelner Samenanlagen begründet, welches überwiegend im Bereich der zuletzt angelegten, randlichen Samenanlagen beobachtet werden kann. Dies dürfte durch Platzmangel begründet sein. LI (1972) geht auf das von ihm gelegentlich beobachtete Auftreten ungerader Zahlen nicht näher ein.

Nach dem bisher Geschilderten liegt also zunächst die Annahme einer zentrifugalen Anlegung der Samenanlagen innerhalb einer Reihe nahe. Eine solche Anlegungsreihenfolge wäre allerdings einzigartig unter den Cupressaceae. Sowohl bei den bisher publizierten Untersuchungen an *Sequoia*, *Sequoiadendron* und *Metasequoia* (TAKASO & TOMLINSON 1992) sowie *Callitris* (TAKASO & TOMLINSON 1989a) und *Cryptomeria* (TAKASO & TOMLINSON 1989b), als auch bei den von uns anhand junger Entwicklungsstadien untersuchten Gattungen *Cupressus*, *Tetraclinis*, *Thuja*, und *Thujaopsis* (eigene Untersuchungen, unpubl.) erfolgt die Anlegung von außen nach innen (zentripetal). Beobachtungen, dass sich die mittlere Samenanlage bei *Thuja plicata* (OWENS & MOLDER 1980) und *Cupressus nootkatensis* (OWENS et al. 1980) schneller entwickelt, treffen nach unseren Untersuchungen nicht zu. Eine Sonderstellung der Gattung *Chamaecyparis* sollte also verwundern. Betrachtet man aber nun die Umstände bei *Chamaecyparis obtusa*, treten hier Samenanlagen auch bauplanmäßig median auf. Hierbei handelt es sich jeweils um eine einzelne, zum Blühzeitpunkt vor den beiden zuerst angelegten Samenanlagen stehende. Untersuchungen von

jungen Stadien zeigen die Anlegungsreihenfolge: Zunächst wird das innere Paar von Samenanlagen einer Zapfenschuppe angelegt. Dann folgt ein weiteres Paar, das die zuerst gebildeten einschließt. Erst dann wird eine unpaare Samenanlage in der Medianebene gebildet.

Diese Anlegungsreihenfolge ist ungewöhnlich, da sie einerseits mit der später angelegten Samenanlage Anklänge an das sonst offenbar für die Cupressaceen mit Ausnahme von *Chamaecyparis* typische zentripetale Anlegungsmuster zeigt, andererseits dieses Muster aber gerade zu Beginn der Entwicklung durch eine zentrifugale Entwicklung gestört scheint. Betrachtet man hingegen das zuerst angelegte Samenanlagenpaar und die mediane Samenanlage als erste Reihe und jedes weitere Paar als eigene Reihe, so ist dieser Widerspruch aufgehoben. Das mediane Samenanlagen-Primordium entwickelt sich vielfach nicht sehr weit und schlägt zu einem frühen Zeitpunkt fehl. Da auch bei Untersuchungen anderer Gattungen die erste Reihe die am stärksten entwickelte ist, in der die meisten Samenanlagen gebildet werden, liegt es nahe anzunehmen, dass die beobachtete mediane Samenanlage der ersten Reihe zuzuordnen ist. Folgt man dieser Hypothese von einer Mehrreihigkeit bei *Chamaecyparis* wäre zu erwarten, dass auch bei den anderen *Chamaecyparis*-Arten in seltenen Einzelfällen ein medianes Primordium zu finden ist, selbst wenn dies von uns nie beobachtet werden konnte.

Das Zapfenende besteht bei *Chamaecyparis* immer aus einem Paar steriler Zapfenschuppen und einem deutlich ausgebildeten Terminalstück, an dem sich vielfach ein weiteres Paar von Zapfenschuppen abzugliedern beginnt. Auch wenn wir bei jungen Stadien und dem blühenden Zapfen von *Chamaecyparis formosensis* meist nur ein sehr schwach ausgebildetes Terminalstück beobachten konnten, scheint dieses bei der Reife noch heranzuwachsen, denn die bei LI (1972) abgebildeten reifen Zapfen weisen ein solches Terminalstück auf und darüberhinaus wächst der Zapfen nach Berichten von LI (1972) von *Chamaecyparis formosensis* gelegentlich durch. Dies stellt unseres Wissens nach den einzigen Fall einer Proliferation innerhalb der Cupressaceae s. str. dar, während es bei den taxodioiden Cupressa-

ceae häufig zu beobachten ist (z. B. *Cryptomeria*, *Cunninghamia*). Es kann als ursprüngliches Merkmal gelten und auf die ursprüngliche Anordnung der Samenanlagen in lockeren Seitenzweigen hindeuten.

Anhand der Untersuchungen weist *Chamaecyparis formosensis* aufgrund der höchsten Anzahl von Zapfenschuppen und Samenanlagen pro Zapfenschuppe sowie des gelegentlichen Durchwachsens des Zapfens den ursprünglichsten Zapfenbau innerhalb der Gattung *Chamaecyparis* auf. Die nach unserer Hypothese zentripetale Anlegung der Samenanlagen, die in mehreren Reihen stehen, lässt die Annahme eines gemeinsamen Vorfahren mit *Cupressus* zu.

In den jüngst veröffentlichten Stammbäumen (GADEK et al. 2000) ist *Fokienia* eine Schwestergruppe zu *Chamaecyparis*. Allerdings sind in der Analyse nur *Chamaecyparis lawsoniana* und *Chamaecyparis obtusa* enthalten. Ob *Fokienia* in einem Schwestergruppenverhältnis zu *Chamaecyparis* steht oder irgendwo innerhalb von *Chamaecyparis* inseriert ist, wie die Untersuchungen von ALVIN et al. (1982) suggerieren, kann nur mittels einer Analyse mit allen fünf *Chamaecyparis*-Arten festgestellt werden. Sicher scheint dagegen, dass *Fokienia* weiter von *Cupressus* entfernt steht. Dafür sprechen sowohl die genetischen Stammbäume als auch die hier vorgelegten Befunde der Zapfenmorphologie.

Die Gattung *Cupressus* umfasst mehr oder weniger 15 Arten (vgl. z. B. LITTLE 1970; MITCHELL 1972; SILBA 1981, 1983; FARJON 1998), die in Nordamerika (besonders im südwestlichen Bereich; das Areal von *C. lusitanica* reicht bis nach Honduras), der Mittelmeerregion, dem Mittleren Osten, Himalaya und Westchina (FARJON 1998) verbreitet sind.

ECKENWALDER (1976) hebt die Ursprünglichkeit der Gattung wegen der hohen Samenanzahl und der Größe der Zapfen innerhalb der Cupressaceae s. str. hervor und vermutet in ihr den Vorfahren der anderen Gattungen innerhalb dieser Gruppe. Er stellt die Gattung daher in die Nähe der taxodioiden Cupressaceae, hier besonders wegen der Ähnlichkeit der Zapfen in die Nähe der *Sequoia*-Gruppe. Andererseits betont er den Umstand, dass sich *Cupressus* zusammen mit *Juniperus* und *Callitris* noch in

einem Stadium des evolutionären Differenzierungsprozesses befindet wegen der bei ihnen häufig auftretenden Hybridisierungen. Auch innerhalb der bisher veröffentlichten genetischen Stammbäume steht *Cupressus* nicht an der Basis der Cupressaceae s. str.

Bei allen untersuchten Zapfen der *Cupressus*-Arten konnte eine mehrreihige Anlage der Samenanlagen beobachtet werden. Die Zapfen weisen in keinem Fall ein ausgeprägtes Terminalstück auf. Der Vegetationskegel wird durch die Bildung der distalen Zapfenschuppen bereits bis zum Zeitpunkt der Blüte fast vollständig aufgebraucht. Sind die distalen Zapfenschuppen steril, sind sie nur schwach entwickelt und nehmen nicht immer am Aufbau des reifen Zapfens teil. Bei allen untersuchten Arten traten fertile Zapfenschuppen auch distal auf. Bei *Cupressus arizonica* und *Cupressus duclouxiana* war dies ausschließlich der Fall, die distalen Zapfenschuppen sind hier kräftig ausgebildet und bilden breite Endschuppen im reifen Zapfen (Abb. 20B).

Die Samenanlagen der ersten Reihe werden stets in zentripetaler Folge angelegt. Für die folgenden Reihen ist dies aus den oben genannten Gründen nicht immer eindeutig erkennbar, was ebenfalls bei *Sequoiadendron* beobachtet wurde (TAKASO & TOMLINSON 1992). Wir gehen aber davon aus, dass die Anlegungsreihenfolge auch in diesen Reihen zentripetal ist. Zum einen konnte dies an einigen Reihen beobachtet werden, zum anderen ist ein gegenläufiger Wechsel von Reihe zu Reihe unwahrscheinlich. Eine zentripetale Anlegungsreihenfolge in der zweiten und dritten Reihe ist außerdem bei der südhemisphärischen Gattung *Callitris* nachgewiesen (TAKASO & TOMLINSON 1989a) und liegt für die zweite Reihe nach ersten Untersuchungen ebenso bei *Fitzroya* vor (JAGEL, unpubl.). Andere Gattungen können in dieser Frage offenbar keinen Aufschluss liefern. Bei *Thujopsis* konnten wir in der zweiten Reihe nur zwei Samenanlagen finden, weswegen dort nicht auf eine Anlegungsrichtung geschlossen werden kann. Nach PROPACH-GIESELER (1936) treten aber in seltenen Fällen auch sechs bis sieben Samenanlagen pro Zapfenschuppe auf. Erste Untersuchungen an blühendem Material der südhemisphärischen Gattung *Widdringtonia* lassen das Auftreten einer zweiten Reihe mög-

lich erscheinen, aber auch hier dürften zu wenige Samenanlagen auftreten, als das auf eine Anlegungsrichtung geschlossen werden kann. Bei *Sequoia* treten entgegen früherer Annahme gelegentlich zwei Samenanlagen in der zweiten Reihe auf und bei *Metasequoia* scheint dies ebenso möglich (TAKASO & TOMLINSON 1992). Bei allen weiteren Gattungen der Cupressaceae s. l. tritt nach unserer Kenntnis keine zweite Reihe von Samenanlagen auf.

Innerhalb einer Reihe treten bei *Cupressus* die Samenanlagen in gerader Zahl symmetrisch zur Medianebene auf, oder es wird als letztes eine mediane Samenanlage gebildet. Beide Fälle sind auch in den aufeinanderfolgenden Reihen einer Zapfenschuppe anzutreffen. Reduktionen innerhalb der Reihen treten überwiegend an der Rändern auf, was durch Platzmangel begründet werden kann. Des Weiteren fehlt häufiger die mediane Samenanlage einer Reihe. Hier gehen wir davon aus, dass die anfänglich gebildete, langgezogene meristematische Zone in gleichmäßige Portionen aufgeteilt wird. Bleibt dabei für die mediane Samenanlagen nicht genügend meristematisches Gewebe übrig, wird diese nicht gebildet oder schlägt in einem frühen Entwicklungsstadium fehl. Reicht das meristematische Gewebe nur zur Bildung einer Samenanlage, kommt es zur Ausbildung einer einzelnen medianen Samenanlage. In einigen Ausnahmefällen scheint der meristematische Bereich zu groß für eine und zu klein für zwei Samenanlagen zu sein. Hier treten dann kongenital verwachsenen Samenanlagen auf, wie sie bei *Cupressus nootkatensis* beobachtet werden konnten (Abb. 8D, 10C) und auch z. B. bei *Platycladus orientalis* nachgewiesen wurden (JAGEL & STÜTZEL, unpubl.).

Geht man davon aus, dass der ursprüngliche *Cupressus*-Zapfen zahlreiche Zapfenschuppen mit einer hohen Anzahl von Samenanlagen besaß, stellt der Zapfen von *Cupressus sempervirens* den ursprünglichsten Typ der hier untersuchten Arten dar. Es treten noch sechs bis sieben Paare von Zapfenschuppen auf, bei denen bis zu 24 (und wahrscheinlich noch mehr) Samenanlagen in bis zu fünf Reihen pro Zapfenschuppe stehen. Diese hohe Anzahl von Samenanlagen pro Zapfenschuppen wird allerdings von *Cupressus duclouxiana* bei unseren Zählungen mit 28 noch übertroffen. Mit ab-

nehmender Zapfenschuppen-, Reihen- und Samenanzahl kann eine Entwicklungsreihe über *Cupressus duclouxiana* und *Cupressus arizonica* zu *Cupressus bakeri*, *Cupressus funebris* und *Cupressus nootkatensis* konstruiert werden. Nach den vorliegenden genetischen Stammbäumen sind sowohl die *Cupressus*-Arten der Neuen als auch der Alten Welt monophyletisch. Hiernach weisen die amerikanischen Arten mit *Cupressus arizonica* vergleichsweise ursprüngliche Zapfen auf, während mit *Cupressus nootkatensis* der am stärksten reduzierte Zapfen aller *Cupressus*-Arten überhaupt vorliegt. Hier bestehen die Zapfen zwar noch aus zwei bis drei Paaren Zapfenschuppen, die Anzahl der Samenanlagen wurde aber stark reduziert, sodass im Extremfall Zapfen mit nur einem fertilen Zapfenschuppenpaar auftreten (Abb. 11N, O, 13F, K, L). Die Samenanlagen stehen auf den Zapfenschuppen meist in einer einzigen Reihe und nur noch selten wird eine zweite Reihe ausgebildet. Die Seltenheit des Auftretens dürfte der Grund sein, warum eine zweite Reihe oder mehr als drei Samenanlagen hier erstmals nachgewiesen wurden. Die Entwicklungsreihen gehen mit einer zunehmenden Stauchung der Zapfenachse einher. SILBA (1981) geht von *Cupressus sempervirens* als Ursprung aller *Cupressus*-Zapfen aus. Nach ihm gibt es hiervon ausgehend verschiedene Linien, die zum einen die amerikanischen Arten und in mehreren weiteren Linien die Arten der Alten Welt enthalten.

Darüberhinaus ist innerhalb der Gattung und auch einzelner Arten die Reduktion der distalen, sterilen Zapfenschuppen zu beobachten, die nicht immer einher geht mit der oben angegebenen Entwicklungsreihe. Die Samenanlagen der Zapfenschuppen eines Zapfenschuppenquirls sowie auch aufeinanderfolgender Zapfenschuppenpaare rücken dadurch näher zusammen. Dies kann dazu führen, dass die Bestäubungstropfen in Bereichen, in denen die Samenanlagen besonders dicht stehen, zu einem einheitlichen, großen Tropfen zusammenfließen (Abb. 10F). Die auf diese Weise zu einer Bestäubungseinheit zusammengefassten Samenanlagen stellen nicht unbedingt eine ontogenetische Einheit dar, sondern können sogar aufeinanderfolgenden Wirteln angehören (Abb. 21F). Dieses tritt bei der Gattung *Chamaecyparis* aus geometrischen Gründen nicht

auf (Abb. 7D). Dass dies eine treibende Kraft der Evolution gewesen sein könnte, zeigt auch das relativ häufige Auftreten der Typen von *Cupressus nootkatensis*-Zapfen mit jeweils drei Samenanlagen auf den beiden distalen Zapfenschuppen. Bei einer solchen Anordnung (Abb. 9B, 11N) stehen sechs Samenanlagen so zusammen, dass die Bildung fusionierter Bestäubungstropfen ebenfalls möglich ist. Dieses Zapfendiagramm ist trotz der geringen Samenanlagenanzahl sehr viel häufiger gefunden worden, als andere Zapfendiagramme mit mehr Samen auf verschiedenen Zapfenschuppenquirlen, die nicht den fünf Haupttypen (Abb. 11A–E) entsprechen. Ein experimenteller Nachweis, ob und welche reproduktionsbiologische Bedeutung die Bildung fusionierter Bestäubungstropfen hat, dürfte jedoch schwierig sein.

Cupressus nootkatensis weist alle genannten Merkmale der Gattung *Cupressus* auf und kann daher auch aufgrund der Morphologie und Morphogenese des Zapfens eindeutig von der Gattung *Chamaecyparis* unterschieden werden.

Literatur

- ALVIN, K. L.; DALBY, D. H. & OLADELE, F. A. 1982: Numerical analysis of circular characters in Cupressaceae: 379–396. – In: D. F. CUTLER, K. L. ALVIN & C. E. PRICE, The plant cuticle. – London u. a. (Linnean Soc. Symp. Ser. 10).
- BAILLON, D. H. 1861: Recherches organogéniques sur la fleur femelle des conifères. – Adansonia 1: 1–16 + pls.
- BEAN, W. J. 1920: New and noteworthy plants. The Formosan Redwood – Gard. Chron., Ser. 3 68: 213.
- BRUNSFELD, S. J.; SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E.; GADEK, P. A.; QUINN, C. J.; STRENGE, D. D. & RANKER, T. A. 1994: Phylogenetic relationships among the genera of Taxodiaceae and Cupressaceae: Evidence from *rbcL* sequences. – Syst. Bot. 19(2): 253–262.
- DALLIMORE, W. 1931: The Cypresses. – Empire forestry J. 10: 37–47.
- DALLIMORE, W. & JACKSON, A. B. 1966: A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. – London.
- DUNN, S. T. 1909: A botanical expedition to Central Fokien. – J. Linn. Soc. 38: 350–373.

- ECKENWALDER, J. E. 1976: Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: a proposed merger. – *Modroño* (San Francisco) **23**: 237–256.
- FARJON, A. 1998: World checklist and bibliography of conifers. – Kew.
- GADEK, P. A. & QUINN, C. J. 1985: Biflavones of the subfamily of Cupressoideae. – *Photochemistry* **24**: 267–272.
- GADEK, P. A. & QUINN, C. J. 1987: Biflavones and affinities of *Cupressus funebris*. – *Photochemistry* **26**: 2551–2552.
- GADEK, P. A.; ALPERS, D. L.; HESLEWOOD, M. M. & QUINN, C. J. 2000: Relationships within Cupressaceae sensu lato: a combined morphological and molecular approach. – *Amer. J. Bot.* **87**(7): 1044–1057.
- HAGERUP, O. 1933: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. – *Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Med.* **10**(7): 1–82.
- HART, J. A. 1987: A cladistic analysis of Conifers: Preliminary results. – *J. Arnold. Arbor.* **68**(3): 269–304.
- HART, J. A. & PRICE, R. A. 1990: The genera of Cupressaceae (including Taxodiaceae) in the southeastern United States. – *J. Arnold Arbor.* **71**: 275–322.
- HAYATA, B. 1917: Some Conifers from Tonkin and Yunnan. – *Bot. Mag. (Tokyo)* **31**: 113–119.
- HENRY, A. 1911: New or noteworthy plants. A new genus of Coniferae. – *Gard. Chron.*, ser. 3 **49**: 66–68.
- HENRY, A. 1912: New or noteworthy plants. The giant cypress of Formosa. – *Gard. Chron.*, ser. 3 **51**: 53–54.
- HU, S.-Y. 1951: Notes on the Flora of China, I. – *J. Arnold Arbor.* **32**: 390–402 + 1 pl.
- KONAR, R. N. & BANERJEE, S. K. 1963: The morphology and embryology of *Cupressus funebris* ENDL. – *Phytomorphology* **13**: 321–338.
- KRÜSSMANN, G. 1983: *Handbuch der Nadelgehölze*. – Berlin, Hamburg.
- LI, H.-L. 1953: A reclassification of *Libocedrus* and Cupressaceae. – *J. Arnold Arbor.* **34**: 17–34 + pl.
- LI, S.-J. 1972: The female reproductive organs of *Chamaecyparis*. – *Taiwania* **17**: 27–39.
- LITTLE, D. P. L. H. 2000: Phylogenetic relationship and monophyly of *Cupressus* und *Chamaecyparis* (Cupressaceae): molecular and organismal evidence. – *Amer. J. Bot.* **87**(6): 139 (Abstract 408).
- LITTLE, E. L. 1970: Names of the New World Cyresses (*Cupressus*). – *Phytologia* **20**(7): 429–445.
- MATSUMURA, J. 1901: On Coniferae of Loochoo and Formosa. – *Bot. Mag. (Tokyo)* **15**: 137–141.
- MEHRA, P. N. & SIRCAR, M. K. 1949: The structure and development of the female and male gametophytes in *Cupressus funebris*. – *Proc. Nat. Inst. Sci. India* **15B**: 15–23.
- MERRILL, E. D. 1922: Notes on the Flora of South-eastern China. – *Philippine J. Sci.* **21**: 492.
- MITCHELL, A. F. 1972: Conifers in the British Isles. A descriptive Handbook. – Forestry Comm. Booklet **33**. – London.
- OWENS, J. N. & MOLDER, M. 1974: Cone initiation and development before dormancy in yellow cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*). – *Canad. J. Bot.* **52**: 2075–2084.
- OWENS, J. N. & MOLDER, M. 1975: Pollination, female gametophyte, and embryo and seed development in yellow cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*). – *Canad. J. Bot.* **53**: 186–199.
- OWENS, J. N. & MOLDER, M. 1980: Sexual reproduction in western red cedar (*Thuja plicata*). – *Canad. J. Bot.* **58**(9): 1376–1393.
- OWENS, J. N.; SIMPSON, S. J. & MOLDER, M. 1980: The pollination mechanism in yellow cypress (*Chamaecyparis nootkatensis*). – *Canad. J. Forest. Res.* **10**: 564–572.
- PAGE, C. N. 1990: Gymnosperms: 279–391. – In: K. KUBITZKY, (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. I. – Berlin u. a.
- PILGER, R. 1926: Coniferae: 121–166, 199–403. – In: A. ENGLER (Hrsg.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen*. – Leipzig (unveränderter Nachdruck 1960).
- PROPACH-GIESELER, CH. 1936: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blütenzapfen der Cupressaceen. – In: M. HIRMER, *Die Blüten der Coniferen*, Teil II. – *Biblioth. Bot.* **114**(2): 1–56 + 13 Taf.
- SILBA, J. 1981: Revised generic concepts of *Cupressus* L. (Cupressaceae). – *Phytologia* **49**: 390–399.
- SILBA, J. 1983: Addendum to a revision of *Cupressus* L. (Cupressaceae). – *Phytologia* **52**: 349–361.
- SILBA, J. 1988: A new species of *Cupressus* L. from Tibet (Cupressaceae). – *Phytologia* **65**(5): 333–336.
- STAPF, O. 1924: *Cupressus duclouxiana*. – *Curtis's Bot. Mag.* **150**: Tab. 9049.
- TAKASO, T. & TOMLINSON, P. B. 1989a: Cone and ovule development in *Callitris* (Cupressaceae-Callitroideae). – *Bot. Gaz.* **150**(4): 378–380.
- TAKASO, T. & TOMLINSON, P. B. 1989b: Aspects of cone and ovule ontogeny in *Cryptomeria* (Taxodiaceae). – *Amer. J. Bot.* **76**(5): 692–705.
- TAKASO, T. & TOMLINSON, P. B. 1992: Seed cone and ovule ontogeny in *Metasequoia*, *Sequoia* and *Sequoiadendron* (Taxodiaceae – Coniferales). – *Bot. J. Linn. Soc.* **109**: 15–37.

THROWER, D. L. 1988: Hong Kong Trees. Omnibus Volume. Ed.: Urban Council Hong Kong. – Hong Kong: 438 S.

TYLOR 1976: *Chamaecyparis nootkatensis* (D.DON) SPACH. – *Davidsonia* (Vancouver) 7(4): 56–62.

ZANDER 2000: Handwörterbuch der Pflanzennamen. – Hrsg. von W. ERHARDT, E. GÖTZ, N. BÖDECKER & S. SEYBOLD. – Stuttgart.

Anschrift der Autoren:

A. Jagel, Prof. Dr. Thomas Stützel, Ruhr-Universität Bochum, Fakultät für Biologie, Lehrstuhl für Spezielle Botanik, Universitätsstraße 150, D-44801 Bochum, Deutschland.

Manuskripteingang: 11. Mai 2001.