

Untersuchungen zur Morphologie und Morphogenese der Samenzapfen von *Platycladus orientalis* (L.) Franco (= *Thuja orientalis* L.) und *Microbiota decussata* Kom. (Cupressaceae)

Von

Armin Jagel und Thomas Stützel

Mit 12 Abbildungen

Abstract

JAGEL, A. & STÜTZEL, Th.: Untersuchungen zur Morphologie und Morphogenese der Samenzapfen von *Platycladus orientalis* (L.) Franco (= *Thuja orientalis* L.) und *Microbiota decussata* Kom. (Cupressaceae). [Morphological and morphogenetical investigations on the seed cone of *Platycladus orientalis* (L.) Franco (= *Thuja orientalis* L.) and *Microbiota decussata* Kom. (Cupressaceae).] — Bot. Jahrb. Syst. 123: 377–404. 2001. — ISSN 0006-8152.

Morphology and development of seed cones in *Platycladus orientalis* (L.) Franco and *Microbiota decussata* Kom. have been studied. The diagrams of the cones may be very variable. Due to the higher number of cone scales *Platycladus* showed even more variation than *Microbiota*. Detailed studies showed important similarities between both genera like the recurved apices of the cone scales and the elliptic unwinged seeds. Diagrams of strongly developed cones of *Microbiota* are very similar to very reduced ones in *Platycladus*. This is also supported by developmental similarities. The usually single seed in *Microbiota* is mostly lateral (subterminal) sometimes terminal. In the latter case it remains unclear whether this position is secondary terminal (pseudoterminal sensu TROLL) or really terminal as terminal ovules or terminal groups of ovules seem to occur in some genera. The similarities between *Platycladus* and *Microbiota* demonstrated here support the results of recent molecular studies. A closer relationship of *Platycladus* with *Thuja* as recently proposed again on the basis of morphological data seems rather unlikely in the light of the results presented here.

Einleitung

Die Eigenständigkeit der monotypischen Gattung *Platycladus* — und damit deren Abtrennung von *Thuja* — hat sich heute in der wissenschaftlichen Literatur

wieder durchgesetzt (z. B. PAGE 1990, FARJON 1998, MORGAN 1999), nachdem sie auch bis in die 30er Jahre des 20. Jahrhunderts weitgehend als eigenständig, nur unter dem nomenklatorisch jüngeren Namen *Biota* behandelt wurde. Für die Trennung der Gattungen sprechen nicht nur die schon teilweise seit längerer Zeit vorliegende Untersuchungen zur Morphologie (z. B. PROPACH-GIESELER 1936, FRANCO 1949), Embryologie (BUCHHOLZ 1929, SINGH & OBEROI 1962), Blattkutikula (ALVIN et al. 1982), Holz-Anatomie (PEIRCE 1937) und zum Biflavon-Gehalt (GADEK & QUINN 1985), sondern außerdem die in jüngster Zeit erschienenen kladistischen Analysen von HART (1987) und molekulare Stammbäume (BRUNSFELD et al. 1994, GADEK et al. 2000). Die Stammbäume weisen die Gattungen *Thuja* und *Platycladus* nicht einmal als Schwestergruppen aus. Eine unzweifelhaft enge Verwandtschaft von *Platycladus* mit *Thuja* (MORGAN 1999: „without question closely related to *Thuja*“) ist daher zunächst einmal nicht gegeben. Da aber *Platycladus orientalis* in gärtnerischer Literatur und im Handel als *Thuja orientalis* geführt wird, sind Exemplare der Art auch unter diesem Namen in Botanischen Gärten zu finden. Nach den genannten genetischen Analysen steht *Platycladus orientalis* in einem Schwestergruppenverhältnis zu *Microbiota decussata*. Über die letztgenannte Art ist allerdings noch erstaunlich wenig bekannt. Der Grund dafür dürfte darin liegen, daß die Art erst relativ spät beschrieben wurde (KOMAROV 1923), und außerdem noch bis in die 1960er Jahre hinein zumindest in der westlichen Literatur weitgehend mißachtet wurde (z. B. DALLIMORE & JACKSON 1966). Sie wurde lediglich als Jugendform von *Platycladus* betrachtet (REHDER 1940), obwohl sie schon PILGER (1926) recht ausführlich anhand der Originalbeschreibung (allerdings unter dem falschen Namen „*Macrobiota*“) als Gattung unsicherer Stellung behandelt. Er betrachtete sie vorläufig als anormale Form einer *Juniperus*-Art aus der sect. *Sabina*. Zum Zeitpunkt der ausgedehnten morphologischen und anatomischen Untersuchungen an Gymnospermen Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts war diese Art also noch nicht bekannt. Seit den 1970er Jahren wird *Microbiota decussata* schließlich in den Standard-Koniferenwerken aufgeführt (z. B. KRÜSSMANN 1972), fehlt aber trotzdem, wahrscheinlich mangels Material, noch immer selbst in Publikationen aus jüngerer Zeit, die sich ansonsten mit fast allen Gattungen der Cupressaceae s. str. (ALVIN et al. 1982) bzw. allen Gattungen der nordhemisphärischen Cupressaceae (Cupressoideae; GADEK & QUINN 1985) beschäftigen. Die bisher vorliegenden Untersuchungen der Zapfen geben über das Zapfendiagramm und damit über eventuelle Ähnlichkeiten zu anderen Gruppen keinen Aufschluß.

Wie Untersuchungen der Gattungen *Chamaecyparis* und *Cupressus* zeigten (JAGEL & STÜTZEL 2001), ist die Verteilung und Anordnung der Samenanlagen innerhalb der Zapfen auch innerhalb der einzelnen Arten überaus variabel, was in der Literatur bisher nur selten genügend Berücksichtigung gefunden hat (z. B. PROPACH-GIESELER 1936, LI 1972). Anhand der Kenntnis dieser Variabilität, der Aufstellung von morphologischen Reduktionsreihen sowie der Morphogenese der Zapfen können Hinweise auf Entwicklungsrichtungen gewonnen und

damit Rückschlüsse auf die Evolution gezogen werden. Es lag daher nahe, die Variabilität der Zapfen von *Platycladus orientalis* zu erfassen, um dadurch eine mögliche Verwandtschaft mit *Microbiota decussata* zu prüfen. Letztere ist außerdem wegen ihrer einsamigen Zapfen von Interesse, ein Merkmal, das bei den Cupressaceae nur noch bei einigen *Juniperus*-Arten auftritt. Die Untersuchung der Morphogenese der *Microbiota*-Zapfen sollte Aufschluß geben, ob diese wirklich terminal sind oder ob es sich um eine pseudoterminal (sekundär terminale) Stellung handelt.

Material und Methoden

Das Material wurde zu verschiedenen Jahreszeiten in den Jahren 1999 bis 2001 in den folgenden Botanischen Gärten (BG) gesammelt. Als „junges Material“ sind dabei Stadien vor der Blüte bezeichnet: *Platycladus orientalis*: BG Bochum (junges, blühendes und reifes Material), BG Grugapark in Essen (blühendes und reifes Material), Palmengarten Frankfurt/Main (junges und blühendes Material); *Microbiota decussata*: BG Bochum (junges und blühendes Material), Palmengarten Frankfurt/Main (reifes Material), BG Frankfurt (reifes Material), BG Jena (reifes Material). Die Untersuchungen fanden entweder an Frischmaterial statt oder wurden unmittelbar nach dem Sammeln in FAA (formalin alcohol acetic acid) fixiert und 24 h später in 70%igen Alkohol überführt. Für REM-Untersuchungen wurden die Zapfenschuppen soweit möglich abpräpariert, das fixierte Material dann 24 h in FDA (formaldehyd dimethylacetal) dehydriert, critical point-getrocknet und mit Gold besputtert. Die REM-Untersuchungen wurden mit einem Zeiss DSM 950 mit digitalem Aufnahmesystem (Electronic Point) durchgeführt.

Ergebnisse

Platycladus orientalis (L.) Franco

Synonyme: *Thuja orientalis* L., *Biota orientalis* (L.) Endl.; englisch: Chinese Arborvitae; deutsch.: Orientalischer Lebensbaum

Die Gattung *Platycladus* wird im allgemeinen als monotypisch angesehen. Die zweite innerhalb der Gattung beschriebene Art, *Thuja chengii* Borderès & Gausson (BORDÈRES & GAUSSEN 1939), wird heute überwiegend als Synonym von *Platycladus orientalis* betrachtet (DALLIMORE & JACKSON 1966, FARJON 1998), auch wenn in neuerer Zeit die Trennung beider Arten wieder befürwortet wird (BOBROV 1999). Der Name *Platycladus* hat gegenüber dem früher gebräuchlichen Namen *Biota* Priorität.

Die natürliche Verbreitung von *Platycladus orientalis* in Ostasien ist wegen der schon seit langer Zeit betriebenen Kultur und der daraus vielerorts auftretenden Einbürgerungen unklar (WILSON 1926, MORGAN 1999). Die Art ist auch in der westlichen Welt schon lange in Kultur, in Europa seit fast 300 Jahren. Die dadurch vorhandene Verfügbarkeit von Material hat zur Folge, daß mehrere

Untersuchungen über Embryologie und Morphologie der Samen- und Pollenzapfen existieren (z. B. STRASBURGER 1872, LAWSON 1907, BUCHHOLZ 1929, PROPACH-GIESELER 1936, DLUHOSCH 1937, SINGH & OBEROI 1962).

Die Zapfen bestehen aus (3-)4(-5) Paaren von Zapfenschuppen, die terminal an Kurztrieben stehen, welche i. a. an der Basis der Verzweigungen 1. Ordnung stehen. Die Samenzapfen stehen an distal gelegenen Abschnitten des Zweiges und damit meist auch distal zu denen, die Pollenzapfen bilden. Doch anders als z. B. bei *Chamaecyparis* und *Cupressus* sind bei *Platyclusus* häufiger auch Samen- und Pollenzapfen in gleichen Zweigabschnitten zu finden (Abb. 4F). Diese bei den Cupressaceae untypische Erscheinung wurde ebenfalls regelmäßig bei *Calocedrus formosana* gefunden (JAGEL, unpubl.). Die Samenzapfen stehen zur Blütezeit waagrecht (Abb. 4E) oder stärker nach unten geneigt (Abb. 4F). Wenn sie an aufrecht orientierten Ästen gebildet werden, was bei den untersuchten etwa 2 m hohen Exemplaren jeweils der Fall war, knicken die Zapfen tragenden Kurztriebe in einem rechten Winkel oder mehr ab. Anders als innerhalb der Gattung *Thuja*, bei der sich die Zapfen zur Reife immer senkrecht aufrichten, behalten die Zapfen von *Platyclusus orientalis* ihre waagerechte Position mehr oder weniger bei.

Kurz nach der Blüte beginnen die Zapfenschuppen besonders von der Ventralseite anzuschwellen, um den Zapfen zu verschließen. Die Spitzen der distalen Zapfenschuppen verdicken sich ebenfalls erheblich, werden durch die Wachstumsvorgänge nach außen gebogen und bilden im etwa 10–15 mm großen, reifen Zapfen die deutlichen, hornartigen Fortsätze, die dem *Platyclusus*-Zapfen sein charakteristisches Aussehen verleihen (Abb. 5B). Die entsprechenden Fortsätze der darunter liegenden fertilen Zapfenschuppen sind weniger stark ausgeprägt. Die untersten beiden Zapfenschuppen sind in der Regel steril und verdicken sich zur Reife nur schwach, nehmen aber eindeutig am Aufbau des Zapfens teil. Die Samen tragen keine Flügel und sind nicht abgeflacht sondern elliptisch (Abb. 5B).

Eine Variabilität im Aufbau der Zapfen verzeichnet bereits STRASBURGER (1872), und PROPACH-GIESELER (1936) findet bei 40 untersuchten Zapfen 10 unterschiedliche Typen. Für die Aufstellung der Zapfendiagramme in unseren Untersuchungen wurden 138 Zapfen von sechs verschiedenen Individuen untersucht, bei denen insgesamt 30 unterschiedliche Zapfentypen gefunden wurden. Die Untersuchung erfolgte an Material im Zustand kurz nach der Blüte. Zu diesem Zeitpunkt beginnen sich die Zapfenschuppen zu verdicken, so daß bei den Elementen im unteren Bereich des Zapfens am besten erkannt werden kann, wie weit sie zu den Zapfenschuppen zu rechnen sind, d. h. inwieweit sie sich verdicken, verholzen und am Aufbau des reifen Zapfens Anteil nehmen. Dem Zapfen geht ein Paar Übergangsblätter voraus, welches zwischen den Schuppenblättern und den Zapfenschuppen vermittelt. Die Blätter dieses Paares liegen dem Zapfen zur Blütezeit Mitte Februar eng an, sind etwas größer als die vorangehenden Schuppenblätter und haben distal einen breiteren, durchscheinenden Rand. In einigen Fällen sind sie außerdem wie die Zapfenschuppen

bräunlich gefärbt. Bei über 60 % der untersuchten Zapfen lag eine Verteilung der Samenanlagen vor, wie sie Abb. 1A zeigt. Dieser Typ soll im weiteren Normaltyp genannt werden. Das unterste Zapfenschuppen-Paar ist hier steril, das folgende Paar trägt auf jeder Zapfenschuppe zwei Samenanlagen. Diese sind entweder etwas abgeflacht und zweikantig oder es tritt, wenn adaxial freier Platz zur Verfügung steht, eine dritte Kante hinzu. Das zweite fertile Zapfenschuppen-Paar trägt auf jeder Schuppe eine Samenanlage, die immer deutlich dreikantig ist, wobei eine Kante zur Zapfenachse weist. Das Zapfenende wird durch ein steriles Paar Zapfenschuppen gebildet. Zwischen diesen beiden Zapfenschuppen bleibt auch bei deren Anschwellen basal ein Freiraum erhalten, in den hinein sich die dritte Kante der Samenanlagen des vorangehenden Zapfenschuppen-Paares entwickeln kann. Ein deutlich ausgeprägtes Terminalstück, wie es z. B. typisch für die *Chamaecyparis*-Arten und *Fokienia hodginsii* ist (vgl. JAGEL & STÜTZEL 2001) und wie es meist auch bei den *Thuja*-Arten auftritt (JAGEL, unpubl.) fehlt immer. Das terminale Achsenende ist zum Zeitpunkt der Blüte bereits aufgebraucht und nur noch selten als flache Aufwölbung zu erkennen.

Es wurden überwiegend Zapfen mit vier Zapfenschuppen-Paaren gefunden, von denen das unterste steril war. Eine morphologische Reduktionsreihe ausgehend vom Normaltyp (Abb. 1A) zeigt Abb. 1B–O.

Dabei kann zunächst gleichermaßen die einzige Samenanlage auf einer distalen fertilen Zapfenschuppe (Abb. 1B–D) wie eine der beiden Samenanlagen auf einer proximalen fertilen Zapfenschuppe (Abb. 1E, F) fortfallen. Fehlt eine der beiden Samenanlagen auf einer proximalen Zapfenschuppe, kann die noch vorhandene Samenanlage seitlich (Abb. 1E–G) oder median (Abb. 1H, J) stehen. Selten findet man Fälle, bei denen eine einzelne mediane Samenanlage auffällig breiter ist (Abb. 1H, O). Diese Reduktionen können entweder nur auf einer der beiden Zapfenschuppen eines Wirtels oder gleichartig auf beiden auftreten. Variationsmöglichkeiten bestehen außerdem durch das gelegentliche Fehlen der sterilen, basalen Zapfenschuppen, so daß Zapfen aus drei Zapfenschuppen-Paaren entstehen (z. B. Abb. 1F). Durch fortschreitende Reduktion gelangt man zu Zapfen mit nur zwei Samenanlagen, die entweder aus vier (Abb. 1N) oder nur noch aus drei (Abb. 1O) Zapfenschuppen-Paaren bestehen.

Neben den geschilderten Reduktionen treten jedoch auch Zapfen mit mehr als zwei fertilen Wirteln (Abb. 2A–C) oder mehr als vier Wirteln von Zapfenschuppen auf (Abb. 2B–D). Es wurden bis zu neun Samenanlagen in einem Zapfen aus fünf Schuppenpaaren gefunden (Abb. 2B). Insgesamt vier Zapfen wiesen zwei fertile Wirtel mit je zwei Samenanlagen auf (Abb. 2D, E), einer davon allerdings fünf Wirtel von Zapfenschuppen, während die andern nur vier aufwiesen. Das distale sterile Zapfenschuppen-Paar ist in Zapfen mit zwei sterilen, distalen Zapfenschuppen-Paaren sehr klein und spielt beim Verschluss des Zapfens nach der Blüte keine Rolle (Abb. 5A). Der Zapfenverschluss erfolgt hier durch das darunter liegende sterile Schuppenpaar. Mit insgesamt 12 Zapfen recht häufig traten Fälle auf, bei denen auf wenigstens einer der beiden Zapfenschuppen unter dem sterilen distalen Wirtel zwei Samenanlagen zu finden

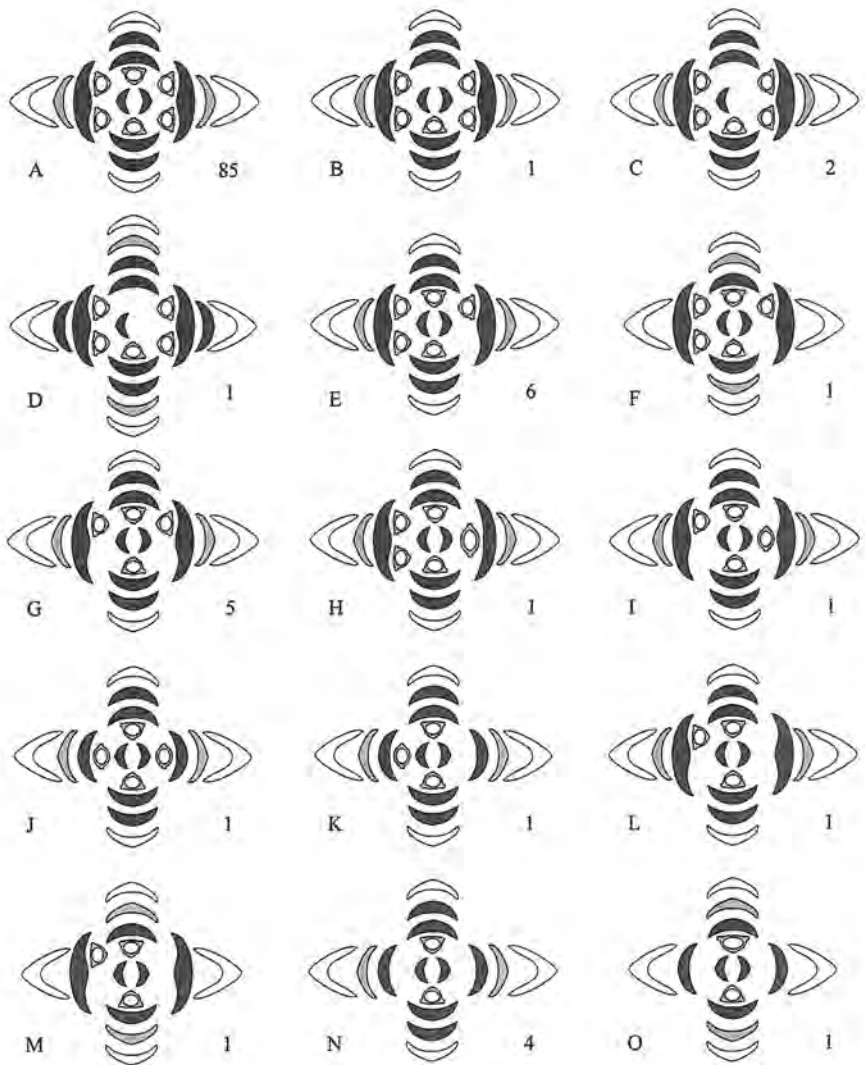


Abb. 1. Zapfendiagramme von *Platycladus orientalis*; vegetative Blätter weiß, Übergangsblätter hellgrau, Zapfenschuppen dunkelgrau; rechts neben dem Diagramm: Anzahl der gefundenen Zapfen dieses Typs. Die Reihenfolge zeigt die Reduktion der Samenanlagen vom Normaltyp (A) mit 6 Samenanlagen auf 2 Zapfenschuppen-Quirlen bis hin zu 2 Samenanlagen (N, O). Die Zapfen bestehen überwiegend aus 8 Zapfenschuppen, seltener treten auch Zapfen mit 6 (F), 7 (C) oder 9 (D) Zapfenschuppen auf. In C und D ist eine der distalen Zapfenschuppen reduziert. In H und O sind übergroße Samenanlagen dargestellt.

Fig. 1. Cone diagrams in *Platycladus orientalis*; vegetative leaves white, transitional leaves light grey, cone scales dark grey, lower right: number of observed cones of this type. The sequence shows the reduction of the most frequently found type with 6 ovules on 2 whorls of cone scales (A) to types with only 2 ovules (N, O) on one whorl. The cones are composed of mostly 8 cone scales, sometimes of 6 (F), 7 (C) or 9 (D) cone scales. In C and D one distal sterile cone scale is aborted. In H and O ovules of abnormally large size are shown.

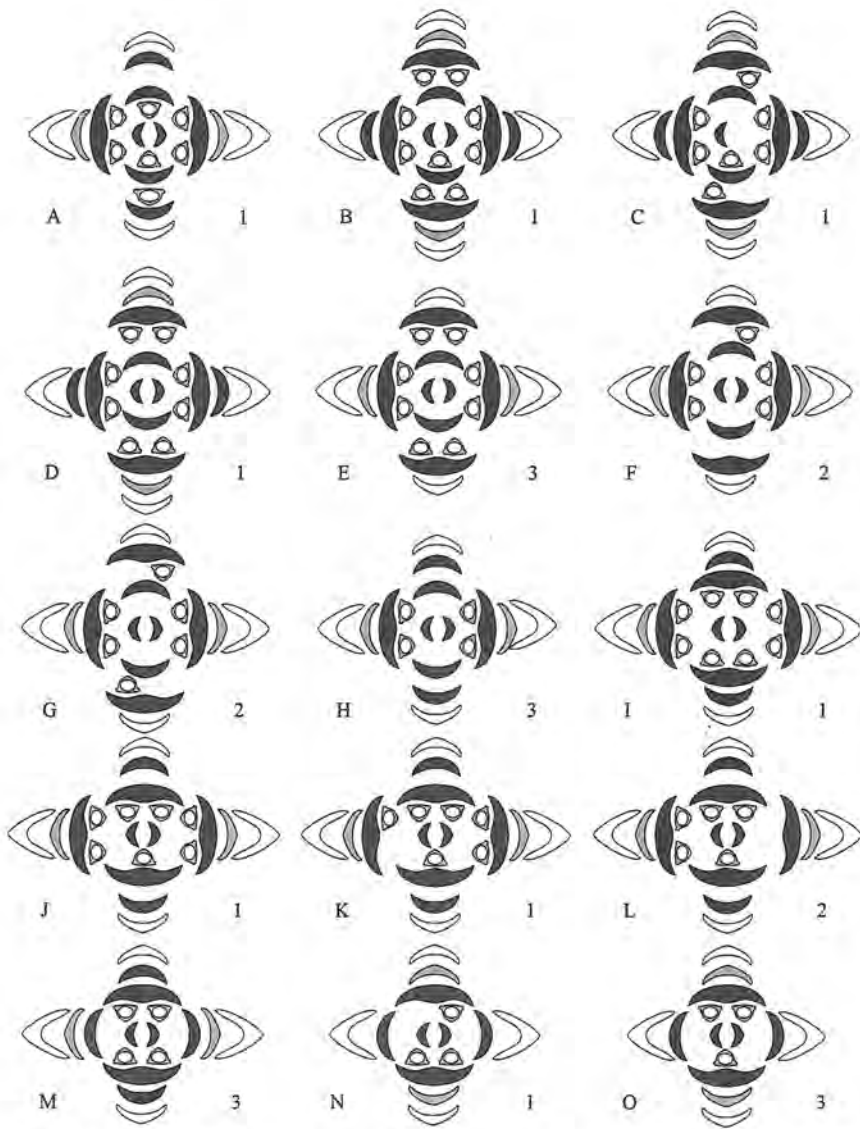
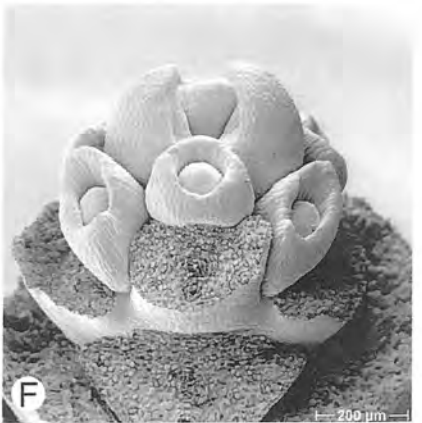
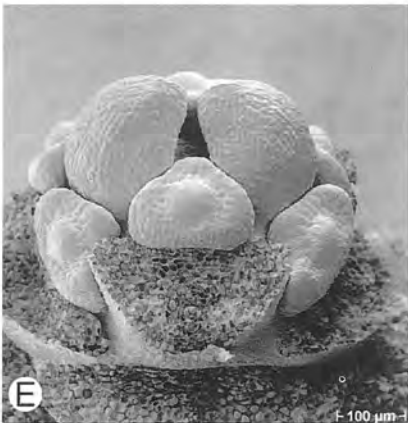
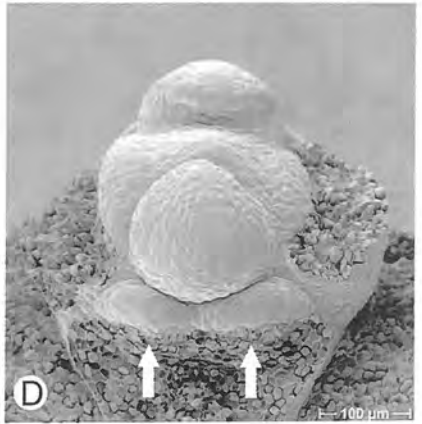
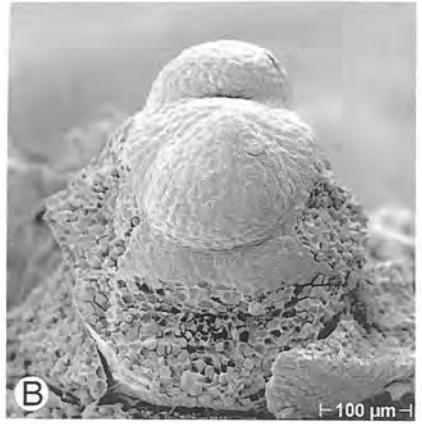
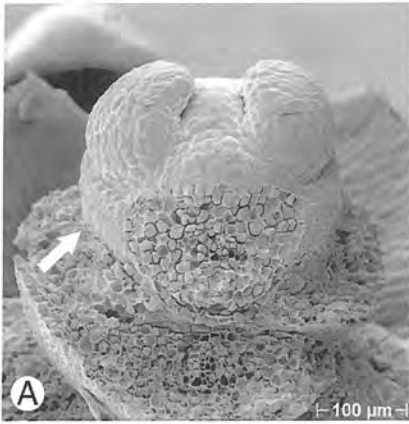


Abb. 2. Zapfendiagramme von *Platycladus orientalis*. — A–C, Zapfen mit 3 fertilen Quirlen. — A, Normaltyp mit zusätzlicher, übergroßer Samenanlage auf einer der unteren Zapfenschuppen. — B, Zapfen mit der größten gefundenen Zahl von Samenanlagen. — C, Eine der sterilen distalen Zapfenschuppen reduziert. — D–H, Typen mit 2 sterilen Zapfenschuppenpaaren am distalen Ende. — I–O, Typen, die dem Normaltyp ähneln, aber auf mindestens einer der distalen fertilen Zapfenschuppen 2 Samenanlagen tragen.

Fig. 2. Cone diagrams of *Platycladus orientalis*. — A–C, Cones with 3 fertile whorls. — A, Frequently found type with an additional abnormally sized ovule on one of the lowest cone scales. — B, Type with the highest number of ovules. — C, One of the sterile cone scales at the distal end aborted. — D–H, Types with 2 sterile pairs of cone scales at the distal end. — I–O, Types resembling the most frequently found type, but bearing 2 ovules at least on one of the distal fertile scales.



waren (Abb. 2I–O). Drei Samenanlagen pro Zapfenschuppe, wie sie in der Literatur gelegentlich genannt werden (z. B. SINGH & OBEROI 1962, DALLMORE & JACKSON 1966), konnten wir nirgends finden.

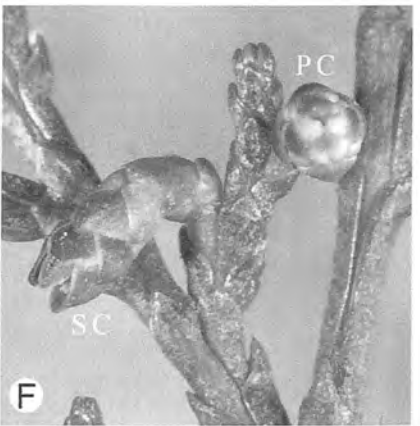
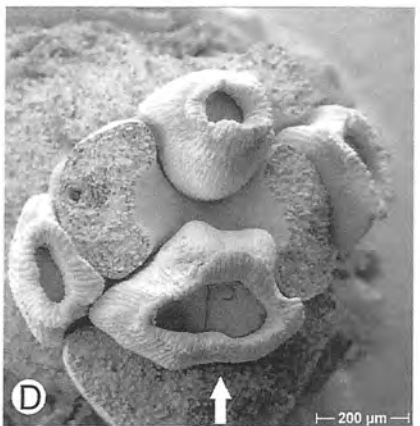
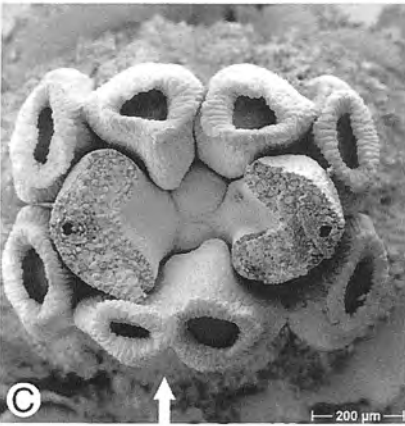
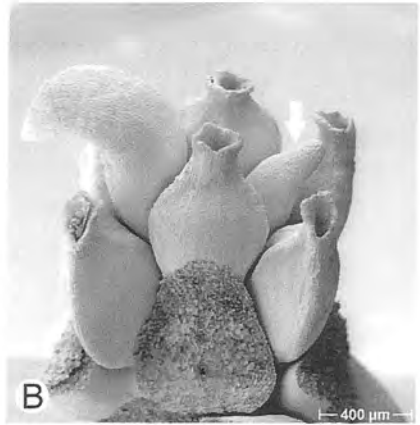
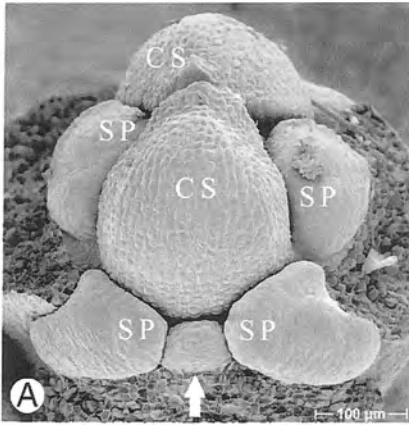
Bei der überwiegenden Anzahl der untersuchten *Platycladus*-Zapfen war distal mindestens ein steriles Zapfenschuppen-Paar ausgebildet, nur bei vier Zapfen fehlte eine dieser beiden Schuppen (Abb. 1C–D, 2C), nie jedoch beide. Der Zapfen wird daher niemals von fertilen Zapfenschuppen abgeschlossen, wie dies innerhalb der Cupressoideae z. B. bei *Cupressus* und *Thujaopsis* vorkommt (JAGEL & STÜTZEL 2001; JAGEL, unpubl.).

Die ersten Stadien der frühen Morphogenese des Samenzapfens wurden Anfang September gefunden. Die Entwicklung zum Zapfen des Normaltyps (vgl. Abb. 1A) wird mit der Entwicklung einer durchgehenden, breiten meristematischen Zone in den Achseln der Zapfenschuppen erkennbar (Abb. 3A, B). Dieses Gewebe zieht sich weit an der Zapfenachse herauf (Abb. 3A, Pfeil) und kann daher nicht als Teil der Zapfenschuppe angesehen werden. In einem etwas späteren Stadium hat auf den unteren fertilen Zapfenschuppen eine Teilung der meristematischen Zone in zwei Samenanlagen-Primordien stattgefunden (Abb. 3C, D, Pfeile). Während an blühenden Zapfen nie drei Samenanlagen pro Zapfenschuppe gefunden werden konnten, zeigt Abb. 4A einen selteneren Fall, bei dem median zwischen den beiden lateralen Samenanlagen ein Primordium entwickelt ist (Pfeil), welches aber in der Regel auch dort abortiert, wo es ausnahmsweise angelegt wird.

Die Primordien des in Abb. 3D gezeigten Stadiums vergrößern sich und die Integumente gliedern sich heraus (Abb. 3E). Das Integument beginnt daraufhin, den Nucellus zu überwachsen und einzuschließen (Abb. 3F). Innerhalb des Zapfens eilen die auf den basalen Zapfenschuppen stehenden Samenanlagen denen auf dem distalen Paar in ihrer Entwicklung etwas voraus. Der Entwicklungsunterschied ist jedoch gering und beschränkt sich auf die Höhe der Samenanlage und die Länge des bereits gebildeten Teiles der Mikropyle (Abb. 3F). An die fertilen Zapfenschuppen schließt sich das charakteristische Paar hornartig rückwärts gekrümmter steriler Zapfenschuppen an. Abb. 4B zeigt

Abb. 3. *Platycladus orientalis*. REM-Fotos zur morphogenetischen Entwicklung der Zapfen (Normaltyp, vgl. Abb. 1A). — A–B, Entstehung einer breiten meristematischen Zone in den Achseln der Zapfenschuppen, welche sich weit an der Zapfenachse hinaufzieht (Pfeil). — C–D, Aufteilung der meristematischen Zone des unteren fertilen Zapfenschuppen-Paares in 2 Samenanlagen-Primordien. — E, Beginnende Ausgliederung des Integuments. — F, Späteres Entwicklungsstadium. Die Samenanlagen des untersten fertilen Quirls sind in ihrer Entwicklung den distal folgenden voraus.

Fig. 3. *Platycladus orientalis*. SEM-photos of cone development of seed cones (frequently found type, see Fig. 1A). — A–B, In the axils of the cone scales appears a broad meristematic zone fused to the cone axis. — C–D, Division of the meristem of the lowest cone scales into primordia of ovules. — E, Beginning of the formation of the integuments. — F, Later stage of integument development. The development of the ovules on the lowest cone scales is preceding those on the distal ones.



einen Zapfen zum Zeitpunkt der Blüte, bei dem die linke dieser Zapfenschuppen normal, die rechte dagegen unterentwickelt ist (Pfeil).

Abweichend von den häufig gefundenen Entwicklungsstadien traten mehrfach abnorme, übergroße Samenanlagen auf. In Abb. 4C haben sich zwei Samenanlagen während ihrer Entwicklung nicht vollständig getrennt (Pfeil). Hier bildet ein einziges Integument zwei Mikropylen aus. Diese Samenanlagen dürfte darüber hinaus auch zwei Nucelli enthalten, was durch Abb. 4D unterstützt wird, welche eine Samenanlage zeigt (Pfeil), die sehr viel größer ist als die normalen Samenanlagen und eine ebenfalls sehr viel größere Mikropyle besitzt, durch die zwei Nucelli zu erkennen sind. Ob solche Samenanlagen in der Lage sind, auch zwei fertile Embryos zu bilden, ist unklar und schwer nachzuweisen.

Microbiota decussata Kom.

englisch: Russian Arborvitae; deutsch: Sibirischer Zwerglebensbaum, Teppichthuja

Die monotypische Gattung *Microbiota* ist in einem kleinen Areal der Gebirgsregionen im Südosten Sibiriens verbreitet. Ihr Name bezieht sich auf *Biota*, dem nomenklatorisch ungültigen Namen von *Platykladus*. REHDER (1940), der nur einen Herbarbeleg kannte, betrachtete sie als eine Jugendform von *Platykladus orientalis*, DALLIMORE & JACKSON (1966) erwähnen die Gattung überhaupt nicht. In der Originalbeschreibung von KOMAROV (1923) wird *Microbiota* als diözisch charakterisiert, was auch in berühmten Werken über Koniferen übernommen wurde (z. B. KRÜSSMANN 1972, bei KRÜSSMANN

Abb. 4. *Platykladus orientalis*. — A–D, REM-Fotos des Zapfens. — A, Seltenes Stadium der frühen Morphogenese, bei dem zwischen den beiden lateralen Samenanlagen-Primordien ein weiteres, medianes Primordium rudimentär entwickelt ist. SP = Samenanlagen-Primordium, CS = Zapfenschuppe. — B, Zapfen zum Zeitpunkt der Blüte; eine der distalen sterilen Zapfenschuppen unterentwickelt (Pfeil). — C, Übergroß entwickelte Samenanlage (Pfeil), die 2 Mikropylen aufweist. — D, Übergrosse Samenanlage (Pfeil), unter deren ebenfalls übergroßen Mikropyle zwei Nucelli zu erkennen sind. — E–F, LM-Fotos des Zapfens. — E, Zapfen kurz vor der Blütezeit: gelegentliches Auftreten von Samenzapfen (SC) und Pollenzapfen (PC) am selben Sprossabschnitt. — F, Zur Blütezeit waagrecht bis leicht nach unten ausgerichteter Samenzapfen.

Fig. 4. *Platykladus orientalis*. — A–D, SEM photos of seed cones. — A, Rarely found stage with an additional rudimentary primordium between the lateral ovule primordia. SP = ovule primordium, CS = cone scale. — B, Cone at time of pollination, one of the distal sterile cone scales is reduced. — C, The ovule marked with an arrow is abnormally large and shows two micropyles within one integument. — D, Abnormally large ovule (arrow) with two nucelli below the single micropyle. — E–F, LM photos: seed cones (SC) and pollen cones (PC) may develop in the same region of the branching system. — F, Cones at pollination time are orientated horizontally or slightly bent downwards.

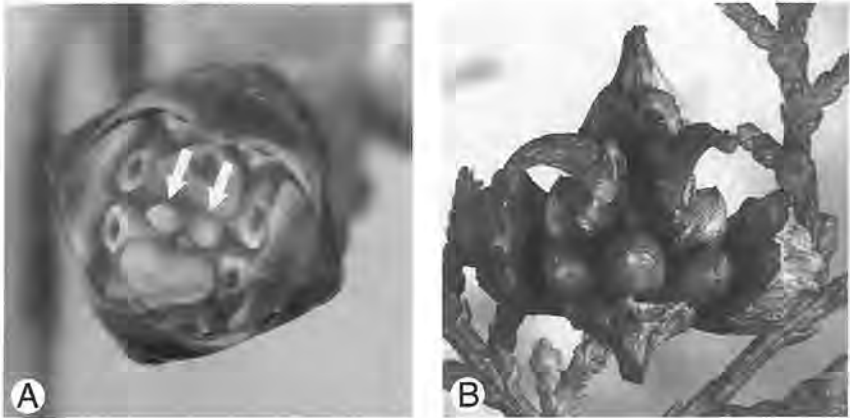


Abb. 5. LM-Fotos von *Platycladus orientalis*. — A, Typ mit 2 distalen, sterilen Zapfenschuppen-Paaren, die obersten sind unterentwickelt (Pfeile). — B, Reifer, geöffneter Zapfen, die Samen sind nicht abgeflacht, sondern eiförmig.

Fig 5. LM photos of *Platycladus orientalis*. — A, Type with 2 sterile pairs of cone scales at the distal end, the upper pair is reduced (arrows). — B, Ripe cone at the time of seed shedding, seeds not flattened but ovoid.

1983 wird dies dann in „meist 2-häusig“ geändert). Über die Diözie entwickelte sich eine Diskussion (HOEY SMITH 1974, 1979, 1982), die hätte vermieden werden können, wenn man die auf russisch publizierte Arbeit von ZAMJATIN (1963) übersetzt hätte: Hier wird hervorgehoben, daß die Originalbeschreibung bezüglich der Diözie falsch ist. ZAMJATIN überprüfte das herbarisierte Typusexemplar, das ausschließlich Samenzapfen aufwies. Daraufhin suchte er den Locus classicus auf, wo er monözische Pflanzen entdeckte. Trotzdem sind eingeschlechtliche weibliche Pflanzen zumindest in den deutschen Botanischen Gärten und im Gartenhandel verbreitet, möglicherweise, weil sie überwiegend einen Klon einer Pflanze repräsentieren (BÄRTELS 1978). Nichtsdestoweniger existieren aber auch in Deutschland monözische Exemplare, an denen reife Zapfen ausgebildet werden. So konnten wir solche Exemplare in den Botanischen Gärten Kiel, Jena und Frankfurt/Main sowie im Palmengarten Frankfurt/Main finden. Darüber hinaus wurde in einem Gartencenter in Bochum ein monözisches Exemplar angeboten. Nach der Übernahme dieses Exemplars in den Botanischen Garten Bochum blieb es aber in den folgenden zwei Jahren rein weiblich. Was unter „schwach monözisch“ zu verstehen ist (PAGE 1990), erscheint daher unklar und es kann bisher nicht sicher gesagt werden, ob es überhaupt (stabil bleibende) rein männliche oder rein weibliche Individuen gibt.

Die Samenzapfen werden terminal an Kurztrieben angelegt, die an der Basis der seitlichen, diesjährigen Verzweigungen erster Ordnung stehen. Die fertilen Kurztriebe bestehen nur aus etwa drei bis fünf Paaren von Schuppenblättern. Die Zapfen sind bereits in jungen Entwicklungsstadien waagrecht bis leicht

nach unten geneigt, so daß sie unterhalb der in einer horizontalen Ebene ausgerichteten Ästchen zu liegen kommen. Sie behalten diese Position auch bei der Reife bei. Zur Blütezeit, die im Botanischen Garten Bochum Ende Februar bis Anfang März liegt, unterscheiden sich die Zapfenschuppen meistens nicht signifikant von den vegetativen Schuppen. Besonders die distalen Zapfenschuppen sind meist etwas schmaler und heller gefärbt. Die unteren beiden Zapfenschuppen lassen sich zu diesem Zeitpunkt allerdings nicht eindeutig von vegetativen Schuppenblättern unterscheiden. Heranreifendes Material konnte nicht untersucht werden, da dieses zu selten zu finden ist und in Bochum gar nicht auftritt. Die Untersuchungen für die Zapfendiagramme wurden zum Zeitpunkt der Blüte an 228 Zapfen von zwei Exemplaren des Botanischen Gartens Bochum durchgeführt. Es konnten sechs verschiedene Diagramme gefunden werden. Die Zapfen tragen (fast) stets nur eine einzige Samenanlage, die bei knapp 62 % im Zapfen terminal steht (Abb. 6A, 11A). Nur selten (2,2 %) fehlt eine der beiden distalen Zapfenschuppen (Abb. 6B, 11B). Bei fast 30 % der Zapfen tritt dagegen distal der Samenanlage ein steriles Zapfenschuppen-Paar auf. Die Samenanlage steht hier eindeutig in der Achsel einer Zapfenschuppe (Abb. 6C, 11C). Auch hier wurden Fälle gefunden (6,1 %), bei denen eine der beiden distalen Zapfenschuppen fehlte (Abb. 6D). Bei den Diagrammen wurde

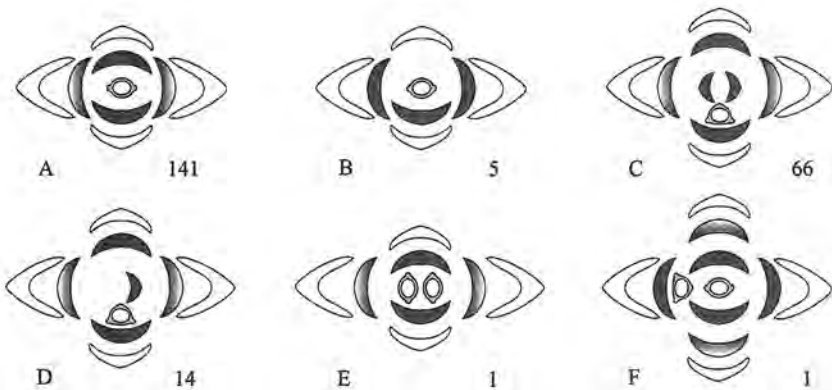


Abb. 6. Zapfendiagramme von *Microbiota decussata*. Vegetative Blätter weiß, eindeutige Zapfenschuppen dunkelgrau; Schuppen mit Grauverlauf: Schuppen, von denen unklar ist, ob sie im reifen Zustand Teil des Zapfens oder des vegetativen Kurztriebes sein würden; rechts neben dem Diagramm: Anzahl der gefunden Zapfen dieses Diagramms. — A–D, Typen mit einer Samenanlage. — E–F, Typen mit 2 Samenanlagen. An reifen Zapfen wurden gefunden Typ A mit 2 und 4 Zapfenschuppen sowie B mit 3 Zapfenschuppen (nähere Erläuterungen s. Text).

Fig. 6. Cone diagrams of *Microbiota decussata*. Vegetative leaves white, cone scales dark grey; for scales marked white to grey it remained unclear whether they would be part of the cone or the vegetative branch after ripening; lower right side: number of observed cones of this type. — A–D, Types with a single ovule. — E–F, Types with 2 ovules. Ripe cones are found of type A with 2 and 4 cone scales and B with 3 cone scales.

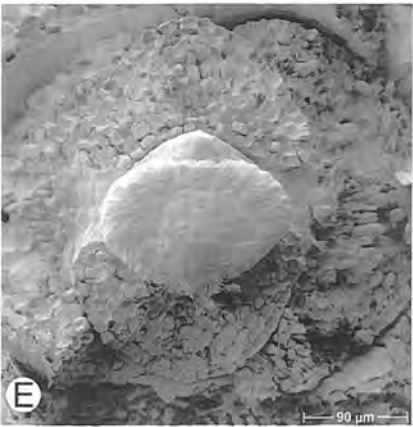
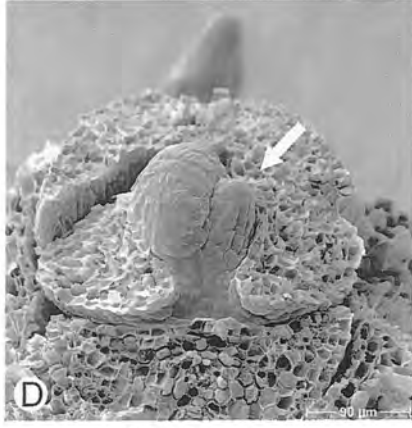
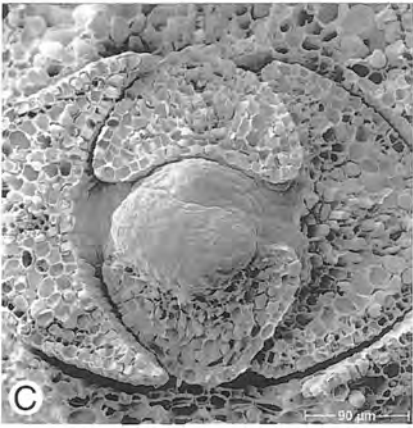
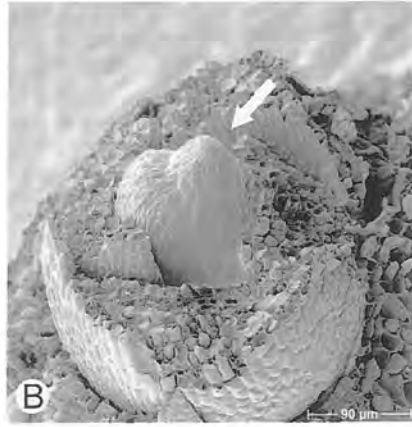
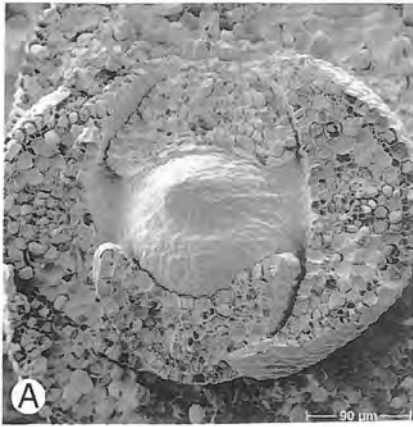
unterhalb der eindeutig als Zapfenschuppen zu betrachtenden Elemente ein weiteres Paar gezeichnet, welches nach den Befunden an den untersuchten reifen Zapfen nicht unbedingt Zapfenschuppen darstellt. So konnten beispielsweise bei dem nur wenigen zur Verfügung stehenden reifen Material auch zweischuppige Zapfen angetroffen wurden. Nur bei Abb. 6B ist ein Fehlen der unteren beiden gezeichneten Zapfenschuppen nicht wahrscheinlich, da in einem solchen Fall der Samen nicht mehr im Zapfen eingeschlossen werden kann. Damit erhöht sich die Anzahl verschiedener Diagramme um mindestens eines, möglicherweise um fünf weitere.

Der reife Zapfen mißt etwa 4,5 mm und ist damit wahrscheinlich der kleinste innerhalb der Cupressoideae, falls sich nicht unter der Fülle der *Juniperus*-Arten eine mit noch kleineren Zapfen findet. Die Zapfen bestehen aus mindestens zwei Zapfenschuppen. Bei den acht zur Verfügung stehenden reifen Zapfen waren fünf aus vier (Abb. 11D, E), zwei aus zwei (Abb. 11F) und einer aus drei Zapfenschuppen (entsprechend der Abb. 6B und 11B) gebildet. Zapfen mit einem distalem, sterilen Zapfenschuppenpaar konnten wir unter den reifen Zapfen nicht finden. Hierbei wäre aber von Interesse, ob sich solche wie bei *Platycladus* hornartig nach außen biegen. Wir würden erwarten, daß ein solcher Zapfen dann aus insgesamt sechs Zapfenschuppen besteht. Die reifen Zapfenschuppen weisen dorsal einen relativ großen Fortsatz auf (Abb. 11D–F) und ähneln damit deutlich den mittleren Zapfenschuppen von *Platycladus*. Die Samen sind wie bei *Platycladus orientalis* elliptisch und nicht abgeflacht. Sie sind zwar sehr viel kleiner als die von *Platycladus orientalis*, aber etwa genauso lang wie die oberen Zapfenschuppen und relativ zum Zapfen verhältnismäßig groß (Abb. 11C). Sie sind wie bei *Platycladus* ungeflügelt.

Untersuchungen der frühen Morphogenese zeigen entsprechend der verschiedenen Zapfentypen unterschiedliche Entwicklungen. In Abb. 7A–B ist ein junges Stadium Anfang Juli darstellt. In der Achsel einer Zapfenschuppe wird ein Meristem angelegt, das sich wie bei *Platycladus* deutlich an einem allerdings nur schwach ausgebildeten Achsenende (7B, Pfeil) heraufzieht. Durch das Heranwachsen dieses Samenanlagen-Primordiums wird das Achsenende (Pfeile) zunehmend zur Seite gedrückt (Abb. 7C–F). In Abb. 8A ist ein noch älteres

Abb. 7. *Microbiota decussata*. REM-Dokumentation der Morphogenese des Zapfens (häufigster Typ). A, C, E: Aufsicht; B, D, F: die jeweils entsprechende Seitenansicht des links davon abgebildeten Objektes. — A–B, Ausbildung eines Meristems in der Achsel einer der distalen Zapfenschuppen, welches sich an dem kurzen Achsenende (Pfeil) des Zapfens heraufzieht. — C–F, Fortschreitendes Beiseitedrücken des Achsenendes (Pfeile) durch das heranwachsende Samenanlagen-Primordium.

Fig. 7. *Microbiota decussata*. SEM documentation of the seed cone development (most frequent type). A, C, E: top view, B, D, F: the corresponding lateral view of the object on the left. — A–B, In the axil of one of the upper cone scales a meristem develops fused to the axis. — C–F, During the growth of the ovule primordium the terminal end of the cone axis (arrows) is pushed aside.



Stadium dargestellt, bei dem das Achsenende in Aufsicht nicht mehr zu erkennen ist. Die Seitenansicht des gleichen Objektes zeigt jedoch, daß es auch hier noch als Rudiment zu finden ist (Abb. 8B, Pfeil) und sich die Samenanlage in subterminaler Stellung befindet.

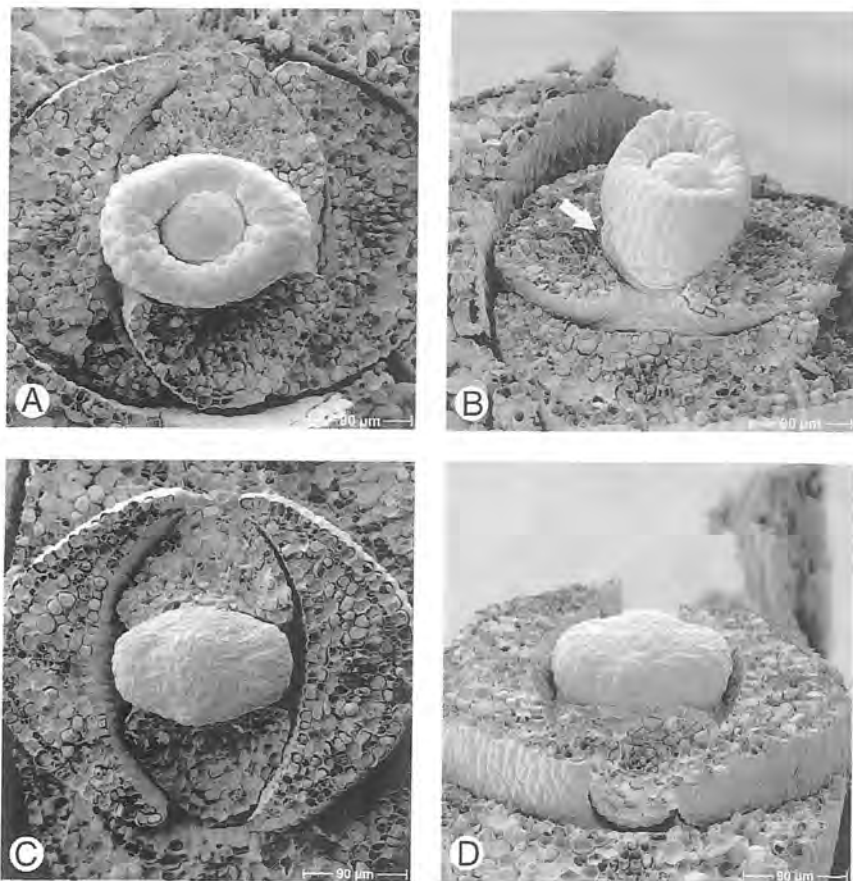


Abb. 8. REM-Dokumentation der Morphogenese des Zapfens von *Microbiota decussata*. — A–B, Älteres Stadium des in Abb. 7E, F gezeigten Entwicklungsstadiums. Das Achsenende ist in Aufsicht (A) nicht mehr zu erkennen und in der Seitenansicht nur noch als kurze Struktur an der Basis der Samenanlage nachzuweisen (Pfeil). — C–D, Junges Stadium eines Zapfens, bei dem auch während der Morphogenese kein Achsenende nachzuweisen ist. Die Samenanlage steht hier offensichtlich von vornherein terminal. Fig. 8. SEM documentation of cone development in *Microbiota decussata*. — A–B, Most frequent type; later stage of development compared to figs. 7E, F. The rudimentary end of the cone axis can only be seen in lateral view (arrow). — C–D, Young stage of development without any trace of a terminal end of the cone axis. The ovule seems to have a terminal position since the beginning of development.

Abb. 8C–D stellt ein Stadium aus einer sehr viel seltener gefundenen Entwicklung dar, bei der bereits bei der Anlegung des Samenanlagen-Primordiums kein Achsenende nachzuweisen ist. Die Samenanlage steht hier offensichtlich von vornherein terminal. Eine Zuordnung der Samenanlagen zu einer der beiden distalen Zapfenschuppen kann also nicht getroffen werden.

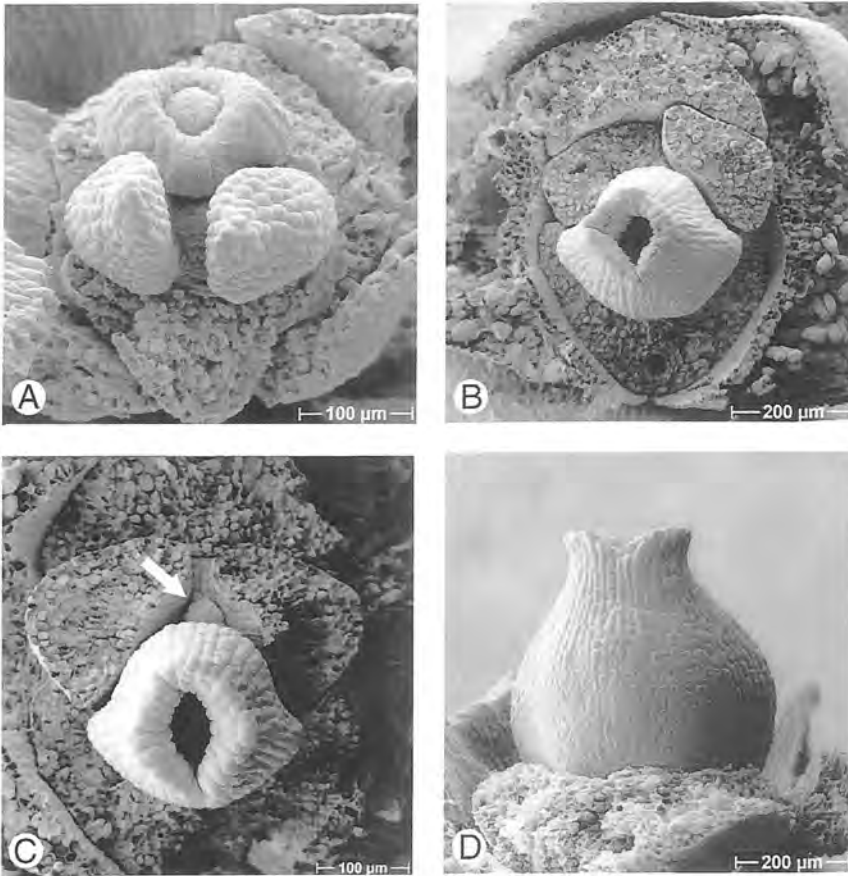


Abb. 9. *Microbiota decussata*. REM-Fotos von jungen Stadien des Zapfens. — A–C, Entwicklungstyp mit einer Samenanlage in der Achsel einer Zapfenschuppe und einem zusätzlichen distalen sterilen Schuppenpaar. In C ist noch ein Rest des terminalen Achsenendes zu erkennen (Pfeil). — D, Samenanlage zum Zeitpunkt der Blüte mit einem nur kurzen Mikropylkanal.

Fig. 9. *Microbiota decussata*. — A–D, SEM photos of young stages of the seed cone with a single ovule in the axil of one cone scale and an additional sterile pair of cone scales distally. In C a small rudiment of the distal end of the cone axis could be seen (arrow). — D, Ovule at pollination time with a short micropylar tube.

Zum Zeitpunkt der Blüte eines Zapfens mit terminaler Samenanlage kann also nicht mehr erkannt werden, welchen Weg der Morphogenese der Zapfen durchlaufen hat. Beide Morphogenese-Typen werden daher bei der Aufstellung der Zapfendiagramme in Abb. 6A nicht unterschieden. Einen blühenden Zapfen mit sub- oder pseudoterminaler Stellung der Samenanlage zeigt Abb. 11A. Die Samenanlage ist zu diesem Zeitpunkt bauchig und weist einen kurzen Mikropylkanal auf (Abb. 9D).

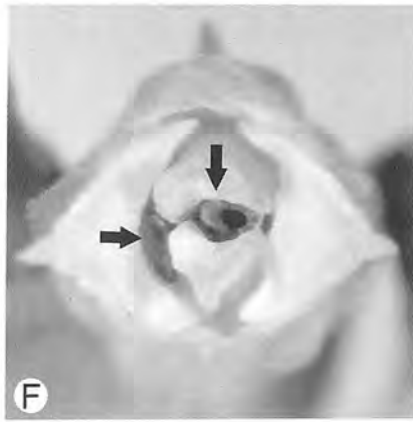
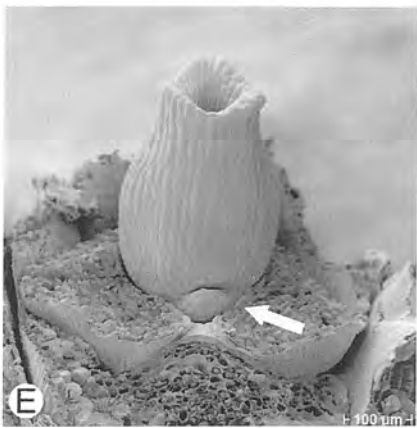
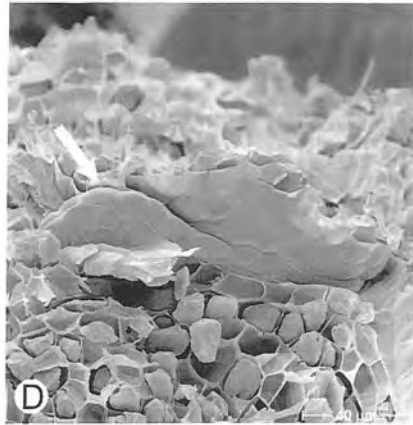
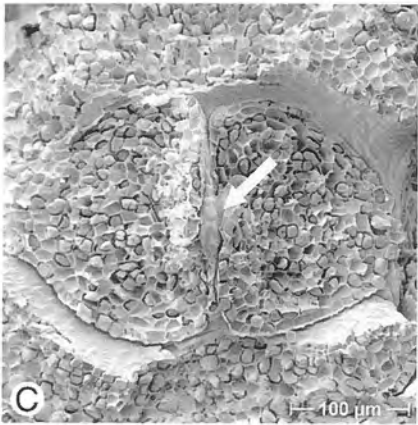
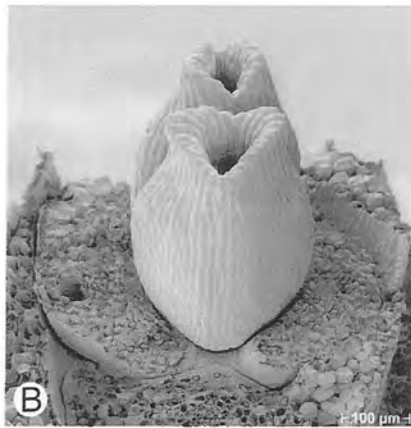
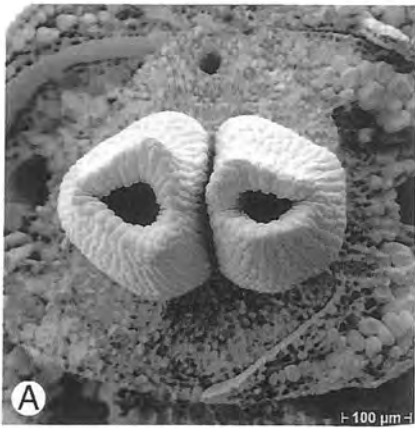
Junge Stadien aus einem dritten Entwicklungstyp zeigt Abb. 9A–C. Hier steht wie in Abb. 7 und Abb. 8A–B die einzige Samenanlage in der Achsel einer Zapfenschuppe, zusätzlich ist aber distal ein steriles Zapfenschuppen-Paar ausgebildet. Einen solchen Zapfen zur Blütezeit zeigt Abb. 11C. In Abb. 9C ist darüber hinaus noch ein Achsenrudiment zu erkennen (Pfeil).

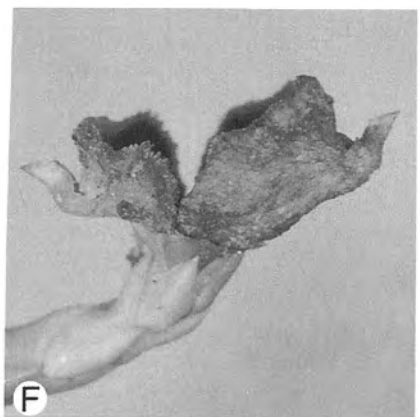
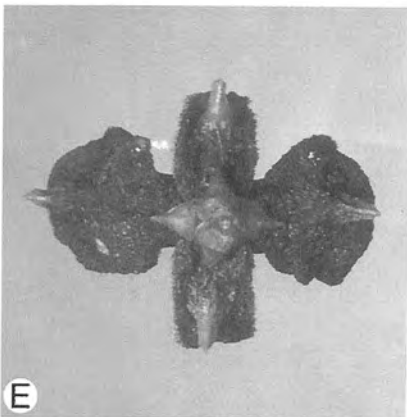
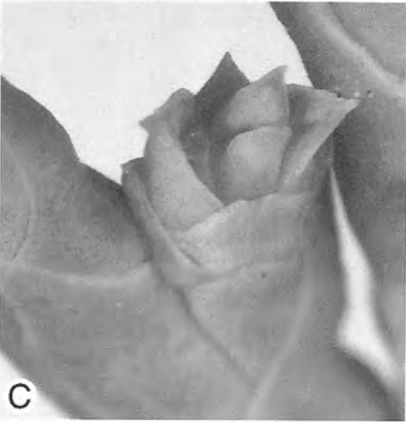
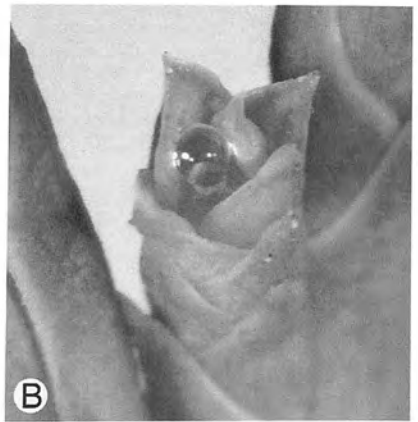
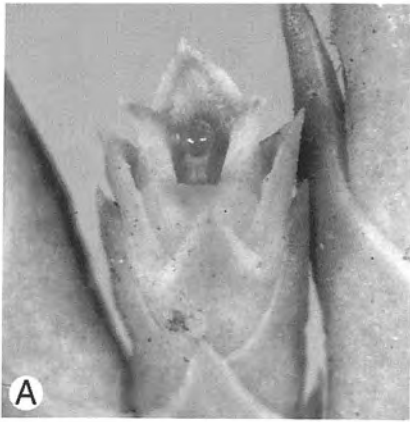
Nur bei zwei Proben wurden zweisamige Zapfen gefunden. Im ersten Fall (Abb. 6E, 10A–B) stehen die Samenanlagen nicht auf einer Zapfenschuppe, sondern alternierend zu den beiden distalen Zapfenschuppen. Das kurze Achsenrudiment, welches nach Abpräparieren der beiden Samenanlagen genau zwischen den beiden Samenanlagen zu erkennen ist (Abb. 10C–D, Pfeile), macht deutlich, daß die beiden Samenanlagen nicht etwa einer der beiden Zapfenschuppen zugeordnet werden können. Im letzteren Fall müßte nämlich das Rudiment nicht zwischen den Samenanlagen, sondern auf der Seite der sterilen Zapfenschuppe stehen. Einen weiteren Fall mit einer auf Lücke stehenden Samenanlage zeigt Abb. 10E. Die zu erkennende rudimentäre Struktur (Pfeil) steht genau in der Mediane zwischen den beiden Zapfenschuppen. Es handelt sich hierbei entweder um das Achsenende oder aber um die nicht vollständig ausgebildete, zweite Samenanlage des in Abb. 10A, B dargestellten Typs.

Bei dem zweiten zweisamigen Zapfen trägt zum einen eine Zapfenschuppe eine Samenanlage (Abb. 6F und Abb. 10F, linke Pfeil), während die zweite terminal zwischen den distalen Zapfenschuppen steht (Abb. 6F und Abb. 10,

Abb. 10. REM-Fotos von *Microbiota decussata*. — A–D, Typ mit 2 Samenanlagen, die mit dem distalen Zapfenschuppenpaar alternieren. — C–D, Dasselbe Objekt nach Entfernung der beiden Samenanlagen. Zwischen den Ansatzstellen der Samenanlagen das rudimentäre Achsenende (Pfeil). — D, Das rudimentäre Achsenende in Seitenansicht, vergrößert. — E, Typ mit einer Samenanlage, die nicht einer der beiden distalen Zapfenschuppen zuzuordnen ist. Das Achsenende (Pfeil) zwischen den beiden Zapfenschuppen in einer Linie mit der Samenanlage. — F, Typ mit 2 Samenanlagen: eine in der Achsel einer Zapfenschuppe, die andere terminal zwischen den distalen Zapfenschuppen.

Fig. 10. SEM photos of *Microbiota decussata*. — A–D, Type with two ovules alternating with the distal pair of cone scales. — C–D, Same specimen, the ovules removed. Right between the ovules the rudimentary end of the cone axis (arrow). — D, The rudimental end of the cone axis (arrow) in lateral view, enlarged. — E, Type with one ovule, which could not be assigned to one of the distal cone scales. The rudiment of the cone axis is located between the distal cone scales. — F, Type with 2 ovules, one in an axil of a cone scale, the other in terminal position between the distal pair of cone scales.





obere Pfeil). Bei der Probe handelt es sich um Zapfen, der vier Monate nach der Blüte gesammelt wurde. Die Samenanlagen sind hier nicht bestäubt worden und daher bereits etwas degeneriert. Welchen Entwicklungsweg die terminal stehende Samenanlage durchlaufen hat, läßt sich anhand dieses Objektes nicht mehr feststellen.

Diskussion

Wie die Aufstellung der Zapfendiagramme in Abb. 1 und 2 zeigt, ist die Variabilität der Zapfen von *Platyclusus* außerordentlich groß. Bereits STRASBURGER weist 1872 darauf hin, dass häufig „mal die eine mal die andere“ Samenanlage („Blüthe“) nicht zur Entwicklung kommt. PROPACH-GIESELER (1936) beschäftigte sich noch intensiver mit *Platyclusus orientalis* und findet an 40 untersuchten Zapfen 10 verschiedene Typen, von denen etwa die Hälfte unserem Normaltyp entspricht (Abb. 1A). Wir konnten bei 138 untersuchten Zapfen insgesamt 30 verschiedene Zapfendiagramme finden. Trotz der hohen Variabilität liegt aber mit fast 2/3 der untersuchten Zapfen ein deutlicher Schwerpunkt auf dem Normaltyp. Für diesen Zapfen wurde auch die vollständige Morphogenese dargestellt (Abb. 3).

In allen Zapfen treten regelmäßig sowohl Zapfenschuppen mit zwei als auch mit einer einzelnen Samenanlage auf. In der Literatur wird darüber hinaus das Auftreten von drei Samenanlagen erwähnt (SINGH & OBEROI 1962, DALLIMORE & JACKSON 1966), was allerdings äußerst selten der Fall sein dürfte, denn FRANCO (1949) betrachtet das Vorhandensein von drei Samenanlagen bei der Gattung *Thuja* sogar als Unterscheidungsmerkmal zur Gattung *Platyclusus*. Dies ist aber auch insofern nicht korrekt, als bei *Thuja occidentalis* nach unseren Untersuchungen und Literaturkenntnissen bisher ausschließlich zwei Samenanlagen pro Zapfenschuppen gefunden werden konnten. Zwar fanden auch wir bei blühenden Zapfen von *Platyclusus* nie mehr als zwei Samenanlagen pro Zapfenschuppe, in einem untersuchten Fall trat jedoch während der frühen

Abb. 11. LM-Fotos von *Microbiota decussata*. — A, Blühender Zapfen des Typs in 6A. — B, Blühender Zapfen des Typs in Abb. 6B. — C, Zapfen zum Zeitpunkt der Blüte des Typs in Abb. 6C. — D, Reifer Zapfen aus 4 Zapfenschuppen. Samen eiförmig und fast so lang wie der gesamte Zapfen. — E, Vierschuppiger, geöffneter Zapfen von unten. Alle Zapfenschuppen dorsal mit einem gut ausgeprägten Dorn. — F, Zweischuppiger, geöffneter Zapfen in Seitenansicht.

Fig. 11. LM photos of *Microbiota decussata*. — A, Cone corresponding to Fig. 6A with pollination drop. — B, Cone corresponding to Fig. 6B with pollination drop. — C, Cone at pollination time corresponding to Fig. 6C. — D, Ripe cone built of 4 cone scales, seed ovoid and nearly as long as the whole cone. — E, Ripe cone from below. Each cone scale dorsally with a well developed spine. — F, Ripe cone consisting of 2 cone scales in lateral view.

Morphogenese ein Primordium auf, welches zwischen zwei randlich gelegenen Samenanlagen stand (Abb. 4A, Pfeil). STRASBURGER (1872) beschreibt zwischen zwei lateralen Samenanlagen auf der untersten fertilen Zapfenschuppen des Normaltyps einen kleinen Höcker, der „stattlich entwickelt sein kann“. Er interpretiert diese Struktur als rudimentären Vegetationskegel. Auch wenn dieses Primordium offensichtlich nur selten erscheint und dann meist degeneriert, ist es durchaus wahrscheinlich, daß es sich gelegentlich zu einer reifen Samenanlage weiterentwickelt. Die Entwicklungsreihenfolge in der Achsel einer solchen Zapfenschuppe ist dann zentripetal, wie bei allen bisher untersuchten Cupressaceae s. l. (vgl. JAGEL & STÜTZEL 2001). Die Samenanlagen stehen dabei immer in einer Reihe. Eine Reduktion von (möglichen) drei zu zwei Samenanlagen erfolgt durch das Ausbleiben der mittleren Samenanlage. Die Aufteilung der in den Achseln der Zapfenschuppen lang gestreckten meristematischen Zone erfolgt derart, dass sie nur noch für zwei Samenanlagen ausreicht. Durch die zentripetale Aufteilung des Meristems verbleibt gelegentlich median etwas Gewebe, was dann zu einem rudimentären Primordium führt. Geht man phylogenetisch von einem achselständigen, Samen tragenden Kurztrieb aus (s. u.), kann es sich bei dem medianen meristematischen Gewebe aber auch um das Achsenende des Kurztriebes handeln, was der Interpretation von STRASBURGER (1872) entspräche. Bei der Reduktion von zwei zu einer Samenanlage wurde im Falle von *Juniperus* sect. *Oxycedrus* vielfach angenommen, daß aus Platzgründen eine seitliche Samenanlage degeneriert und dieser Vorgang genetisch fixiert wurde, so daß die einzige verbliebene Samenanlage bereits seitlich entsteht. Eine solche asymmetrische Reduktion findet allerdings bei den Koniferen nirgendwo eine Parallele und auch während der frühen Morphogenese bei *Juniperus* sect. *Oxycedrus* (STÜTZEL, JAGEL, SCHULZ, unpubl. Daten) finden sich keinerlei Hinweise auf eine solche Entwicklung. Vielmehr gehen wir davon aus, daß die Größe des achselständigen Meristems weiter reduziert wird, so daß es nur noch für eine einzige Samenanlage ausreicht. Diese steht dann schon bei der Anlegung exakt median. Für diese Hypothese sprechen Übergänge, bei denen das Meristem offensichtlich zu klein für zwei aber zu groß für eine Samenanlage ist. Solche Fälle konnten wir neben *Platycladus* (Abb. 4C, D) bereits früher auch bei *Cupressus nootkatensis* nachweisen (JAGEL & STÜTZEL 2001). Diese Zwischenformen bilden übergroße Samenanlagen, die entweder zwei Mikropyle (Abb. 4C) oder aber eine außergewöhnlich große Mikropyle aufweisen, unter der zwei Nucelli zu erkennen sind (Abb. 4D). Die Beispiele zeigen, wie eine Reduktion von zwei Samenanlagen zu einer einzigen, median stehenden erfolgen kann, ohne laterale Verschiebungen annehmen zu müssen.

Die Samenanlagen entstehen bei *Platycladus* in allen Fällen in den Achseln der Zapfenschuppen. Hier wird die meristematische Zone ausgebildet, die sich weit an der Zapfenachse hinaufzieht (Abb. 3A, Pfeil). Daß die Samenanlagen in den Achseln der Zapfenschuppen angelegt werden, belegen bereits STRASBURGER (1872) und HAGERUP (1933) anhand anatomischer Schnittserien. Erst beim Heranreifen des Zapfen wird die Basis der Samenanlagen mehr oder weniger

auf die Zapfenschuppen geschoben, was auch in vielen anderen Cupressaceae-Gattungen der Fall ist.

Wir gehen davon aus, daß die heute in den Achseln der Zapfenschuppen gebildeten Samenanlagen phylogenetisch von einem in der Achsel der Zapfenschuppen stehenden Kurztrieb abstammen. Diese Kurztriebe sind aber bei den heutigen Cupressaceae s. str. bis auf die Samenanlagen reduziert. Eine solche Interpretation kann auch für die übrigen Cupressaceae s. str. angenommen werden. Allerdings treten z. B. innerhalb der Gattungen *Juniperus* und *Tetraclinis* (JAGEL, STÜTZEL, SCHULZ, unpubl.) und, wie hier gezeigt wurde, auch gelegentlich bei *Microbiota decussata* Zapfen auf, bei denen Samenanlagen vorkommen, die nicht in der Achsel einer Zapfenschuppe angelegt werden, sondern als Teil eines die Zapfenachse anschließenden fertilen Triebes aufgefaßt werden müssen.

Betrachtet man die morphologische Reduktionsreihe der Zapfen von *Platycladus orientalis* erfolgt die Reduktion der fertilen Zapfenschuppen vom basalen Teil des Zapfens her. Die am stärksten reduzierte Form des Zapfens besteht aus nur drei Zapfenschuppen-Paaren, von denen das mittlere Zapfenschuppen-Paar nur jeweils eine Samenanlage bildet. Im Gegensatz z. B. zu *Cupressus* wird das den Zapfen nach oben abschließende sterile Paar von Zapfenschuppen nie reduziert. Es kann allenfalls vorkommen, daß eine dieser beiden Zapfenschuppen verkümmert ist oder fehlt. Der Zapfen wird daher nie von fertilen Zapfenschuppen abgeschlossen. Die am stärksten reduzierten Zapfen von *Platycladus* (Abb. 10) zeigen im Diagramm eine sehr gute Annäherung an die am stärksten entwickelten von *Microbiota* (Abb. 6C). Auch bei letzterem ist das oberste Zapfenschuppen-Paar steril, von dem darunter liegenden trägt allerdings nur eine Zapfenschuppe eine Samenanlage. Aus diesem Zapfentyp von *Microbiota* entsteht nun durch die Reduktion des distalen, sterilen Zapfenschuppen-Paares der am häufigsten auftretende Zapfentyp von *Microbiota* (Abb. 6A). Wie die Untersuchungen der Morphogenese an der überwiegenden Anzahl der Proben zeigen, entsteht hier die einzige Samenanlage in der Achsel einer Zapfenschuppe, drückt im Verlauf der Morphogenese das Achsenende zur Seite und überwächst es, so daß es in späten Stadien nicht mehr zu erkennen ist. Aufgrund der gezeigten Entwicklungsreihe müssen solche Samenanlagen als achselständig und damit seitlich aufgefaßt werden, auch wenn sie bereits zur Blütezeit scheinbar terminal stehen. Man kann sie als „pseudoterminal“ (sensu TROLL 1966) oder als „phylogenetisch sekundär terminal“ bezeichnen.

Abb. 12 faßt die geschilderte Ableitung von einem hypothetischen Typ von *Platycladus orientalis* (Abb. 12A) und Typen mit zunehmender Reduktion der Anzahl von Zapfenschuppen und Samenanlagen (Abb. 12 B–E) bis hin zu den häufig gefundenen Zapfentypen von *Microbiota decussata* (Abb. 12F–H) zusammen. Treibende Kraft für die Ausbildung der extrem reduzierten Zapfen von *Microbiota* mit nur noch einer einzigen Samenanlage dürfte die extrem kurze Vegetationsperiode im Hochgebirge sein, wo *Microbiota* natürlicherweise vorkommt.

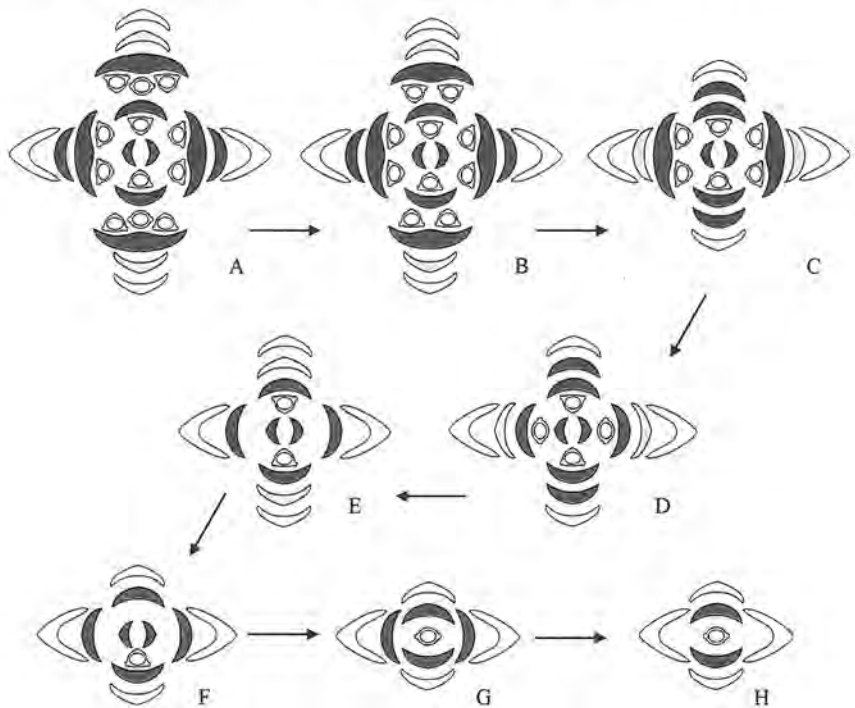


Abb. 12. Hypothetische Ableitung des Zapfens von *Microbiota decussata* über verschiedene stark reduzierte Zapfentypen von *Platycladus orientalis*. — A, Hypothetischer Typ von *Platycladus* mit 3 Samenanlagen auf dem untersten fertilen Quirl. — B-E, Typen von *Platycladus* mit abnehmender Anzahl von Zapfenschuppen und Samenanlagen. — F-H, Typen von *Microbiota* mit abnehmender Anzahl von Zapfenschuppen.
 Fig. 12. Hypothetical derivation of the cone of *Microbiota decussata* via different reduced cone types in *Platycladus orientalis*. — A, Hypothetical type of cone of *Platycladus* with 3 ovules on the lowermost fertile whorl. — B-E, Types of *Platycladus* with decreasing number of cone scales and ovules. — F-H, Types of *Microbiota* with decreasing numbers of cone scales.

Der Fund des Zapfens mit zwei zum distalen Zapfenschuppen-Paar alternierenden Samenanlagen kann allerdings nicht mit dieser Ableitung in Einklang gebracht werden. In diesem Fall zeigt sich eine Stellung der Samenanlagen, wie sie bekanntermaßen bei *Juniperus* sect. *Oxycedrus* auftritt, darüber hinaus aber auch für das Verständnis des *Tetraclinis*-Zapfens herangezogen werden muß (JAGEL & STÜTZEL, unpubl.). Hier ist davon auszugehen, daß das Entwicklungsschema, das sich in den Achseln der Zapfenschuppen manifestiert hat, nun auf das Apikalmeristem des Zapfens übertragen wird, so daß dies die Samenanlagen bildet. Dies kann als endständiger Kurztrieb verstanden werden. Die beiden

gefundenen endständigen Samenanlagen stellen die beiden seitlichen Samenanlagen eines solchen hypothetischen Kurztriebes dar, eine einzelne endständige Samenanlage entspräche dagegen der terminalen Samenanlage eines solchen Kurztriebes. Ausführlicher wird auf diese Theorie im Rahmen einer späteren Publikation zur Stellung der Samenanlagen bei *Juniperus* sect. *Oxycedrus* eingegangen werden (STÜTZEL, JAGEL, SCHULZ, in Vorbereitung). Der Fund der beiden genannten Fälle hat nun Auswirkungen auf die Interpretation der Zapfentypen; bei denen in der frühen Morphogenese keine Achsenenden nachzuweisen sind (Abb. 10C–E). Zwar können auch diese achselständig stehen und das Achsenende nur zu einem früheren, im REM nicht mehr sichtbaren Zeitpunkt bereits überwachsen haben, es ist aber ebenso möglich, daß sich die Samenanlage aus dem Apikalmeristem entwickelt. Interessant wäre eine morphogenetische Entwicklungsreihe des anderen gefundenen zweisamigen Zapfens, was aufgrund der Seltenheit dieser Fälle vermutlich unmöglich ist. Wenn die oberhalb der letzten Zapfenschuppen stehende Samenanlage wirklich terminal steht, sollte sie nämlich zeitlich vor der seitlichen, achselständigen Samenanlage angelegt werden, da hier das Meristem bereits vorhanden ist, während die achselständigen Meristeme erst später gebildet werden. Ein solches Vorlaufen von terminalen Samenanlagen konnte von uns bereits bei *Tetraclinis articulata* nachgewiesen werden (JAGEL & STÜTZEL, unpubl.).

Die Verlagerung der Samenanlagen bei *Microbiota decussata* an das Zapfende ist vermutlich als Vorgang zur Optimierung der Bestäubung der einzig verbliebenen Samenanlage zu sehen. Der Tropfen kann hier offensichtlich ungestörter in den Luftstrom exponiert werden, als wenn distal zur Samenanlage noch ein steriles Zapfenschuppen-Paar steht. Entsprechendes kann auch für die Entstehung anderen einsamiger Cupressaceae, wie z. B. *Juniperus squamata*, postuliert werden.

Wie gezeigt wurde, lassen sich die Zapfen von *Microbiota decussata* von *Platycladus orientalis* hinsichtlich ihrer Zapfendiagramme schlüssig voneinander ableiten. Aber auch in der Gestalt der reifen Zapfen sind sich beide Arten sehr ähnlich. So ähneln die oberen Zapfenschuppen von *Microbiota* in ihrer Gestalt außerordentlich denen der oberen fertilen von *Platycladus*. Auch inseriert der dorsal gebildete Dorn im etwa gleichen Bereich der Zapfenschuppen. Von Interesse wäre, ob auch die Gestalt der beiden distalen, sterilen Zapfenschuppen von *Microbiota* zur Reifezeit derjenigen von *Platycladus* entspricht. Solche Zapfen standen uns aber leider aufgrund des nur wenig vorhandenen Materials nicht zur Verfügung. Beide Gattungen unterscheiden sich von allen anderen nordhemisphärischen Cupressaceae-Gattungen außerdem durch die elliptischen, flügellosen Samen. Flügellose Samen treten zwar innerhalb der nordhemisphärischen Gattungen der Cupressaceae (= Cupressoideae) außerdem bei einigen *Cupressus*-Arten auf, diese sind dann aber nicht elliptisch sondern deutlich kantig. Im Unterschied zur Gattung *Thuja* verholzen die Zapfen bei *Platycladus* und *Microbiota* stark und werden dabei hart, während die Zapfenschuppen bei *Thuja* relativ flach bleiben, da sie vor allem in die Länge wachsen. Sie bleiben

zudem im reifen Zustand noch flexibel. Außerdem tritt bei *Thuja* bei allen Arten normalerweise ein deutlich ausgebildetes Terminalstück auf, was bei *Platycladus* und *Microbiota* nie der Fall ist, da der Scheitel nach Ausbildung der letzten Zapfenschuppen (nahezu) aufgebraucht ist. Im Vergleich zu *Chamaecyparis*, *Fokienia* und *Cupressus* haben die Zapfen von *Platycladus* und *Microbiota* nicht die ausgeprägte keilförmige Gestalt der Zapfenschuppen und verglichen mit *Juniperus* öffnen sie sich bei der Reife und entlassen die Samen. Bei *Calocedrus* verwachsen die zwei bis vier distalen Zapfenschuppen-Paare mit einem Terminalstück immer zu einer deutlichen Platte, die die Länge der fertilen Zapfenschuppen erreicht. Die Zapfen von *Tetraclinis* schließlich, die nach den genetischen Analysen ebenfalls zu den Cupressoiden gezählt wird, haben schon allein durch ihre würfelförmige Form und die konkaven Zapfenschuppen eine völlig andere Gestalt. Die wesentlichen Unterschiede zwischen den beiden Gattungen *Platycladus* und *Microbiota* beruhen auf Größenunterschieden im Bereich der Samen und Zapfen, was ZAMJATIN 1963 ausführlich darstellt, sowie der teilweise vollzogenen Reduktion des distalen sterilen Zapfenschuppen-Quirls. Zusammen mit der sehr ähnlichen Morphologie der Blätter (vgl. auch DE LAUBENFELS 1953) ist damit das Schwestergruppenverhältnis beider Gattungen, wie es als Ergebnis der kladistischen Analysen gezeigt wurde (BRUNSFELD et al. 1994, GADEK et al. 2000), auch auf der Basis von Merkmalen der Samenzapfen gut begründbar. Weitere Analysen anderer Merkmalskomplexe in anderen Fachbereichen könnten klären, ob es gerechtfertigt ist, für die beiden Arten zwei monotypische Gattungen aufrecht zu halten.

Zusammenfassung

An *Platycladus orientalis* (L.) Franco und *Microbiota decussata* Kom. wurden vergleichende morphologische und morphogenetische Untersuchungen der Samenzapfen durchgeführt. Die Zapfen erwiesen sich in ihrem Aufbau als sehr variabel, wobei die aus einer größeren Zahl von Zapfenschuppen aufgebauten Zapfen von *Platycladus* erwartungsgemäß eine breitere Variabilität zeigten. Genauere Studien zeigten, dass wesentliche Zapfenmerkmale wie die zurückgebogenen Spitzen der Zapfenschuppen und die elliptischen ungeflügelten Samen zwischen beiden Gattungen gut übereinstimmen. Die Diagramme besonders kräftig entwickelter Zapfen von *Microbiota* zeigen eine auffallende Übereinstimmung mit besonders stark reduzierten Zapfen von *Platycladus*. Diese Ähnlichkeit wird auch durch morphogenetische Übereinstimmungen gestützt. Die meist einzige Samenanlage eines *Microbiota*-Zapfens steht in der Regel seitlich (subterminal), gelegentlich treten Zapfen auf, bei denen die Samenanlage endständig steht. Dabei kann derzeit nicht gesagt werden, ob es sich dabei ausschließlich um eine sekundär terminale Stellung (pseudoterminal sensu TROLL) oder außerdem um eine wirklich terminale Stellung handelt, da für einige andere Gattungen terminale Samenanlagen oder Samenanlagengruppen als gesichert angesehen werden müssen. Die hier gezeigten Übereinstimmungen zwischen *Platycladus* und *Microbiota* stützen das Ergebnis jüngerer molekularbiologischer Studien. Die auch in jüngster Zeit aufgrund morphologischer Daten wieder behauptete enge Beziehung von *Platycladus* zu *Thuja* ist nach den hier vorliegenden Untersuchungen auch aus morphologischer Sicht nicht wahrscheinlich.

Danksagung

Für die Übersetzung der Publikation von ZAMJATIN (1963) aus dem Russischen bedanken wir uns herzlich bei Frau Dr. IRINA V. BELYAEVA (Ekaterinenburg/Russland).

Literaturverzeichnis

- ALVIN, K.L., DALBY, D.H. & OLADELE, F.A. 1982: Numerical analysis of circular characters in Cupressaceae. — In: CUTLER, D.F., ALVIN, K.L. & PRICE, C.E. (eds.), *The plant cuticle*. 379–396. — London u. a.: Academic Press (Linnean Soc. Symp. Ser 10): 379–396.
- BÄRTELS, A. 1978: Ein neues interessantes Gartengehölz: *Microbiota decussata*. — *Gartenpraxis* 7/1978: 352–353.
- BOBROV, A.V.F. CH. 1999: On system of genus *Platycladus* Spach (Cupressaceae L. C. & A. RICH. ex BARTL.). — 14. Symp. Biodiversität und Evolutionsbiologie, Abstractband p. 18. — Jena.
- BORDERES, O. & GAUSSEN, H. 1939: Une nouvelle espèce de *Thuja chinensis*, *T. chengii*. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 73: 280–290.
- BRUNSFELD, S.J., SOLTIS, P.S., SOLTIS, D.E., GADEK, P.A., QUINN, C.J. STRENCE, 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.
- BUCHHOLZ, J.T. 1929: The embryogeny of conifers. — *Proc. Fourth Int. Congr. Plant Sci.* 1: 359–392.
- DALLIMORE, W. & JACKSON, A.B. 1966: *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*. — London: Arnold.
- DLUHOSCH, H. 1937: Die Blüten der Coniferen. III. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Microsporophyllgestaltung der Coniferen. — *Biblioth. Bot.* 114(3): 1–20.
- FARJON, A. 1998: *World checklist and bibliography of conifers*. — Kew: Royal Botanic Gardens.
- FRANCO, J. DO A. 1949: Notas sobre a nomenclatura de algumas coníferas. — *Portugaliae Acta Biol., Sér. B., Sist. Vol. „Julio Henriques“* 33: 19–35.
- 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.
- GADEK, P.A. & QUINN, C.J. 1985: Biflavones of the subfamily of Cupressoideae. — *Phytochemistry* 24: 267–272.
- HAGERUP, O. 1933: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. — *Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Med.* 10(7): 1–82.
- HART, J.A. 1987: A cladistic analysis of Conifers: Preliminary results. — *J. Arnold Arbor.* 68(3): 269–304.
- HOEY SMITH, J.R.P. 1974: *Microbiota decussata*. — *Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges.* 67: 52–54.
- 1979: *Microbiota* really dioecious. — *Int. Dendrol. Soc. Year Book* 1979 (London).
- 1982: *Microbiota decussata*. — *Int. Dendrol. Soc. Year Book* 1982 (London): 82.
- JAGEL, A. & STÜTZEL, Th. 2001: Zur Abgrenzung der Gattungen *Chamaecyparis* SPACH und *Cupressus* L. (Cupressaceae) und die systematische Stellung von *Cupressus nootkatensis* D. DON (= *Chamaecyparis nootkatensis* (D. DON) SPACH). — *Feddes Repert.* 112(3/4): 179–229.
- KOMAROV, V.L. 1923: De Gymnospermis nonnullis asiaticis. — *Bot. Mater. Gerb. Glavn. Bot. Sada RSFSR* 4: 177–181.

- KRÜSSMANN, G. 1972: Handbuch der Nadelgehölze. — Berlin, Hamburg: Parey.
— 1983: Handbuch der Nadelgehölze. 2. Aufl. — Berlin, Hamburg: Parey.
- LAUBENFELS, D.J. DE 1953: The external morphology of coniferous leaves. — *Phytomorphology* 3: 1–20.
- LAWSON, A.A. 1907: The gametophytes and embryo of Cupressineae with spezial reference to *Libocedrus decurrens*. — *Ann. Bot. (London)* 21: 281–301.
- MORGAN, C.S. 1999: *Platycladus orientalis*. — *Bot. Mag.* 16(3): 1985–192.
- PAGE, C.N. 1990: Gymnosperms. — In: KUBITZKY, K. (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants* 1: 279–391. — Berlin, Heidelberg: Springer.
- PEIRCE, A.S. 1937: Systematic anatomy of the woods of the Cupressaceae. — *Trop. Woods* 49: 5–21.
- PILGER, R. 1926: Coniferae. — In: ENGLER, A. (ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen* 13: 121–166, 199–403 (unveränderter Nachdruck 1960). — Leipzig: Engelmann.
- PROPACH-GIESELER, C. 1936: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blütenzapfen der Cupressaceae. — In: HIRMER, M., *Die Blüten der Coniferen*. II. — *Biblioth. Bot.* 114(2): 1–56 + Tafeln.
- REHDER, A. 1940: *Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America* 2. ed. — New York: Macmillan Publ. Co. Inc.
- SINGH, H. & OBEROI, Y.P. 1962: A contribution to the history of *Biota orientalis* ENDL. — *Phytomorphology* 12: 373–393.
- STRASBURGER, E. 1872: *Die Coniferen und die Gnetaceen*. — Jena: Dabis.
- TROLL, W. 1966: *Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. — Fischer: Stuttgart.
- WILSON, E.H. 1926: *Thuja orientalis* LINNAEUS. — *J. Arnold Arbor.* 7(2): 71–74 + pl.
- ZAMJATIN, B. 1963: Observations nonnullae de *Microbiota decussata* KOM. — *Bot. Mater. Gerb. Glavn. Bot. Sada RSFSR* 22: 43–50.

Zur Veröffentlichung angenommen am 11. September 2001

Anschrift der Autoren:

Dipl.-Biol. ARMIN JAGEL, Prof. Dr. THOMAS STÜTZEL, Ruhr-Universität Bochum, Spezielle Botanik, Universitätsstr. 150, D-44780 Bochum.