

Die Größe von Kiefernzapfen als klimaökologisches Merkmal

Ein Beitrag zur Phytoindikation auf pflanzenmorphologischer Grundlage

Diese Untersuchung geht der Frage nach, ob es aus einer globalen Perspektive heraus einen Zusammenhang zwischen der Größe von Kiefernzapfen und der Breiten- und Höhen-abhängigen Klimagunst des Standortes gibt. Kiefern sind mit über hundert Arten auf der Nordhemisphäre weit verbreitet. Sie finden sich von den borealen (*Pinus sibirica*, *P. sylvestris*) bis in die innertropischen Breiten (*P. merkusii*), vom Meeresniveau (*P. taeda*) bis zur Waldgrenze, die in Ost-Asien (*P. densata*) oder Mexico (*P. hartwegii*) bei über 4000 m ü.d.M., und sowohl in feuchten Moorgebieten (*P. uncinata*) als auch in den Trockenräumen der Erde (*P. monophylla*). Kiefern stocken demnach unter einem weiten Spektrum klimatischer Bedingungen, von kalt bis heiß und trocken bis feucht in unterschiedlichen Kombinationen. Innerhalb dieser breiten klimatischen Bandbreite finden sich sehr kleine Zapfen in borealen Breiten (*P. banksiana*, *P. sibirica*) sowie in der subalpinen Stufe kühl-gemäßigter Gebirge (*P. mugo*, *P. contorta*) unter kühlen Klimabedingungen. Auch in den unteren Waldstufen arider Gebirge unter negativer Wasserbilanz bleiben die Zapfendimensionen klein (*P. herrerae*, *P. monophylla*, *P. edulis*). Richtung Äquator zeigt sich ein Trend kleiner Zapfengrößen in den Tieflagen (*P. cubensis*, *P. tropicalis*, *P. caribaea*) während in tropischen Hochlagen erneut größere Zapfendimensionen anzutreffen sind (*P. ayacahuite*, *P. devoniana*, *P. maximartinezii*), wo die Bedingungen für Kiefern als C3-Pflanzen offensichtlich günstiger sind und den Luxus, in größere Kiefernzapfen zu investieren, erlauben. Die mit Abstand größten Kiefernzapfen existieren in den Tief- bis Mittellagen der mediterranen Subtropen Nordamerikas (*P. coulteri*, *P. lambertiana*, *P. sabiniana*), wo die hygro-thermischen Bedingungen offensichtlich besonders günstig sind. Natürlich ist die Zapfengröße der Kiefern nicht unbedingt abhängig von den aktuellen Klimabedingungen, vielmehr ist sie ein Erbe der evolutiven Entwicklung, die bis ins Mesozoikum zurückreicht. Die Kiefernzapfen sind dabei nur eines von vielen Merkmalen, die sich dabei in Abhängigkeit der Standortbedingungen entwickelt haben. Da davon auszugehen ist, dass die heutige Verbreitung der Kiefern den evolutiv vorgegebenen Habitat-Präferenzen (einschließlich klimatischer Determinanten) folgt, sollten die Kiefernzapfengröße aber dennoch die aktuellen klimatischen Wuchsbedingungen widerspiegeln.

Schlagnworte: **Pinus, Kiefernzapfen, Phytoindikation, Pflanzenmorphologie**

1 Einleitung

Das Interesse an Kiefern ist vielfältig. Kiefern zählen zu den kommerziell wichtigsten Baumarten der Erde (ECKENWALDER 2009). Das Holz wird seit jeher als Energiequelle und als Rohstoff im Bau- und Möbelgewerbe genutzt und um der Nachfrage nach Kiefernholz gerecht zu werden, wurden Kiefern weit über ihr natürliches, fast gänzlich auf die Nordhemisphäre beschränktes Areal hinaus ausgedehnt. Mit etlichen schnellwüchsigen und zugleich anspruchslosen Arten sind Kiefern begehrte Baumarten in der Forstwirtschaft, was ihr mittlerweile nahezu globales Auftreten erklärt (vgl. PROCHEŞ et al. 2012). Neben der direkten Verwendung des Holzes lassen sich aus Kiefern vielfältig einsetzbares Pech und Harz gewinnen sowie ätherische Öle extrahieren, die in Wellness-Produkten, Sauna-Aufgüssen oder Duftlampen Verwendung finden. Aufgrund ihrer bizarren Form und Größe finden Kiefernzapfen vielerorts Verwendung

im Kunsthandwerk. Sowohl in der traditionellen Medizin amerikanischer Ureinwohner als auch in der moderneren (wenn auch nicht unumstrittenen) Bach-Blütentherapie werden Kiefern-Substanzen genutzt. Etliche Arten bilden zudem sehr große Samen, landläufig als Pinienkerne bekannt, die nicht nur für die Tierwelt eine wichtige Nahrungsgrundlage darstellen (Photo 1). Pinienkerne nordamerikanischer Piñon-Kiefern (*Pinus monophylla*, *P. edulis*, *P. quadrifolia*, *P. cembroides*) waren ein traditionelles Grundnahrungsmittel der indigenen Bevölkerung Nordamerikas (LANNER 1999), die Pinienkerne von *Pinus pinea* stellen eine essentielle Zutat von *Pesto alla Genovese* dar und auch ein Südtiroler Apfelstrudel ist ohne sie eigentlich undenkbar.

Auch aus wissenschaftlicher Sicht sind Kiefern von großem Interesse. Dendrochronologen sind von Baumindividuen fasziniert, die es auf ein Alter von mehreren tausend Jahren bringen (bei *Pinus longaeva* mehr als 5000 Jahre, vgl. RMTRR o.J.) und für weit



Photo 1: Westliches Grauhörnchen (*Sciurus griseus*) mit einem Zapfen von *Pinus lambertiana*

Aufnahme:
????



Photo 2: Beispiele von hinsichtlich Form und Größe unterschiedlichen Kiefernzapfen aus verschiedenen Teilen der Erde.

Aufnahme: ????

zurückreichende Jahrring-Chronologien große Bedeutung besitzen (FERGUSON 1968). Im Alpenraum stellen Kiefernpollen in Pollenprofilen wichtige Indikatoren der holozänen Klima- und Landnutzungsentwicklung dar (siehe z.B. KRAL 1985). In Nordamerika wurden Kiefern wiederholt zur Rekonstruktion von Feuerregimen in Feuerökosystemen herangezogen (siehe z.B. ARNO/SNECK 1977 oder HUFFMANN/ROTHER 2017). Im vorliegenden Beitrag soll nun der Frage nachgegangen werden, ob die Größe von Kiefernzapfen ein klimaökologisches Merkmal darstellt. Kiefern sind auf der Nordhemisphäre mit über 100 Arten weit verbreitet und erstrecken sich von der arktischen Baumgrenze bis in die inneren Tropen und vom Meeresniveau bis zur „alpinen“ Baumgrenze, die in China oder Mexico bei über 4000 m ü.d.M. liegt. Entsprechend stocken Kiefern in Abhängigkeit der Breiten- und Höhenlage unter einem sehr breiten Spektrum an klimatischen Bedingungen, von kalt bis heiß und von arid bis humid und innerhalb dieses breiten klimatischen Spektrums finden sich unterschiedlichste Dimensionen an Kiefernzapfen (Photo 2). In anderem Kontext hat sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen pflanzenanatomischen Merkmalen und klimatischer Standortgunst gezeigt (z.B. Blattgrößen von Melastomataceen, vgl. RICHTER 1997, SCHULZ 1998). Ganz im Sinne einer Phytoindikation auf pflanzenmorphologischer Grundlage (vgl. RICHTER 1991, 1996, 1997) soll im Folgenden überprüft werden, ob es globale Muster in den Kiefernzapfen-Dimensionen gibt, die mit einer Höhen- und Breiten-abhängigen Klimagunst bzw. -ungunst ihres Verbreitungsgebietes erklärt werden können.

2 Phytoindikation

Phytoindikation ist ein Teilgebiet der Bioindikation. Bioindikatoren sind Organismen, die indirekt über bestimmte Adaptionen und/oder Merkmale Aussagen zu ihrem Standort ermöglichen. Im Falle der Phytoindikation beruht die Ableitung der Standortbedingungen auf Pflanzen (abgeleitet vom griechischen *phytón* für Pflanze). Zu den bekanntesten Anwendungsbeispielen der Phytoindikation zählen Zeigerwert-Kataloge, die z.B. von ELLENBERG et al. (1991) für über 1700 Pflanzenarten Mitteleuropas oder von LANDOLT et al. (2010) für die Flora der Schweiz erstellt wurden. Beide Kataloge weisen den enthaltenen Pflanzenarten bestimmte edaphische und klimatische Präferenzen zu, sodass über die Erhebung des Arteninventars eine (klima)ökologische Bewertung des Standorts möglich ist. Ebenfalls auf floristischer Basis findet die Phytoindikation auch bei der Bewertung der Luft-, Wasser- und Bodenqualität Verwendung (siehe dazu u.a. SCHUBERT 1985, KREB 1990, BEIERKUHNLEIN 1991, PFEIFER 1999). In jüngerer Zeit wurden Veränderungen in der Artenzusammensetzung hochgelegener Gipfellagen in europäischen Gebirgsräumen als Zeichen einer voranschreitenden Thermophilisierung in den Gipffloren in Zusammenhang mit der Klimaerwärmung gewertet (GOTTFRIED et al. 2012).

Neben diesen Ansätzen einer Phytoindikation auf floristischer Grundlage wurden in der Vergangenheit, insbesondere von der Arbeitsgruppe um *Michael Richter*, vermehrt auch Versuche unternommen

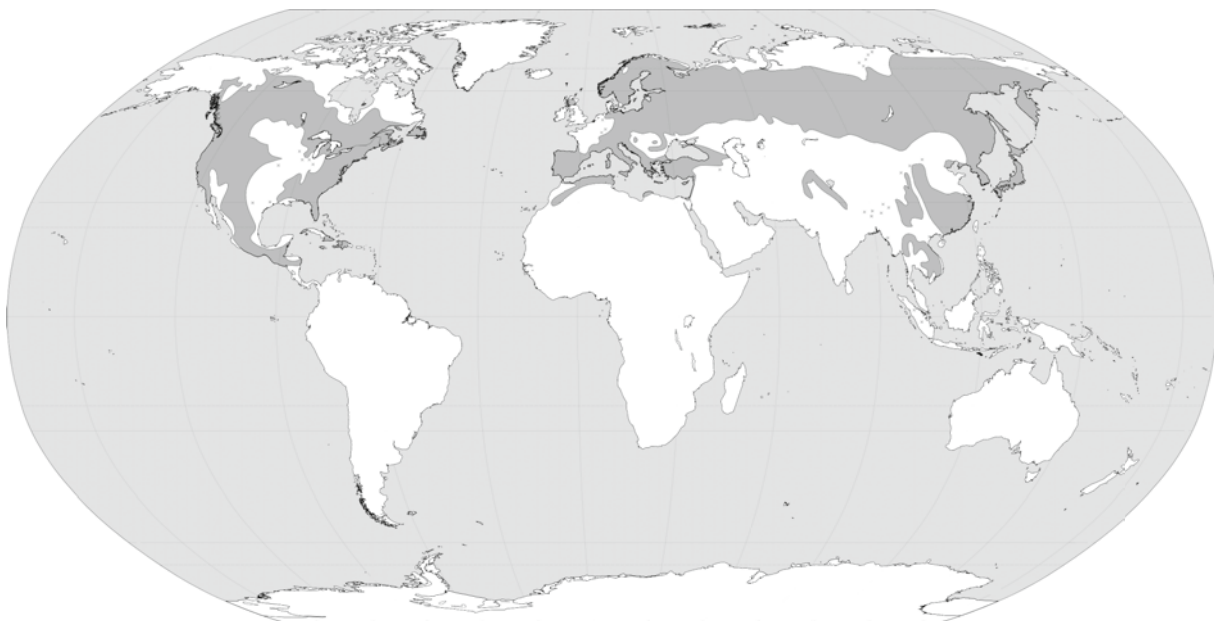


Abb. 1: Natürliche globale Verbreitung der Gattung *Pinus* (Creative Commons vers. 2.5, aus Wikipedia o.J.)

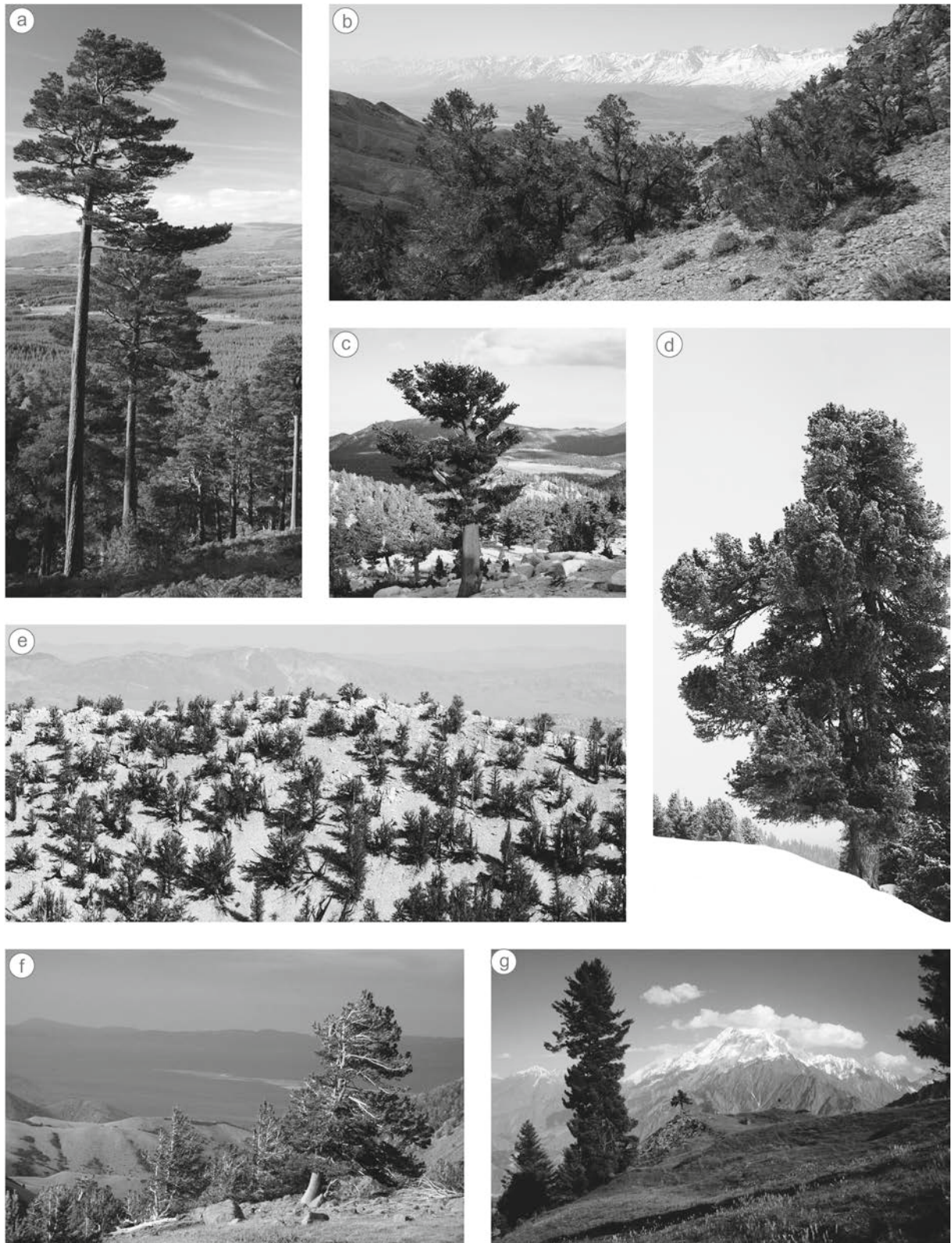


Photo 3a-f: Aspekte von Kiefer-Beständen in verschiedenen Teilen der Erde: a) *Pinus sylvestris* in den schottischen Highlands (GB); b) *Pinus monophylla* in den White Mountains (Kalifornien, USA); c) *Pinus balfouriana* in der südlichen Sierra Nevada (Kalifornien, USA); *Pinus cembra* in den Stubaier Alpen im Hochwinter (Österreich); e) *Pinus longaeva* in den White Mountains (Kalifornien, USA); f) *Pinus flexilis* in der Toquima Range (Nevada, USA); *Pinus wallichiana* am Talum-Rücken bei Chalt, (Karakorum, Pakistan)

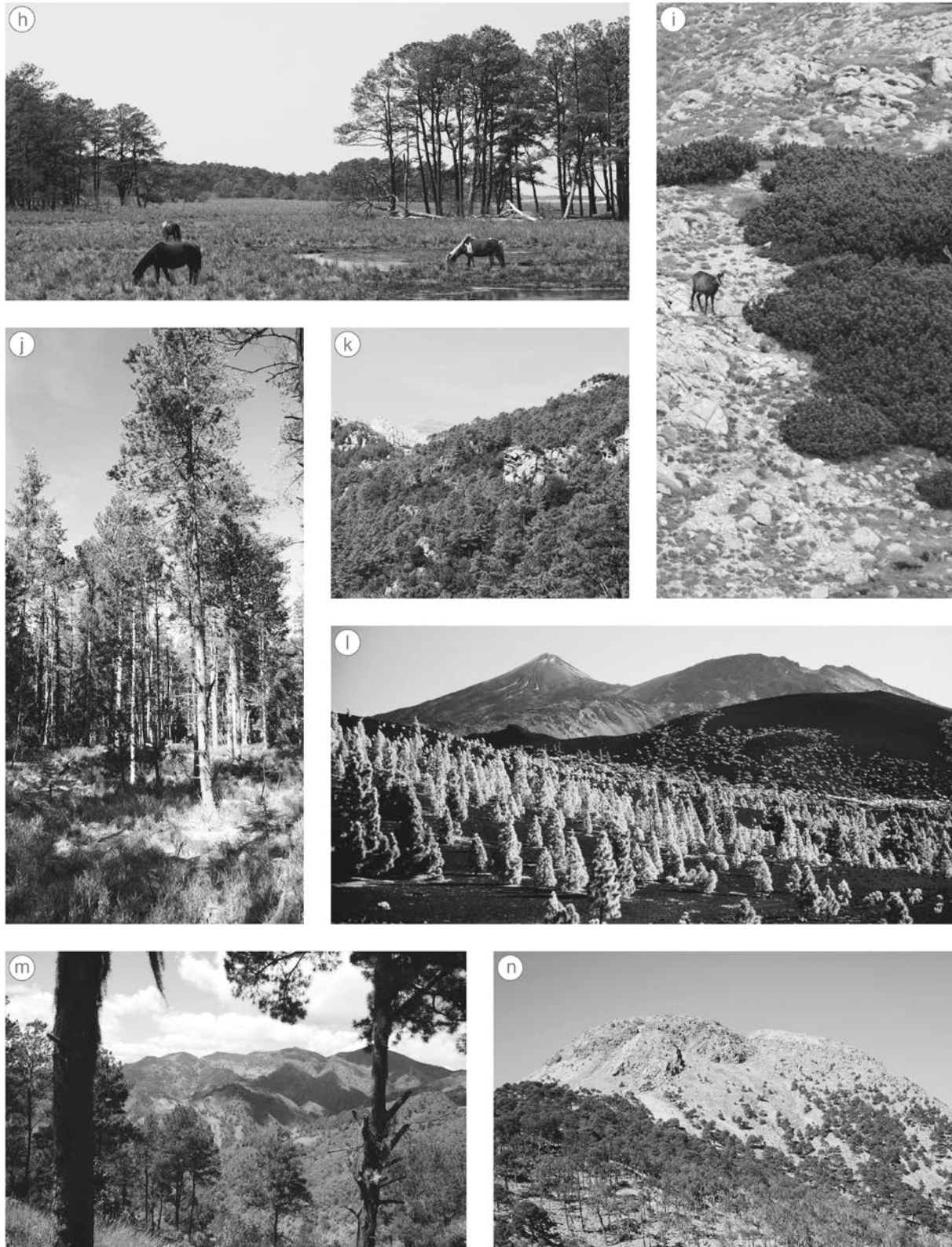


Photo 3h-m: h) *Pinus taeda* im Chincoteague NWR (Virginia, USA); i) *Pinus mugo* am Schneeberg (östliche Alpen, Österreich); j) *Pinus uncinata* im Moorgebiet der Bayerischen Au (Mühlviertel, Österreich); k) *Pinus pinea* auf Korsika (Frankreich); l) *Pinus canariensis*-Waldgrenze am Pico del Teide auf Teneriffa (Spanien); m) *Pinus occidentalis* in der Dominikanischen Republik; n) *Pinus hartwegii* bei über 4000 m ü.d.M. am Volcán Tajumulco in Guatemala.

Aufnahmen: ???

Vegetationsstruktur, Diversitätsmuster und pflanzenmorphologische Merkmale zur Klimainterpretation heranzuziehen. In der Hoch-Atacama haben sich beispielsweise Muster der α -Diversität und der Vegetationsdichte zur Klimaableitung bewährt (RICHTER/SCHMIDT 2002). Bei Studien in Zentralasien (RICHTER et al. 1999) sowie im Südwesten der USA (HETZNER et al. 1997, FICKERT 2006) wurden charakteristische Muster der Lebensformzusammensetzung von Pflanzenaufnahmen in Abhängigkeit der klimatischen Bedingungen aufgezeigt, die z.T. in Kombination mit der Artenzusammensetzung zu einer Klassifizierung von Hochgebirgstypen (homogen, heterogen, intermediär) als Klimaindikatoren führten (RICHTER 2000, FICKERT 2006). In verschiedenen neotropischen Gebirgsräumen wurden schließlich unterschiedliche Wuchsformen von Epiphyten sowie die schon angesprochenen Blattgrößen von Melastomataceen (je größer umso günstiger die hygro-thermischen Wuchsbedingungen) zur Klimaableitung verwendet (RICHTER 1996, 2003, SCHULZ 1998). Diesen letzten Ansatz aufgreifend soll hier untersucht werden, ob auch die Größe der Kiefernzapfen als klimaökologisches Merkmal interpretiert werden kann, in dem Sinne, dass der Luxus in große Zapfen zu investieren nur an (klima)begünstigten Standorten möglich ist.

3 Globale Kiefernverbreitung

Die Gattung *Pinus* ist natürlicherweise quasi ausschließlich nordhemisphärisch verbreitet (Abb. 1). Nur *Pinus merkusii* hat den Sprung über den Äquator auf die Südhalbkugel selbstständig vollzogen, alle anderen Kiefernarten wären ohne das Zutun des Menschen auf die Nordhemisphäre beschränkt. Da es sich um wenig anspruchsvolle und schnellwüchsige Baumarten handelt, wurden etlichen Kiefernarten, wie eingangs bereits erwähnt, bei der Aufforstung gestörter Flächen oder auch aus forstwirtschaftlichem Interesse heraus der Vorzug gegenüber heimischen Baumarten gegeben und so sind Kiefern mittlerweile sowohl in den natürlicherweise Kiefern-freien Bereichen der Nordhemisphäre als auch auf der Südhalbkugel z.T. sehr artenreich vertreten (vgl. PROCHEŞ et al. 2012). Lokal stellen Kiefern-Arten sogar ausgesprochen invasive Neophyten dar (vgl. NUÑEZ/MEDLEY 2011), z.B. die aus Kalifornien nach Südafrika und Neuseeland verbrachte Monterey-Kiefer (*Pinus radiata*).

In ihrem natürlichen, nordhemisphärischen Verbreitungsareal zeigen sich Mannigfaltigkeitszentren und auch markante Verbreitungslücken (vgl. FARJON/FILER 2013 und Abb. 1). Zu letzteren zählen die Great Plains in Nordamerika vom Golf von Mexiko bis hoch nach Saskatchewan und Alberta in Kanada.

In Europa sind die Tieflandbereiche West-Europas von Frankreich bis ins südliche Großbritannien und nach Irland natürlicherweise Kiefern-frei, obwohl in diesen Regionen auf sandigen, nährstoffarmen Böden heute weitverbreitet Kiefernforste existieren. Vom Kaspischen Meer ostwärts über weite Teile der Steppen und Trockengebiete Zentral- und Hochasiens fehlen Kiefern ebenfalls, ausgenommen davon der Himalaya Bogen, in dem fünf verschiedene Arten auftreten (FARJON/FILER 2013). Zu den globalen Mannigfaltigkeitszentren zählen Mexiko und Kalifornien. Mexiko ist mit 43 Arten – das sind über 40% aller Kiefern-Arten – das Land mit der höchsten Kiefern-Diversität überhaupt. Hier finden sich auch etliche Kiefern mit ausgesprochen kleinem Areal (z.B. *Pinus jaliscana*, *P. culminicola*, *P. nelsonii*, *P. rzedowskii* oder *P. maximartinezii*). Ein weiteres Zentrum liegt in Ost-Asien, das FARJON (1984) für den evolutionären Ausgangspunkt der Kiefern-Speziation hält. Nicht zuletzt beherbergt auch der Mittelmeerraum relativ viele unterschiedliche Kiefernarten.

Kiefern besitzen eine außergewöhnlich breite ökologische Spannweite (ECKENWALDER 2009). Sie erstrecken sich mit jeweils eigenen, adaptierten Arten von den borealen Breiten (z.B. *Pinus sylvestris*, Photo 3a) bis in die Inneren Tropen (z.B. *Pinus occidentalis*, Photo 3m), vom Meeresniveau (z.B. *Pinus taeda*, Photo 3h) bis zur Waldgrenze in den Gebirgsräumen der Erde (z.B. *Pinus cembra* bei 2600m ü.d.M. in den Alpen (Photo 3d), *Pinus canariensis* bei 2200m ü.d.M. auf Teneriffa (Photo 3l), *Pinus flexilis* bei 3600m ü.d.M. in Gebirgen der westlichen USA (Photo 3f) oder *Pinus hartwegii* auf über 4000m ü.d.M. in Mexico und Guatemala (Photo 3n)) und von Mooren (z.B. *Pinus uncinata*, Photo 3j) bis in die Trockengebiete der Erde hinein (z.B. *Pinus monophylla*, Photo 3b). Die von Kiefern aufgebauten Waldformationen variieren in Abhängigkeit der Standortbedingungen beträchtlich. *Pinus longaeva* (Photo 3e) und die nahe verwandte *Pinus balfouriana* (Photo 3c) bilden ausgesprochen offene Bestände, während *Pinus pinea* im Mittelmeerraum z.T. sehr dichte Wälder aufbaut. Und auch hinsichtlich der Wuchsform und Wuchshöhe bestehen große Unterschiede. *Pinus wallichiana* (Photo 3g) im Himalaya kann Wuchshöhen von bis zu 50 Metern erreichen, während *Pinus mugo* (Photo 3i) in den Alpen als niedrigwüchsiges Krummholz kaum höher als drei Meter wird.

4 Datengrundlage

Nach FARJON (2010) und FARJON/FILER (2013) umfasst die Gattung *Pinus* nach der aktuellen Klassifikation 113 Arten, darunter vier Hybriden mit begrenzter

Verbreitung, unzureichender Kenntnis und intermediären Merkmalen zwischen den jeweiligen Elternteilen. Diese vier natürlichen Hybriden werden hier nicht behandelt. Für die verbleibenden 109 Kiefern wurden folgende Informationen aus verschiedenen Quellen (ECKENWALDER 2009; FARJON 1984, 2010; FARJON/STYLES 1997; FARJON/FILER 2013; SCHULTZ 2000; *Gymnosperm Database* 2015) zusammengetragen (vgl. auch Tab. 1): Zugehörigkeit zu Sektion und Subsektion (Verwandtschaftsbeziehung), Höhenverbreitung (Unter- und Obergrenze in m ü.d.M.), Breitenerstreckung (minimaler bis maximaler Breitengrad), Ökozone sowie Zapfengröße (Höhe, Durchmesser). Aus der Höhen- und Breitenerstreckung wurden für jede Kiefernart die entsprechenden Mittelwerte errechnet. Als Maß für die Zapfendimension wurde das Volumen gewählt. Kiefernzapfen können in erster Näherung als Ellipsoid aufgefasst werden mit der Höhe $2c$ und einem annähernd runden Durchmesser $2a$ (vgl. Abb. 2). Obwohl die Zapfen z.T. leichte Verwindungen aufweisen (vgl. Photo 2), werden die Radien zweier senkrecht zueinander stehenden Schnittflächen hier als gleich angenommen. Das Volumen der Kiefernzapfen als Maß ihrer Dimension errechnet sich nach folgender Formel:
$$V = \frac{3}{4} \pi a^2 c$$

Aus den Werten zur mittleren geographischen Verbreitung hinsichtlich Breitenlage und Höhe der einzelnen Kiefernarten sowie zum Zapfenvolumen wurde im Programm SURFER (Golden Software) ein dreidimensionaler XYZ-Plot berechnet, in dem die Breitenlage die x-Achse und die Höhe die y-Achse aufspannt. Die Werte des Zapfenvolumens sind die z-Werte. Aus den jeweiligen XYZ-Datenpunkten, die ungleichmäßig im Datenraum verteilt vorliegen, wurden im Programm SURFER Isolinien der Zapfengröße interpoliert. Als Interpolationsmethode wurde *Kriging* verwendet. Bei *Kriging* handelt es sich um ein flexibles geostatistisches Interpolationsverfahren, bei dem die räumliche Varianz im Datensatz, die sich anhand von Semivariogrammen bestimmen lässt, berücksichtigt wird. Die Gewichtung der in die Berechnung einfließenden Messwerte wird für jeden zu interpolierenden Wert so gewählt, dass die Varianz des Schätzfehlers möglichst gering bleibt.

5 Ist die Größe von Kiefernzapfen ein Indikator der klimatischen Standortbedingungen?

Abbildung 3 zeigt, dass ein Großteil der Kiefern recht kleine Zapfen trägt. Bei über 80% aller Kiefern beträgt das Zapfenvolumen weniger als 500 cm^3 . Vierzehn Arten besitzen Volumina zwischen 500 und 2000 cm^3 ,

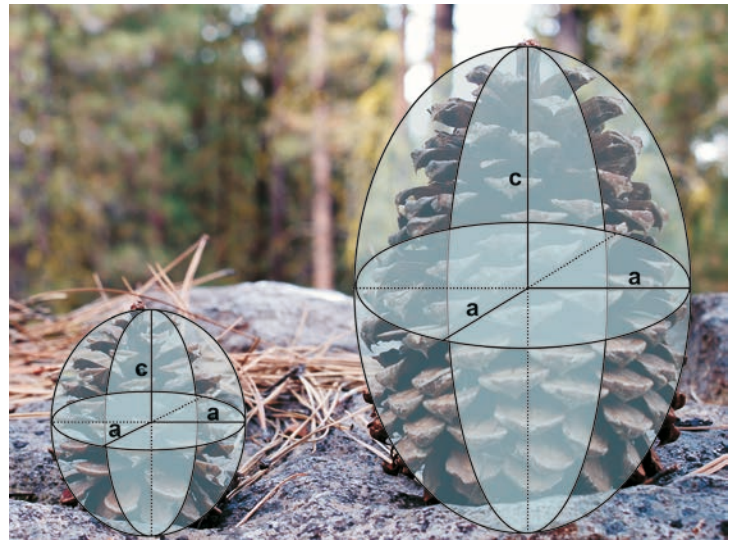


Abb. 2: Kiefernzapfen können in erster Näherung als Ellipsoid aufgefasst werden mit der Höhe $2c$ und einem annähernd runden Durchmesser $2a$. Aus dem Radius der Höhe und der Breite lässt sich das Volumen annähernd genau berechnen. Hier dargestellt sind *Pinus ponderosa* var. *ponderosa* (links, 160 cm^3) und *Pinus jeffreyi* (rechts, 1636 cm^3).

bei drei Arten (*Pinus lambertiana*, 2978 cm^3 , *Pinus sabiniana*, 3367 cm^3 und *Pinus coulteri*, 4410 cm^3) werden deutlich größere Volumina von knapp 3000 bis über 4400 cm^3 erreicht. Ein erster grober Blick in Tabelle 1 erweckt den Eindruck, dass große Zapfendimensionen v.a. in den Hochlagen der mediterranen Subtropen und der wechselfeuchten Tropen auftreten, während kleine Zapfen auf die höheren Breiten konzentriert sind oder aber in Trockenräumen zu finden sind. Innerhalb des breiten klimatischen Spektrums, in dem Kiefern auftreten finden sich sehr kleine Zapfen in borealen Breiten (z.B. *P. banksiana*, *P. sibirica*, vgl. Tab. 1) bzw. in der subalpinen Höhenstufe temperierter Gebirge wie der Alpen oder im westlichen Nordamerika (z.B. *P. mugo*, *P. contorta*, vgl. Tab. 1) unter kühlen Klimabedingungen. Auch in den unteren Waldstufen arider Hochgebirge auf dem Nordamerikanischen Kontinent, wo die Wasserbilanz defizitär ausfällt, bleiben die Zapfendimensionen klein (z.B. *P. herrerae*, *P. monophylla*, *P. edulis*, vgl. Tab. 1). Ferner gibt es einen Trend abnehmender Zapfengrößen in den tropischen Tieflagen (z.B. *P. cubensis*, *P. tropicalis*, *P. caribaea*, vgl. Tab. 1), während in den Hochlagen tropischer Gebirge die Dimensionen wieder zuzunehmen scheinen (*Pinus ayacahuite*, *P. devoniana* und *P. maximartinezii*, vgl. Tab. 1).

Dieser erste Eindruck bestätigt sich, wenn man sich den dreidimensionalen Plot der Kiefernzapfendimension in Abhängigkeit der Breiten- und Höhenlage in Abbildung 4a ansieht. Schwerpunkte großer Zapfendimensionen finden sich in den Tief- bis

Tab. 1: Gesamttabelle aller Kiefern der Erde (ohne natürliche Hybriden) mit Angaben zu Breiten- und Höhenlage, zur Ökozone und zur Dimension der Zapfen.

Artepithet	geogr. Breite min	geogr. Breite max	m ü.d.M. min	m ü.d.M. max	Ökozone (SCHULTZ 2000)	Zapfenhöhe x Zapfenbreite (in cm, geöffneter Zustand)	Zapfenvolumen in cm ³
Subgenus Pinus							
Section Pinus (v.a. in Europa und Asien, außer <i>P. resinosa</i> im nordöstlichen Nord-Amerika und <i>P. tropicalis</i> in Cuba)							
Subsection Pinus							
<i>P. densata</i>	26	35	2600	4200	feuchte Mittelbreiten	5 x 5.5	72
<i>P. densiflora</i>	32	45	0	2300	feuchte Mittelbreiten	3-6 x 1.5-3	12
<i>P. henryi</i>	29	33	1100	2000	laurale Subtropen	2.5-5 x 2.5-5	28
<i>P. hwangshanensis</i>	25	31	500	2500	laurale Subtropen	3-6 x 2.5-5	33
<i>P. kesiya</i>	12	29	800	3000	wechselfeuchte Tropen	4.5-8 x 3-5.5	59
<i>P. latteri</i>	10	21	0	1200	wechselfeuchte Tropen	5-13 x 4-9	199
<i>P. luchuensis</i>	24	29	0	700	laurale Subtropen	4-5.5 x 2.5-3	19
<i>P. massoniana</i>	19	34	0	2500	laurale Subtropen	3-9 x 2.5 - 5	44
<i>P. merkusii</i>	-2	22	300	2000	wechselfeuchte Tropen	5-11 x 4-8	151
<i>P. mugo</i>	40	52	600	2700	feuchte Mittelbreiten	2-6 x 2-4.5	22
<i>P. nigra</i>	35	48	100	2000	mediterrane Subtropen	3.5-12 x 2-4	37
<i>P. resinosa</i>	39	51	200	1300	boreal	4-6 x 4-5	53
<i>P. sylvestris</i>	37	70	0	2600	feuchte Mittelbreiten	2-7 x 4-5	48
<i>P. tabuliformis</i>	29	41	100	3800	feuchte Mittelbreiten	5-8.5 x 5-7.5	138
<i>P. taiwanensis</i>	23	25	600	3400	feuchte Tropen	3-10 x 2.5-5	48
<i>P. thunbergii</i>	29	42	0	900	laurale Subtropen	4-7 x 3-4.5	40
<i>P. tropicalis</i>	21	22	0	300	wechselfeuchte Tropen	5-8 x 4-5.5	77
<i>P. uncinata</i>	40	48	100	2300	feuchte Mittelbreiten	3-6.5 x 3-6	50
<i>P. yunnanensis</i>	23	30	400	3300	laurale Subtropen	5-11 x 5-7	151
Subsection Pinaster							
<i>P. brutia</i>	33	45	0	1500	mediterrane Subtropen	4-13 x 5-8	188
<i>P. canariensis</i>	28	29	1200	2200	mediterrane Subtropen	10-25 x 9-13	1109
<i>P. halepensis</i>	31	45	0	1700	mediterrane Subtropen	6-12 x 4-7	143
<i>P. heldreichii</i>	40	44	1000	2650	feuchte Mittelbreiten	6-10 x 4-6	105
<i>P. pinaster</i>	32	45	0	2000	mediterrane Subtropen	10-22 x 5-8	354
<i>P. pinea</i>	33	44	0	600	mediterrane Subtropen	8-15 x 8-13	664
<i>P. roxburghii</i>	27	35	400	2500	mediterrane Subtropen	10-20 x 7-12	709
Section Trifoliae (American hard pines, Nord-Amerika, Mittelamerika, Karibik)							
Subsection Australes							
<i>P. attenuata</i>	34	44	250	1700	mediterrane Subtropen	8-15 x 3.5-8	199
<i>P. caribaea</i>	12	16	0	700	wechselfeuchte Tropen	4-13 x 3-7	111
<i>P. cubensis</i>	20	21	100	1200	wechselfeuchte Tropen	3.5-7 x 2-5	34
<i>P. echinata</i>	30	41	150	600	laurale Subtropen	4-7 x 3-6	58
<i>P. elliotii</i>	25	33	0	150	laurale Subtropen	7-18 x 4-10	321
<i>P. glabra</i>	30	34	0	150	laurale Subtropen	4-7 x 3-5	46
<i>P. greggii</i>	20	26	1300	2700	wechselfeuchte Tropen	8-15 x 4-7	182
<i>P. herrerae</i>	26	36	1100	2600	wechselfeuchte Tropen	2-4 x 2-3.5	12
<i>P. jaliscana</i>	20	20	800	1650	wechselfeuchte Tropen	4.5-9.8 x 3-6	76
<i>P. lawsonii</i>	16	21	1300	2600	wechselfeuchte Tropen	5-9 x 4-7	111
<i>P. leiophylla</i>	17	34	1500	3300	wechselfeuchte Tropen	5-8 x 3-5.5	61
<i>P. lumholtzii</i>	20	28	1500	2900	wechselfeuchte Tropen	3-7 x 2.5-4.5	32
<i>P. luzmariae</i>	19	25	800	2500	wechselfeuchte Tropen	3-5.5 x 3-6	45
<i>P. muricata</i>	28	41	0	300	mediterrane Subtropen	5-8 x 4-6	85
<i>P. occidentalis</i>	18	20	200	3150	feuchte Tropen	4-11 x 3.5-6.5	98
<i>P. oocarpa</i>	13	28	200	2700	wechselfeuchte Tropen	3-10 x 3-12	191
<i>P. palustris</i>	27	27	0	700	laurale Subtropen	15-25 x 6-15	1155
<i>P. patula</i>	17	23	1500	3000	wechselfeuchte Tropen	5-12 x 3-6.5	100
<i>P. praetermissa</i>	16	25	900	1900	wechselfeuchte Tropen	4-7 x 5-8	122
<i>P. pringlei</i>	16	20	1500	2800	wechselfeuchte Tropen	5-10 x 3.5-7	108
<i>P. pungens</i>	35	41	300	1750	feuchte Mittelbreiten	5-10 x 4-6	98
<i>P. radiata</i>	29	37	0	400	mediterrane Subtropen	5-15 x 4-12	335
<i>P. rigida</i>	35	45	0	1400	feuchte Mittelbreiten	3-8 x 7	141
<i>P. serotina</i>	28	39	0	150	laurale Subtropen	5-10 x 8	251
<i>P. taeda</i>	28	40	0	700	laurale Subtropen	5-15 x 6-9	295
<i>P. tecunumanii</i>	13	17	300	2900	wechselfeuchte Tropen	3.5-7.5 x 3-6	58
<i>P. teocote</i>	15	28	1000	3300	wechselfeuchte Tropen	3-7 x 2.5-5	37
Subsection Contortae							
<i>P. banksiana</i>	44	65	0	800	boreal	3-5.5 x 3-4	27
<i>P. clausa</i>	26	30	5	90	laurale Subtropen	4-8 x 3-6	64
<i>P. contorta</i>	32	64	0	3350	feuchte Mittelbreiten	2-6 x 1.5-4	16
<i>P. virginiana</i>	33	41	0	650	feuchte Mittelbreiten	3.5-7 x 2.5-5	39

Tab. 1: Fortsetzung

Artepithet	geogr. Breite min	geogr. Breite max	m ü.d.M. min	Meereshöh e max	Ökozone (SCHULTZ 2000)	Zapfenhöhe x Zapfenbreite (in cm, geöffneter Zustand)	Zapfenvolumen in cm ³
Subsection Ponderosae							
<i>P. arizonica</i>	23	28	1300	3000	Subtrop./trop.Trockengebiete	4.5-14 x 3.5-8	160
<i>P. coulteri</i>	31	38	300	2150	mediterrane Subtropen	20-35 x 15-20	4410
<i>P. devoniana</i>	17	23	700	3000	wechselfeuchte Tropen	15-35 x 8-15	1731
<i>P. douglasiana</i>	18	27	1100	2700	wechselfeuchte Tropen	7-10 x 5-7	160
<i>P. durangensis</i>	20	30	1600	2800	wechselfeuchte Tropen	5-11 x 4-7	127
<i>P. engelmannii</i>	22	32	1200	3000	Subtrop./trop.Trockengebiete	8-15 x 6-10	385
<i>P. hartwegii</i>	14	27	2300	4300	wechselfeuchte Tropen	8-14 x 5-8	243
<i>P. jeffreyi</i>	31	42	50	3050	mediterrane Subtropen	10-30 x 9-16	1636
<i>P. maximinoi</i>	13	23	450	2800	wechselfeuchte Tropen	4-12 x 3-8	127
<i>P. montezumae</i>	15	26	1200	3500	wechselfeuchte Tropen	8-20 x 5-10	412
<i>P. ponderosa</i>	23	51	0	3300	feuchte Mittelbreiten	5-12 x 3-9	160
<i>P. pseudostrobus</i>	13	27	850	3250	wechselfeuchte Tropen	7-16 x 6-13	543
<i>P. sabiniana</i>	35	41	50	1800	mediterrane Subtropen	17-25 x 15-20	3367
<i>P. torreyana</i>	33	34	0	180	mediterrane Subtropen	10-16 x 8-17	1064
Subgenus Strobus							
Section Parrya (SW-USA, Mexiko)							
Subsection Balfourianae							
<i>P. aristata</i>	35	40	2500	3400	kontinentale Mittelbreiten	6-11 x 4-6	111
<i>P. balfouriana</i>	36	41	1600	3700	mediterrane Subtropen	6-10 x 4-6	105
<i>P. longaeva</i>	35	41	1700	3400	kontinentale Mittelbreiten	6-10 x 4-6	105
Subsection Cembroides							
<i>P. cembroides</i>	18	24	800	2800	Subtrop./trop.Trockengebiete	2-7.5 x 3-7	62
<i>P. culminicola</i>	25	25	3000	3700	Subtrop./trop.Trockengebiete	3-4.5 x 3-5	29
<i>P. edulis</i>	31	41	1350	2600	kontinentale Mittelbreiten	3-5 x 3-6	42
<i>P. maximartinezii</i>	18	19	1750	2400	wechselfeuchte Tropen	15-27 x 10-15	1718
<i>P. monophylla</i>	31	42	950	3000	kontinentale Mittelbreiten	4-6 x 4.5-7	87
<i>P. pinceana</i>	21	27	1400	2300	Subtrop./trop.Trockengebiete	5-10 x 3.5-7	108
<i>P. quadrifolia</i>	31	33	900	2700	Subtrop./trop.Trockengebiete	4-6 x 4.5-7	87
<i>P. remota</i>	24	30	450	1850	Subtrop./trop.Trockengebiete	2-4 x 3-6	32
<i>P. rzedowskii</i>	18	18	2100	2400	wechselfeuchte Tropen	10-15 x 6-8.5	344
Subsection Nelsonianae							
<i>P. nelsonii</i>	22	25	1600	2450	Subtrop./trop.Trockengebiete	5-12 x 4-5.5	100
Section Quinquefoliae (Weiß-Kiefern)							
Subsection Gerardianae							
<i>P. bungeana</i>	31	41	500	2150	feuchte Mittelbreiten	5-7 x 4-6	79
<i>P. gerardiana</i>	32	36	2000	3350	mediterrane Subtropen	12-23 x 8-13	1212
<i>P. squamata</i>	26	26	2175	2225	wechselfeuchte Tropen	7-10 x 5-6	135
Subsection Krempfianae							
<i>P. krempfii</i>	12	13	1200	2000	wechselfeuchte Tropen	5-7 x 3-5	50
Subsection Strobus							
<i>P. albicaulis</i>	37	55	1000	3650	feuchte Mittelbreiten	5-8 x 4-7	103
<i>P. amamiana</i>	31	31	100	300	laurale Subtropen	5-7 x 3-4	38
<i>P. armandii</i>	23	35	900	3500	laurale Subtropen	8-14 x 5-8	243
<i>P. ayacahuite</i>	14	20	1500	3600	wechselfeuchte Tropen	10-50 x 7-15	1901
<i>P. bhutanica</i>	27	30	1650	2750	feuchte Tropen	12-20 x 5-7	302
<i>P. cembra</i>	44	50	1200	2600	feuchte Mittelbreiten	5-8 x 4-6	85
<i>P. dalatensis</i>	12	12	1400	2300	wechselfeuchte Tropen	6-23 x 5-9	372
<i>P. fenzeliana</i>	19	25	500	1800	laurale Subtropen	3-17 x 4-11	295
<i>P. flexilis</i>	33	53	900	3800	kontinentale Mittelbreiten	10-15 x 4-6	164
<i>P. koraiensis</i>	36	51	200	2500	feuchte Mittelbreiten	9-14 x 6-8	295
<i>P. lambertiana</i>	31	45	600	3200	mediterrane Subtropen	30-56 x 8-15	2978
<i>P. monticola</i>	36	53	300	3000	feuchte Mittelbreiten	10-30 x 4-12	670
<i>P. morrisonicola</i>	23	25	300	2300	feuchte Tropen	6-11 x 5-6	135
<i>P. parviflora</i>	33	43	0	2500	feuchte Mittelbreiten	4-7 x 4	46
<i>P. peuce</i>	39	45	600	2200	feuchte Mittelbreiten	7-20 x 2-4	64
<i>P. pumila</i>	36	70	0	3200	feuchte Mittelbreiten	3-5 x 2.5-3	16
<i>P. sibirica</i>	42	68	100	2400	boreal	5-12 x 4-8	160
<i>P. strobiformis</i>	21	37	1900	3500	Subtrop./trop.Trockengebiete	12-60 x 7-11	1527
<i>P. strobus</i>	35	50	300	2000	feuchte Mittelbreiten	5-25 x 4-8	283
<i>P. wallichiana</i>	27	35	1800	3400	wechselfeuchte Tropen	10-30 x 5-9	513
<i>P. wangii</i>	23	23	500	1800	wechselfeuchte Tropen	4-15 x 3-10	210

zusammengestellt nach Daten in ECKENWALDER 2009, FARJON 1984, 2010, FARJON/STYLES1997, FARJON/FILER 2013, LANNER 1999, The Gymnosperm Database 2015

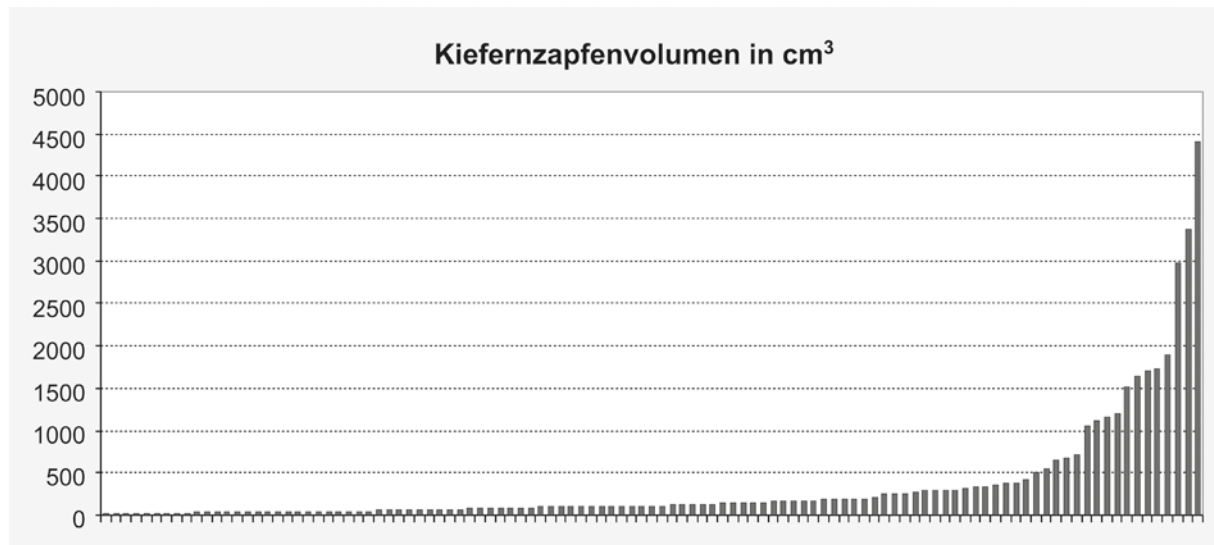


Abb. 3: Histogramm der Kiefernzapfen-Dimension von 109 Kiefernarten

Mittellagen mediterraner Gebirge (um 35° nördlicher Breite) wofür in erster Linie die drei nordamerikanischen Rekordhalter *Pinus coulteri*, *P. lambertiana* und *P. sabiniana* verantwortlich sind, in etwas höheren Lagen auch *Pinus jeffreyi*. Mit *P. gerardiana* und *P. canariensis* finden sich in entsprechenden Höhen- und Breitenlagen aber auch in Asien und Europa Vertreter mit recht großen Kiefernzapfen. Südwärts weisen die Hochlagen tropischer Gebirge Kiefern mit größeren Zapfendimensionen auf, obwohl die mediterranen Dimensionen bei Weitem nicht erreicht werden. Hier sind insbesondere die mexikanischen Vertreter *Pinus ayacahuite*, *P. devoniana* und *P. maximartinezii* zu nennen. In den tropischen Tief- und Mittelagen sowie den höheren Breiten bleiben die Dimensionen der Kiefernzapfen gering.

Die Breitenmittel wichtiger bioklimatischer Parameter wie Jahresniederschlag, potentielle Verdunstung, Jahrestemperatur, thermische Vegetationsperiode sowie als Aggregat die hypothetische pflanzliche Produktion können als grobe Interpretationshilfe dieses Verbreitungsmusters herangezogen werden (Abb. 4b). In den tropischen Tief- und Mittelagen scheinen für Kiefern als C3-Pflanzen (MORISON 1987) aufgrund zu hoher Temperaturen und/oder mangelnder Feuchtigkeit (hohe Verdunstungskraft, hygri-sche Saisonalität) nicht optimale Wuchsbedingungen gegeben zu sein, zumindest herrschen Bedingungen vor, die den Luxus in große Zapfendimensionen zu investieren nicht erlauben. In den Trockengebieten bleiben die Zapfengrößen aufgrund hygri-scher Ungunst klein, nördlich von 45° nördlicher Breite aufgrund thermischer Ungunst.

Nun sind Pflanzenmerkmale wie die Zapfengröße von Kiefern nicht unbedingt von den aktuellen Klimabedingungen gesteuert. Vielmehr stellen sie das

Resultat der evolutionären Entwicklung dar, die im Falle der Kiefern bis ins Mesozoikum zurückreicht (FARJON 1984). Insgesamt lassen sich in diesem langen Zeitraum vier Differenzierungsperioden unterscheiden. Bereits im Mesozoikum differenzierten sich die Unterabteilungen der Section Parrya sowie die Subsectionen Gerardianae und Krempfianae der Section Quinquaefoliae (vgl. Tab. 1). Eine zweite Differenzierungsphase führte zu den Subsectionen Pinus, Pinaster, Australes und Strobilus, die sich dann im Laufe des Tertiärs in weitere Subsectionen (u.a. Contortae, Ponderosae) aufspalteten und sich die meisten der heute existierenden Arten herausbildeten. Jüngste Differenzierungsprozesse erfolgten während des Quartärs (insbesondere auf der Ebene regionaler Varietäten) und auch heute ist die Gattung *Pinus* noch in lebhafter Speziation begriffen (FARJON 1984).

Klimatische Veränderungen während dieser langen Zeit der Evolution, insbesondere die Herausbildung saisonaler Schwankungen in Temperatur und Feuchteversorgung ab dem Jung-Tertiär, führten dazu, dass Arten lokal ausstarben, bei manchen zumindest Teile des ursprünglichen Areals aufgegeben werden mussten. Als Beispiele für Letzteres führt FARJON (1984) die im Tertiär weitverbreiteten und nahe verwandten *Pinus canariensis* und *P. roxburghii* an, die heute auf die Kanarischen Inseln bzw. den Himalaya-Bogen, respektive, beschränkt sind. Ein weiterer wichtiger Schritt für die Herausbildung der heutigen Kiefern-Arten war das Quartär mit seinen wiederholten Warm- und Kaltzeiten, die zu ständigen Migrationen führten. Gebirge und hier insbesondere Nord-Süd-verlaufende Gebirge wie etwa die Kordillieren auf dem Nordamerikanischen Kontinent (AXELROD/RAVEN 1985) ermöglichten sowohl vertikal als auch N-S-gerichtete Wanderungsbewegungen, durch die etablierte Arten

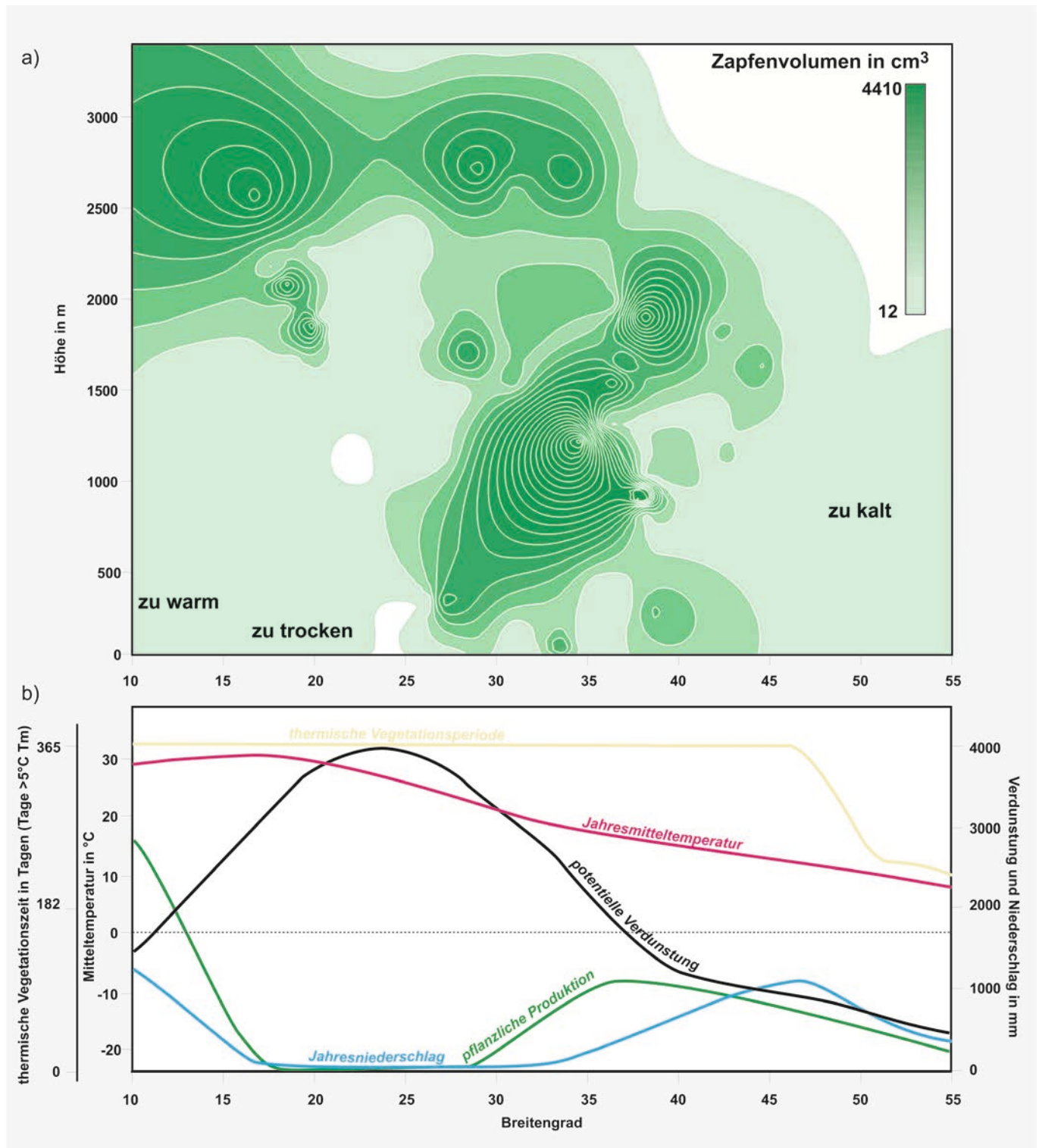


Abb. 4:

(a) Dreidimensionaler XYZ-Plot ($X = \text{Breitengrad}$, $Y = \text{Höhe}$, $Z = \text{Zapfenvolumen in cm}^3$), weiße Areale sind Kiefern-frei, der Abstand der Isolinien gleicher Zapfengröße beträgt 200 cm^3 ;

(b) stark generalisierte Breitenmittel der wichtigen bioklimatischen Parameter Jahresniederschlag, potentielle Verdunstung, Jahrestemperatur, thermische Vegetationsperiode sowie als Aggregat die hypothetische pflanzliche Produktion (ohne Einheit) (nach BAHLBURG/BREITKREUZ2012).

einerseits isolierte Refugien fanden, es andererseits aber auch zum Kontakt und genetischem Austausch mit anderen Kiefernpopulationen und damit zu Hybridisierung und Speziation kommen konnte. Die mit besonders großen Zapfen ausgestatteten Taxa auf dem Nordamerikanischen Kontinent stammen zumeist aus der jüngsten Speziationsphase im Quartär. Auch wenn die Zapfengröße evolutiv angelegt ist, so kann sie unter Vorbehalt doch als klimamorphologisches Merkmal gewertet werden. Ähnlich wie bei den Blattgrößen der Melastomataceen (vgl. RICHTER 1997, SCHULZ 1998) kann auch eine große Zapfendimensionen als Merkmal von Klimagunst gewertet werden, da davon auszugehen ist, dass Kiefern auch heute den evolutiv festgelegten Habitatpräferenzen (inklusive klimatischer Determinanten) folgen.

Literatur

- ARNO, S.F.; SNECK, K.M. 1977: A Method for Determining Fire History in Coniferous Forests of the Mountain West. United States Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report INT-42, Ogden, Utah, USA.
- AXELROD, D.I.; RAVEN, P.H. 1985: Origins of the Cordilleran flora. In: *Journal of Biogeography* 12: 21-47.
- BAHLBURG, H.; BREITKREUZ, C. 2012: Grundlagen der Geologie. Springer Heidelberg, 423 S.
- BEIERKUHNLIN, C. 1991: Räumliche Analyse der Stoffausträge aus Waldgebieten durch Untersuchung von Waldquellfluren. In: *Die Erde* 2002: , S. 291–315.
- ECKENWALDER, J.E. 2009: Conifers of the World – The complete Reference. Timber Press, Portland, London, 720 S.
- ELLENBERG, H. et al. 1991: Zeigerwerte von Pflanzen Mitteleuropas. In: *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.
- FARJON, A. 1984: Pines – Drawings and Descriptions of the Genus *Pinus*. Brill, Leiden, 219 S.
- FARJON, A. 2010: A Handbook of the Worlds Conifers Vol I & II. Brill, Leiden, 1111 S.
- FARJON, A.; Styles, B.T. 1997: Flora Neotropica 75 – *Pinus* (Pinaceae). New York Botanical Garden, New York, 291 S.
- FARJON, A.; Filer, D. 2013: An Atlas of the World's Conifers – An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status. Brill, Leiden, 512 S.
- FERGUSON, C.W. 1968: Bristlecone Pine: Science and Ethics – A 7100-year tree-ring chronology aids scientists; old trees draw visitors to California mountains. In: *Science* 159/3817: 839–46.
- FICKERT, Th. 2006: Phytogeographische Studien als Mittel zur Klimaableitung in Hochgebirgen. PSG, Heft 22.
- GOTTFRIED, M. et al. 2012: Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. In: *Nature Climate Change* 2: 111–115 [doi:10.1038/nclimate1329]
- HETZNER, S. et al. 1997: Climatic-ecological aspects of the arid American Southwest, with special emphasis on the White Mountains, California. – *International Geology Review*. 39: 1010 – 1032.
- HUFFMAN, J.M.; ROTHER, M.T. 2017: Dendrochronological Field Methods for Fire History in Pine Ecosystems of the Southeastern Coastal Plain. In: *Tree-Ring Research* 73/1: 42–46. [https://doi.org/10.3959/1536-1098-73.1.42]
- KRAL, F. 1985: Nacheiszeitlicher Baumartenwandel und frühe Weidewirtschaft auf der Wurzeralm (Warscheneck, Oberösterreich). In: *Jahrbuch des Oberösterreichischen Musealvereins* 13: 183–192.
- KREEB, K.H. 1990: Methoden zur Pflanzenökologie und Bioindikation. – Stuttgart.
- LANDOLT, E. et al. 2010: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen, Bern, 376 S.
- LANNER, R.M. 1999: Conifers of California. Cachuma Press, Los Olivos, 274 S.
- MORISON, J.I.L. 1987: Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In: ZEIGER, E. et al. (Hg.): Stomatal function. Stanford University Press: 229–251.
- NUÑEZ, M.A.; MEDLEY, K.A. 2011: Pine invasion: climate predicts invasion success; something else predicts failure. In: *Diversity & Distribution* 2011: 1–11 [DOI: 10.1111/j.1472-4642.2011.00772.x]
- PFEIFER, H. 1999: Angewandte Pflanzengeographie in maghrebischen Oasen unter besonderer Berücksichtigung der Ackerwildkräuter als Phytoindikatoren. – Berlin, Stuttgart (Dissertationes Botanicae 319), 218 S.
- PROCHEŞ, Ş. et al. 2012: Native and naturalized range size in *Pinus*: relative importance of biogeography, introduction effort and species trait. In: *Global Ecology and Biogeography* 21: 513–523.
- RICHTER, M. 1991: Methoden der Klimaindikation durch pflanzenmorphologische Merkmale in den Kordillern der Neotropis. In: *Die Erde* 122: 267–289.
- RICHTER, M. 1996: Klimatologische und pflanzenmorphologische Vertikalgradienten in Hochgebirgen. – *Erdkunde* 50: 205–237.
- RICHTER, M. 1997: Allgemeine Pflanzengeographie. Teubner Studienebücher, Stuttgart, 256 S.
- RICHTER, M. 2000: A hypothetical framework for testing phytodiversity in mountainous regions: the influence of airstreams and hydrothermic conditions. – *Phytocoenologica* 30 (3/4): 519–541,
- RICHTER, M., PFEIFER, H.; FICKERT, Th. 1999: Differences in exposure and altitudinal limits as climatic indicators in a profile from Western Himalaya to Tian Shan. In: *Erdkunde* 53/2: 89–107.
- RICHTER, M.; SCHMIDT, D. 2002: Cordillera de la Atacama – das trockenste Hochgebirge der Welt. – *Petermanns Geographische Mitteilungen* 146/4: 48–57.
- RMTRR. o.J.: Rocky Mountains Tree-Ring Research – Oldlist. Online: <http://www.rmtrr.org/oldlist.htm>.
- SCHUBERT, R. 1985: Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. – Stuttgart.
- SCHULTZ, J. 2000: Handbuch der Ökozonen. Ulmer, Stuttgart, 577 S.
- SCHULZ, S. 1998: Analyse von Blatteigenschaften zur Ermittlung klimatischer Verhältnisse – Das Beispiel der Melastomataceae in den bolivianischen Yungas. In: *Mitteilungen der Fränkischen Geographischen Gesellschaft* 45: 275–302. *The Gymnosperm Database* 2015: Online: <http://www.conifers.org/index.php>.
- Wikipedia o.J.: Online: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/40/Pinus_range.png.

Abstract: Pine cone size as climate-ecological attribute – A contribution to phytoindication by plant-morphological traits

This study tries to evaluate the relationship between latitude- and elevation-dependent climatic favorableness and the size of seed cones within the genus *Pinus* from a global perspective. With more than hundred species, pines are widely distributed on the northern hemisphere from boreal latitudes (*Pinus sibirica*, *P. sylvestris*) to the inner tropics (*P. merkusii*), from sea-level (*P. torreyana*) up to well above 4000 m a.s.l. in Asia (*P. densata*) or Mexico (*P. hartwegii*), and from wet bogs (*P. uncinata*) to drylands (*P. monophylla*). Thus, pines occur under a wide spectrum of climatic conditions, from cold to hot and dry to humid in varied combinations. Within this broad climatic range, very small cones are to be found at boreal latitudes (*P. banksiana*, *P. sibirica*) or within the subalpine belt (*P. mugo*, *P. contorta*) under low temperatures, as well as in the lower forested belt of arid mountain ranges where water balance is crucial (*P. herrerae*, *P. monophylla*, *P. edulis*). In addition there is a trend of smaller pine cone sizes in the tropical lowlands (*P. cubensis*, *P. tropicalis*, *P. caribaea*) compared to the upper elevations in the mountains (*P. ayacahuite*, *P. devoniana*, *P. maximartinezii*), where thermal conditions for pines as C3-plants are probably more favorable and allow the trees for the luxury to invest in large seed cones. By far the largest pine cones on earth are to be found at low to middle elevations of the Mediterranean subtropics in North America (*P. coulteri*, *P. lambertiana*, *P. sabiniana*), where conditions are apparently most favorable. Of course, cone size is not related to present day climate but rather reflects an evolutionary legacy going back to the Mesozoic era. However, as pine cone size is just one of many traits the different pine species developed during evolution in response to their particular site conditions, and as it can be assumed, that distribution of pines also today follows those evolutionary determined habitat preferences (including climate), the size of seed cones also today may reflect the climatic growth conditions.

Tags: ***Pinus*, pine cones, phytoindication, plant morphology**

Autor: Thomas Fickert, thomas.fickert@uni-passau.de, Physische Geographie, Universität Passau

