


 *Jenny Helander* 

MSc: Biology + Chemistry

Poul Møllers Vej 7, DK - 2000 Frbg.

FAX +  (45) 38 34 34 07

Email: info@conifers.dk

Coniferales-morfologi

7dages "take-home" opgave (KU-speciale)

Intern vejleder: Knud Ib Christensen, Botanisk Have

Extern vejleder: Anders Barfod, Århus Universitet

Afleveret den 31. marts 2003.



Pinus jeffreyi. Fra Aljos Farjon (1984)

INDHOLD.

Side:	
1	Opgaveformulering.
1	<u>Indledning:</u>
1	Frøplanternes udvikling.
1	Udvælgelse af skud- og bladmorfologien.
2	<u>Valg af fylogenetisk hypotese:</u>
2	Fylogenien af Coniferales på familieniveau. Fylogenien indenfor Pinaceae
2	Cedruslignende forfader til Coniferales?
3	<u>Stamtræ for Coniferales (incl. Pinaceae).</u>
4	<u>Blad- og skudmorfologi indenfor Coniferales:</u>
4	Generelle problemer.
4	Morfologiske definitioner for: Bladform, Blad stilling, Skudstilling.
5	<u>Egne observationer af blad- og skudmorfologi.</u>
5 - 7	<u>Familiernes morfologi indenfor Coniferales:</u>
5	Fylogenetisk information fra vegetative karakterer.
6	Pinaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae.
7	Sciadopitys, Taxaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae s.s.
8	<u>Undersøgelser af yderligere morfologiske karakterer:</u>
8	Morfologi af skudknopper. Morfologi af skudoverflade og midtribbe.
8	Harpikskanaler i nåle, skæl og blade.
9	<u>Slægtskabsbestemmelse umulig vha vegetativ bladmorfologi?</u>
9 - 12	<u>Sammenligning af Coniferales familie-fylogenien:</u>
9	Sproglige begrænsninger.
9	Mulige forfædre til Araucariaceae/Podocarpaceae.
10	Mulige forfædre til Sciadopitys. Mulige forfædre til både Sciadopitys og Araucariaceae/Podocarpaceae.
11	FIGUR: Sml. af dannelse af langskud hos Sciadopitys, Cedrus og Pinus.
12	Sml. af slægterne i Pinaceae. Overvejelser mht opståen eller bortfald af kortskud.
12 - 13	<u>Resumé og konklusion.</u>
14	<u>Skema over blad- og skudmorfologi.</u>
15	<u>Referencer.</u>

Opgaveformulering:

Under en given fylogenetisk hypotese ønskes der en diskussion af udviklingen i skudopbygning og bladets morfologi indenfor Coniferales.

Uddybning:

- I. Den valgte hypotese må gerne være en af dem, der opstilles i specialet.
- II. Ved skudopbygning forstås opbygning og forgrening af skuddet de første par år til en skudlængde af 20-50 cm og ikke træernes stamme og krone med net af grene.

Indledning

Frøplanternes udvikling:

Frøplanternes nuværende udviklingsstadium og udbredelse er et resultat af landplanternes udvikling på en meget urolig og omskiftelig jord gennem en periode af ca. 400 mio. år med såvel kontinentaldrift, større og mindre geologiske katastrofer, bjergkædefoldninger, istider og andre såvel pludselige som mere moderate klimaændringer.

Tidligere forestillede man sig den biologiske evolution som resultatet af en langsom og gradvis proces, derefter har man gennem en periode lagt megen vægt på katastrofernes betydning ved at rydde niches for udviklingen, men på det seneste har man fundet ud af, at katastrofer naturligvis ikke øger mutationsraten og dermed heller ikke øger tempoet for artsdannelsen væsentligt iflg. Kirchner (2002). De hurtige ændringer må dog formodes at forårsage en hurtigere udbredelse af mutationerne end den gradvise tilpasning til langsommere geologiske og klimatologiske ændringer.

De nutidige frøplanter må formodes at være udviklet ud fra frøbregnerne for mere end 300 mio. år siden iflg. Stewart & Rothwell (1993).

Frøplanterne inddeles i 2 store linier, klasserne: Gymnospermer og Angiospermer. Desuden er der gruppen Gnetales, hvis systematiske tilhørsforhold har voldt botanikerne mange problemer gennem tiden. På indeværende tidspunkt er det min personlige opfattelse, at Gnetales repræsenterer en tredje linie, der er af omtrent samme alder som de to andre udviklingslinier (Chris. Quinn personlig kommunikation, Schmidt & Schneider-Potsch, 2002).

Gymnospermerne fik relativt hurtigt en stor udbredelse, og specielt succesrige blev vedplanterne Coniferales, hvilket har resulteret i, at de er hyppige som fossiler fra jura, kridt og tertiær.

Angiospermerne derimod begyndte først at blive rigt repræsenteret i kridttiden, og pga af deres nuværende store artsantal anses de ofte for nutidens moderne og succesrige planter.

Det er en misopfattelse at opfatte Coniferales med relativt få arter som gamle og forældede i forhold til Angiospermerne. Gymnospermernes og Angiospermernes udviklingslinier er startet omtrent på samme tid, vedmassen af de nålevende nåletræer er af samme størrelsesorden som vedmassen af de nålevende løvtræer og også mht det bevoksede areal klarer nåletræerne sig godt.

Så skønt nåletræerne havde fået en form, der er meget lig den nuværende længe inden Angiospermernes glansperiode, må nåletræerne stadig betegnes som meget succesrige. Dette gælder ikke kun i den nordlige boreale zone, også botanikere med begreb om de sydlige Coniferales (Hill & Brodribb 1999) regner disse for konkurrencedygtige på den sydlige halvkugle.

Udvælgelse af skud- og bladmorfologien:

I det følgende vælges der udelukkende at betragte makromorfologien, dvs at medtage de kendetegn, der umiddelbart er synlige udefra med det blotte øje. Denne begrænsning er valgt af tidsmæssige årsager, idet den givne tidsramme ikke tillader et nøjere studium af alle mikroanatomiske detaljer.

På baggrund af opgavens formulering medtages der først og fremmest kendetegn, der er af betydning for sammenligningen med den fylogenetiske hypotese. Da den fylogenetiske hypotese stort set kun er på familieplan behandles de morfologiske kendetegn også fortrinsvis kun på familieplan, dog med undtagelse af Pinaceae.

Valg af fylogenetisk hypotese

Fylogenien af Coniferales på familieniveau:

Der findes ikke mange muligheder for et fornuftigt valg af en hypotese for fylogenien af Coniferales, da der udover mit eget resultat kun eksisterer få spredte undersøgelser baseret på relativt få taxa. Samtlige mine træer er identiske uanset gen (rbcL, 18S og 28S) og uanset algoritme, såfremt Cycadales/Cinkgo er outgroup, og der ses bort fra evt. artefakter som fx iblanding af Gnetales. Quinn et al. (2002) finder exakt samme træ som mit ved en meget omhyggelig undersøgelse, der især er baseret på matK ved anvendelse af MP med Decay-analyse.

I næsten samtlige molekylærgenetiske træer (også de, der kun omfatter meget få taxa) er Pinaceae søstergruppe til de øvrige Coniferales, når der ses bort fra Gnetales-artefakter, idet Coniferales må anses for monofyletisk iflg. Raubeson og Jansen (1992) på grundlag af en sjælden struktur mutation!

Palæobotanisk stiller sagen sig noget anderledes, idet fossiler, der er tolket som Araucariaceae og andre familier indenfor Coniferales, er ældre end de sikre Pinaceae fossiler iflg. Stewart & Rothwell (1993) og Ruth Stockey (personlig kommunikation).

PS. Selv om Taxodiaceae er parafyletisk og derfor nu er slået sammen med Cupressaceae s.s. til Cupressaceae s.l. opretholdes Taxodiaceae som en særlig gruppe pga det meget store morfologiske spænd mellem Cunninghamia og de mest avancerede arter fra Cupressaceae s.s. På den anden side er denne overgang for en stor del gradvis, hvilket også taler imod en sådan opdeling.

Cephalotaxus er inkluderet i Taxaceae og Phyllocladus er inkluderet i Podocarpaceae i denne rapport.

Fylogenien indenfor Pinaceae:

I modsætning til det meget robuste Coniferales familietræ er mit slægtstræ indenfor Pinaceae ikke sikkert til mindste detalje, men i hovedtræk virker det sandsynligt. Det er overensstemmende med Wang et al. (1998) vha RFLP og Wang et al. (2000) vha matK, nad5 og 4CL, hvor Cycas anvendes som outgroup. Såfremt man i stedet for Cycadales/Ginkgo vælger Sciadopitys/Araucariaceae/Podocarpaceae som outgroup for Pinaceae, får man ikke Cedrus som den mest sandsynlige forfader, men derimod Pinus eller Picea.

Cedruslignende forfader til Coniferales?:

Som ovenfor nævnt viser næsten samtlige molekylærgenetiske undersøgelser, at Pinaceae er søstergruppe til de øvrige Coniferales.

Såfremt mit Pinaceaetræ er korrekt, har Pinaceae en Cedrus-lignende forfader.

Som konsekvens heraf har hele Coniferales sandsynligvis en Cedrus-lignende forfader. Det betyder, at forfaderen har haft både lang- og kortskud, hvilket er et oprindeligt træk indenfor Coniferales, selv om det set fra et lavere udviklingstrin må kaldes avanceret. Dette er i overensstemmelse med, at Ginkgo, der er søstergruppe til Coniferales, har denne egenskab. Cedrus naturlige vækst i skove er en monopodial stamme med horisontale grene i kranse, hvilket ses meget tydeligt på *C. atlantica* i KVLs Have. Cedrus kan danne kortskud i nålehjørner på langskuddet, og nye langskud kan senere skyde fra kortskuddene. Jeg formoder, at de horisontale grenkranse opstår ved, at flere kortskud nær spidsen af et langskud alle danner nye langskud.

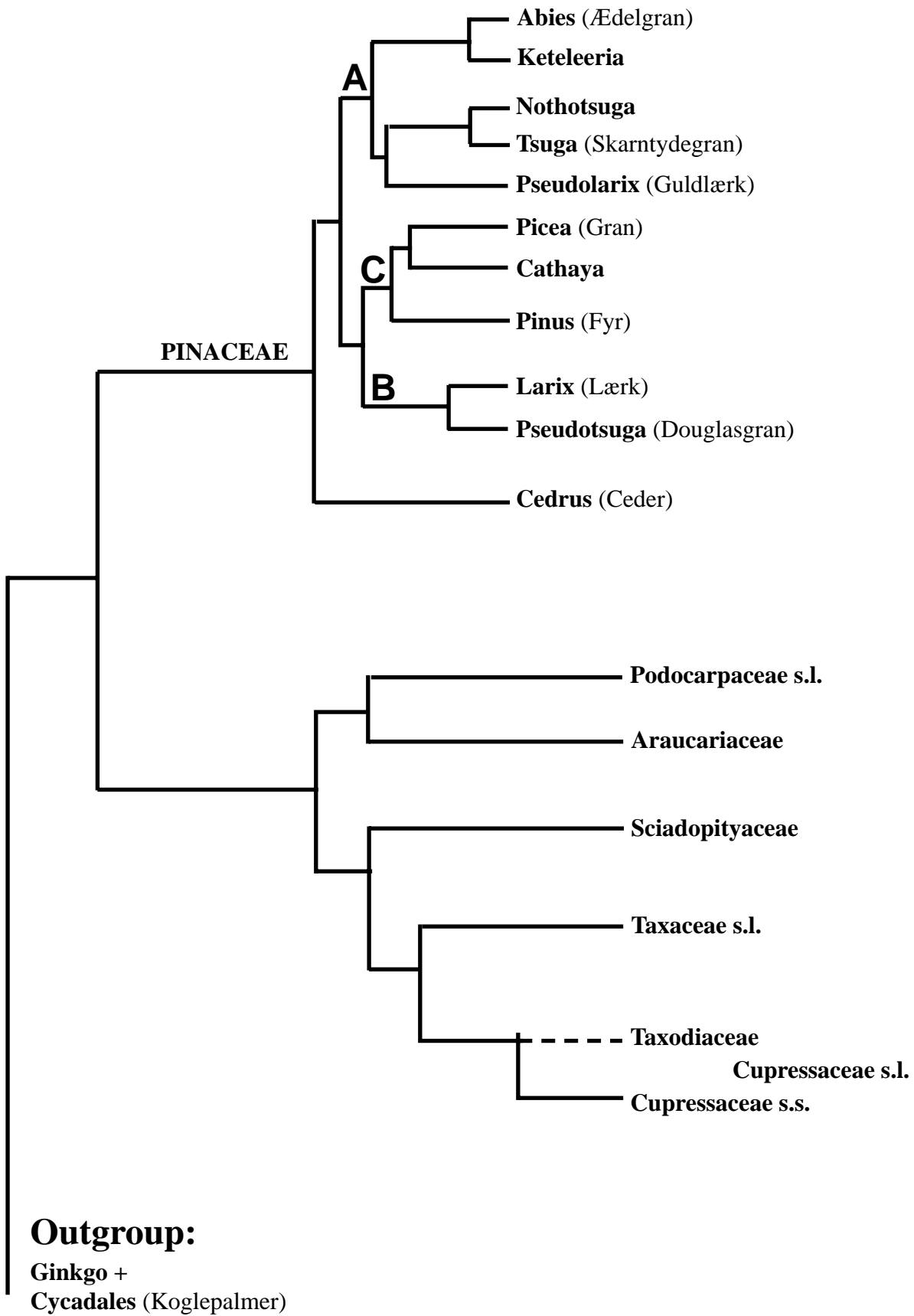
Med Pinaceae som "stamfamilie" må man yderligere antage, at bladene oprindeligt har været et enstrengt nåleformet blad (eller i dgl. tale blot en "nål") iflg. Laubenfels (1953) både palæobotanisk og ontogenetisk bekræftet. Igen har den oprindelige nål måske haft to bånd af stomata, et træk, der går igen inden for langt de fleste Pinaceae, dette gælder generelt kun flade nåle.

Cedrus har skruetillede nåle, hvilket må betragtes som oprindeligt, da dette er fundet på næsten alle fossile nåletræer iflg. Laubenfels (1953).

Der skal allerede her gøres opmærksom på, at skælformede blade med eustele er et avanceret træk hos Pinaceae, og at de slet ikke har nogen morfologisk sammenhæng med microfyllerne som fx hos *Selaginella* og *Lycopodium* med protostele. Se Foster & Gifford (1974), Frederiksen et al. (1997).

Figur af det anvendte hypotetiske stamtræ se næste side (side 3).

Stamtræ for Coniferales (incl. Pinaceae)



Blad- og skudmorfologi indenfor Coniferales, definitioner

Generelle problemer:

Medens forplantningsmorfologien indenfor Coniferales virker nogenlunde overskuelig og relativt velbeskrevet, er det samme ikke tilfældet for blad- og skudmorfologien.

Bladmorfologien er uhyre variabel, og det er meget vanskeligt ud fra de mange tegninger og beskrivelser at danne sig et overblik. Beskrivelserne er ikke ens for de forskellige forfattere, hvilket især skyldes stor individuel variation hos visse taxa. Da bladmorfologien specielt har betydning for palæobotanikerne er det da også dem, der laver de bedste oversigter. Som det fremgår af Offler (1984) og Page (1990) går disse vegetative karakterer indenfor Coniferales på kryds og tværs i familier og slægter.

Skudmorfologien er endnu vanskeligere end bladmorfologien og samtidigt er den meget dårligt og tildels slet ikke beskrevet i litteraturen.

Bladform. Morfologiske definitioner, der anvendes her:

Når man betragter de enorme forskelle i udseendet af bladene indenfor Coniferales, ja selv indenfor de enkelte familier af Coniferales virker bladmorfologien uhyre kompliceret. At bladene kan være af vidt forskelligt udseende indenfor den samme plante, gør ikke sagen lettere. Derfor er nogle få og rimeligt enkle definitioner nødvendige.

Nåle: Et enstrenget (undtagelsesvis tostrenget) aflangt blad, hvor længden er mere end 5 gange større end bredden, og hvor siderne er nogenlunde parallelle, vil jeg kalde en **nål**, når bredden er under ca. 5 mm. Nåle kan være såvel bifacialt som lateralt affladigede.

Skæl: Et enstrenget blad, hvor længden er mindre end ca. 3 gange bredden, og hvor bladet er helt eller delvis tiltrykt stængelen, vil jeg kalde et **skæl**.

Mellemformer: Som det fremgår er der et mindre gab mellem de to definitioner, dette problem søges løst på forskellig måde som fx ved at tale om "sylformede" nåle. Problemet opstår fx i benævnelsen af visse af "nålene" indenfor Taxodiaceae.

Blade: Et blad, hvor siderne ikke er parallelle, eller hvor bredden overstiger ca. 5 mm, vil jeg kalde et **blad**. De lange, brede blade hos mange Podocarpaceae betegnes da i reglen også som blade.

Phylloclader: Flade fotosyntetiserende skud benævnes **phylloclader**.

Bladstilling. Morfologiske definitioner, der anvendes her:

Bladstillingen (fyllotaksien) kan også være vanskelig at beskrive, idet den tilsyneladende også kan variere stærkt indenfor den enkelte plante afhængig af placeringen. I modsætning til bladformen, der kan måles, indgår der i beskrivelsen af bladstillingen et større moment af skøn.

Skruestillede blade: Nåle, skæl el. blade, der tilsyneladende sidder i skrue. Dette kan være svært at afgøre. Fx varierer oplysningerne om *Cephalotaxus* i litteraturen; hos nogle forfattere som fx Dalimore & Jackson (1966) betegnes nålene som skruestillede, medens fx Laubenfels (1953) og Page (1990) m.fl. kalder dem "opposite" el. "sub-opposite".

Par-modsatte blade: To blade ud for hinanden på hver sin side af skuddet, giver toradet struktur.

Kors-modsatte blade: To par par-modsatte blade, der sidder relativt tæt og vinkelret på hinanden.

Blade i kranse: Tre eller fire blade i en kreds på skuddet.

Blade i knipper: Tætstillede parallelle nåle, der udgår fra næsten samme punkt.

Blade i pseudokredse: Tætsiddende nåle, der udgår radiært fra skuddet. (Også kaldet "false whorls").

Skudstilling. Exakte morfologiske definitioner har ingen mening:

Variationen indenfor antallet af forgreninger og disse udseende er så stor, at man mere må tale om forsøg på en sproglig beskrivelse snarere end exakte definitioner.

Egne observationer af blad- og skudmorfologi.

Dels har det været umuligt at finde fyldestgørende oplysninger i litteraturen om skudmorfologien, og dels har kildernes oplysninger om bladmorfologien ikke altid været lige overensstemmende eller letfattelig.

Derfor har det været en nødvendighed med et systematisk og intensivt studium af såvel blad- som skudmorfologi i praksis. Dette er foretaget i henholdsvis Botanisk Have, Frederiksberg Have, Haveselskabets Have og KVLs Have, der alle har et righoldigt udvalg af forskellige arter af nåletræer. Enkelte individer er desuden studeret i private haver.

Disse studier har givet et overvældende materiale af iagttagelser og notater på kladdeform. Selv om det bestemt ligger indenfor den givne opgaves rammer at anvende egne morfologiske observationer, så tillader tiden ikke en separat ordning og renskrivning af resultaterne. Disse kommer i stedet til at indgå under de morfologiske beskrivelser under hver enkelt familie. I øvrigt er alle observationerne foretaget på et bestemt tidspunkt (den 25., 26, 27 og 28. marts 2003), hvor knopperne var meget svagt udviklede, så forskelle i udseendet af knopperne kan ikke beskrives.

Generelle observationer: Hvad angår skudmorfologien gjordes den iagttagelse, at små fritstående træer viste en større grad af symmetri end de ældre og mere udvoksede. Så selv om de voksne træers statur ikke indgår i opgaven, så var det en helt klar observation for samtlige de indgående familier (undtagen Cupressaceae s.s., hvor der ikke kunne ses forskel), at det voksne træes statur hos en bestemt art gav et pålideligt billede af morfologien for de unge skud. Forklaret ved eksempler kan det nævnes, at når *Abies pinsapo* var et smukt og symmetrisk træ, så var det et resultat af, at skuddene i meget høj grad forøgede sig med en terminal knop med to laterale knopper. Lignende, men langt mere uregelmæssig var fx *Taxus baccata* (var. *baccata*), og forskellig herfra var fx diverse species af *Pinus*, *Cedrus* og *Larix*.

Familiernes morfologi indenfor Coniferales

Fylogenetisk information fra vegetative karakterer:

Komparative data fra vegetative karakterer giver ofte vigtig taxonomisk information i Coniferales, mange karakterer deles dog på kryds og tværs i systemet (især på familieniveau) iflg. Page (1990).

Tilsvarende hævder Hill & Brodribb (1999), at de vegetative karakterer er meget konservative indenfor Coniferales.

Modsætningsvis betragter Farjon (1990) de reproduktive karakterer som mest pålidelige, og det stamtræ for Pinaceae, som han konstruerer med størst vægt på dette grundlag ligger tæt på det, som jeg har fundet vha molekylærgenetik.

Sporne (1965) konstaterer, at alle familier generelt har både primitive og avancerede træk.

På familieplan viser min tidligere kogleundersøgelse god overensstemmelse med mit fylogenetiske træ for de fleste familiers vedkommende, dog faldt Podocarpaceae og Taxales helt udenfor.

Nedenstående oversigt over de enkelte familier er kun skrevet for at fremhæve de karakterer om bladform, bladstilling og skud, som jeg vil bruge til at besvare opgaven med.

Her gives altså ikke en udførlig beskrivelse af de enkelte familier, da dette er totalt uvedkommende for opgaven.

Hvor forholdene taler for det, har jeg nævnt enkelte slægter eller grupper af slægter separat.

Pinaceae:

Bladform: Nåleformede, de fleste slægter med en mere eller mindre tydelig midtribbe med et bånd af stomata på hver side. Alle enstrengede undtagen subsec. *Pinus* (diploxylon) iflg. Farjon (1990). Hos *Pinus* desuden på langskuddene små brune skæl, i hvis hjørner der er et kortskud hver med et nålebundt iflg. Bhatnagar & Moitra (1997), Dallimore & Jackson (1966) og Foster & Gifford (1974). *Larix* og *Pseudolarix* er løvfældende.

Bladstilling: Alle slægter har grønne nåle anbragt skruetillet på langskud undtagen *Pinus*, der i stedet kortvarigt har de brune skæl. For slægterne *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Larix* og *Cathaya* desuden i psedokranse på kortskud iflg. Page (1990), dog er nålene på *Cathaya* anbragt skruetillet også på kortskuddene iflg. Dallimore & Jackson (1966). De voksne nåle for *Pinus* er anbragt i et "knippe" med 1-8 nåle på kortskud, dog sædvanligvis 2, 3 el. 5.

Skudform: Monopodiale med horisontale grene i kranse (for nogle slægters vedkommende kun de første år, fx hos *Larix* og *Tsuga* dannes der ingen grenkranse på ældre træer). For *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix* og *Pinus* dannes nye langskud, og for de tre førstes vedkommende også nye kortskud især ud fra tidligere kortskud. Iflg. Dallimore & Jackson (1966) samt egne observationer.

Araucariaceae:**Araucaria**

Bladform: Oftest sylformede, lancetformede eller spidst trekantede nåle, der er tilhæftede. Nåleformen kan variere med træets alder og ydre faktorer. Alle arter har flerstrengede blade, selv de sylformede nåle har mindst to til tre strenge iflg. Napp-Zinn (1966).

Bladstilling: Skruetillede. **Skud:** Monopodial med horisontale grene i kranse.

Agathis og Wollemia

Bladform: Blade eller brede nåle, alle flerstrengede, alle er kortstilkede el. smalle ved tilhæftningen.

Bladstilling: Modsatte eller skruetillede (evt. på samme træ).

Skud: Monopodial med horisontale grene i kranse.

Iflg. Page (1990), Bhatnagar & Moitra (1997), Hill & Brodribb (1999), Jones et al. (1995), Chambers et al. (1998).

Podocarpaceae s.l.:

Podocarpaceae er en så omfattende og variabel familie, at der burde skrives tykke bøger om den. Her vil jeg begrænse mig til at beskrive følgende 3 slægter separat:

- 1) *Phyllocladus*, fordi den som voksen ikke har egentlige blade;
- 2) *Nageia*, fordi den som eneste slægt har flernervede blade;
- 3) *Podocarpus*, fordi visse arter har nåle og statur, der er så takslignende, at Feustel (1929) klassificerer den som hørende til *Taxaceae*.

Til sidst vil jeg forsøge at beskrive de øvrige slægter indenfor familien.

Phyllocladus

Bladform: Nåle på frøplanten, siden phylloclader med kortlivede skæl.

Bladstilling: Disse skæl er ægte toradede, hvilket iflg. Tomlinson et al. (1989) er unikt for *Gymnosp.*

Skudform: Monopodial med horisontale grene i kranse. Tomlinson et al. (1989) afviser kortskud i en tidligere foreslået antagelse om, at der hos *Phyllocladus* kunne være tale om kort- og langskud.

Nageia

Bladform: Flerstrengede, eliptiske blade, der er spidse i begge ender.

Bladstilling: Skruetillede, der er vredet så det ligner modsatte par iflg. Hill & Brodribb (1999).

Skudform: Monopodial med horisontale grene i kranse.

Podocarpus

Bladform: Nåleformede med midterstreng, men af vidt forskellig størrelse.

Bladstilling: Skruetillede, nogle arrangeret mere eller mindre i to rækker.

Skudform: I alt fald som ung sædvanligvis monopodial med horisontale grene i kranse.

De øvrige slægter indenfor familien har stærkt varierende blade, nogle nåle- andre skælfornede. Bladstillingen er formodentlig altid oprindeligt skruetillet, selv om nogle ligner modsatte. Skudformen er sædvanligvis som ung monopodial med horisontale kranse.

Iflg. Page (1990) og Hill & Brodribb (1999).

Sciadopityaceae:

Skudform: De juvenile nåle på frøplanten er grønne og nåleformede, men de bliver snart omdannede til små, spredte, skruestillede skæl, som sidder på langskudene, der udgør de egentlige grene. Lignende skæl forekommer kranstillede for enden af langskuddet, hvor der ved hver skæl sidder en lang "dobbeltnål", der opfattes som siddende på enden af et undertiden synligt kortskud. De nye skud udgår fortrinsvis fra kortskuddene, men de kan udgå fra siden af et langskud.

Bladform: Sciadopitys har tilsyneladende to slags blade. For det første de til små brune skæl reducerede blade, og for det andet de lange "dobbeltnåle". "Dobbeltnålene" opfattes som to nåle, der er sammenvokset lateralt, og de har således en dyb midterfure både på for- og bagside. Ligeledes har de to halvdele hver sin ledningsstreng.

Bladstilling: "Dobbeltnålen" sidder endestillet på kortskuddet. De skælformede blade sidder dels skrueformet på langskuddet, dels i en pseudokrans for enden, hvor langskuddet overgår i kortskud. Iflg. Page (1990), Bhatnagar & Moitra (1997), Dallimore & Jackson (1966) og især egne studier af 3 Sciadopitystræer.

Taxaceae s.l.:

Bladform: Nåle med midterstreng på undersiden omgivet af et bånd af stomata på hver side.

Bladstilling: Skruestillede nåle ofte ordnede "toradet", men kan også radiere endda på samme individ. (Om bladstillingen ser ud til at være skruestillet, "opposite" eller "subopposite" på fx *Cephalotaxus* afhænger iflg. egne observationer af, om man ser på sideskud eller hovedakse og er individbestemt).

Skudform: Monopodial med horisontale grene, der er nogenlunde kranstillede de første år.. Iflg. Page (1990), Bhatnagar & Moitra (1997), Dallimore & Jackson (1966) og især egne observationer.

OBS: For samtlige nåletræer med "juletræs-statur", som jeg har observeret, gælder det, at såfremt de horisontale grene er tydeligt kranstillede, er grenene samtidigt nogenlunde symmetriske, således at hvert yderskud sædvanligvis skyder 3 nye skud (et ligeud og et til hver side), fx *Abies*.

Når grenkransene derimod begynder at svigte, holder grensymmetrien op, således at de nye skud bliver mere spredte og sjældent sidder overfor hinanden, fx de fleste tsugaer.

Horisontale grenkranse ved stammen viser sædvanligvis symmetri mht nye skud på grenene!

Cupressaceae s.l. afd. Taxodiaceae:

Bladform: Bladformen varierer fra flade nåle hos *Cunninghamia*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, og *Glyptostrobus*, "sylformede" nåle hos *Cryptomeria*, ung *Taiwania*, og nogle *Athrotaxis*, mens skælformede blade dominerer voksne *Taiwania*, *Sequoiadendron* og nogle *Athrotaxis*. *Metasequoia*, *Taxodium* og *Glyptostrobus* er løvfældende (eller snarere delvis skudfældende) iflg. Page (1990).

Bladstilling: Hovedsageligt skruestillede også hos *Metasequoia*, vist med en meget overbevisende tegning hos Page (1990). *Metasequoia* har parvis modsatte blade iflg. bl.a. Laubenfels (1953) og Krüssmann (1972). (Her tror jeg nok på Page, selv om årstiden ikke tillader egen kontrol).

Skuddene af *Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium* og *Glyptostrobus* er bilateralt flade, medens de stritter lidt mere på *Cunninghamia*, selv om skuddene stadig ser bilateralt symmetriske ud.

Skudform: Som unge er alle monopodiale, hvad nogle forbliver med flotte lodrette stammer. Selv to meget unge eksemplarer af *Sequoia sempervirens* på KVL havde ikke de horisontale grene i kranse.

Cupressaceae s.s.:

Bladform: Skælformede blade er det sædvanligste på voksne træer, medens ungdoms bladformen er nåle, der findes jævnsides med skæl på adskillige arter i flere slægter (fx *Juniperus communis* har dog udelukkende nåle).

Bladstilling: Skællene sidder ofte korsvis modsatte, og de er mere eller mindre tiltrykt skuddet, ofte på en måde, der giver flade skud, hvor skælparrene alternerende er bifaciale og lateralt sammentrykte. Nålene kan sidde i treradede nålekranse, som hos *Juniperus communis*, medens andre *Juniperus* kan have både treradede, firradede og korsvis modsatte nåle på samme plante, som også har skæl. Noget lignende gælder andre slægter.

Skudform: Efter frøplantestadiet, synes der ingen regelmæssighed i selve skudformen.

Sammendrag af Page (1990) samt egne observationer.

Undersøgelse af yderligere morfologiske karakterer

Morfologi af skudknopper:

Det er forsøgt at undersøge, hvorvidt skudknopperne har forskellige morfologiske kendetegn, der kunne give oplysninger af betydning. Selv om vi rent faktisk er på nogenlunde den rigtige årstid for et personligt studium af knopper på arter, der gror i Danmark, så er knopperne stadig lidt for små, og de kan ikke følges gennem udviklingen. Arbejdstiden, der ville medgå til et sådant studium, er også en begrænsende faktor. Derfor er knopperne kun studeret i naturen i begræset omfang, og de fleste af følgende oplysninger kommer fra litteraturen.

Knopper med skæl: Pinaceae, Sciadopitys, Taxaceae, nogle Taxodiaceae, Phyllocladus, Podocarpus, Prumnopitys.

Knopper uden skæl: Araucariaceae, Dacrydium m.fl., nogle Taxodiaceae, Cupressaceae s.s.
Iflg. Dallimore & Jackson (1966), Page (1990), Philipson & Molloy (1990).

Agathis-knopper har dog skæl iflg. Bhatnagar & Moitra (1997).

Hvileknopper findes: Pinaceae, Sciadopitys, Taxaceae, Phyllocladus, Agathis, (Araucaria).

Hvileknopper mgl.: Taxodiaceae (eller utydelige), Cupressaceae s.s.
Iflg. Dallimore & Jackson (1966), Page (1990).

Oplysningerne er dog endnu mere spredte og usystematiserede, end det fremgår af ovenstående, og bl.a. derfor skønnes de ikke at kunne anvendes i mine fylogenetiske overvejelser.

Morfologi af skudoverflade og nålemidtribbe:

Skud glatte: Araucariaceae, Podocarpaceae, nogle Pinaceae, Taxodiaceae (vist alle slægter), formodentlig Cupressaceae s.s.

Skud hårede: Nogle Pinaceae (Tsuga, Picea).
Iflg. Dallimore & Jackson (1966), Page (1990).

Oplysningerne er ikke kontrollerede ved selvsyn, og de skønnes ikke at kunne anvendes fylogenetisk.

Pulvini/nålepuder: Nogle Pinaceae, især Picea, mindre hos Tsuga, Nothotsuga, Cathaya, Taxaceae.
Iflg. Dallimore & Jackson (1966), Page (1990).

Oplysningerne skønnes ikke at kunne anvendes fylogenetisk.

Nåle med midtribbe: Taxaceae., de fleste Pinaceae, de fleste Podocarpaceae, få Taxodiaceae (fx Cunninghamia).

Nåle uden midtribbe: Araucariaceae, få Pinaceae, Nageia, de fleste Taxodiaceae.
Iflg. Dallimore & Jackson (1966), Page (1990).

Oplysningerne skønnes ikke at kunne anvendes fylogenetisk.

Harpikskanaler i nåle, skæl og blade:

Iflg. Napp-Zinn (1966) har samtlige Coniferales harpikskanaler i nåle, bladskæl og blade med undtagelse af Taxus-claden i Taxaceae, dvs Taxus og Pseudotaxus (samt muligvis Austrotaxus, hvorfra ingen data haves. Fra Gottlieb et al. (1990) vides at det biokemiske system netop i Taxus forhindrer dannelsen af de lavere og dermed mere letflygtige terpenener, der udgør en væsentlig del af opløsningsmidlet for harpiks i diverse Coniferales.

Oplysningerne kan ikke anvendes fylogenetisk på familieplan.

Ingen af de ovennævnte yderligere morfologiske karakterer er anvendt fylogenetisk.

Slægtskabsbestemmelse umulig vha vegetativ bladmorfologi?

Laubenfels (1953) skriver efter uhyre grundige undersøgelser af nåletræsblade følgende:

- I. De fleste ydre morfologiske bladkarakterer er insignifikante mht bestemmelse af slægtskab på såvel slægts som familieplan indenfor nåletræerne!
- II. Som eksempler på karakterer, der findes i flere forskellige af hinanden ubeslægtede slægter kan nævnes:
 - 1) Tilstedeværelse af blade, der er udformet som skæl. Ex: Podocarpaceae-Cupressaceae.
 - 2) Modsatte blade. Ex: Agathis-Metasequoia-Cupressaceae s.s.-Podocarpaceae.
 - 3) Løvfældende blade: Ex: Pinaceae-Taxodiaceae.
 - 4) Hypo- eller epistomatiske blade.
 - 5) Blade fladet ud i et plan.
- III. Alle ovennævnte karakterer er i høj grad miljøbestemte:
 - 1) Skælformede blade er en fordel i tørre og kolde egne.
 - 2) Modsatte blade opfanger sollyset effektivt.
 - 3) Løvfældende blade er en fordel i visse årtidsbestemte klimaer.
 - 4) Hypo- el. epistomatiske blade giver størst kontrol med transpirationen.
 - 5) Blade spredt ud i et plan opfanger sollyset mest effektivt.

Napp-Zinn (1966) mener også, at fylogenetiske undersøgelser ikke udelukkende kan understøttes af bladanatomi.

Konklusion: Dette må siges at være en kraftig advarsel om, at man skal være på vagt overfor evt. konvergens, når man forsøger at homologisere de vegetative karakterer.

Sammenligning af Coniferales familie-fylogenen.

Sproglige begrænsninger.

For at undgå sproglige diskussioner ved brug af udtryk som fx "Cedrus-lignende forfader" vil jeg i stedet definere tre forskellige morfologiske typer kaldet A, B og C, der alle anses for monopodiale med skruestillede, nåleformede blade, der anses for det primitive. Definitionerne er følgende:

A: Kun langskud med nåle. Nutidige eksempler: Abies, Araucaria araucana, Taxus.

B: Både lang- og kortskud. Kun alm. nåle på kortskud. Nutidigt eksempel: Pinus.

C: Både lang- og kortskud, begge med alm. nåle. Nutidige eksempler: Cedrus, Larix.

I. Undersøgelse af A, B og C som mulige direkte forfædre til Araucariaceae/Podocarpaceae.

1) Bladform. I forhold til de primitive blade har Nageia hos Podocarpaceae samt alle Araucariaceae ifølge Napp-Zinn (1966) flerstrengede blade, der er avancerede i forhold til enstrengede.

Bladformen giver ingen mulighed for at vælge mellem A, B og C.

2) Bladstilling. Såvel hos visse Araucariaceae (Agathis) som visse Podocarpaceae er den skrueformede bladstilling blevet så forvandlet, at bl.a. Laubenfels (1953) påstår, at bladene er modsatte, dvs mere avancerede.

Bladstillingen giver ingen mulighed for at vælge mellem A, B og C.

3) Skud form. Både Araucariaceae og Podocarpaceae har kun langskud med nåle, dvs som A.

C er en mulig forfader ved simpel reduktion i form af bortfald af C's kortskud.

B må nærmest udelukkes som mulig direkte forfader, fordi den ikke har alm. nåle på langskuddene.

Konklusion: Såfremt A, B eller C skulle være direkte forfader, giver kun skudformen en forskel. På grundlag af denne må hypotesen B nærmest forkastes, medens A er mulig uden ændring, og C er mulig med en meget lille ændring.

II. Undersøgelse af A, B og C som mulige direkte forfædre til *Sciadopityaceae*.

1) Bladform. I forhold til de primitive blade har *Sciadopitys* mere avancerede blade. Der er to typer: På langskuddene er bladene reduceret til små "brune skæl".

På kortskuddene sidder "dobbeltnåle", der er dannet ved sammenvoksning af to alm. nåle.

Bladformen giver ingen forskel mellem A og C. Mulighed B er udelukket, medmindre B også har reducerede blade i form af små "brune skæl" på langskuddet (hvad *Pinus* rent faktisk har).

2) Bladstilling. De små "brune skæl" på langskuddene af *Sciadopitys* er skruetillede, og den har kun et "dobbeltblad" på hvert kortskud.

Bladstillingen giver ingen mulighed for at vælge mellem A, B og C.

3) Skudform. *Sciadopitys* har både langskud og kortskud. Kortskuddene sidder i en pseudokrans for enden af hvert langskud. Både kortskud og langskud har vækstpunkter, og fra begge typer vækstpunkter kan der vokse et nyt langskud med mange endestillede kortskud.

Fra vækstpunkterne ved de små "brune skæl" på langskuddene vokser der kun sjældent et nyt skud.

Fra pseudokransen af mange kortskud vokser der normalt kun et eller to nye langskud.

A må udelukkes som direkte forfader, da den kun har langskud.

C er den forfader, der har størst lighed, idet den har både kort og langskud, hvorfra der begge kan vokse nye langskud.

B har ganske vist både kort og langskud, men kan ikke være en direkte forfader, hvis den ikke har nåle på siderne langskuddet (hypotetisk!) og dermed ingen vækstpunkter på siderne af langskuddet.

(Imidlertid har *Pinus* reducerede nåle i form af små "brune skæl" på langskuddet. Ved disse "brune skæl" er der vækstpunkter, men fra disse vækstpunkter på *Pinus* kan der kun vokse kortskud og ikke langskud i første omgang. Fra kortskuddene kan der ganske vist i næste ombæring vokse langskud hos *Pinus*, dvs at langskud hos *Pinus* kun kan vokse fra kortskud, medens langskud hos *Sciadopitys* kan vokse såvel fra kort- som fra langskud. Pga den reduktion hos *Pinus* kunne heller ikke *Pinus* være direkte forfader til *Sciadopitys*, hvis nogen kunne forestille sig at foreslå dette).

Ang. skudform se illustrationerne på side 11, næste side.

Konklusion: Både A og B er udelukkede som direkte forfædre pga skudformen, hvorimod C er en mulighed som direkte forfader.

III. Undersøgelse af A, B og C som mulige direkte forfædre til både *Sciadopityaceae* og *Araucariaceae/Podocarpaceae* samtidigt.

For *Araucariaceae/Podocarpaceae* er kun A mulig uden ændring, men C er mulig med en lille ændring.

For *Sciadopitys* er kun C en mulighed som direkte forfader.

Så hvis der skulle eksistere en plante, der på samme tid skulle være forfader til begge grupper, så er C den sandsynligste mulighed.

IV. Beskrivelse af den morfologiske udvikling fra en hypotetisk "Abies-lignende" forfader til *Taxaceae*, *Taxodiaceae* og *Cupressaceae* s.s.

Ved starten af denne udviklingslinie er det naturligt at antage, at den oprindelige *Cedrus*-lignende forfader havde udviklet sig til en *Abies*-lignende, for ved *Sciadopitys* slutter alle spor af kortskud!

Nedenstående bliver kun et kort oversigt af de tidligere under familierne angivne karakterer.

1) Bladform. Udviklingen avancerer gennem rene primitive nåle i *Taxaceae* s.l. til både nåle, "sylformede" nåle og sågar skæl i *Taxodiaceae*, medens hovedformen er skæl i *Cupressaceae* s.s. dog med lejlighedsvis regression til "sylformede" nåle og rene nåle.

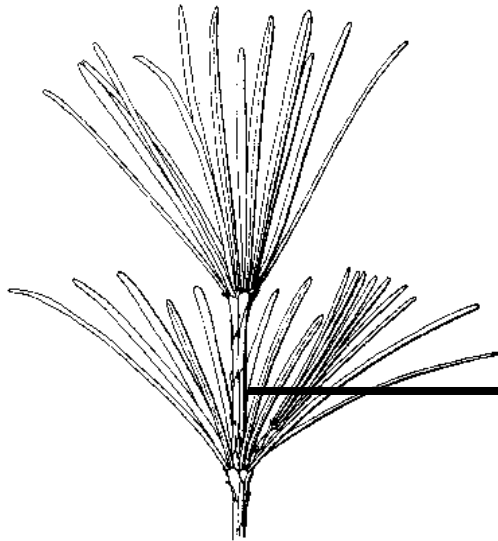
2) Bladstilling. Også her avancerer udviklingen gradvis hen gennem gruppen fra skruetillede blade i *Taxaceae* s.l. og *Taxodiaceae* til korsvis modsatte og kranstillede skæl i *Cupressaceae* s.s.

3) Skudform. Skudformen avancerer hen gennem gruppen således, at samtidigt med at de oprindelige horisontalt stillede grene i kranse bliver mere og mere spredte formindskes symmetrien i skudopbygningen, allerede i *Taxaceae* s.l. er skuddene ikke nær så symmetriske som i fx *Abies*. Samtidigt mindskes også tilbøjeligheden til en enkelt lodret stamme, der dog stadig kan findes hos nogle *Cupressaceae* s.s.

Konklusion: Såvel blad som skudmorfologien avancerer nogenlunde jævnt hen gennem familierne fra det mere primitive og i retning af det mere avancerede i overensstemmelse med den fylogenetiske hypotese.

Morfologi for dannelse af langskud

Sciadopitys versus Cedrus og Pinus



Sciadopitys verticillata.
Page (1990)

Sciadopitys

2005: Der forekommer (sjældent) langskud, der tilsyneladende gror ud fra et skæl ved et langskud! Men ved nærmere studium viser det sig, at disse sidelangskud er opstået ud fra en selvstændig knop i parasollen. Hoved- og side-langskud gror parallelt og vokser sammen på det første stykke, hvorefter de adskilt vokser hver for sig på det sidste stykke.

Evt. side-langskud er ikke dannet fra langskudet!

Der findes næppe vækstpunkter ved de brune skæl!



Cedrus atlantica.
Page (1990)

Cedrus

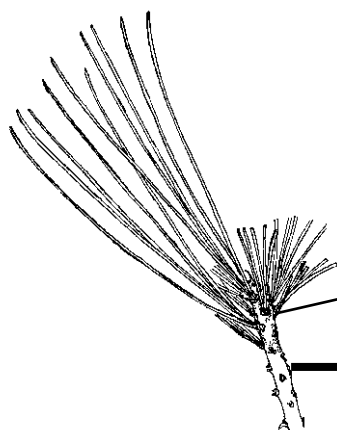
Langskud kan gro fra vækstpunkt på langskud.

Om Larix skriver Dallimore & Jackson (1966) på side 288 følgende:

"Buds of three kinds:

2) Axillary on the long shoots, solitary in leaf axils, producing long or short shoots, but usually the latter."

Det samme kan ses hos Cedrus, især når de vokser hurtigt (fx unge skud af *C. deodara*).



Pinus monticola.
Dallimore & Jackson (1966)

Pinus

Pinus har ingen vækstpunkter på gamle langskud. Vækstpunkterne sidder i kortskuddene og de forsvinder, når disse falder af (samtidigt med nålene).

Pinus kan sagtens skyde langskud, men de udgår altid fra kortskuddene, aldrig direkte fra langskud.

Herfra kan ikke gro noget langskud, fordi der ikke er noget vækstpunkt!

Pinus har tabt evnen til at skyde langskud fra et langskud, en evne som Cedrus og Larix har.

V. Morfologisk sammenligning af slægterne i Pinaceae med det hypotetiske stamtræ.

Indtil for nylig har det været en stort set ubestridt kendsgerning, at Pinaceae er søstergruppe til alle de øvrige Coniferales, og det kan de dårlige snedkere, der ikke forstår at anvende deres motorsav korrekt næppe ændre på ved at påstå, at det er andet end et artefakt, når de får anbragt Gnetales midt i Coniferales som fx Chaw et al. (2000), hvilket som tidligere nævnt er i modstrid med Coniferales monofyli iflg. Raubeson & Jansen (1992).

Til gengæld er det også en kendsgerning, at hvor det hypotetiske stamtræ for Coniferales på familieplan er yderst robust, så er detaljerne på visse punkter nærmest gætterier i stamtræet for Pinaceae side 3.

Opdelingen i de tre clader A, B og C synes dog at være nogenlunde sikker.

A: Abies, Keteleeria, Tsuga, Nothotsuga og Pseudolarix.

B: Larix og Pseudotsuga.

C: Picea, Cathaya og Pinus.

Cedrus er søstergruppe til resten af Pinaceae, men den er nært beslægtet med Abies.

Vedrørende blad- og skudmorfologien er det forskelle i skudmorfologien, der falder i øjnene indenfor Pinaceae.

Bladmorfologien giver absolut intet fornuftigt bidrag til en evt. fylogeni, da Pinaceae-nålene (bortset fra de brune skæl fra Pinus) må betegnes som fylogenetisk identiske.

Skudmorfologien har derimod på et tidligt tidspunkt givet anledning til såvel en praktisk opdeling som en påstået fylogeni ("juletræs"-teorien), der ved første øjekast virker indlysende, se bl.a. Krüssmann (1972).

1. Kun langskud: Picea, Abies, Keteleeria, Tsuga, Nothotsuga og Pseudotsuga.

2a. Kort- og langskud m. grønne nåle: Cedrus, Larix, Pseudolarix og Cathaya.

2b. Kortsud m. grønne nåle i knipper, langskud med brune skæl: Pinus.

Nogle førende botanikere havde dog allerede inden molekylærgenetikkens fremkomst sat spørgsmålstegn ved den skudmorfologiske fylogeni på grundlag af andre morfologiske kendetegn, se fx Farjon (1990).

Konklusion: Der er ingensomhelst fylogenetisk information i de bladkarakterer, der her er angivet. Der er overhovedet ingen overensstemmelse mellem den fylogenetiske hypotese og skudmorfologien. Tværtimod, såfremt opdelingen i claderne A, B, og C er korrekt må man affinde sig med, at karakteren kortsud bortfalder mindst tre uafhængige gange, og da den ifølge træet på side 3 bortfalder to gange i clade A, skulle karakteren altså være bortfaldet mindst 4 gange indenfor Pinaceae.

VI. Overvejelser mht. opståen eller bortfald af kortsud:

Da en hypotetisk stamfader til hele Coniferales også må formodes at have haft både kort og langskud, og da kortsud kun genfindes i Sciadopitys hos de andre Coniferales, må karakteren kortsud ifølge det hypotetiske stamtræ være bortfaldet mindst to gange her. Under den pågældende antagelse er karakteren kortsud altså bortfaldet mindst 5 (6) gange i løbet af udviklingen.

Hvis man derimod antog en hypotetisk stamfader til Coniferales uden kortsud, så skulle dels evt. kortsud fra en fælles Ginkgo-Coniferales forfader være bortfaldet, og dels måtte kortsud være opstået igen i såvel Pinaceae som i de øvrige Coniferales.

Resumé og konklusion

Blad- og skudmorfologien åbner generelt ikke mulighed for fylogenetiske hypoteser, hvilket heller ingen havde forventet.

Opgaveformuleringen var da også en helt anden, nemlig at vise en eventuel udvikling i blad- og skudmorfologien i relation til en valgt fylogenetisk hypotese. På dette punkt er det naturligvis ikke muligt at citere nogen forfatter, da ingen tidligere morfologer har haft en begrundet fylogenetisk hypotese at arbejde ud fra.

Denne rapport har forhåbentligt klarlagt, dels at det er sket en tydelig morfologisk udvikling af de i øvrigt ret konservative Coniferales, og dels at denne udvikling følger den opstillede fylogenetiske hypotese.

Det er et faktum, at Pinaceae, der ifølge den valgte fylogenetiske hypotese er søstergruppe til hele resten af Coniferales, har været en af de mest konservative familier indenfor Coniferales og således har bevaret næsten alle de oprindelige træk gennem tiden, og dette faktum har naturligvis lettet arbejdet enormt samt gjort resultaterne mere tydelige og indlysende.

Ifølge min hypotese deler udviklingen af de øvrige Coniferales sig i to grene, dels en gren der omfatter "de sydlige nåletræer" defineret som Araucariaceae/Podocarpaceae, og dels en gren med en gradvis udvikling Sciadopitys-Taxaceae-Taxodiaceae-Cupressaceae s.s., hvor Sciadopitys på visse punkter er meget atypisk.

Bladformens udvikling følger to hovedveje.

I "de sydlige nåletræer" går udviklingen fra det oprindelige, enstrengede, nåleformede blad i mange slægter af Araucariaceae/Podocarpaceae til både større og bredere blade. Såvel hele Araucariaceae som Podocarpaceae slægten Nageia opfinder således uafhængig af hinanden det flerstrengede blad.

I "Cupressaceae-linien" går udviklingen derimod mere i retning af skælformede blade.

Bladstillingens udvikling er derimod mere entydig. I begge udviklingslinier går den fra den oprindelige, noget upraktiske skruetilling i retning af en bladstilling, der giver en affladet mere bilateralt symmetrisk opbygning af skuddet, således at lyset kan udnyttes bedre. Formodentlig med samme formål er de unge skud fotosyntetiserende gennem længere tid i de Coniferales, der ikke tilhører Pinaceae. Dette er dog mindre udpræget hos Sciadopitys.

Skudopbygningen går også generelt i begge udviklingslinier fra den meget stive opbygning hos visse Pinaceae fx Abies, der forøger sig vha en midterknop med to laterale knopper til et meget smukt symmetrisk træ, til en stadig mere fri opbygning af skuddene, der igen giver træet større mulighed for at udvikle sig efter forholdene.

OBS. Det kan synes uhyre inkonsekvent, når jeg i rapporten konstant taler om strukturen af stamme med grenkranse, hvor opgaven er defineret som skudmorfologien. I rapporten har jeg forsøgt at forklare, at årsagen hertil er, at staturen af stamme med grenkranse rent faktisk giver en sikrere information om skudsymmetrien end selv den bedste statistiske optælling.

I opgaven har jeg endvidere behandlet mange karakterer, der er uafhængige af fylogenetien. Nogle af disse afhænger mere af de klimatiske forhold m.m.

Af karakterer, der kan synes ligegyldige i fylogenetisk sammenhæng kan fx nævnes:

- nålens nøjagtige facon og udformning (spids, stump, evt. med kort stilk osv);
- nålens tilhæftning til skuddet, herunder en evt nålepude;
- placering af stomata, og om der er synlig midtribbe;
- udformning af hvileknopper med og uden skæl m.m.

Et spændende forhold, der nok er ret stedmoderligt behandlet er frøplantens udseende, men de fleste (alle?) frøplanter af Coniferales starter med at få nåle efter kimbladene. Disse vokser formodentlig radiært på skuddet i alle andre familier end Cupressaceae s.s., så det giver ikke megen extra information.

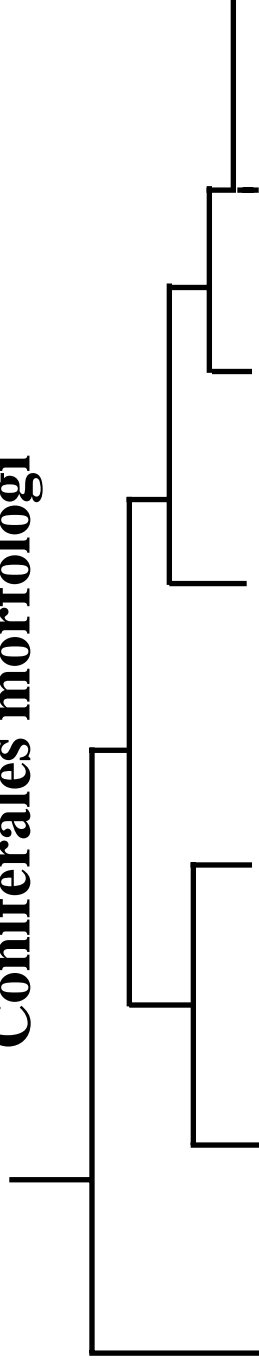
Konklusion: For alle de væsentlige blad- og skudkarakterer ses en udvikling fra det mere primitive til det mere avancerede, når man følger det fylogenetiske træ bort fra Pinaceae.

På slægtsplan er der forskelle indenfor Pinaceae, men karaktererne er ikke polariserede.

Oversigtsskema over blad- og skudmorfologi findes på side 14, næste side.

Skemaet er ikke korrekt til mindste detalje. Jo flere undtagelser, der medtages, des mere uoverskueligt bliver skemaet.

Coniferales morfologi



	Pinaceae	Araucariaceae	Podocarpaceae s.l.	Sciadopitys	Taxaceae s.l.	Taxodiaceae	Cupressaceae s.s.
	Oprind. Avanc.	Oprind. Avanc.	Oprind. Avanc.	Oprind. Avanc.	Oprind. Avanc.	Oprind. Avanc.	Oprind. Avanc.
BLADE:							
Nåle på frøplanter	X	X	X	X	X	X	X
Form: Enstrengede nåle	X	X	X nogle		X	X	(X) Jun.
Tostrengede nåle	Pinus (x)			X			
Enstrengede skæl			nogle X				X
Flerstrengede blade		X	Nageia (x)				
Løvfældende blade	Larix (x) +Pseudotsugax					(X)	
Løvfældende skud							
Skruestillede blade	X	X	X	(x)	X	X	
Par-modsatte blade		(x)	(x)			Metaseq. (x)	X
Kors-modsatte blade							X
Blade i triader							X
Blade i knipper	(x) Pinus						
Blade i pseudokredse	X Cedr. m.fl.			X			
SKUD:							
Kort- + Langskud	X nogle			X?			
Mest modsatte langskud	X nogle	X					
Modsatte+ spredte lang.			X	X	X	X	X
Kun spredte langskud							
Hurtig forvedning	X			X			
Langsom forvedning		X	X		X	X	X

Referencer

- Bhatnagar SP & Moitra A. 1997. Gymnosperms. - New age international limited publ., New Delhi.
- Chambers TC, Drinnan AN & McLoughlin S. 1998. Some morphological features of Wollemi pine (*Wollemia nobilis*: Araucariaceae) and their comparison to Cretaceous plant fossils. - *Int. J. Plant Sci.* 159(1): 160-171.
- Chaw SM, Parkinson CL, Cheng Y, Vincent TM & Palmer JD. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of gnetales from conifers. - *PNAS* 97(8): 4086-4091.
- Dallimore W & Jackson AB. 1966. A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. (rev. SG Harrison). - Edward Arnold, London.
- Farjon A. 1990. Pinaceae. - Koeltz Scientific Books, Germany.
- Farjon A. 1984. Pines. - E. J. Brill/Dr. W. Backhuys, Leiden.
- Feustel H. 1921. Anatomie und Biologie der Gymnospermenblätter. - Beihefte zum Botanischen Centralblatt 38(1-2) : 177-257.
- Foster AS & Gifford EM. 1974. Comparative morphology of vascular plants. - W. H. Freeman, San Francisco.
- Frederiksen S, Rasmussen FN & Seberg O. 1997. De højere planters evolution og klassifikation. - GAD, Kbh.
- Gottlieb OR, Kaplan MAC, Zocher DHT & Kubitzki K. 1990. A chemosystematic overview of Pteridophytes and Gymnosperms. Pp 2-10 in Kubitzki K. (ed.): The families and genera of vascular plants, Vol. I. Pteridophytes and Gymnosperms. - Springer Verlag, N.Y.
- Hill RS & Brodribb TJ. 1999. Southern conifers in time and space. - *Aust. J. Bot.* 47(5): 639-696.
- Jones WG, Hill KD & Allen JM. 1995. *Wollemia nobilis*, a new living Australian species in the Araucariaceae. - *Telopea* 6(2-3):173-176.
- Kirchner JW. 2002. Evolutionary speed limits inferred from the fossil record. - *Nature* 415: 65-68.
- Krüssmann G. 1972. Handbuch der Nadelgehölze. - Paul Parey, Berlin.
- Laubenfels DJ de. 1953. The external morphology of coniferous leaves. - *Phytomorphologie* 3 : 1-19.
- Napp-Zinn K. 1966. Handbuch der Pflanzenanatomie, Anatomie des Blattes, I. Blattanatomie der Gymnospermen. - Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Offler CE. 1984. Extant and fossil Coniferales of Australia and New Guinea. Part 1: A study of the external morphology of the vegetative shoots of the extant species. - *Palaeontographica Abteilung B Palaeophytologie* 193(1-4):18-120.
- Page CN. 1990. Gymnosperms. Pp 278-361 in Kubitzki, K. (ed.): The families and genera of vascular plants, Vol. I. Pteridophytes and Gymnosperms. - Springer Verlag, N.Y.
- Philipson WR & Molloy BPJ. 1990. Seedling, shoot and adult morphology of New Zealand conifers; The genera *Dacrycarpus*, *Podocarpus*, *Dacrydium* and *Prumnopitys*. - *New Zeal. J. Bot.* 28(1): 73-84.
- Quinn CJ, Price RA & Gadek PA. 2002. Familial concepts and relationships in the conifers based on *rbcL* and *matK* sequence comparison. - *Kew Bulletin.* 57: 513-531.
- Raubeson LA & Jansen KJ. 1992. A rare chloroplast-DNA structural mutation is shared by all conifers. - *Biochem. Syst. Ecol.* 20(1): 17-24.
- Schmidt M & Schneider-Poetsch HAW. 2002. The evolution of Gymnosperms redrawn by phytochrome genes: The Gnetatae appear at the base of the Gymnosperms. - *J. Mol. Evol.* 54: 715-724.
- Sporne KR. 1965. The morphology of Gymnosperms. - Hutchinson & Co, London.
- Stewart WN & Rothwell GW. 1993. Paleobotanic and the evolution of plants (sec. ed.). - Cambridge Un. Press, G.B.
- Tomlinson PB, Takaso T & Rattenbury JA. 1989. Developmental shoot morphology in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). - *Bot. J. Lin. Soc.* 99: 223-248.
- Wang XQ, Han Y & Hong DY. 1998. PCR-RFLP analysis of the chloroplast gene *trnK* in the Pinaceae with special reference to the systematic position of *Cathaya*. - *Israel J. Pl. Sci.* 46(4): 265-271.
- Wang XQ, Tang DC & Sang T. 2000. Phylogeny and Divergence Times in Pinaceae: Evidence from Three Genomes. - *Mol. Biol. Evol.* 17(5): 773-781.