


 *Jenny Helander* 

MSc: Biology + Chemistry

**Poul Møllers Vej 7, DK - 2000 Frbg.**

FAX +  (45) 38 34 34 07

Email: info@conifers.dk

-----

Email address and title corrected 2005

# Coniferales-geografi

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

**Intern vejleder: Knud Ib Christensen, Botanisk Have**

**Extern vejleder: Anders Barfod, Århus Universitet**

Afleveret den 19. november 2001.



**Pinus jeffreyi.** Fra Aljos Farjon (1984)

# INDHOLD.

Side:	
1	<b>Opgaveformulering.</b>
1 - 3	<b><u>Indledning:</u></b>
1	Analyse af opgaveformuleringen.
1	Nuværende klima- og plantezoner samt nedbørskort. Se kortene bagest i rapporten!
1	Det palæoklimatiske og palæogeologiske udviklingsforløb.
2	Pladetektonik og kontinentaldrift. Vulkanisme og meteoredfald. Istider. Biologiske katastrofer.
3	Træk af anatomen og fysiologien for Coniferales af betydning for udbredelsen.
3	"Gartneri" kontra naturlig udbredelse.
4 - 12	<b><u>Familiernes naturlige udbredelse m.m.:</u></b>
4 - 8	<b>PINACEAE:</b>
4	1. Pinus. Udbredelses kort m.m.
5	2. Picea.. Udbredelseskort m.m.
6	3. Abies.. Udbredelseskort m.m.
7	4. Larix. 5. Pseudolarix. 6. Cedrus. Udbredelseskort m.m.
8	7. Pseudotsuga. 8. Tsuga. 9. Nothotsuga. 10. Keteleeria. 11. Cathaya. Udbredelseskort m.m.
9	<b>ARAUCARIACEAE:</b>
9	1. Araucaria. 2. Agathis. 3. Wollemia. Udbredelseskort m.m.
10	<b>PODOCARPACEAE s.l.:</b> 18 navngivne slægter. Udbredelseskort m.m.
11	<b>SCIADOPITYACEAE:</b> 1 Slægt med 1 art.
11	<b>TAXACEAE s.l.:</b> 6 navngivne slægter. Udbredelseskort m.m.
11	<b>TAXODIACEAE (excl Sciadopitys):</b> 8 navngivne slægter. Udbredelses kort s. 12.
12	<b>CUPRESSACEAE s.s.:</b> 20 navngivne slægter. Udbredelseskort m.m.
13	<b><u>Oversigt over udbredelsen m.m. af Coniferales:</u></b>
13	1. Boreal- + nordlig temp. zone. 2. Nordlig subtr. zone. 3. Tropisk zone. 4. Sydlig subtr. zone.
14	5. Sydlig temp. zone. 6. Ørkener, uanset placering. 7 Endemiske forekomster.
14	<b><u>Resume og konklusion:</u></b> 1. Coniferales er effektiv. 2. Coniferales er xeromorf.
15	<b>Tabel 1:</b> Økologi.
15	<b>Tabel 2:</b> Antal taxa + N/S-udbredelse.
16 - 17	<b>Tabel 3:</b> Slægtsnavne og Lokalisering (voksesteder).
18 - 20	<b>Tabel 4:</b> Familiernes karakteristika.
21	<b>Litteraturliste.</b> Anvendt litteratur. Pga af tidsnød er der meget få litt. henvisninger i rapporten.
22	<b>Folde-ud kort.</b> Venstre side: <b>Pinaceas samlede udbredelse.</b> Højre side (foroven): <b>Verdens nedbør m.m.</b> i farver. Højre side (forneden): <b>Verdens plante- og klimabælter</b> i farver.

## Opgaveformulering:

Der ønskes en gennemgang af plantegeografiske aspekter af familier og udvalgte slægter og arter inden for Coniferales (incl. Taxales). Morfologiske og andre karakterer, som må anses for interessante i forbindelse med plantegeografiske problemstillinger i ordenen, må gerne inddrages i diskussionen.

## Indledning.

### Analyse af opgaveformuleringen:

De plantegeografiske aspekter af Coniferales er mht voksesteder er følgende:

1. Økonomiske faktorer. Indenfor geografien er de økonomiske aspekter altid de væsentligste, men bl.a. gennem samtaler med opgavestillerne gås der ud fra, at de økonomiske aspekter ikke eller kun i meget ringe grad skal indgå i opgavebesvarelsen.
2. Naturlig el. faktisk udbredelse. I opgaveformuleringen er det ikke præciseret, hvorvidt der tænkes på arternes naturlige udbredelse, eller de hortonomme og skovbrugsmæssige beplantninger skal inddrages i diskussionen. Der gås ud fra, at opgaven stort set ikke indbefatter menneskeskabte beplantninger, selv om sådanne i høj grad kan give oplysninger om en arts fysiske krav til voksestedet.
3. Økologiske faktorer, fortrinsvis klima (evt. mikroklima) og interspecifik konkurrence, samspil med dyr og svampe, men også jordbundsforhold og andre geologiske faktorer.
4. De enkelte arters fysiologi og til dels også deres morfologi har betydning for den økologiske niche, som den pågældende art indtager.
5. Coniferales nuværende voksesteder er stort set udelukkende bestemt af palæogeologien og palæoklimatologien. Disse faktorer indgik pga manglende viden i mindre grad i tidligere tiders geografi, medens de sammen med økonomi og økologi er hovedemne i den moderne geografi.
6. Palæobotanikken burde kunne indikere såvel den fortidige udbredelse som de veje ad hvilke de forskellige Coniferalesarter er nået frem til deres nuværende voksesteder. Fundene er dog spredte og sporadiske, arterne har udviklet sig undervejs, og der findes ikke gode universaloversigter over den nuværende viden, så palæobotanikken giver ikke et entydigt svar på hele udviklingen.

### Nuværende klima- og plantezoner samt nedbørskort.

Bagest i rapporten, så det kan foldes ud og sammenlignes med udbredelseskortene i selve rapporten findes en side, der angiver henholdsvis plantezonerne (og en grov klimainddeling) samt nedbørskort. Temperatur og jordbunds-kort er ikke med taget. At sammenligne nåletræernes udbredelse med plantezonerne virker måske lidt tåbeligt i første omgang, man sammenligner jo to plantezonekort, men i virkeligheden er det den eneste reelle mulighed. "Planterne ved bedst", hvordan de vil integrere temperatur-, lys-, fugtighed-, højde- og jordbundsforhold gennem alle årstider, en sammenfatning, som den menneskelige hjerne ikke kan klare. **Brug venligst kortene!**

### Det palæoklimatiske og palæogeologiske udviklingsforløb.

Coniferales 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, tørre og mindre geologiske katastrofer, bjergkædefoldninger, istider og mere modererede klimaændringer. Det vil derfor være naturligt at prøve at betragte nogle af disse forhold.

Medens man for bare nogle få årtier siden forestillede sig den biologiske evolution som resultatet af en langsom og gradvis proces, er man gennem de seneste år blevet stadig mere klar over katastrofernes betydning for udviklingen. Dette udelukker naturligvis ikke, at der også er foregået en gradvis tilpasning til langsommere geologiske og klimatologiske ændringer.

Den langsomme pladetektoniske udvikling drejer sig fx om dannelsen af superkontinentet Pangæa for ca. 225 mio. år siden og den efterfølgende opsplnitning i det nordlige Laurasia og det sydlige Gon-

dwanaland. Det nordlige Laurasia har siden ændret sig på kompliceret måde ved Nordamerikas forskydning under dannelsen af Atlanterhavet, der påbegyndtes for ca. 150 mio. år siden, og Alpernes opfoldning i tertiærtiden for ca. 50 mio. år siden forårsaget af Europas sammenstød med Afrika. Det sydlige Gwondanaland er også blevet opsplittet. Sydamerika har fjenet sig fra Afrika, Antarktis har skilt sig fra Australien, og Indien har taget sig en længere tur og er slutteligen stødt sammen med Asien i tertiærtiden under dannelse af Himalaya, en proces der fortsat pågår. Samtidig med kontinenternes indbyrdes forskydninger har de forflyttet sig i forhold til ækvator og poler, hvilket også er af betydning, men generelt var vinde og havstrømme så anderledes i tidligere perioder, at det er umuligt ud fra de nuværende klimatiske forhold at konkludere noget om de tidligere.



Kontinentaldriften har dels givet langsomme ændringer i klimaet mht temperatur, nedbør og vindforhold, men også til klimatologiske katastrofer pga kraftig vulkansk aktivitet m.m. Den største indflydelse har nok de tidligere istider haft, hvor overfladen i verdenshavet er ændret med mere end 200 meter bl.a. pga vandets binding i polkappernes ismasser.

De sidste 7 - 8 istider, der begyndte for ca. 2,3 mio. år siden allersidt i tertiær, men hovedsagelig i kvartær, er langt de bedst kendte. Moderne iskerneforskning fra Grønland og Antarktis (for den allersidste dels vedkommende kombineret med dendrokronologi på tyske ege- og fyrretræer har vist, at istiderne ikke har været langsomt udviklede begivenheder, der har givet den biologiske sfære mulighed for at tilpasse sig gradvist, men at de tværtimod er kommet og svundet med imponerende hastighed (ned til størrelsesordenen 50 - 100 år!). Desuden har temperaturen kun periodevist været konstant under istiderne, men der har hyppigt været varmere og koldere perioder med særlig store svingninger nær de såkaldte mellemistider. Under den seneste istid, Weichel-istiden, lå havoverfladen 120 meter lavere end i dag. Specielt gøres opmærksom på, at kvartæristiderne (dvs de seneste istider) i meget høj grad var begrænset til den nordlige halvkugle, medens sporene efter de tidligere istider især er observeret på den sydlige halvkugle!

De seneste to af de store globale katastrofer, hvor hovedparten af alt biologisk liv på jorden er blevet udsløttet, har naturligvis også haft deres betydning for udviklingen af Coniferales. Den næstsidste fandt sted i slutningen af perm-tiden for ca. 250 mio. år siden. Jeg kender ikke til årsagen til denne katastrofe; og det er på det nærmeste umuligt at vurdere betydningen af katastrofen for Coniferales udvikling, da den fandt sted inden nogen af de nulevende familier i ordenen var udviklet..

Den sidste og mest berømte katastrofe for 65 mio. år siden ved kridt-tertiær grænsen som forårsagede eller medvirkede til dinosaurernes udryddelse faldt derimod på et tidspunkt, hvor alle de nu kendte familier indenfor Coniferales var udviklede, så den må afgjort have haft stor indflydelse på disse. Forøvrigt er der tilsyneladende ikke tale om en, men om to omtrent samtidige katastrofer. Den ene forårsaget af et meteornedslag på Yucatanhalvøen, den anden forårsaget af vulkansk aktivitet i Deccan i forbindelse med Indiens sammenstød med Asien.

Gennem tertiærtiden blev hovedparten af de nyere bjergkæder opfoldet. Det gælder Alperne, der opstod ved Africas sammenstød med Europa, og det gælder Himalaya, der opstod ved Indiens sammenstød med Asien. Rocky Mountains og Andesbjergene dannedes ved at Stillehavets havbund blev skudt ind under de Amerikanske kontinenter. Sådanne bjergkædedannelser foregår ikke uden samtidige voldsomme vulkanske begivenheder, der også har haft betydning for jordens klima og planter.

I sammenligning med tidligere tiders lejlighedsvis, vulkanske kæmpekatastrofer i hele tidsrummet fra perm til nutiden med verdensomspændende klimakatastrofer til følge er de fra nutiden kendte vulkanudbrud småting. Blandt de størst kendte nyere udbrud kan fx nævnes Santorins explosion år 1644-45 f.kr., der har givet anledning til Atlantis sagnet, og Krakataus explosion år 1883.

Geologiske katastrofer af en anden art, der kun har haft mere lokal betydning er fx Atlanterhavets indstyrning i Middelhavet ved Gibraltar, samt den noget senere og mindre med Middelhavets indstyrning i Sortehavet, der har givet anledning til de mellemøstlige syndflodssagn.

### **Træk af anatomien og fysiologien for Coniferales af betydning for udbredelsen.**

Nåletræerne er vedplanter, de er generelt langtlivende og stedsegrønne, der kan tåle både tørke, lave temperaturer og mager jordbund. Disse egenskaber giver dem mange fordele overfor Angiospermerne under marginale betingelser, og det er da også fortrinsvis på sådanne lokaliteter, at nåletræerne flourer. Nu skal man ikke tage fejl og tro, at de tørketålende nåletræer ikke kan lide vand, for mange af dem elsker det, men de kan bare klare sig uden vand i kortere eller længere perioder.

Anatomisk er nålene af Coniferales xeromorfe med en lille overflade med kraftig kutikula og indsænkede spalteåbninger, så fordampningen er ringe. Også nålenes væsketransport vha transfusionsvæv, der omgiver ledningsstrengen, er indrettet på at fungere ved væskemangel. (OBS I denne rapport indeles Pinusslægten ikke i de ifølge nomenklaturen korrekte betegnelser subgenus *Strobilus* og subgenus *Pinus*, men i stedet i haploxyton og diploxyton efter antallet af ledningsstreng i nålene.) De meget få slægter (arter) af Coniferales, der har valgt den strategi at blive løvfældende (fx lærk), har mindre xeromorf karakter.

Den oprindelige frøstand hos Coniferales er mangefrøede kogler, hvorfra frøene oprindeligt er spredt ved hjælp af vinden, men mange af de moderne nåletræer drager også mere eller mindre nytte af dyrespredning. To hele familier (*Podocarpaceae* og *Taxaceae*) har således ændret deres kogle, så frøene er særligt velegnede til dyrespredning (fugle m.m.).

### **"Gartneri" contra naturlig udbredelse.**

Når man overvejer nåletræernes naturlige udbredelse, undersøger man, hvorvidt det kan gro i haven. Det er totalt misvisende, for de fleste træer kan gro i haven, hvis bare de kan tåle den danske vinter. Hverken frost- eller vindbestandigheden kan vurderes ud fra en villahave, hvor klimaet sædvanligvis er fundamentalt anderledes end i naturen. Dette gælder også andre faktorer såsom udnyttelsen af nedbøren, luftforureningen, jordbundens tilgængelige næringsindhold, interspecifik konkurrence med andre planter, populationen af skadedyr samt nyttige og skadelige svampe osv.

Dog er det ikke kun vækstfaktorerne, der er afgørende for planternes udbredelse i naturen. Det gælder i høj grad også frøspredningsmekanismer og andre led i formeringsprocessen. De økologiske faktorer er ofte overset, og de kan være af uhyre kompliceret natur (som fx når et frø for at blive spiringsdygtigt først må rammes af en skovbrand eller passere fordøjelsessystemet hos en bestemt dyreart).

Selv noget så simpelt som fx *Pinus sylvestris* udbredelse i den svenske natur kan volde problemer. Hvorfor begynder den nu pludselig at udbrede sig ud i visse højmoser, når bestanden af såvel elg som rådyr, der gnaver de spæde planter bort, er så stor som aldrig før. Kan det skyldes, at kvælstof-forureningen gavner fyrrens reproduktion? I alt fald gøder forureningen tilstrækkeligt til, at en af de værste konkurrenter til fyr, nemlig Blåtop (*Molinia coerulea*) breder sig hurtigt. Blåtop forhindrer frøspiringen og udkonkurrerer kimplanterne for fyr, der dog vokser op alligevel.

Efteristidens naturlige ændringer i skovfloraen i Danmark er vel heller ikke forklaret tilbunds gående endnu.

## Familiernes naturlige udbredelse og økologi m.m.

### PINACEAE

Pinaceae er den nordlige halvkugles nåletræer og forekomsten af Pinaceae er med en enkelt bagatelagtig undtagelse begrænset hertil. De vigtigste slægter er *Pinus*, *Picea*, *Abies* og *Larix*, der har deres største udbredelse i den boreale zone, hvor et begrænset antal arter danner store skove under gunstige forhold. De mest udbredte arter for hver enkelt slægt er angivet på udbredelseskortene for slægten. På de lavere breddegrader, hvor Pinaceae følger bjergene, stiger artsdiversiteten betydeligt. Størst er denne i Sino-Himalaya, hvor alle slægter er repræsenteret, og især *Abies* og *Picea* har høj diversitet. Japan og Taiwan mgl. enkelte af slægterne, det samme gælder Californien og Mexico. I Europa er artsdiversiteten derimod lav tildels også i det sydlige, hvilket skyldes uddøen under kvartærtiderne pga af de tværgående bjergkæder.

Fossilt findes Pinaceae også kun på den nordlige halvkugle tilbage til kridt (*Pinus*) og tidlig tertiær. De fleste Pinaceae foretrækker rigeligt med vand, specielt hvis vækstsæsonen er kort.

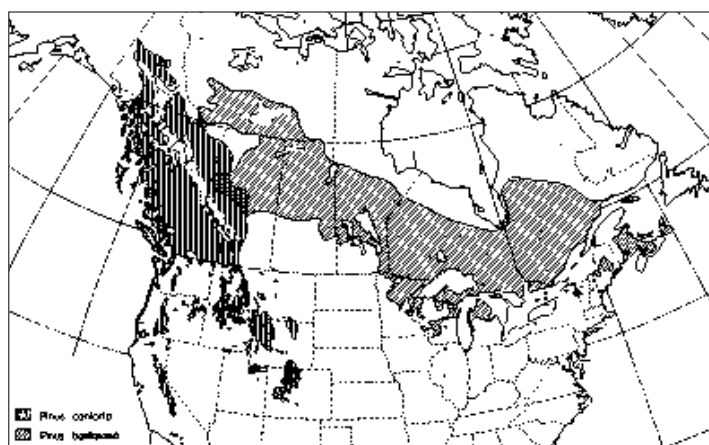
Medens *Picea* og *Abies* er lystætte, er *Pinus* lysåben, hvilket giver større mulighed for blandet skov.

#### 1. *Pinus*. 80 - 108 arter.

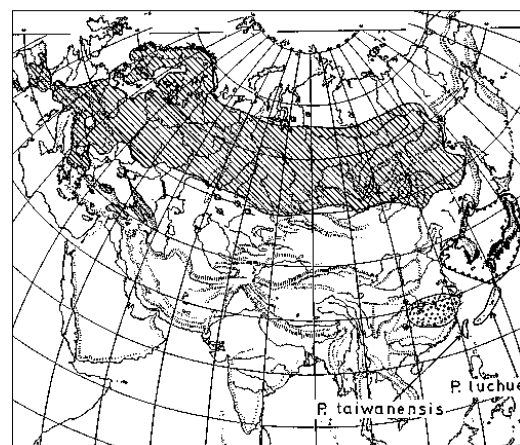


**Pinus.** Total udbredelse for samtlige arter..

Iflg. Krüssmann 1972.



**Pinus banksiana t.v. Pinus contorta t.h.** Iflg. Mirov.



**Pinus sylvestris.** Iflg. Rastad 1994.

*P. sylvestris*, *P. contorta* og *P. banksiana*, der dominerer de nordligste områder er alle diploxylon. Der findes andre fyrrearter med en rimelig udbredelse, men de fleste arter er udpræget nichearter, der har tilpasset sig sin niche. Bjerggroende arter kan kravle op og ned ad bjergsiderne, hvis de klimatiske forhold ændrer sig, og i Nordamerika og Sydøstasien har de også kunnet udbrede sig langs bjergene under kvartærtiderne. Afhængig af art og voksested kan *Pinus* optræde som træer el. buske. Hvis man skal fremhæve en særlig nicheart blandt de mange *Pinus*-arter, kunne det fx blive Børsteglofyrren *P. longaeva* (haploxylon), der kan blive op til 5000 år gammel!

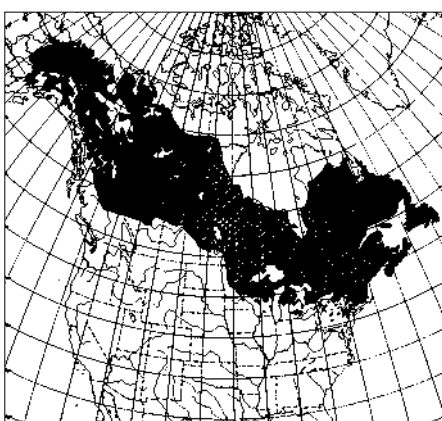
*Pinus* er en meget varieret art, der kan danne rene skove. Den klarer sig ofte under yderst magre forhold.

## 2. *Picea*. Ca. 35 arter.

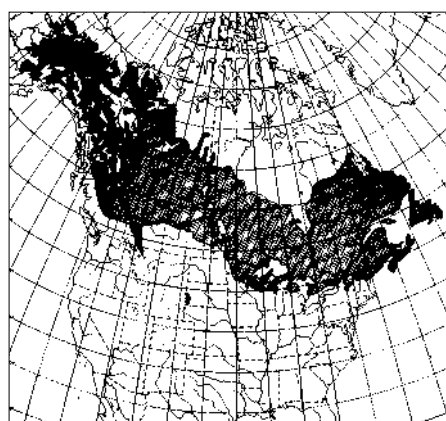


***Picea*.** Total udbredelse for samtlige ca. 35 arter..

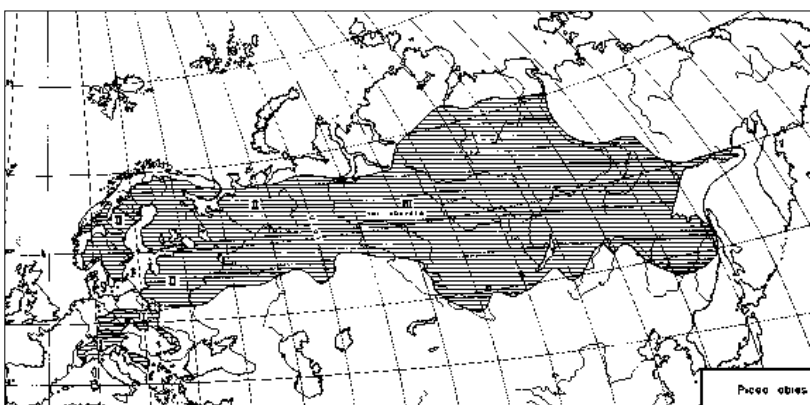
Iflg. Krüssmann 1972.



***Picea glauca*.** Iflg. Schmidt-Vogt 1977.



***Picea mariana*.** Iflg. Schmidt-Vogt 1977.



***Picea abies*.**

Iflg. Schmidt-Vogt 1977.

Som det fremgår af oversigtskortet til venstre for denne tekst er *Picea abies* endog meget udbredt i det nordlige Eurasien med undtagelse af det allerøstligste område, hvor der slet ikke gror *Picea* over-

Totaludbredelse af *Picea* er temmelig lig totaludbredelsen af *Pinus*, dog går den knapt så langt mod syd. *Picea abies* er indført til Danmark, hvor den ikke er oprindeligt hjemmehørende, idet den ikke har bredt sig naturligt hertil efter sidste istid i modsætning til *Pinus sylvestris*. (Heller ikke den nuværende *Pinus sylvestris* er den oprindelige til Danmark efter istiden indvandrede fyr, idet det rent faktisk lykkedes at totaludrydde skovfyrren for ca. 200 år siden, så den måtte genindføres.)

Som bekendt har *Picea* en helt anden statur end *Pinus*, og om vinteren glider sneen let af de høje slanke træer, der kan danne mørke granskove. Særlig kendt for sin slankhed er den Serbiske *Picea omorika*, hvis naturlige habitat er begrænset til nogle meget små bjergområder i Serbien.

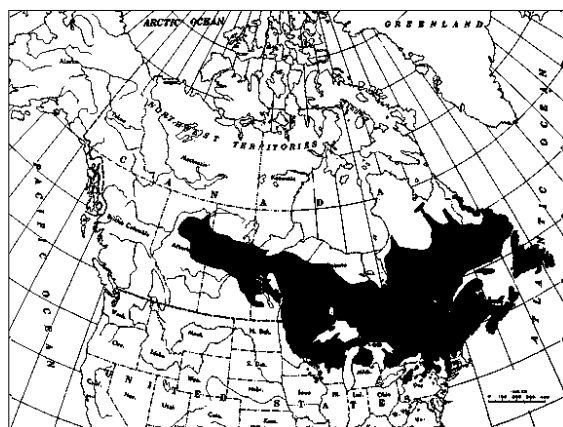
En anden meget kendt *Picea* er *P. sitchensis*, Sitkagranen = "av for satan gran" pga af sine spidse nåle. Den stammer oprindeligt fra det vestlige Nordamerika. Den er ganske køn, men specielt er den meget fugttålende (endnu mere end hvidgranen = *P. glauca*).

### 3. *Abies*. 40 - 50 arter.



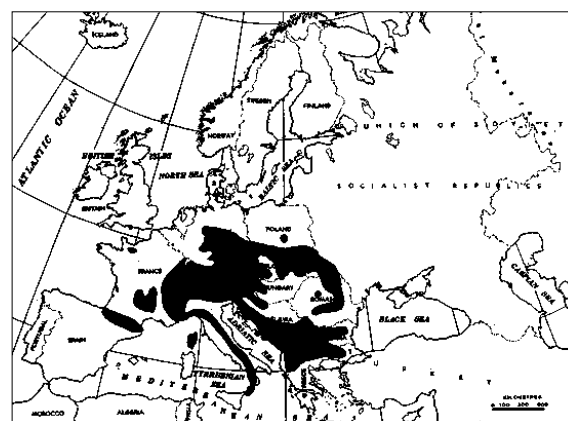
*Abies*. Total udbredelse for samtlige ca. 45 arter..

Iflg. Krüssmann 1972.



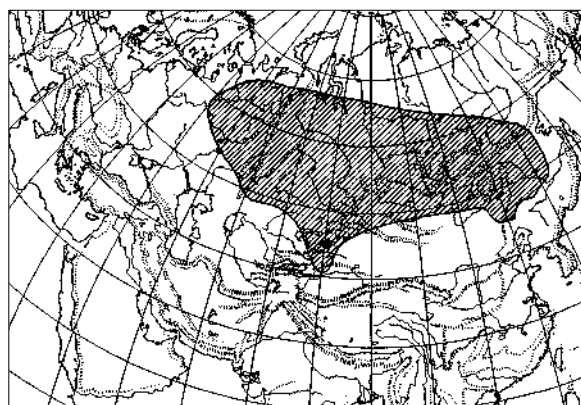
*Abies balsamea*.

Iflg. Liu 1971.



*Abies alba*.

Iflg. Liu 1971.



*Abies sibirica*.

Iflg. Rasted 1994.

*Abies*' udbredelsesområde er ifølge udbredelseskortene noget mindre end *Pinus*' og *Picea*'s udbredelse, selv om udbredelsen tilsyneladende til min store overraskelse går højere mod nord (bl.a. i Sibirien). Som bekendt er visse *Abies* arter jo højt skattede, men dyre graner til jul, bl.a. fordi de holder bedre på nålene end Rødgran. De gror godt i Danmark, hvor de generelt godt kan lide klima og miljø, da *Abies* foretrækker bedre jord end *Pinus* og *Picea* kræver. Danmark har en fin forretning med at dyrke disse graner til export, men desværre har de hidtil krævet en del sprøjtning. Til gengæld kan de til jul benyttede arter, især *Nobilis* (*Abies procera*) fra Oregon og Nordmannsgran (*Abies nordmanniana*) fra Vestkaukasus ikke dyrkes i Sverige, da de ikke kan tåle frosten der. Forresten er de nu heller ikke helt frosttålige i Danmark. Et andet problem er det sædvanlig nåletræsproblem med, at visse dyr (i Danmark især rådyr og harer) elsker at spise af skuddene på de helt unge planter om vinteren. I Sverige spiser elgene således de fleste småtræer af alle slags i vinterperioden. Som det fremgår af udbredelseskortene, er *Abies* ikke nået til Skandinavien efter den seneste istid.



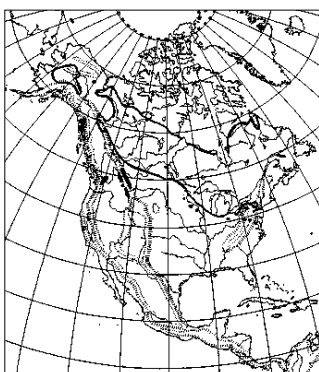
#### 4. *Larix*. Ca. 10 arter.



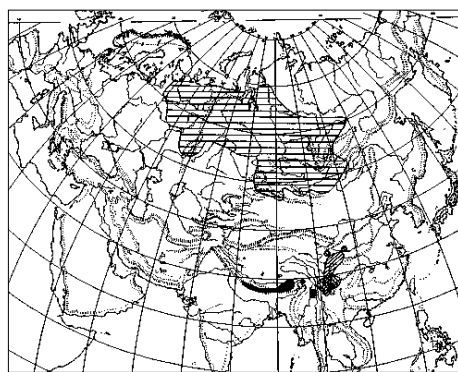
**Larix.** Total udbredelse for samtlige ca. 10 arter..

Iflg. Krüssmann 1972.

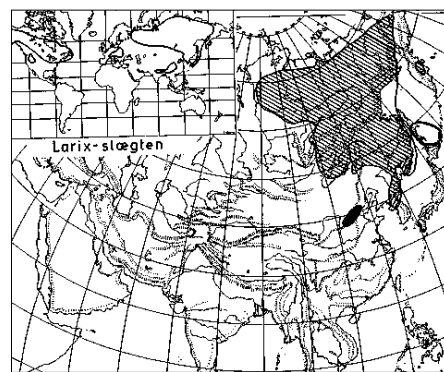
**Pseudolarix, 1 art.** Total udbredelse.



**Larix laricina (m.fl.).**



**Larix sibirica (m.fl.).**



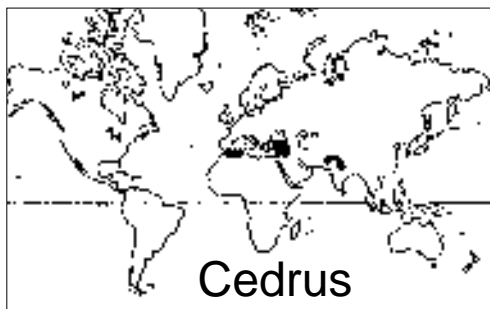
**Larix gmelini (m.fl.).** Ifl. Rasted 1994.

*Larix* er i modsætning til de andre nordlige Pinaceae løvfældende, hvorfor man kunne forvente, at denne specielle strategi ville manifestere sig i udbredelsen. Som det fremgår af ovenstående kort er udbredelsen af *Larix* dog i forbløffende grad nærmest identisk med udbredelsen af *Pinus*, *Picea* og *Abies*. Rent faktisk findes den ligesom fx *Pinus* både i blandskov og i rene bestande. I lighed med *Abies* er *Larix* ikke nået naturligt frem til Skandinavien efter sidste istid.

#### 5. *Pseudolarix*. 1 art.

Udbredelsen af *Pseudolarix*, der fremgår af det øverste kort på siden, er så begrænset, at man nærmest må betegne arten som et relik. *Pseudolarix* er løvfældende ligesom *Larix*, men af stamtavlen for Pinaceae i min specialerapport synes det at fremgå, at der nok er tale om en paralleludvikling.

#### 6. *Cedrus*. 1 art (el. 4 nærtbeslægtede arter).

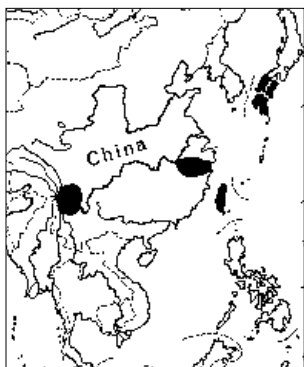


**Cedrus.** Total udbredelse. Krüssmann 1972.

Forekomsten af *Cedrus* afviger markant fra de første 4 omtalte Pinaceaearter, idet den forekommer i bjergene i Eurasien lidt nord for den nordlige vendekreds. Med kun en art (eller 4 meget nærtstående arter) ligner *Cedrus* også en slags relik, der ikke har formået at forny sig. Dette er i overensstemmelse med molekylærbiologien, hvor *Cedrus* (for *rbcL*-genet) har meget få mutationer. *Cedrus* synes efter min Pinaceae stamtavle at stå meget nær forfaderen til samtlige Pinaceae, sandynligvis til alle Coniferales!

Libanonceder er meget kendt allerede fra romertiden, hvor det udgjorde et godt bygningsmateriale bl.a. til skibe. Pga rovdrift på det gode ved har vist ingen af de 4 underarter af *Cedrus* det vel særligt godt i vore dage, det kan ellers være et smukt, højt træ, der vokser på kølige bjergskråninger.

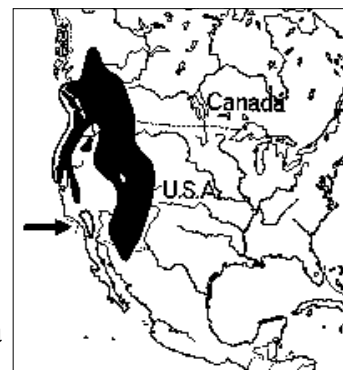
## 7. *Pseudotsuga*. Ca. 2 arter i NØ-Asien + 2 arter i NV-Amerika.



Asien

### *Pseudotsuga*

Iflg. Krüssmann 1972.



Nord-amerika

*Pseudotsuga japonica*.

*Pseudotsuga sinensis*.

*Pseudotsuga menziesii* (sort)

*Pseudotsuga macrocarpa* (pil)

Douglasgran (*P. menziesii*) kaldes undertiden "appelsingran" pga nålenes aromatiske duft. Den findes i flere varieteter, hvoraf en kan blive op til 100 meter høj på det naturlige voksested. Den dyrkes i Danmark, men angribes let af svamp. Da sunde planter sædvanligvis ikke angribes, indsamles frøene med en proveniens, der svarer bedst muligt til det danske klima.

I Nordamerika vokser den hovedsageligt i nåleblandskov, mens den i Asien er blandet med løvtræer.

## 8. *Tsuga*. Ca. 10 arter.



*Tsuga*. Totaludbredelse af ca. 10 arter.

Iflg. Krüssmann 1972.

*Tsuga*, der pga af lugten også kaldes Skarntydegran, er ikke alm. plantet i Danmark bortset fra kirkegårde. I Nordamerika taler man især om Western Hemlock = *T. heterophylla*, hvor den gror langs hele vestkysten og kan blive op til 70 meter høj, samt Eastern Hemlock = *T. canadensis*. *Tsuga* kan både vokse i rene bevoksninger og i blandskove, de fleste arter foretrækker kølighed og fugt.

## 9. *Nothotsuga*. 1 art.

*Nothotsuga* gror i tempererede blandskove i 4 provinser i SV-Kina (bl.a. Hunan). Molekylærgenetisk er den i nær familie med *Tsuga*.

## 10. *Keteleeria*. 3 arter.

*Keteleeria* gror endemisk i blandskove i bjerglandskab i den varmt temperede del af SØ-Asien. Den vil have varme fugtige somre. Molekylærgenetisk er den i nær familie med *Abies*. Den har tidligere været mere udbredt, den findes således fossilt fra tertiærtiden i Europa.

## 11. *Cathaya*. 1 art.

*Cathaya* gror endemisk i SV-Kina (Kwangsi og Setschuan). Molekylærgenetikken viser, at det er de sidste rester af en meget gammel slægt, der tidligere iflg. fossiler har været mere udbredt.

## ARAUCARIACEAE.

Araucariaceae findes nu kun på den sydlige halvkugle, men såvel makro-fossiler som pollenfund synes at vise, at familien i mesozoikum var vidt spredt i både Laurasia og Gondwanaland. Efter opbruddet af Gondwanaland forsvandt Araucariaceae fra mange steder, fx Afrika og store dele af Australien, og den uddøde helt på den nordlige halvkugle. Iflg. en rbcL-undersøgelse af Setoguchi et al. (1998) er slægten *Wollemia* spaltet op i *Araucaria*, der er ældst med især ældre fossiler, og *Agatis*, der er yngst med yngre fossiler.

Den største diversitet indenfor Araucariaceae findes på øerne N og NØ for Australien fx Ny Caledonien med 13 *Araucaria*-arter og 5 *Agathis*-arter, men også Ny Guinea med mange *Araucaria*-arter og Borneo med mange *Agathis*-arter.

*Araucaria* findes som tropisk bjergskov, krat og tempereret bjergskov, alene eller som blandskov. I Chile og Argentina findes den helt op til trægrænsen.

*Agathis* findes oftest i tropisk regnskov, hvor de rager op og danner løvtag. På Ny Caledonien findes den dog som krat på ultrabasisk bund.

### 1. *Araucaria*. Ca. 19 arter.



**Araucaria.** Totaludbredelse.

Iflg. Rastad 1994.

*Araucaria* er vidt spredt på den sydlige halvkugle, men de 17 af de 19 arter gror i NØ-Australien og de tilgrænsende øer. Farjon 1998 angiver 2 arter i Sydamerika. Udover Chile findes i S-Amerika *Araucaria*-skove i S-Brasilien/N-Argentina. Nogle *Araucaria* (bl.a. på Ny Caledonien) har tilpasset sig ultrabasisk bund.

### 2. *Agathis*. Ca. 13 arter.



**Agathis.** Totaludbredelse.

Iflg. Rastad 1994.

*Agathis* er mindre spredt end *Araucaria*, bl.a. findes den ikke i S-Amerika. Ligesom *Araucaria* kan *Agathis* danne store, spredte træer, der er meget langtlivende, men den kan også gro i små klynger. De 5 *Agathis*-arter på Ny Caledonien er endemiske der.

### 3. *Wollemia*. 1 art.

Arten er nyopdaget i bunden af en canyon i Ø-Australien, og den består kun af ialt ca. 30 træer.

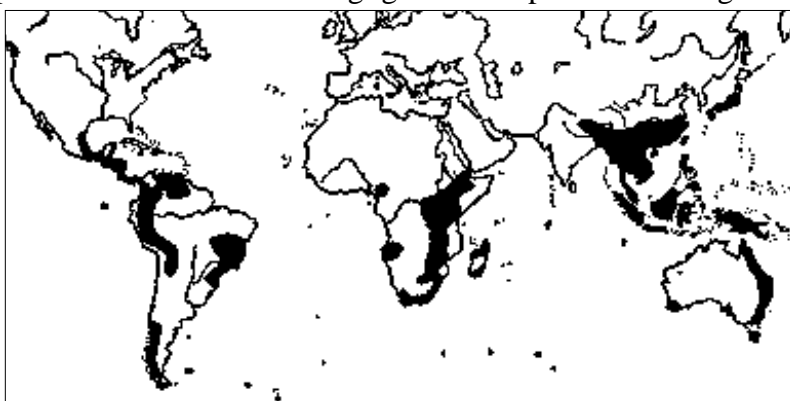
## PODOCARPACEAE s.l.

Podocarpaceae er den eneste familie i Coniferales, der er vidt udbredt over den sydlige halvkugle og samtidig uden væsentlig udbredelse nord for ækvator. Om det altid har været sådan må jeg her lade stå hen i det uvisse. Iflg. Farjon 1998 er antallet af fossile fund ringe, og fundene fra den nordlige halvkugle omstridte.

Podocarpaceae er en stærk varieret familie med små 20 forskellige slægter, der gror under meget forskellige betingelser, så det er stort set umuligt at sige noget generelt. Der er både buske og træer i familien, men træerne danner ikke skove, selv om nogle af dem bliver så høje, at de indgår i regnskovens kronetag. De vokser fra tropiske skove til mere køligt klima, hvor nogle vokser over trægrænsen på Tasmanien. De fleste foretrækker fugtigt klima.

Brede stedsegrønne blade og dyrespredte frø er nok tilpasning til omgivelserne og konkurrence med løvtræerne.

Specielt kan nævnes en urteagtige art af *Lepidothamnus* og den parasitiske *Parasitaxus*.



**Podocarpaceae.** Krüssmann 1972. Kortet til højre viser udbredelsen af de vigtigste slægter indenfor Podocarpaceae.

Som det fremgår er Podocarpaceae udbredt til Mellemamerika, S-Amerika, Mellem og S-Afrika, Australien, Ø- og S-Asien, ja sågar med en enkelt art i S-Indien, der ellers

1. <b>Podocarpus.</b> Ca. 100 arter.	Slægen er på hele det på kortet angivne udbredelsesområde.
2. <b>Retrophyllum.</b> 5 arter.	Nordvest S-Amerika+N.Cal.+Mol. Podocarpoid-clade.
3. <b>Nageia.</b> 5 - 6 arter.	SØ-Asien (incl. Indien)+Mal.+Øer Podocarpoid-clade.
4. <b>Afrocarpus.</b> 3 - 6 arter.	Ø+S-Afrika+Madagascar. Podocarpoid-clade.
5. <b>Dacrycarpus.</b> 9 arter.	SØ-Asien+Øer. Dacrydioid-clade, søster til Podocarpoider.
6. <b>Dacrydium.</b> Ca. 21 arter.	SØ-Asien+Øer. Dacrydioid-clade, søster til Podocarpoider.
7. <b>Falcatifolium.</b> 5 - 6 arter.	Øer omkr. Austr. Dacrydioid-clade, søster til Podocarpoider.
8. <b>Acropyle.</b> 2 arter.	N.Cal.+Fiji. Søster til ovenstående 1-7.
9. <b>Microcachrys.</b> 1 art.	Tasmanien. Søster til ovenstående 1-8.
10. <b>Microstrobos.</b> 2 arter.	Tasman.+SØ-Austr. Søster til ovenstående 1-8.
11. <b>Lagarostrobus.</b> 2 arter.	New Zealand. Prumnopityoid-clade, søster til 1-10.
12. <b>Prumnopitys.</b> 8 - 9 arter.	S-Amerika+Øer. Prumnopityoid-clade, søster til 1-10.
13. <b>Sundacarpus.</b> 1 art.	Malaya. Prumnopityoid-clade, søster til 1-10.
14. <b>Halocarpus.</b> 3 arter.	New Zealand. Prumnopityoid-clade, søster til 1-10.
15. <b>Phyllocladus.</b> 4 arter.	N.Z.+Tasm.+Øer. Prumnopityoid-clade, søster til 1-10.
16. <b>Lepidothamnus.</b> 3 arter.	Syd S-Amerika. Søster til ovenstående 1-15.
17. <b>Saxegothaea.</b> 1 art.	Syd S-Amerika. Søster til ovenstående 1-15.
<i>Ovenstående slægtskab er bestemt vha rbcL af Conran et al. (2000). Hertil kommer:</i>	
18. <b>Parasitaxus.</b> 1 art.	N.Cal. Ingen grønkorn, derfor kan rbcL ikke anvendes. Parasitaxus parasiterer på rødderne af <i>Falcatifolium taxoides</i> .

**OBS.** Geografien afhænger af slægtskabet, men økologien afhænger ikke af slægtskabet.

**Økologi:** Podocarpaceae er en meget stor familie og økologien varierer meget, fra små buske til høje træer, enkeltvis eller i klynger. Fra troperne til over trægrænsen på Tasmanien.

## SCIADOPITYACEAE. 1 slægt bestående af 1 art.

*Sciadopitys* gror på bjergskråninger i moderat højde i det sydlige og centrale Japan sammen med kølig tempereret nåle- og løvskov som spredte individer eller i små klynger. De letkendelige fossiler er fundet fra øvre Trias. *Sciadopitys* har tidligere været langt mere udbredt og har groet i Europa.

## TAXACEAE s.l.

Tacaceae er en rimelig homogen familie, hvor alle arterne ligner hinanden såvel makroanatomisk som økologisk. Det er langsomt voksende små til middelstore træer, der er tilpasset til at vokse i skygge som underskov i såvel nåle-, løv- som blandskov. De kan vokse såvel i lavland som på bjergskråninger i forskellige, fortrinsvis kølige klimaer, men der er en smule forskel på varmekravene, og de er ikke alle frostfaste i Danmark.



**Taxaceae s.l.** Iflg. Krüssmann 1972.

Udbredelse af *Taxus* omtr. identisk med udbredelsen af alle 6 slægter.

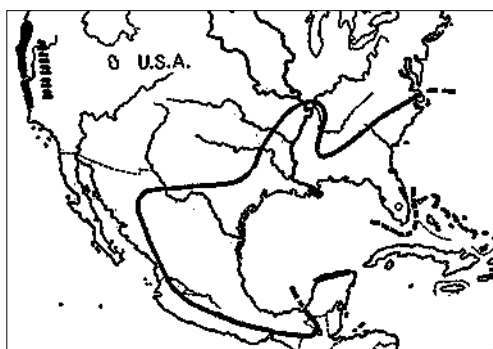
- |                                       |  |
|---------------------------------------|--|
| <b>1. Torreya.</b> 5 - 6 arter.       | Spredt og adskilt: Californien, NV-Florida, Kina, Japan. |
| <b>2. Amentotaxus.</b> 5 arter.       | NØ-Indien, Kina, Taiwan, Vietnam.                        |
| <b>3. Cephalotaxus.</b> 6 - 10 arter. | Mindre område i SØ-Kina + N-Vietnam.                     |
| <b>4. Taxus.</b> 10 arter.            | Især i den nordlige tempererede zone. Se kortet ovenfor. |
| <b>5. Pseudotaxus.</b> 1 art.         | SØ-Kina.   |
| <b>6. Austrotaxus.</b> 1 art.         | Endemisk på Ny Caledonien.                               |

## TAXODIACEAE (excl. *Sciadopitys*), Afd. af Cupressaceae s.l.

Taxodiaceae gror naturligt i varmt tempererede områder især bjergskove med stor nedbør og høj fugtighed. Jordbunden er ofte næringsrig og fugtig.

De fleste arter findes som lokale klynger i ofte stedsegrøn skov. *Taxodium* og *Glyptostrobus* tolererer sumpet terræn, hvor *Taxodium* er delvis akvatisk. Til gengæld tolererer de ikke salt el. ultrabasisk jordbund. Nogle arter er frosttålende. *Sequoiadendron* tåler brand og vokser på habitater, hvor brand spiller en økologisk rolle. Udover Pinaceae er Taxodiaceae den eneste nåletræsfamilie, der indeholder løvfældende arter.

- |                                     |  |
|-------------------------------------|--|
| <b>1. Cunninghamia.</b> 2 arter.    | Kina + Taiwan.   |
| <b>2. Glyptostrobus.</b> 1 art.     | S-Kina (+ lidt Indokina). Løvfældende.                     |
| <b>3. Taxodium.</b> 2 - 3 arter.    | Sydøstre N-Amerika + Mexico, Guatemala. 1 art Løvfældende. |
| <b>4. Metasequoia.</b> 1 art.       | Centrale Kina. (36 træer).                                 |
| <b>5. Sequoia.</b> 1 art.           | Oregon + Californien (i et snævert kystbælte).             |
| <b>6. Sequoiadendron.</b> 1 art.    | Californien (vestskråninger af Sierra Nevada).             |
| <b>7. Cryptomeria.</b> 1 - 2 arter. | Japan + SØ-Kina.   |
| <b>8. Athrotaxis.</b> 3 arter.      | Tasmanien.   |



**Sequoiadendron.** (Stribet).

**Sequoia.** (Sort).

**Taxodium.** (Indtegnet med linie).

Iflg. Krüssmann 1972.



**Juniperus.** Total udbredelse. Iflg. Krüssmann 1972.

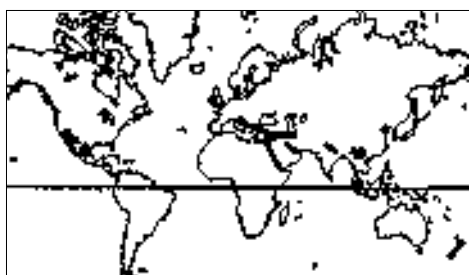
*Juniperus communis* er den mest udbredte art på jorden. Den vokser i hele det nordlige nåleskovsbælte i både Europa og N-Amerika.

*Juniperus* gror fra tundra til ækvator, fra lavland til de højeste bjergtoppe, og nogle kan blive flere tusinde år gamle.

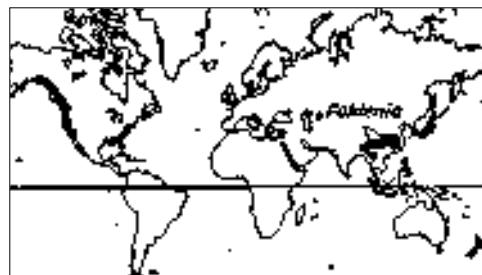
## CUPRESSACEAE s.s.

Cupressaceae s.s. er en så vidtspredt familie med mange slægter på forskellige habitater, at det ikke er svært at give en fælles beskrivelse. Med undtagelse af *Juniperus communis*, der har bevaret "ungdommens" nåle, har de alle skælagtige blade som voksne.

1. **Juniperus.** Ca. 54 arter. Hele den nordlige halvkugle syd for trægrænsen. (Buske+træer)
2. **Cupressus.** 17 arter. SV N-Amerika, Middelhavet, Mellemøsten, Himalaya, Kina.
3. **Chamaecyparis.** 6 arter. N-Amerika, Ø-Asien.
4. **Thuja.** 5 arter. (Ø)+N-Amerika, NØ-Kina, Taiwan, Japan, Korea.
5. **Austrocedrus.** 1 art. Andes (S-Chile + Argentina). (Pioner ved vulkaner).
6. **Libocedrus.** 5 arter. Ny Caledonien (Busk) + New Zealand (Træer).
7. **Papuacedrus.** 1 art. Ny Guinea, Molukkerne (Træ i tropisk bjergskov).
8. **Calocedrus.** 3 arter. Vestkysten af N-Amerika, SØ-Asien (fra Burma til Taiwan).
9. **Actinostrobus.** 3 arter. SV-Australiens semiaride buskland (Buske).
10. **Callitris.** 15 arter. Australien + omgivende øer.
11. **Diselma.** 1 art. Tasmaniens bjerge. (Subalpin busk).
12. **Fokienia.** 1 art. SØ-Kina, N-Laos, N-Vietnam. (Løvtags træ).
13. **Fitzroya.** 1 art. Andes (S-Chile + Argentina). (Høje træer med høj alder).
14. **Microbiota.** 1 art. SØ-Sibirien (busk).
15. **Neocallitropsis.** 1 art. New Caledonien (Busk el. lille træ).
16. **Pilgerodendron.** 1 art. Andes (S-Chile + Argentina). (Den sydligste Coniferales).
17. **Platycladus.** 1 art. SØ-Sibirien, NØ-Kina, Korea. (Højt træ i blandskov).
18. **Tetraclinis.** 1 art. Atlas i N-Afrika + (S-Spanien, Malta). (Busk).
19. **Thujopsis.** 1 art. Japan. (Skyggetolerant løvtagsstræ).
20. **Widdringtonia.** 4 arter. Sydlige Afrika + Madagascar. (Træer).



**Cupressus.** Iflg. Krüssmann 1972.



**Chamaecyparis.** Iflg. Krüssmann 1972.

## Om Cupressaceae s.l.

Cupressaceae s.l. er den eneste næsten verdensomspændende nåletræsfamilie, der findes på alle kontinenter undtagen Antarktis. I dag har de fleste slægter enten nordlig eller sydlig udbredelse, men fossilt er mange slægter udbredt på begge halvkugler, og de mange endemiske slægter og arter i nutiden må anses som et levn fra en større udbredelse i fortiden.

## Oversigt over udbredelsen m.m. af Coniferales

### 1. Boreal- og nordlige tempererede zone.

Specielt i boreal-bæltet og den nordligste del af den tempererede zone er Coniferales dominerende og af stor økonomiske betydning, men også på bjergskråningerne i de sydligere egne ser man tætte nåleskove. Det er især Pinaceae, der dominerer her, men der findes også andre familier repræsenteret. I den nordlige del fortrinsvis Cupressaceae s.s. (især Juniperus, men fra SØ-Asien også Thujopsis, Cryptomeria, og Chamaecyparis), desuden Taxaceae (Taxus) og som en kuriøsitet Sciadopityaceae. I den sydlige del tilkommer Cupressaceae s.l. (fra USA Sequoia, Sequoiadendron, samt fra Kina Metasequoia) og flere Taxaceae (bl.a. Cephalotaxus i SØ-Kina m.m.).

I lavlandet i den sydlige del har løvskovene dog fået overtaget. Fx er Danmark nær sydgrænsen for *Picea abies* naturlige vækstzone ved havoverfladen. Det er dog ikke dette forhold, der er skyld i de berygtede stormfald, der snarere skyldtes dyrkningsmetoden. Fritstående rødgraner havde ingen problemer med at klare stormene, selv om grenarealet var større, men hvis der først "gik hul" i en rødgranplantage, knækkede træerne som tændstikker.

Årsagen til Coniferales succes ligger hovedsagelig i den i indledningen beskrevne morfologi m.m., der giver større fordele jo nordligere man kommer. Xeromorfi m.m. er således af betydning, når frosten hindrer vandoptagelsen, og de stedsegrønne nåle er altid parat til fotosyntese, hvis der er lys nok, og temperaturen tillader det. Dog anvender Coniferales flere forskellige strategier selv i de nordligste egne, *Picea* og *Abies* er stedsegrønne og lystætte, *Pinus* er stedsegrøn og lysåben, *Larix* er løvfældende, og *Juniperus* er en stedsegrøn busk. En af Coniferales fordele overfor Angiospermer er, at de bedre kan vokse på magre jorde. Dette skyldes ikke det mycorrhiza, som alle planter, der vokser på alm. grund har, men snarere deres evne til at vokse langsomt og for de stedsegrønnes vedkommende til at holde på mineralerne.

Nær polaregnene, nær skovgrænsen, og nær Asiens tempererede ørkenområder, hvor der naturligvis ikke vokser træer, antager Coniferales mere forkrøblede og buskagtige former stort set uanset art.

### 2. Nordlige subtropiske zone.

Middelhavs områdets bjergegne er hjemsted for adskillige Pinaceae, udover *Pinus*, *Picea* og *Abies* er der måske særlig grund til at nævne *Cedrus*. Om man vil opfatte forekomsten af *Cedrus* her og i Himalaya som en slags relikv af en slægt, der formodentlig ligger meget tæt på ur-Pinaceae (formodentlig også ur-Coniferales), eller bare påstå, at den er begrænset til disse områder af klimatiske årsager, kan man jo beslutte med sig selv. Foruden Pinaceae er Cupressaceae s.s. (*Juniperus*, *Cupressus* og *Tetraclinis*) og Taxaceae (*Taxus*) repræsenteret. Zonen fortsætter gennem en del af Mellemøsten, Himalaya til SØ-Asien, hvor den går jævnt over i den varmt tempererede zone med de tilhørende nåletræer. I SØ-Asien findes visse *Podocarpus*arter. I N-Amerika indbefatter den Californien, Florida og Mexico, hvor man fra de to sidstnævnte specielt skal nævnes *Taxodium*. *Pinus*arter findes også helt ned i Mexico.

### 3. Det tropiske bælte.

Det nordlige tropiske bælte uden helårsregn er fattigt på nåletræer, dog kan nævnes *Pinus* og *Podocarpaceae*-arter.

Det tropiske regnskovsbælte er også fattigt på nåletræer. Mest udbredt er *Podocarpus*, der findes i alle tropiske regnskove, men også *Araucaria* (i S-Amerika), samt *Agathis*, *Dacrydium* og *Papua-cedrus* (N-Australien og øerne nord herfor) forekommer, dog altid kun små naturlige bestande.

I det sydlige tropiske bælte uden helårsregn forekommer bl.a. *Araucaria* (S-Amerika) og *Podocarpus* mere udbredt.

### 4. Det sydlige subtropiske bælte.

I Chile og Argentina gror *Araucariaceae*. I S-Afrika samt Australien gror *Podocarpaceae* og *Cupressaceae* s.s.. I Australien og omliggende øer gror *Podocarpaceae*, *Cupressaceae* s.s. og *Araucariaceae*.

## 5. Det sydlige tempererede bælte.

Bæltet omfatter det sydligste S-Amerika med lidt Araucaria i Chile samt New Zealand og Tasmanien med Agathis, Podocarpaceae og Cupressaceae s.s.

## 6. Ørkener, uanset placering.

Coniferales gror generelt ikke i ørkener.

## 7. Endemiske forekomster.

Endemiske forekomster indgår kun i yderst begræset omfang i oversigten om klimabælter.

Der er især 3 mulige forklaringer på endemiske forekomster.

- 1) Populationen har ikke nået at sprede sig, fx fordi den er ung.
- 2) Populationen har ikke kunnet sprede sig af fysiske eller biologisk årsager, selv om den er gammel.
- 3) Populationen er et relik, der er uddød i resten af sit udbredelsesområde.

På den nordlige halvkugle er små Coniferales-populationer på slægtsniveau oftest relikter som fx Metasequoia, Cathaya, Sciadopitys m.fl. Populationer på artsniveau som fx talrige arter af Pinus og vist også fx Picea omorika er næppe relikter, men her gælder nok en af de første forklaringer.

Sydlig halvkugle: I Australien er Wollemia en relik slægt. På Ny Caledonien findes fx 5 Agathis og 13 Araucaria arter, der alle er endemiske arter, hvor en (eller begge) af de første forklaringer gælder.

## Resume og konklusion.

Coniferales klarer sig sædvanligvis dårligt i konkurrencen med Angiospermer under gode levevilkår dvs passende temperatur, nedbør, lysforhold, god jordbund m.m.

Coniferales klarer sig derimod ofte godt, når de ovenstående betingelser ikke er opfyldt, uden at man af den grund kan kalde dem niche planter. I så fald skulle den nordlige boreale og tildels tempererede zone være en endog særdeles stor niche.

Såfremt nogle skulle påstå, at Coniferales er en forældet plantegruppe, der ikke kan videreudvikle sig, må man sige, at påstanden er forkert. Selv om artsantallet hos Gymnospermerne (Coniferales) er langt mindre end artsantallet hos Angiospermerne, er Coniferales som plantegruppe lige så effektive som Angiospermerne, de anvender bare en anden strategi, og de ændrer sig ikke i samme tempo.

Coniferales har en stor plads i såvel den økologiske som den økonomiske husholdning, især på den nordlige halvkugle.

Relationen mellem udbredelsen af Coniferales som helhed og dennes morfologiske træk er for så vidt helt klar. Det er Coniferales xeromorfe træk (omtalt i indledningen), der i vid udstrækning er bestemmende for placeringen af udbredelsen.

Såfremt man derimod forsøger at sammenligne specielle morfologiske træk hos de enkelte familier, slægter og arter med deres udbredelse, så finder man meget få relevante sammenhænge. Den nuværende fordeling af Coniferales er hovedsagelig et resultat af klimatologiske og geologiske tilfældigheder, som man bortset fra de sidste istider knapt kan gætte om. Alt andet lige må arter med størst spredningsevne og størst tolerance mht økologi have den største chance, medmindre mennesket blander sig.

Man kan opfatte Podocarpaceaes undertiden bladlignende nåle samt kogler, der er omdannet til bær-lignende strukturer, som en udvikling, der viser, at det betaler sig for Coniferales at efterligne Angiospermerne. Men Taxus, der også har "bærlignende" frø, har ikke indtaget underskoven i løvskovsområder, skønt de eller burde trives godt der, og det burde ikke skyldes den langsomme vækst af Taxus.

Hvorvidt Coniferales er opstået i Larussia eller Gondwanaland inden opsplittningen af Pangæa må stå hen i det uvisse. Pinaceae og Taxaceae gror på den nordlige halvkugle, Araucariaceae og Podocarpaceae især på den sydlige, medens Cupressaceae s.l. nærmest er kosmopolit.

Kort sagt, bortset fra betydningen af Coniferales xeromorfe træk, er det umuligt at påpege morfologiske træk, der har en generel betydning for den nuværende udbredelse af Coniferales.

**Der henvises i øvrigt til de 4 oversigtstabeller side 15 - 20.**

**Der henvises også til kort over Coniferales samlede udbredelse side 22.**



**Tabel 1:** Økologi.

Familie	KLIMA					PLANTE		SKOVTYPE		
	tempereret					træ	busk	tempereret		tropisk
kølig	varm	subtrop	trop	halvtør	nål			løv	bland	
Pinaceae	x	(x)			(x)	x	(x)	x		x
Araucariaceae	x	x	x	x		x		x		x
Podocarpaceae			x	x		x	x			x
Sciadopitys	x					x			x	
Taxaceae	x			(x)		x	(x)	x	x	x
Taxodiaceae		x				x		x	x	
Cupressaceae	x	x			x	x	x	x	x	x

**Tabel 2:** Antal taxa + N/S-udbredelse.

Familie	N.halv.	S.halv.	Antal slægter	Antal arter
Pinaceae	x		11	200-225
Araucariaceae		x	3	33-41
Podocarpaceae s. l.	(x)	x	18-19	125- 184
Sciadopityaceae	x		1	1
Taxaceae s. l.	x	x*	6	ca. 32
Taxodiaceae	x	x**	9	ca. 16
Cupressaceae s. s.	x	x	ca. 20	ca. 125
Ialt 6-8 familier			ialt 68-69 slægter	Ialt 532-629 arter

\* kun Austrotaxus på Ny Caledonien

\*\* kun Athrotaxis på Tasmanien

Slægts- og artsantal er en kombination af Farjon (1998) og Page (1990).

Det vil sige, at de to familier, Podocarpaceae s. l. og Araucariaceae, findes på den sydlige halvkugle.

To familier, Pinaceae og Sciadopityaceae, er kun udbredt på den nordlige halvkugle.

To familier, Taxaceae s. l. og Taxodiaceae, er stort set kun udbredt på den nordlige halvkugle.

Det levner kun en familie, Cupressaceae s. s., som vidt udbredt kosmopolit.

30 slægter (44%) er monotypiske med en enkelt art.

11 slægter (16%) har 2-3 arter.

Dvs at 41 ud af 68 (60%) slægter er ekstremt små og ofte med meget begrænset udbredelse.

Tabel 3: (side 1)

## Slægtsnavne og Lokalisering

Familie	Slægt	Antal arter	Udbredelse / Bemærkning
PINACEAE Ialt 200-225 arter	Pinus	80-108	Vidt udbredt på N. halvkugle Stor div. SØ USA, Mexico, Calif. mm
	Picea	34-36	Vidt udbredt på N. halvkugle Stor diversitet V-Kina + Ø-Himalaya
	Abies	40-50	Vidt udbredt på N. halvkugle Stor diversitet V-Kina + Ø-Himalaya
	Larix	ca. 11	Vidt udbredt på N. halvkugle
	Pseudotsuga	4-7	Ø-Asien og N-Amerika
	Tsuga	9-14	Ø-Asien og N-Amerika
	Cedrus	4	Spredt Atlasbjergene til Himalaya
	Keteleeria	3-7	Endemisk S-Kina til Vietnam
	Pseudolarix	1	Endemisk centrale + NØ-Kina
	Nothotsuga	1	Endemisk Kina
	Cathaya	1	Endemisk V-Kina
ARAUCARIACEAE Ialt 33-41 arter	Araucaria	18-19	Spredt på S. halvkugle 13 endemiske på Ny Caledonien
	Agathis	13-21	Australske øhav og Australien 5 endemiske på Ny Caledonien
	Wollemia	1	30 træer i Ø-Australien
PODOCARPACEAE s. l. Ialt 125-184 arter (dårligt afgrænsede)	Podocarpus	100-106	Sydlig kontinenter (minus Antarktis)
	Dacrydium	ca. 21	SØ-Asien til New Zealand Størst diversitet i Ny Guinea (7 arter)
	Nageia	5-6	Spredt SØ-Asien til NØ-Australien
	Phyllocladus	4	Australske øhav til New Zealand
	Acmopyle	2	1 art Fiji, 1 art Ny Caledonien
	Afrocarpus	3-6	Ø- og S-Afrika samt Madagaskar
	Dacrycarpus	9	Størst diversitet i Ny Guinea (5 arter)
	Falcatifolium	5-6	Spredt i Australske øhav
	Halocarpus	3	Endemisk New Zealand
	Lagarostrobus	2	1 art Tasmanien, 1 art New Zealand
	Lepidothamnus	3	1 art sydl. S-Amr, 2 arter New Zealand
	Microcachrys	1	Endemisk Tasmanien
	Microstrobus	2	1 art SØ-Australien, 1 art Tasmanien
	Parasitaxus	1	Endemisk Ny Caledonien
	Prumnopitys	8-9	S-Amerika og Australien med øhav
	Retrophyllum	ca. 5	Disjunkt, begge sider af Stillehavet
Saxegothaea	1	Sydlig S-Amerika	
Sundacarpus	1	Australske øhav og Australien	
SCIADOPITYACEAE Kun en art	Sciadopitys	1	Endemisk S-Japan

**Tabel 3: (side 2)****Slægtsnavne og Lokalisering**

Familie	Slægt	Antal arter	Udbredelse / bemærkning
TAXACEAE s. l. Ialt ca. 32 arter	Taxus	10	Disjunkt mest på nordlige kontinenter
	Cephalotaxus	6-10	Ø-Asien
	Amentotaxus	5	Spredt i Kina og Taiwan
	Torreya	5-6	Vestlige N-Amerika og Ø-Asien
	Pseudotaxus	1	Spredt i SØ-Kina
	Austrotaxus	1	Endemisk Ny Caledonien
TAXODIACEAE Ialt ca. 16 arter	Cunninghamia	2	Kina og Taiwan
	Metasequoia	1	Enkelt dal i vestlige, centrale Kina
	Taxodium	2-3	SØ-USA og Mexico
	Sequoia	1	Begrænset område i vestlige N-Amerika
	Sequoiadendron	1	Begrænset område i vestlige N-Amerika
	Taiwania	1-3	Spredt i Ø-Asien
	Cryptomeria	1-2	Japan og Kina
	Glyptostrobus	1	S-Kina
Athrotaxis	3	Endemisk på Tasmanien	
CUPRESSACEAE s. s. Ialt ca. 125 arter	Juniperus	ca. 54	Vidt udbredt på N. halvkugle
	Chamaecyparis	6-8	N-Amerika og SØ-Asien
	Cupressus	13-17	Spredt SV N-Amerika, Middelhav, Mellemøsten, Himalaya og V-Kina
	Thuja	5	N-Amerika og Ø-Asien
	Thujopsis	1	Endemisk Japan
	Austrocedrus	1	Sydl. S-Amerika
	Calocedrus	3	Vestlige N-Amerika og Ø-Asien
	Libocedrus	5	2 arter New Zea., 3 arter Ny Caledonien
	Papuacedrus	1-3	Ny Guinea og Molukkerne
	Actinostrobus	3	SØ-Australien
	Callitris	14-16	Australien og Ny Caledonien
	Diselma	1	Endemisk på Tasmanien
	Fitzroya	1	Sydlige S-Amerika
	Fokienia	1(-2)	Spredt SØ-Kina
	Microbiota	1 (evt flere)	Endemisk Ø-Sibirien
	Neocallitropsis	1	Endemisk Ny Caledonien
	Pilgerodendron	1	Sydlige S-Amerika
	Platycladus	1	N-Kina og Manchuriet
	Tetraclinis	1	N-Afrika + Spanien + Malta
	Widdringtonia	3-5	S-Afrika

## Tabel 4: (side 1) Familiernes karakteristika

### Karakteristika for Pinaceae.

Klima:	Dominerer på nordlige breddegrader i tempereret klima, både lavland og bjerge. Arterne som forekommer sydligere er begrænset til bjerge. Familien mangler i tropisk lavland og bortset fra få Pinus også i halvtørre områder.
Vokseform:	Oftest træer, bliver dog buskformede ved ugunstige forhold.
Habitater:	Fra vidtstrakte skove domineret af enkelt art, især i tempereret lavland, til blandet nåleskov og blandet løv- og nåleskov, især i bjerge. Oftest på sure næringsfattige jorde.
Særlige tilpasninger:	Nåletræernes xeromorfe blade har givet Pinaceae stor succes.
Udbredelse/diversitet:	Familiens diversitet er størst i N-Amerika og Ø-Asien. Europa meget artsfattigt.
Fossiler og historie:	Fossiler kendes fra Kridt dog kun fra den nordlige halvkugle. Mange taxa har haft større udbredelse i tidligere tider.

### Karakteristika for Araucariaceae.

Klima:	Agathis mest tropisk klima. Araucaria fra tropisk til køligt tempereret.
Vokseform:	Overvejende træer, der lever længe og vokser til stor størrelse.
Habitater:	Agathis vokser mest spredt i lavlands tropisk regnskov. Araucaria står i regnskov i bjerge, men findes også i tempererede egne i nåleskov og blandet nåle- og løvskog.
Særlige tilpasninger:	-
Udbredelse/diversitet:	Udbredelse disjunkt på sydlig halvkugle. Begge slægter har størst diversitet på Ny Caledonien på ultrabasiske jord. Agathis også i Borneo og Araucaria i Ny Guinea. Øvrige steder har oftest kun enkelt til få arter.
Fossiler og historie:	Familien var vidt udbredt på Gondwana. Fossiler kendes fra begge halvkugler. Første Araucaria fossiler fra Jura. Agathis fossilerne er kendes først senere fra sen Kridt og tidlig Tertiær.

### Karakteristika for Podocarpaceae s. l.

Klima:	Subtropisk til tropisk, men også i køligere klima i bjerge, gerne med meget fugt.
Vokseform:	De fleste er høje træer, nogen lavere. Fåtal arter er buskformede.
Habitater:	Danner ikke sammenhængende nåleskove, men står som spredte individer eller små klynger i løvskog. Tropiske arter vokser især i bjergenes regnskove. Bliver buskede på subalpine enge. Nogle arter vokser på næringsfattig jord andre sammen med løvtræer på rigere jorde.
Særlige tilpasninger:	Brede blade og dyrespredte frø er tilpasninger som gør at familien måske bedre kan konkurrere med løvtræerne.
Udbredelse/diversitet:	Podocarpus er den eneste slægt, der er vidt udbredt på samtlige sydlige kontinenter. De fleste andre slægter findes kun i begrænsede områder. De fleste i SØ-Asien, Australien og omgivende øer. Et fåtal i S-Amerika, en enkelt i Afrika. Generelt kan man sige at artsdiversiteten er størst længst mod syd.
Fossiler og historie:	Fossilfundene er fåtallige men viser stærk tilknytning til Gondwana. Fossilfund fra den nordlige halvkugle omstridte.

**Tabel 4: (side 2) Familiernes karakteristika****Karakteristika for Sciadopityaceae.**

Klima:	Fugtigt kold tempereret.
Vokseform:	Ikke særlig store træer, der lever længe.
Habitater:	På bjergsider som spredte individer eller i små klynger i løvskov.
Særlige tilpasninger:	-
Udbredelse/diversitet:	Arten er endemisk i Japans bjerge.
Fossiler og historie:	Tidligste fossiler kendes fra Trias. Andre arter er uddøde og udbredelsen fra tidligere tider større, især i Mesozoikum.

**Karakteristika for Taxaceae s. l.**

Klima:	Mest tempereret klima evt subtropisk, helst fugtigt.
Vokseform:	Langsomt voksende, små til mellemstore træer, der lever længe, evt. buske.
Habitater:	Alle slægter er skygetålende og danner underskov. Træerne står spredt eller i små klynger i nåleskov, løvskov eller blandet skov. Tempereret både på lavland og i bjerge. Tropisk udelukkende i bjerge.
Særlige tilpasninger:	Frøene er tilpassede dyrespredning.
Udbredelse/diversitet:	Kun Taxus har større udbredelse og findes også i Europa. Resten af slægterne har begrænset udbredelse. Diversiteten er størst i SØ-Asien. Taxus og Torreya også i N-Amerika. Ausrotaxus findes kun på Ny Caledonien.
Fossiler og historie:	Fossilfund er fåtallige, de ældste fra Mesozoikum. Begrænset og disjunkt udbredelse tyder på, at familien er gammel.

**Karakteristika for Taxodiaceae.**

Klima:	Mest i varmt tempereret fugtigt klima.
Vokseform:	Høje træer. Familien inkluderer verdens højste træ og verdens bredeste træ.
Habitater:	Nogle arter sumpelskende, andre foretrækker bjergsider.
Særlige tilpasninger:	Taxodium og Glyptostrobus tåler meget våd og sumpet jord. Sequoiadendron er tilpasset skovbrande.
Udbredelse/diversitet:	Slægternes udbredelse er spredt og begrænset i N Amerika og Asien. Taxodium har den største udbredelse. Kun Athrotaxis findes på sydlig halvkugle.
Fossiler og historie:	Fossiler kendes fra Kridt og diversiteten var især stor i øvre Kridt. Udbredelsen har været større i tidligere tider, og fossiler kendes også fra Europa. Den relikte udbredelse i nutiden taler for at familien er gammel.

**Tabel 4: (side 3) Familiernes karakteristika****Karakteristika for Cupressaceae s. s.**

Klima:	Mest køligt til varmtempereret klima. Fra fugtigt bjerklima til halvtørt.
Vokseform:	Fra høje skovdannende træer til dværgbuske.
Habitater:	Familien har stor økologisk spændvidde. De fleste vokser fugtigt i daler og i tilknytning til bjerge. Træerne står i klynger eller dominerer skovene. Især mange Juniperus er lave buske. Mange tåler fugtig og sumpet jord, andre er tørketålende.
Særlige tilpasninger:	-
Udbredelse/diversitet:	Vidt udbredt på begge halvkugler, De mest udbredte slægter; Juniperus, Cupressus, Chamaecyparis og Thuja hører hjemme på den nordlige halvkugle. Resterende slægter er enten nordlige eller sydlige. De fleste med begrænset udbredelse.
Fossiler og historie:	Familien begyndte at differentieres i Jura, men de moderne slægter kom først i øvre Kridt og tidlig Tertiær.

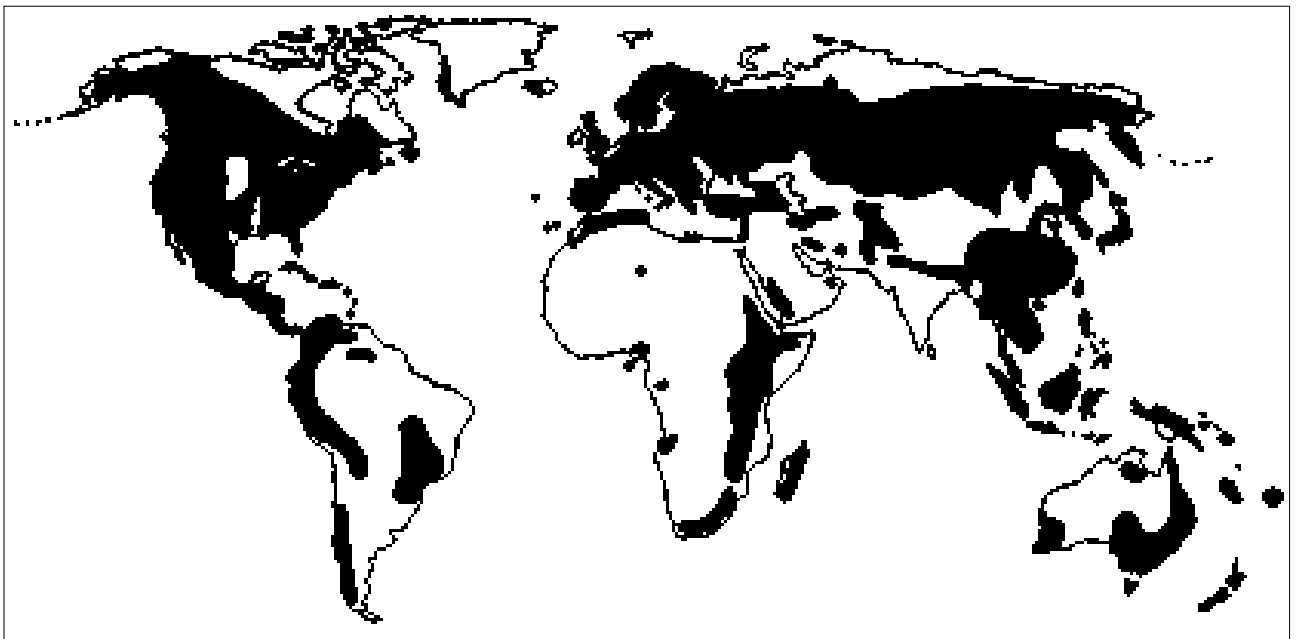
Kilder: Farjon (1998) og Page(1990), det fossile fortrinsvis fra Stewart & Rothwell (1993).

## Litteraturliste

### Anvendt litteratur. Pga tidsnød er der meget få litt. henvisninger i rapporten.

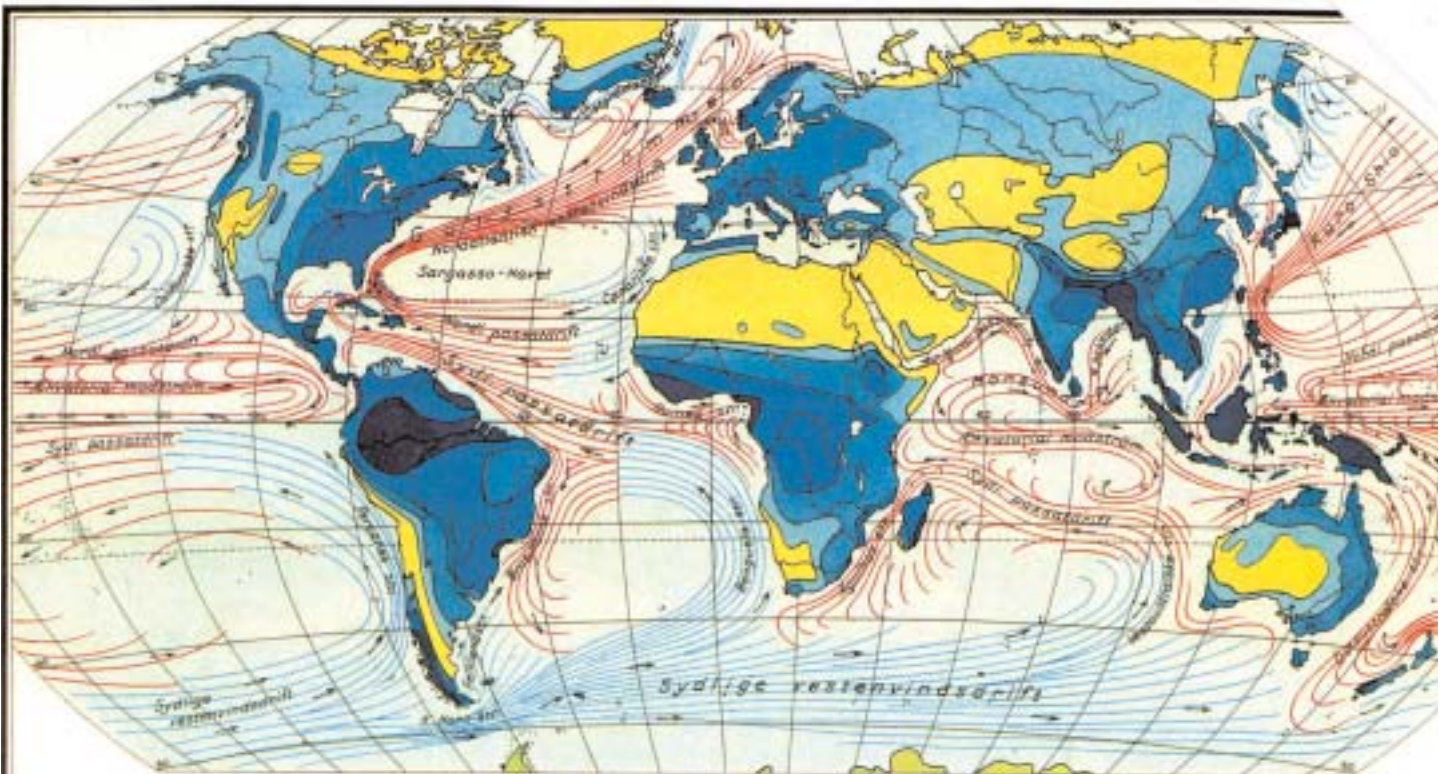
- Balsvig K-E, Furhauge B & S-O Rasmussen 1991. Folkeskolens atlas. - Gjellerup og Gad, Kbh.
- Christensen, CC & AMR Krogsgaard 1970. Atlas 2, 4. udg. - Gyldendal.
- Conran JG, Wood GM, Martin PG, Dow JM, Quinn CJ, Gadek PG & RA Price 2000.  
Generic relationships within and between the gymnosperm families Podocarpaceae and Phyllocladaceae  
based on an analysis of the chloroplast gene *rbcL*. - Aust. J. Bot. 48(6): 715-724.
- Den store danske encyklopedi 1994-2001.
- Farjon A 1990. Pinaceae. - Koeltz Scientific Books, Germany.
- Farjon A 1998. World checklist and bibliography of conifers. - The Royal Botanic Garden, Kew, UK.
- Ferguson DK 1978. Some current research on fossil and recent taxads. - Rev. Paleobot. Palynol. : 213-226.
- Florin R 1922. On the geological history of the Sciadopitineae. - Svensk Bot. Tidsk. 16: 260-270.
- Florin R 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. - Acta Horti. Berg. 15: 121-312.
- Hansen K 1986. Planteøkologi. - DSR Forlag, Landbohøjskolen, Kbh.
- Harrison SG (rev.), W Dallimore & A B Jackson 1966. A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. - Edward Arnold,  
London.
- Huek K 1966. Die wälder Südamerikas. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Konnert M & F Bergmann 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae)  
in relation to its migration history. - Pl. Syst. Evol. 198: 19-30.
- Krüssmann G. 1972. Handbuch der Nadelgehölze. - Paul Parey, Berlin & Hamburg.
- Liu T-S 1971. A monograph of the genus *Abies*. - Dep. of forestry, college of agriculture, Nat. Taiwan Univ. Taiwan.
- Mirov NT 1967. The Genus *Pinus*. - The Ronald Press Company, N. Y.
- Mitchell A 1977. Træer i Nordeuropa. - G.E.C. Gad, Kbh.
- Nimsch H 1995. A Reference Guide to the Gymnosperms of the World. - Koeltz Scientific Books, USA.
- Den Ouden P & BK Boom 1965. Manual of cultivated conifers. - The Haug, Holland.
- Page CN 1990. Gymnosperms. In Kubitzki, K (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. I. Pteridophytes  
and gymnosperms. - Springer Verlag, N. Y.
- Page CN & HT Clifford 1981. Ecological biogeography of Australian conifers and ferns. In Keast, A (ed.): Ecological  
biogeography of Australia. - Kluwer Academic Publ., Holland.
- Petersen PM & P Vestergaard 1998. Basisbog i vegetations økologi. 2 udg. - Gad, Kbh.
- Rastad L 1994. Nåletræer - udbredelse. 3. udg. - KVL, Kbh.
- Raven PH & DI Axelrod 1972. Plate tectonics and Australasian paleobiogeography. - Science 176:1379-1386.
- Richardson DM (ed.) 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*. - Cambridge Univ. Press, UK.
- Richardson DM & WJ Bond 1991. Deteminants of plant distribution: evidence from Pine invasions.  
- Amer. Natur. 137(5): 639-668.
- Schmidt-Vogt H 1977. Die Fichte. Band 1. - Paul Parey, Hamburg & Berlin.
- Setoguchi H, Osawa TA, Pintaud J-C, Jaffré T & J-M Veillon. 1998. Phylogenetic Relationships Within *Araucariaceae*  
Based on *rbcL* Gene Sequences. - Amer. J. Bot. 85(11): 1507-1516.
- Stewart WN & GW Rothwell 1993. Paleobotanic and the Evolution of Plants (sec. ed.). - Cambridge Un. Press, UK.
- Takhtajan A 1986. Floristic regions of the world. - Univ. California Press, Berkely, California, USA.
- VARV. Årgangene 1991-2001. Men især klimahæfter fra 1996 og 1997.
- Vedel H & J Lange 1971. Træer og buske i skov og hegn. - Politiken, Kbh.
- Whitmore TC & CN Page 1980. Evolutionary implications of the distribution and ecology of the tropical conifer *Agathis*.  
- New Phtol. 84: 407-416.
- De Wit HCD 1965. Alverdens planter, Bind 1. - Hassings forlag.

# Nåletræernes totale udbredelse

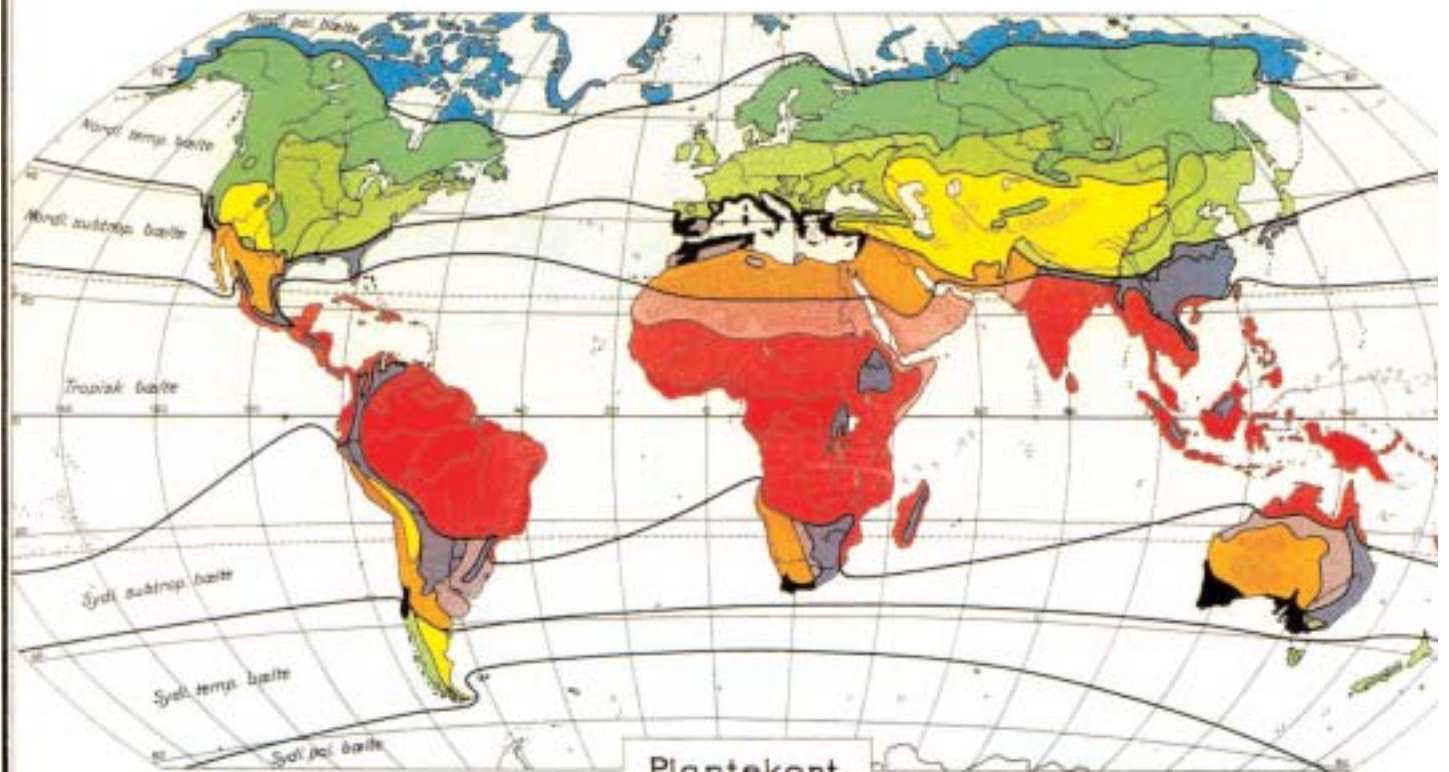


Iflg. Farjon 1998.





Nedbör och havsströmmar



Plantekort

