

# Differentialdiagnostik in Koniferen – ein illustrierter Gattungsschlüssel –

VEIT MARTIN DÖRKEN & HUBERTUS NIMSCH



Anschrift der Autoren  
Dr. rer. nat. Veit Martin Dörken  
Universität Konstanz  
Fachbereich Biologie  
Universitätsstraße 10  
78457 Konstanz  
Germany

Dipl.-Ing. Hubertus Nimsch  
Waldarboretum Freiburg Günterstal  
St. Ulrich 31  
79283 Bollschweil  
Germany

Copyright 2018  
Verlag Kessel  
Eifelweg 37  
53424 Remagen-Oberwinter  
Tel.: 02228-493  
Fax: 03212-1024877  
E-Mail: [webmaster@forstbuch.de](mailto:webmaster@forstbuch.de)  
Internet: [www.forstbuch.de](http://www.forstbuch.de)

Druck:  
Business-Copy Sieber, Kaltenengers  
[www.business-copy.com](http://www.business-copy.com)

ISBN: 978-3-945941-50-8

## Danksagungen

Wir danken den folgenden botanischen Gärten, Sammlungen, Herbarien und Privatpersonen für die großzügige Bereitstellung von Material: Botanischer Garten Atlanta (USA), Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem (Deutschland), Botanischer Garten der Ruhr-Universität Bochum (Deutschland); Botanischer Garten Bonn (Deutschland), Botanischer Garten der Universität Konstanz (Deutschland), Botanischer Garten der Eberhard Karls Universität Tübingen (Deutschland), Botanischer Garten der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf (Deutschland), Ökologisch-Botanischer Garten Bayreuth (Deutschland), Botanischer Garten der Philipps-Universität Marburg (Deutschland), Botanischer Garten St. Gallen (Schweiz), Botanischer Garten der Universität Strasburg (Frankreich), Botanischer Garten der Universität Würzburg (Deutschland), Botanischer Garten der Universität Zürich (Schweiz), Insel Mainau (Konstanz, Deutschland), Palmengarten Frankfurt am Main (Deutschland), Pinetum Anthoine, Jamioulx (Belgien), Pinetum Blijdenstein (Hilversum, Niederlande), JOST WALLIS (Tecklenborg, Deutschland), PAUL ROBIN (Montpellier, Frankreich), TOM HUDSON (Tregrehan Garden, Cornwall, UK), DANIEL LUSCOMBE (Bedgebury Pine-

tum, UK) und WOLF STIEGLITZ (Erkrath, Deutschland), den Herbarien der Botanischen Gärten Edinburgh und Kew (UK) sowie allen besuchten Botanischen Gärten und Arboreten, die uns den uneingeschränkten Zugang zu ihren Sammlungen ermöglichten. Wir danken zudem KEITH RUSHFORTH (Ashill, Collumpton, Devon, UK) und PAULA RUDALL (Royal Botanic Gardens Kew, Richmond, UK) für ihre hilfreichen Ratschläge und kritischen Kommentare. SIGRID HAGENGUTH (Leiselheim, Deutschland) danken wir für ihre großartige Unterstützung bei der Anfertigung eines Teils der schwarz-weiß Zeichnungen und BERNARD SUPRIN (Nouméa, Neu Kaledonien) und PHILIP LADD (Murdoch University, Australien) für deren großzügige Bereitstellung von Fotomaterial (BS: *Austrotaxus* Abb. 85F, *Dacrydium* Abb. 49D, E, F, *Parasitaxus* Abb. 67A, C and *Retrophyllum* Abb. 75F; PL: *Parasitaxus* Abb. 67B). DIDIER MAERKI (Genf, Schweiz) und MICHAEL FRANKIS (Newcastle, UK) danken wir für die hilfreiche Unterstützung bei der Überprüfung der Identität der verwendeten Herbarbelege, insbesondere der Koniferenzapfen. Zum Schluss danken wir noch unseren Frauen, für Ihre fortlaufende Unterstützung und Ihre Geduld mit uns.

# Inhalt

Danksagungen . . . . .	3
1 Übersicht über die heutigen Gymnospermen . . . . .	7
2 Systematische Änderungen in den Koniferen . . . . .	20
3 Die Koniferengattungen. . . . .	26
3.1 Gattungsspektrum . . . . .	26
3.2 Dichotomer Gattungsschlüssel. . . . .	27
3.3 Gattungsbeschreibungen . . . . .	32
3.3.1 Pinaceae . . . . .	32
<i>Abies</i> . . . . .	32
<i>Cathaya</i> . . . . .	34
<i>Cedrus</i> . . . . .	36
<i>Keteleeria</i> . . . . .	38
<i>Larix</i> . . . . .	40
<i>Nothotsuga</i> . . . . .	42
<i>Picea</i> . . . . .	44
<i>Pinus</i> . . . . .	46
<i>Pseudolarix</i> . . . . .	48
<i>Pseudotsuga</i> . . . . .	50
<i>Tsuga</i> . . . . .	52
3.3.2 Araucariaceae . . . . .	54
<i>Agathis</i> . . . . .	54
<i>Araucaria</i> . . . . .	56
<i>Wollemia</i> . . . . .	58
3.3.3 Podocarpaceae . . . . .	60
<i>Acmopyle</i> . . . . .	60
<i>Afrocarpus</i> . . . . .	62
<i>Dacrycarpus</i> . . . . .	64
<i>Dacrydium</i> . . . . .	66
<i>Falcatifolium</i> . . . . .	68
<i>Halocarpus</i> . . . . .	70
<i>Lagarostrobos</i> . . . . .	72
<i>Lepidothamnus</i> .. . . .	74
<i>Manoao</i> . . . . .	76
<i>Microcachrys</i> . . . . .	78
<i>Microstrobos</i> . . . . .	80
<i>Nageia</i> . . . . .	82
<i>Parasitaxus</i> . . . . .	84
<i>Phyllocladus</i> . . . . .	86
<i>Podocarpus</i> . . . . .	88
<i>Prumnopitys</i> . . . . .	90
<i>Retrophyllum</i> . . . . .	92
<i>Saxegothaea</i> . . . . .	94
<i>Sundacarpus</i> . . . . .	96
3.3.4 Sciadopityaceae . . . . .	98
<i>Sciadopitys</i> . . . . .	98
3.3.5 Taxaceae . . . . .	100
<i>Amentotaxus</i> . . . . .	100
<i>Austrotaxus</i> . . . . .	102

---

	<i>Cephalotaxus</i> .....	104
	<i>Pseudotaxus</i> .....	106
	<i>Taxus</i> .....	108
	<i>Torreya</i> .....	110
3.3.6	Cupressaceae.....	112
	<i>Actinostrobus</i> .....	112
	<i>Athrotaxis</i> .....	114
	<i>Austrocedrus</i> .....	116
	<i>Callitris</i> .....	118
	<i>Calocedrus</i> .....	120
	<i>Chamaecyparis</i> (inkl. <i>Fokienia</i> ).....	122
	<i>Cryptomeria</i> .....	124
	<i>Cunninghamia</i> .....	126
	<i>Cupressus</i> (inkl. <i>Xanthocyparis</i> ).....	128
	<i>Diselma</i> .....	130
	<i>Fitzroya</i> .....	132
	<i>Glyptostrobus</i> .....	134
	<i>Juniperus</i> sect. <i>Caryocedrus</i> .....	136
	<i>Juniperus</i> sect. <i>Juniperus</i> .....	138
	<i>Juniperus</i> sect. <i>Sabina</i> .....	140
	<i>Libocedrus</i> .....	142
	<i>Metasequoia</i> .....	144
	<i>Neocallitropsis</i> .....	146
	<i>Papuacedrus</i> .....	148
	<i>Pilgerodendron</i> .....	150
	<i>Platycladus</i> (inkl. <i>Microbiota</i> ).....	152
	<i>Sequoia</i> .....	154
	<i>Sequoiadendron</i> .....	156
	<i>Taiwania</i> .....	158
	<i>Taxodium</i> .....	160
	<i>Tetraclinis</i> .....	162
	<i>Thuja</i> .....	164
	<i>Thujopsis</i> .....	166
	<i>Widdringtonia</i> .....	168
4	Literaturverzeichnis.....	170
5	Apendix.....	177
	5.1 Index.....	177
	5.2 Artenverzeichnis.....	177
	5.3 Abbildungsverzeichnis.....	180
	5.4 Herkunft des fotografierten Referenzmaterials.....	183



*Pinus lambertiana* (Pinaceae)  
Yosemite National Park,  
Kalifornien, USA.

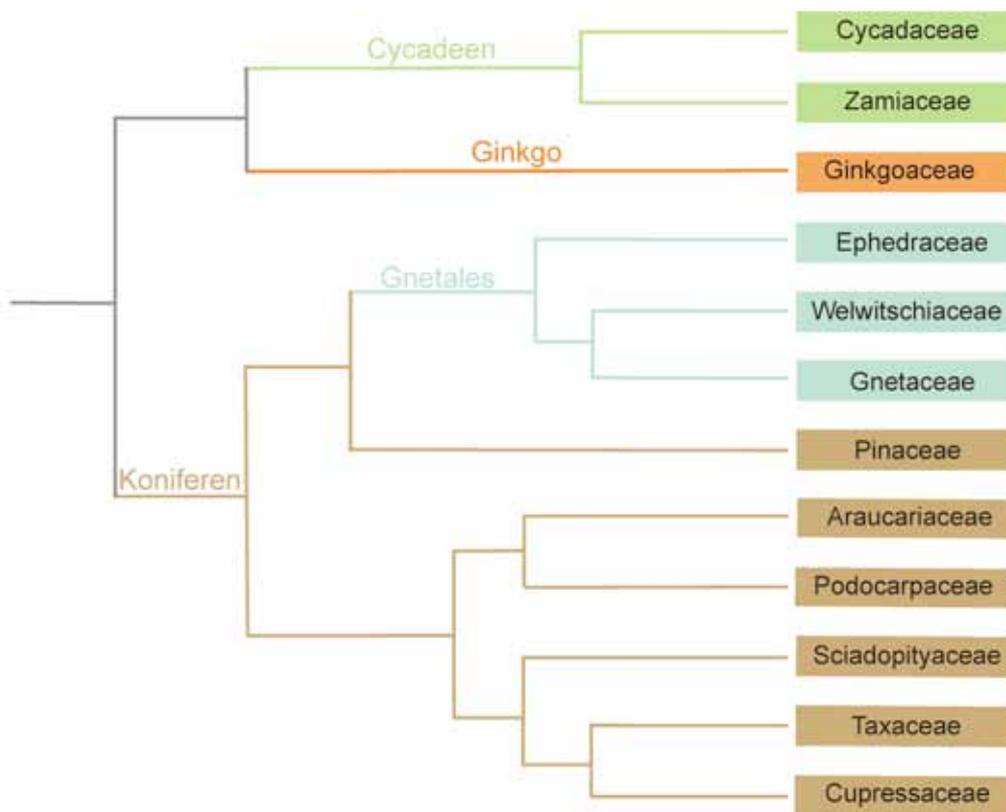
# 1 Übersicht über die heutigen Gymnospermen

Die heutigen Samenpflanzen lassen sich in fünf Hauptgruppen unterteilen, Angiospermen (= Bedecktsamer), Cycadeen (= Palmfarne), *Ginkgo*, Koniferen und die Gnetales (z.B. BOWE et al. 2000; CHAW et al. 2000; LEITCH et al. 2001; SOLTIS et al. 2002; HILTON & BATEMAN 2006; CHRISTENHUSZ et al. 2011; COLE et al. 2017). Die letzteren Vier repräsentieren in Ihrer Gesamtheit die Gymnospermen (HILTON & BATEMAN 2006; MATHEWS 2009). Die heutigen Gymnospermen repräsentieren eine Gruppe von absoluten „Reliktpflanzen“, die ehemals eine wesentlich höhere Diversität aufwiesen, als das heutige Artenspektrum dies überhaupt noch vermuten lässt. Im Jura und der Kreidezeit waren die Gymnospermen die dominierende Gruppe an Landpflanzen, bevor die sich rasch entwickelnden Angiospermen sie bereits am Ende der Kreidezeit in die heutigen Randsituationen verdrängten. Obwohl das heutige Artenspektrum lediglich rund 800-900 Arten umfasst, so zeigen die einzelnen Gruppen jedoch immer noch eine extrem hohe strukturelle Vielfalt.

Angiospermen unterscheiden sich von Gymnospermen in vielerlei Hinsicht, so sind z.B. alle

heutigen Gymnospermen ausschließlich Holzgewächse. Sie unterscheiden sich von Angiospermen zudem durch mit einem Holzkörper, der nur Tracheiden aufweist. Zudem fehlen zwittrige Blüten. Die Samenanlagen sind frei, „nackt“ exponiert, da ein umhüllendes Fruchtblatt ebenfalls fehlt und das Endosperm ist nicht triploid.

Trotz des geringen Artenspektrums der heutigen Koniferen wird deren Systematik nach wie vor stark kontrovers diskutiert, insbesondere die Position der Gnetales (z.B. CHAW et al. 1997, 2000; BOWE et al. 2000; BURLEIGH & MATHEWS 2004; HILTON & BATEMAN 2006; GRAHAM & ILES 2009; MATHEWS 2009; COIRO et al. 2018) Aufgrund ihres angiospermenartigen Erscheinungsbildes (z.B. blütenartige Infloreszenzen und eine spezielle Art der doppelten Befruchtung) werden die Gnetales oft als Schwesterngruppe der Angiospermen angesehen („Anthophyte-clade“) (z.B. CHASE et al. 1993; DONOGHUE 1994; DOYLE 1996, 2006). Aufgrund neuerer ausgedehnter sowohl morpho-anatomischer, als auch molekular-phylogenetischer Studien wird jedoch diese enge Verwandtschaft zwischen Angiospermen und Gnetales stark angezweifelt (z.B.



**Abb. 1:** Mögliche phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gymnospermen nach CHAW et al. 2000 und COLE et al. 2017 (leicht verändert); Gnetales in der „Gnepine“-Topologie als Schwesterngruppe zu den Pinaceae.

WINTER et al. 1999; CHAW et al. 1997, 2000; BOWE et al. 2000; FROHLICH & PARKER 2000; SCHMIDT & SCHNEIDER-POETSCH 2002; BURLEIGH & MATHEWS 2004; STÜTZEL & MUNDRY 2004), Dafür wird hingegen eine enge Verwandtschaft zwischen den Gnetales und den Koniferen vorgeschlagen (z.B. WINTER et al. 1999; FROHLICH & PARKER 2000; BOWE et al. 2000; CHAW et al. 2000; GUGERLI et al. 2001; BURLEIGH & MATHEWS 2004; MUNDRY & STÜTZEL 2004; COLE et al. 2017; CORIO et al. 2018). In diesem Zusammenhang werden zwei Hypothesen diskutiert. In der „Gnepine“-Hypothese (Abb. 1) werden die Gnetales als Schwesterngruppe zu den Pinaceae angesehen (z.B. QIU et al. 1999; BOWE et al. 2000; NICKRENT et al. 2000; CHAW et al. 2000; GUGERLI et al. 2001; SOLTIS et al. 2002; BURLEIGH & MATHEWS 2004; COLE et al. 2017), während hingegen in der „Gnetifer“-Hypothese die Gnetales als Schwester zu allen Koniferen angesehen werden (z.B. CHAW et al. 1997, 2000; BOWE et al. 2000; RYDIN et al. 2002; SOLTIS et al. 2002; SCHMIDT & SCHNEIDER-POETSCH 2002). Andere Studien legen eine komplett andere Stellung der Gnetales nahe. So werden z.B. in der „Gnetales-sister“-Hypothese die Gnetales als Schwesterngruppe zu allen übrigen rezenten Samenpflanzen vorgeschlagen (z.B. HASEBE et al. 1992, ALBERT et al. 1994; SANMIGULLIN et al. 1999; WINTER et al. 1999; FROHLICH & PARKER 2000; RAI et al. 2003; BURLEIGH & MATHEWS 2004).

Die **Cycadeen** repräsentieren die ursprünglichste Gruppe unter den heutigen Gymnospermen/Samenpflanzen. Das heutige, etwa 300 Taxa um-



**Abb. 2:** *Cycas circinalis*, Habitus.

fassende Artenspektrum der Cycadeen entspricht rund einem Drittel der rezenten Gymnospermen. Die heutigen Cycadeen werden in 2 Familien untergliedert. Die Familie der Cycadaceae ist monogenerisch und beinhaltet lediglich die Gattung *Cycas*, welche rund 100 Arten umfasst. Die Familie der Zamiaceae beinhaltet alle übrigen Gattungen (STEVENS 2001; HILL et al. 2003; CHAW et al. 2005). Einige Autoren führen die Gattungen *Stangeria* und *Bowenia* in der eigenständigen, monogenerischen Familie Stangeriaceae (JONES 1993).

Es handelt sich um eine sehr alte Gruppe von Samenpflanzen, die zuerst im Unterperm (vor 299-270 Mio. Jahren) auftrat (JONES 1993) und auch fossil gut dokumentiert ist (MAMAY 1964, 1969, 1976; DELEVORYAS & HOPE 1976; GAO & THOMAS 1989; SCHWEITZER 2000; HERMSEN et al. 2006; TAYLOR et al. 2009). Die Cycadeen wiesen ehemals eine wesentlich höhere Arten- und Formenvielfalt auf (HARRIS 1961; DELEVORYAS & HOPE 1976; STEWART 1983; GAO & THOMAS 1989; SCHWEITZER 2000; HERMSEN et al. 2006; TAYLOR et al. 2009). Daher handelt es sich bei den rezenten Cycadeen um eine absolute Reliktpflanzengruppe.

Alle Cycadeen sind Holzgewächse mit auffälligen großen farnwedelartigen Fiederblättern, die baumartigen Taxa sind kleine, palmenartige Schopfbäume (Abb. 2, 8). Alle heutigen Cycadeen sind terrestrisch mit Ausnahme der in den Tropen und Subtropen Panamas beheimateten *Zamia pseudoparasitica*, die dort epiphytisch auf Bäumen vorkommt (einzigartig unter den heutigen Gymnospermen!) (STEVENSON 1993; CAPUTO et al. 1996; VOVIDES et al. 2003; CALONJE 2009; ZONNEVELD & LINDSTRÖM 2016). Die Samenanlagen werden an Makrosporophyllen hervorgebracht, die entweder einen lockeren apikalen Blattschopf bilden (Cycadaceae) (Abb. 8C, D) oder in kompakten, uniaxialen, blütenartigen Strobili (Zamiaceae) (Abb. 9C, D) zusammengefasst sind (STEVENSON 1988, 1990; GIFFORD & FOSTER 1989; JONES 1993; OBERMANN 2003; KUNZE 2008). Die männlichen Mikrosporophylle sind bei allen heutigen Palmfarnen in uniaxialen kompakten, blütenartigen Strobili zusammengefasst (MUNDRY & STÜTZEL 2003; DÖRKEN & ROZYNEK 2013) (Abb. 8E, 9E). Die Samen aller Cycadeen sind mehr oder weniger gleich gestaltet und weisen ein „steinfruchtartiges“ Erscheinungsbild auf (Abb. 9D). Während des Heranreifens des Samens differenziert sich das Integument in eine stark verholzte innere Schicht (= Sklerotesta), die eine Schutzfunktion gegenüber dem Embryo aufweist, sowie in eine fleischige, meist auffällig gefärbte, äußere Schicht (= Sarkotesta). Dieser fleischige Samenmantel stellt eine Anpassung an Tierausbreitung dar.

Die **Ginkgoideae** weisen rezent lediglich eine Familie, die Ginkgoaceae mit nur noch einer Gattung und Art *Ginkgo biloba* auf (DEL TREDICI 2004). Fossil sind jedoch eine Vielzahl weiterer Taxa der Ginkgoideae nachweisbar. Auch die Gattung *Ginkgo* selber war ehemals wesentlich arten- und formenreicher (e. g. ZHIYAN, 1991; TU et al. 2003; KVACEK et al. 2005; ZHIYAN & XIANGWU 2006; WANG et al. 2007; WU et al. 2007; ZHOU et al. 2007; TAYLOR et al. 2009; QUAN et al. 2010). Beim rezenten *Ginkgo biloba* handelt es sich um einen winterkahlen, diözischen Großbaum mit deutlicher Langtrieb-/Kurztrieb-Differenzierung (Abb. 3) und charakteristischen, fächerartigen Blättern mit einer offen, dichotomen Gabelnervatur (Abb. 10A, B). Die Samenanlagen stehen zu mehreren am Ende lang gestielter, achselständiger Makrosporangio-phore. Die männlichen Mikrosporangio-phore sind in kätzchenartigen, unverzweigten, achselständige Strukturen zusammengefasst (MUNDRY & STÜTZEL 2004b; DÖRKEN 2014) (Abb. 10E). Wie auch in den Cycadidae, differenziert sich das Integument mit zunehmender Samenreife in eine innere verholzte Sklerotesta und eine äußere fleischige, gelbe Sarkotesta aus (Abb. 10C, D), sodass der reife Same letztendlich ebenfalls ein „steinfruchtartiges“ Erscheinungsbild zeigt.

Die **Koniferen** stellen mit rund 600 rezenten Arten die größte Gruppe innerhalb der heutigen Gymnospermen dar, wobei das Artenspektrum der Koniferengattung stark variiert, so beinhalten z.B. die Gattungen *Pinus* (Pinaceae) und *Podocarpus* (Podocarpaceae) jeweils rund 100 Arten, während hingegen von den 28 Cupressaceae-Gattungen alleine 17 mit nur einer Gattung monotypisch sind.

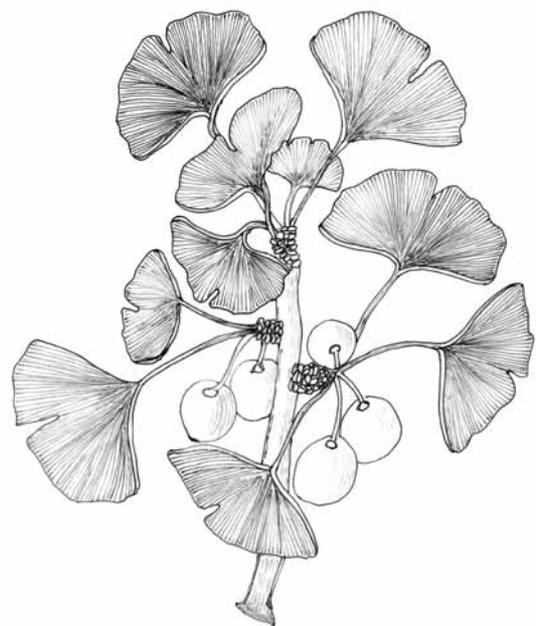
Bei den Koniferen handelt es sich überwiegend um immergrüne, seltener winterkahle Bäume und Sträucher (DALLIMORE & JACKSON 1966; KRÜSSMANN 1955, 1983; FRANKIS 1988; FARJON 2005, 2010a, b; ECKENWALDER 2009).

Alle heutigen Koniferen leben terrestrisch, mit Ausnahme der neukaledonischen Art *Parasitaxus* (Podocarpaceae), die sowohl als Wurzel- und auch Stammparasit alleinig auf *Falcatifolium* (Podocarpaceae) vorkommt (WOLTZ et al. 1994; MUSELMANN & PRESS 1995; STOCKEY et al. 1995; SINCLAIR et al. 2002; FIELD & BRODRIBB 2005; SEYFULLAH et al. 2017; NIMSCH 2018).

Der Großteil der heutigen Koniferen ist entweder alleinig nadel- oder schuppenblättrig. Bei den schuppenblättrigen Arten sind die Jugendformen jedoch zunächst nadelblättrig gestaltet. Bei wenige Arten z.B. *Callitris macleayana* (Cupressaceae), *Cupressus vietnamensis* (Cupressaceae),

*Juniperus phoenicea* (Cupressaceae) oder *Halocarpus bidwillii* (Podocarpaceae) weisen selbst die Altersformen einen Blattdimorphismus auf, bei dem Nadel- und Schuppenblätter teilweise sogar am selben Zweig ausgebildet, unterschieden werden. Die Nadelblätter der meisten Arten sind recht steif und weisen eine deutliche Blattspitze auf. Hierbei muss jedoch zwischen spitz, wie z.B. bei *Cedrus* (Pinaceae), *Cryptomeria* (Cupressaceae), *Pinus* (Pinaceae) und spitz-stechend, wie z.B. bei *Abies bracteata* (Pinaceae), *Araucaria araucana* (Araucariaceae), *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae), *Juniperus drupacea* (Cupressaceae), *Picea polita* (Pinaceae) oder *Torreya nucifera* (Taxaceae) ausgebildet, unterscheiden. Im Unterschied dazu sind die Nadeln von z.B. *Glyptostrobus* (Cupressaceae), *Larix* (Pinaceae), *Metasequoia* (Cupressaceae) oder *Taxodium* (Cupressaceae) recht weich. Innerhalb der immergrünen Gattungen *Phyllocladus* (KENG, H. 1963a, b, 1973, 1974 1977, 1978) und *Sciadopitys* (e.g. CARRIÈRE 1868; DICKSON 1866; ENGELMANN 1868; MOHL 1871a,b; STRASBURGER 1872; SCHNEIDER 1913; TROLL 1937; ROTH 1962; TETZLAF 2004; HILLE 2002, 2008; DÖRKEN & STÜTZEL 2011) ist die ursprüngliche nadelblattartige Belaubung hingegen durch recht komplex aufgebaute Phyllokladien (*Phyllocladus*) bzw. Kladodien (*Sciadopitys*) ersetzt worden.

Die reproduktiven Strukturen beider Geschlechter sind in kompakten Zapfen zusammengefasst, die männlichen, Pollen produzierenden in sog. Pollenzapfen, die weiblichen, die

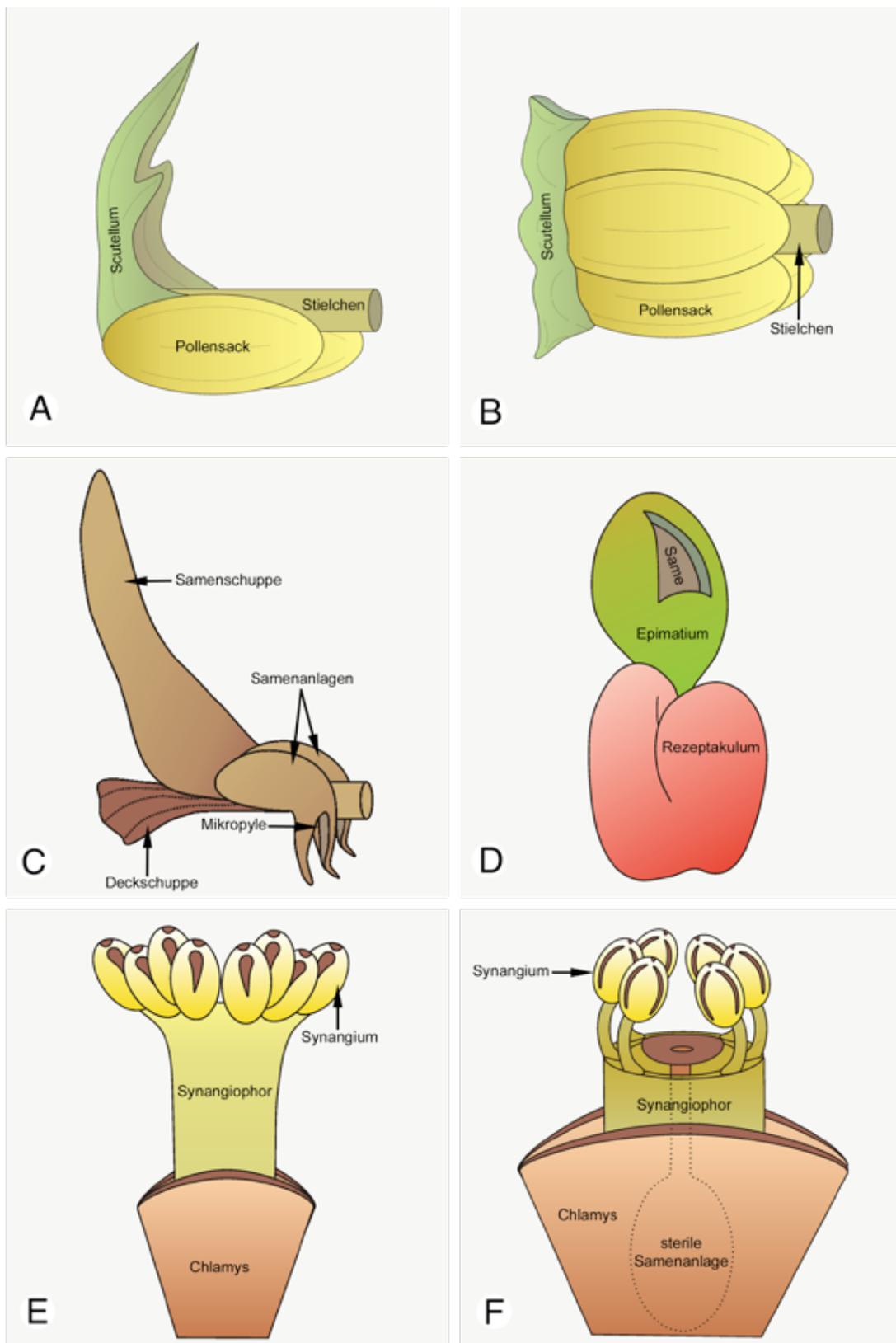


**Abb. 3:** *Ginkgo biloba*, fertiger Zweig.

Samenanlagen tragenden in sog. Samenzapfen, daher die Bezeichnung Koniferen (lat. *conus* = Kegel; lat. *ferre* = tragend). Auch wenn die Koniferen eine recht heterogene, vielgestaltige Gruppe darstellen, so gibt es doch auch gemeinsame Merkmale, die alle Arten eint, so zum Beispiel der Deck-/Samenschuppen-Komplex (Abb. 4C) in den Samenzapfen. Artspezifisch können dies wenige, zum Teil nur einer (z.B. in einigen Podocarpaceae) oder bis zu mehreren hundert (z.B. in den Araucariaceae) sein, die den Zapfen aufbauen. Dabei stellt die Deckschuppe das Tragblatt für den samenanlagentragenden Kurztrieb (= Samenschuppe), dar (COULTER & CHAMBERLAIN 1917; PILGER 1926; FLORIN 1951, 1954; SCHWEITZER 1963; WILDE 1975; STÜTZEL & RÖWEKAMP 1999b). Somit entspricht der weibliche Koniferenzapfen einer polyaxialen, stark verzweigten blütenstandsartigen Struktur (e.g. SCHUHMANN 1902; HERZFELD 1914; SPORNE 1965; STEWART & ROTHWELL 1993; ESCAPA et al. 2008; TAYLOR et al. 2009; BATEMAN et al. 2011; ROTHWELL et al. 2011; RUDALL et al. 2011; SPENCER et al. 2015; DÖRKEN & RUDALL 2018), homolog zu einer Infloreszenz in den Bedecktsamern. Lediglich in den Pinaceae und Sciadopityaceae sind Deck- und Samenschuppen noch so deutlich als zwei separate Strukturen auch im reifen Samenzapfen noch erkennbar (TAKASO & TOMLINSON 1991; MUNDRY 2000; DÖRKEN & RUDALL 2018). In den übrigen Koniferengruppen hat dieser Deck-/Samenschuppen-Komplex mitunter extrem starke Modifikationen, insbesondere massive Reduktionen der Samenschuppe, erfahren. So findet man heutzutage in zahlreichen Koniferengruppen lediglich nur noch einen Typ von Zapfenschuppen vor, der jedoch unterschiedlichen Ursprungs ist. In den Araucariaceae sind z.B. die Deck- und Samenschuppe zu einer gemeinsamen Zapfenschuppe verwachsen, wobei in dem Fall dann der obere, die Samenanlage produzierende Teil der Zapfenschuppe, von der Samenschuppe gebildet wird, während der untere Teil Gewebe der Deckschuppe darstellt (e.g. COULTER & CHAMBERLAIN 1917; ECKENWALDER 2009; FARJON 2010). In anderen Gruppen, wie z.B. den Cupressaceae s. str. sind die Samenschuppen bis auf die Samenanlagen reduziert, so dass die sichtbaren Zapfenschuppen hier ausschließlich der Deckschuppe entsprechen (PAGE 1990; FARJON 2007, 2010a, b; DÖRKEN 2012 a, b; GROTH et al. 2011; JAGEL & DÖRKEN 2014, 2015a, b; DÖRKEN & JAGEL 2017; DÖRKEN & RUDALL 2018). Der Großteil der Koniferen hat sog. Holzzapfen, bei denen die Samenzapfen zur Reife hin stark verholzen. Jedoch sind bei Arten, deren Samen nicht durch Wind, sondern durch Tiere ausgebreitet werden, fleischige Strukturen

zur Attraktivitätssteigerung für potentielle Ausbreiter keine Seltenheit. So schwellen z.B. innerhalb der Gattung *Juniperus* (Cupressaceae s.str.) die Zapfenschuppen zur Reife hin stark an und bilden die für diese Gruppen typischen „Beerenzapfen“ aus (Abb. 119C, D, 112D, 123C, D) (Anpassung an Vogelausbreitung der Samen). Die Samen zahlreicher Taxaceae (z.B. *Taxus* oder *Pseudotaxus*) sind entweder von einem fleischigen Arillus umgeben, dessen Identität immer noch kontrovers diskutiert wird, oder die äußere Schicht des Integuments schwillt an und bildet eine fleischige Sarkotesta aus, wie diese für z.B. *Cephalotaxus* charakteristisch ist. In anderen Gruppen, z.B. bei zahlreichen Arten der Podocarpaceae, schwillt zur Samenreife der Zapfenstiel zusammen mit der daran inserierenden Belaubung stark an, sodass letztendlich eine saftig-fleischige, meist kräftig gefärbte, basale Struktur (= Rezeptakulum) unterhalb des Samens entsteht, während die Samenschuppe ebenfalls anschwillt und den Samen als fleischige Hülle (= Epimatium) meist komplett umschließt (Abb. 4D). Die Samen der Koniferen sind entweder ungeflügelt oder geflügelt. Der Samenflügel (Anpassung an Windausbreitung der Samen) stellt jedoch keine homologe Struktur dar, sondern ist innerhalb der verschiedenen Gruppen unterschiedlichen Ursprungs, z.B. aufgelagertes Gewebe der Samenschuppe (Pinaceae) oder z.B. ein Auswuchs des Integuments (Cupressaceae). Das Vorhandensein oder Fehlen von Samenflügeln ist ein wichtiges Bestimmungsmerkmal.

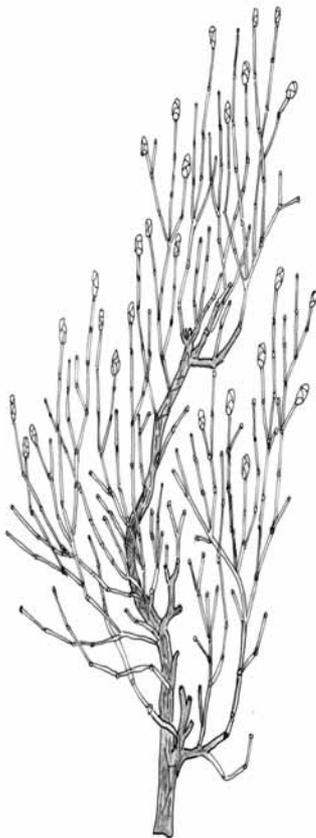
Im Unterschied zu den Samenzapfen repräsentiert die Mehrheit der männlichen Zapfen eine uniaxiale, unverzweigte Struktur, die einer einzelnen Blüte in den Angiospermen entspricht. In nur vergleichsweise wenigen Arten werden verzweigte Pollenzapfen hervorgebracht, bei denen entweder ganze „Teilblüheinheiten“ in der Achsel eines Tragblattes inserieren (wie z.B. innerhalb der Gattung *Podocarpus*, Podocarpaceae oder in *Cephalotaxus*, Cephalotaxaceae), oder seltener auch nur einzelne Mikrosporangiophore (wie z.B. bei *Pseudotaxus*, Taxaceae). Die Pollenzapfen bauen sich artspezifisch aus dekussierten, spiraligen oder wirtelig angeordneten pollensacktragenden Strukturen, den sogenannten Mikrosporangiophoren, auf (ECKENWALDER 2009; FARJON 2010a, b; SCHULZ et al. 2014; DÖRKEN & NIMSCH 2015, 2017; DÖRKEN 2017; DÖRKEN et al. 2017b). Innerhalb der Koniferen gibt es zwei Typen von Mikrosporangiophoren. Der hyposporangiate Typ ist der häufigste und besteht aus einem zentralen Stielchen, abaxialen Pollensäcken (= Mikrosporangien) sowie einem terminalen adaxialen Schildchen, dem Scutellum (Abb. 4A). Beim perisporangiaten Typ



**Abb. 4:** Schemata zu den verwendeten Fachbegriffen; **A & B:** Mikrosporangiophore; **A:** Hyposporangiates Mikrosporangiophor (Seitenansicht); **B:** Perisporangiates Mikrosporangiophor (Seitenansicht); **C:** Deck-/Samenschuppen-Komplex der Koniferen am Beispiel der Gattung *Pinus*; **D:** Samen zahlreicher Podocarpaceae mit fleischtigem Epimatium (= Samenschuppe) und Rezeptakulum (= Zapfenstiel mit Trag- und Vorblätter); **E & F:** Männliche reproduktive Strukturen innerhalb der Gnetidae von einer deutlichen Chlamys umschlossen; **E:** *Ephedra*; **F:** *Welwitschia*;



**Abb. 5:** *Welwitschia mirabilis* ssp. *mirabilis*, Habitus.



**Abb. 6:** *Ephedra andina*, fertiler Zweig.

hingegen sind die Mikrosporangien im terminalen Bereich radartig rings um das zentrale Stielchen angeordnet (Abb. 4B). Der Verzweigungsgrad der Pollenzapfen (unverzweigt vs. verzweigt), der Mikrosporangio-phor-Typ (hyposporangiat vs. perisporangiat) sowie die Stellung der Mikrosporangio-phore an der Zapfenspindel sind wichtige diagnostische Merkmale, wie dies auch für die Pollenstruktur zutrifft. Innerhalb der Koniferen spielt neben der Größe und Oberflächenstruktur auch das Vorhandensein bzw. Fehlen von Luftsäcken an den Pollenkörnern eine wichtige Rolle.

Die **Gnetales** sind eine kleine rund 60 Arten umfassende, morphologisch recht heterogene Gruppe, die lediglich aus drei Familien (Ephedraceae Abb. 6 & 11, Gnetaceae Abb. 7 & 12 und Welwitschiaceae Abb. 5 & 13) besteht, wobei die Ephedraceae die Schwesterngruppe zu den Gnetaceae und Welwitschiaceae darstellen (DOYLE 1996; PRICE 1996; CHAW et al. 2000; COLE et al. 2017). Jede dieser Familien ist durch eine einzig-

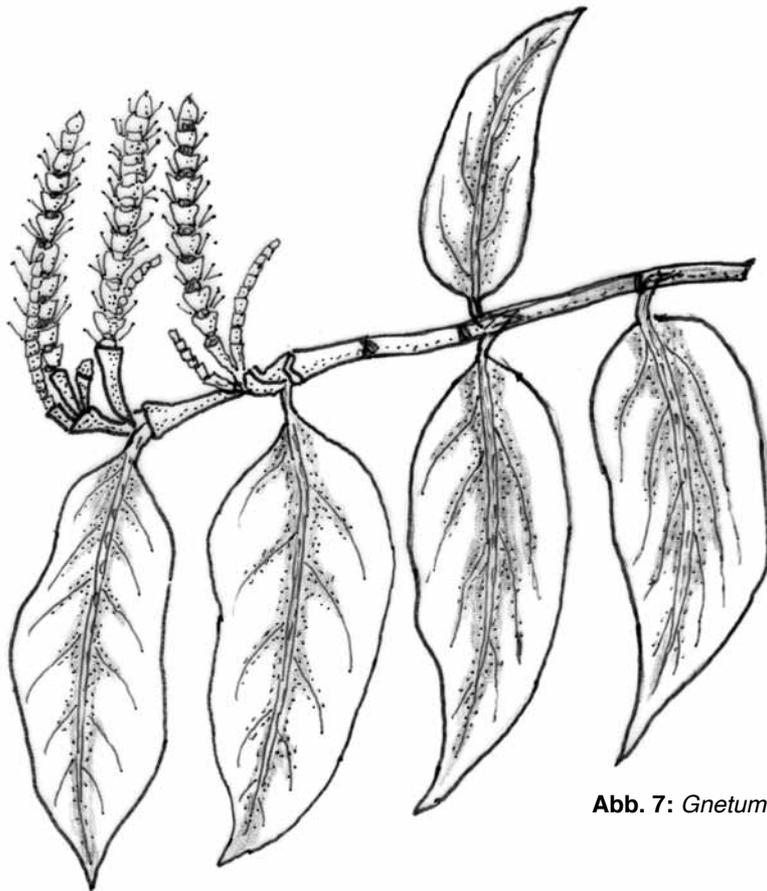


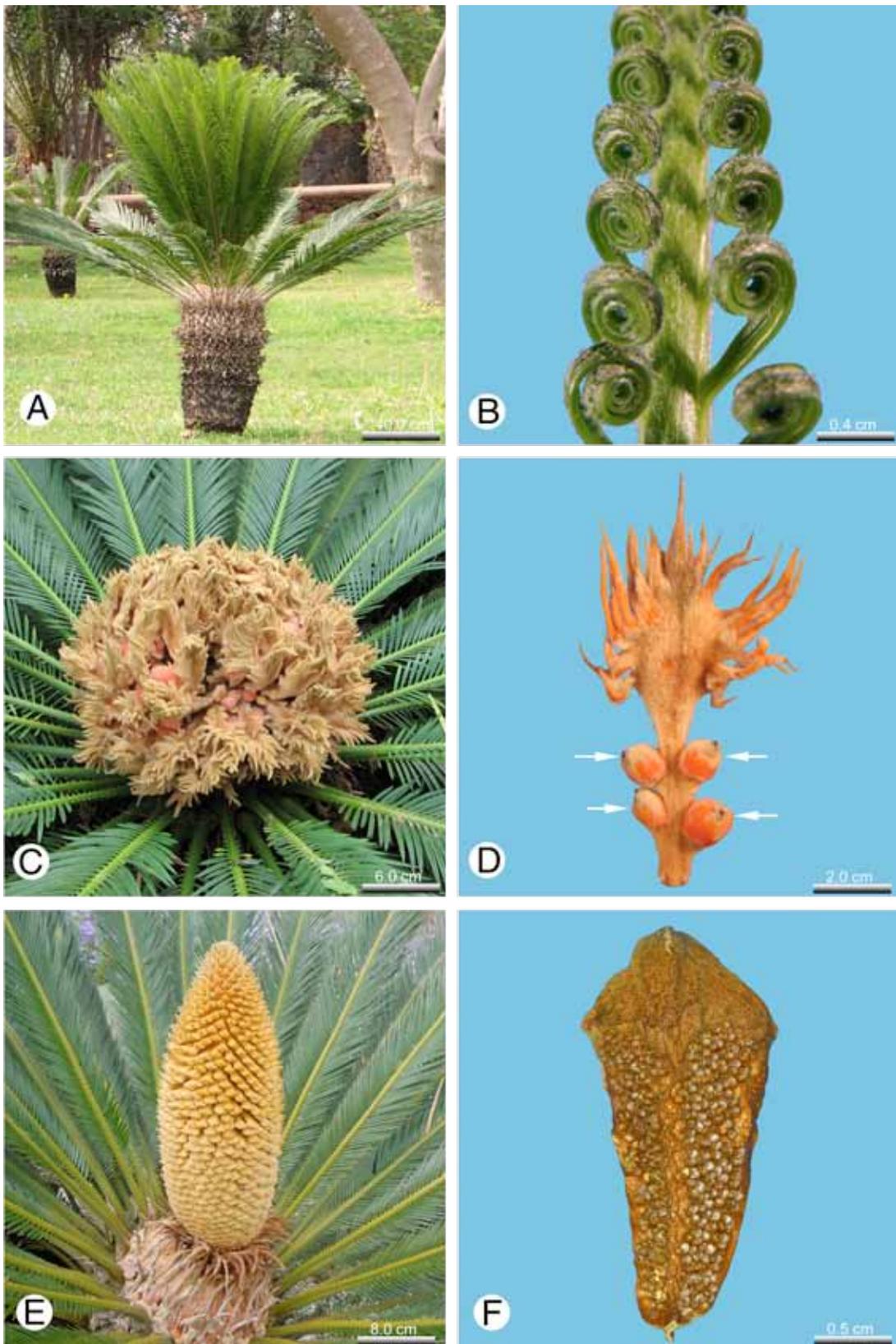
Abb. 7: *Gnetum gnemon*, fertile Zweig.

artige Morphologie gekennzeichnet, die alle drei deutlich voneinander unterscheidet (GIFFORD & FOSTER 1989). So lassen sich die einzelnen Arten der Gnetidae recht leicht der jeweiligen Familie zuordnen.

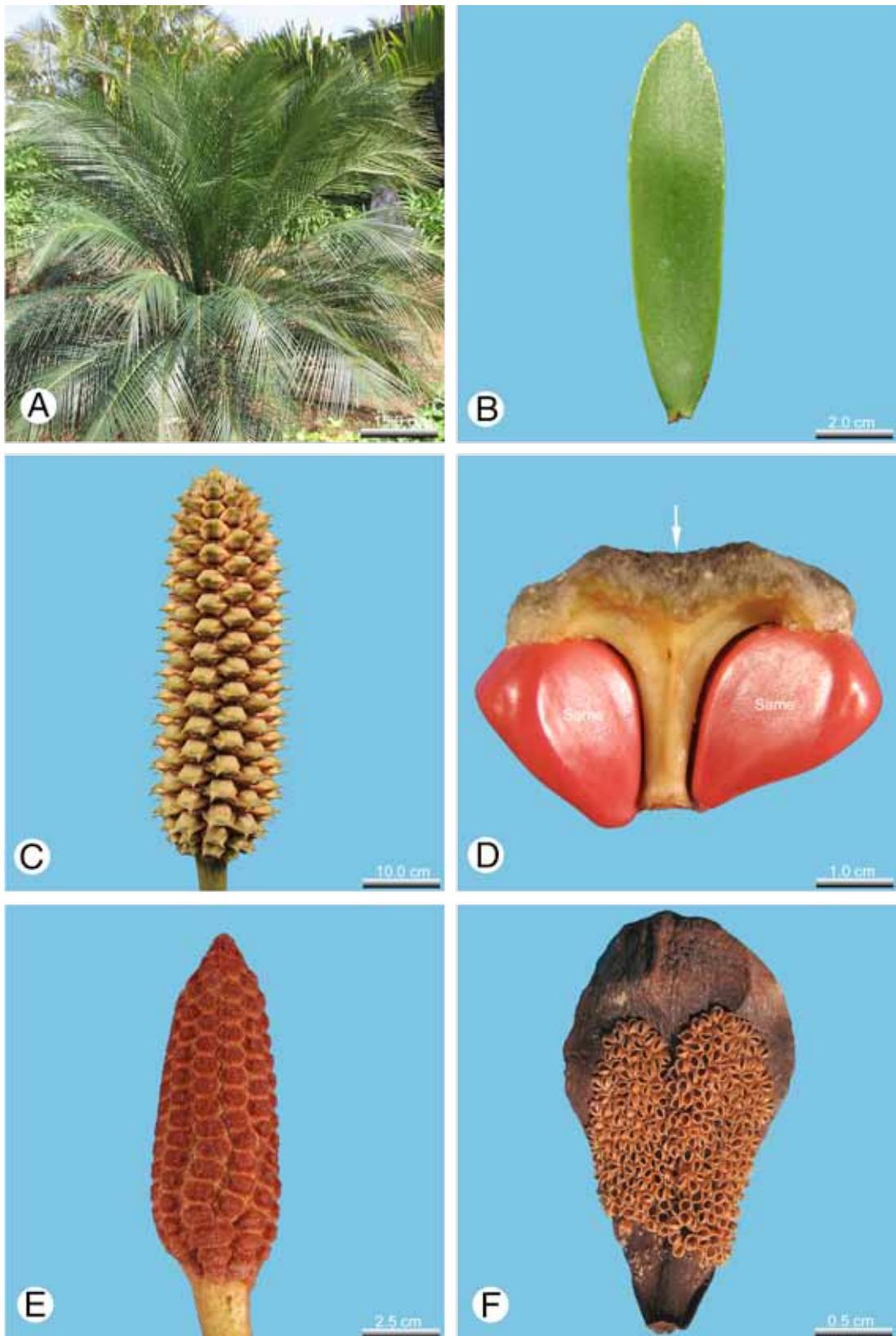
Bei der Gattung *Welwitschia* werden auf die Keimblätter folgend lediglich zwei bandartige Folgeblätter mit Parallelnervatur ausgebildet, die durch ein interkalares, basiplastisches Wachstum gekennzeichnet sind und daher kontinuierlich weiterwachsen, dabei jedoch von der Spitze her aufspalten, austrocknen und dann absterben (SYKES 1911; COULTER & CHAMBERLAIN 1917; GIFFORD & FOSTER 1989; KUBITZKI 1990; DÖRKEN & STEINECKE 2013). Bei den Arten der Gattung *Ephedra* handelt es sich um Rutensträucher oder Kletterpflanzen, bei denen die Hauptphotosyntheseleistung auf die grünen Sprossachsen verlagert wurde (e.g. THOMPSON 1912; FEUSTEL 1921; VOTH 1934; CUTLER 1939; INAMDAR & BHATT 1971; FOSTER 1972; KUBITZKI 1990; PRICE 1996; FREITAG & MAIER-STOLTE 2003; ICKERT-BOND & WOJCIECHOWSKI 2004). Die Gattung

*Gnetum* hingegen ist durch große Flächenblätter mit für Gymnospermen ungewöhnlicher Netzneratur gekennzeichnet (COULTER & CHAMBERLAIN 1917; GIFFORD & FOSTER 1989; KUBITZKI 1990). Auch wenn die einzelnen Großgruppen innerhalb der rezenten Gnetidae morphologisch deutlich verschieden gestaltet sind, so gibt es doch auch gemeinsame Merkmale, insbesondere innerhalb der reproduktiven Strukturen, die alle Taxa eint.

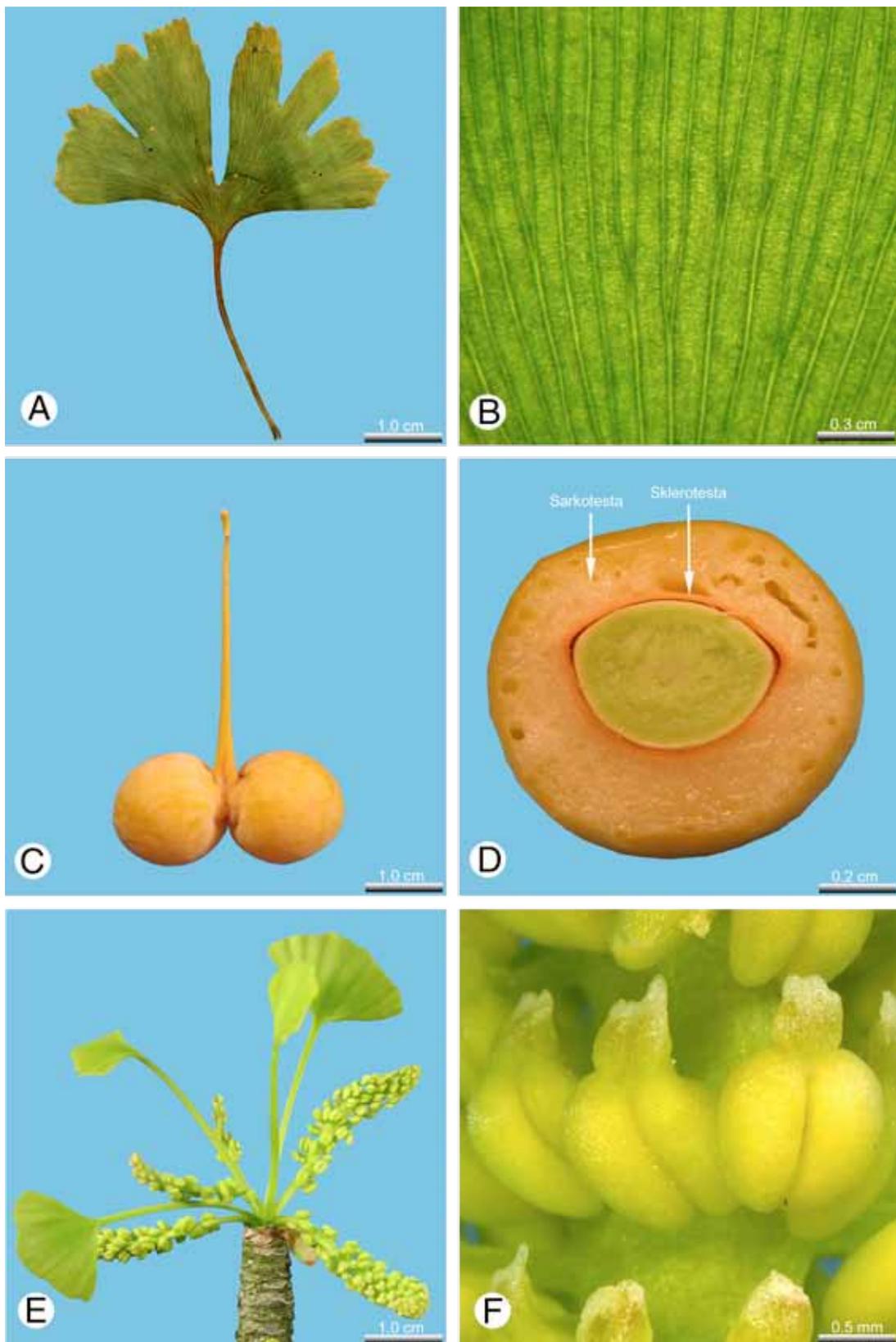
Die männlichen und weiblichen reproduktiven Strukturen der Gnetidae sind stark verzweigt und in kompakten Strobili zusammengefasst. Die Gnetidae sind durch das Vorhandensein der Chlamys charakterisiert, einer Struktur die aus der Fusion von 2 oder 4 Blättern hervorgegangen ist und eine „Perianth“-artige Struktur ausbildet, die die inneren reproduktiven Strukturen innerhalb einer einzelnen „Blüte“ umschließt (Abb. 4E, F) (SYKES 1911; KUBITZKI 1990; STÜTZEL & MUNDY 2001; MUNDY & STÜTZEL 2004a).



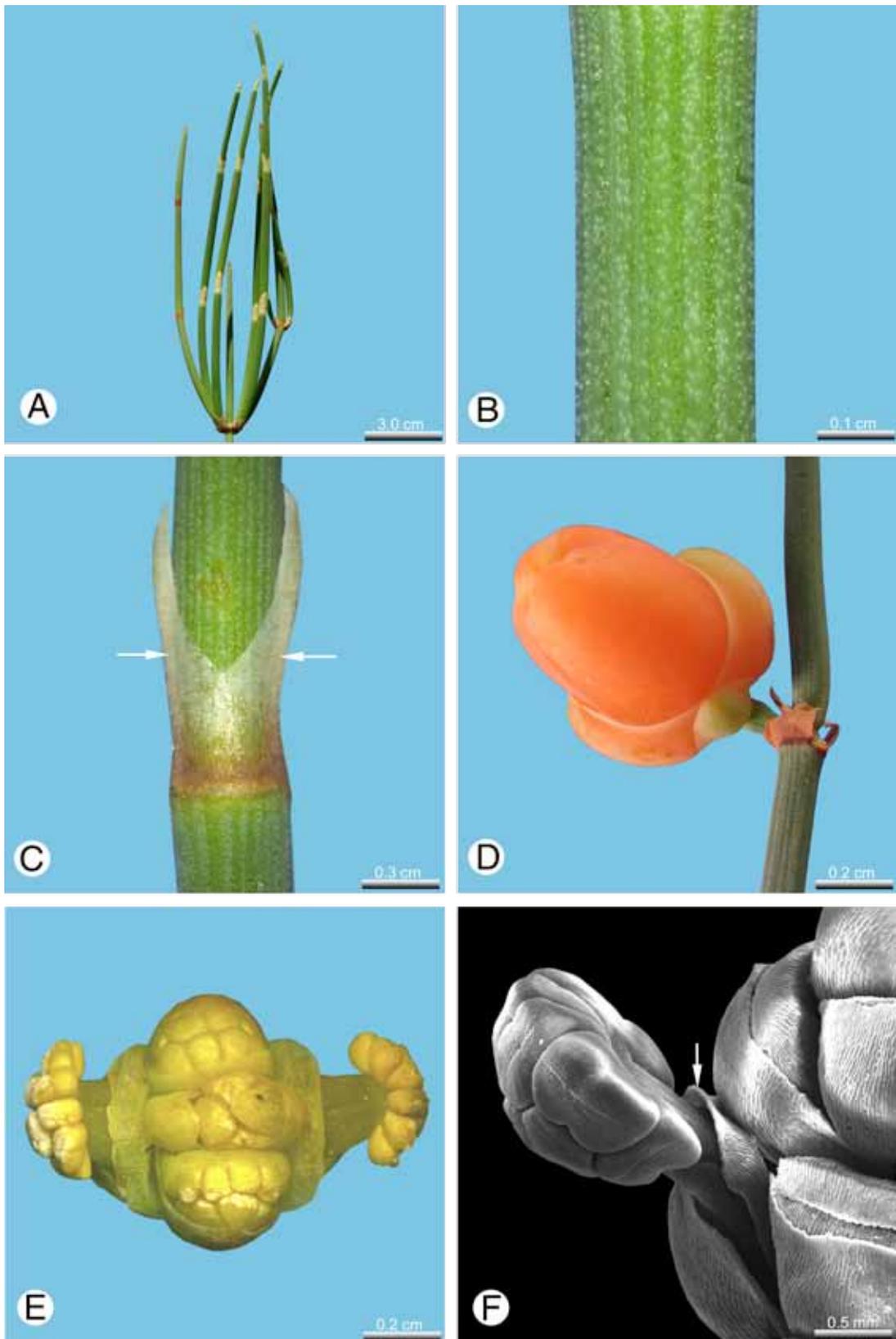
**Abb. 8:** *Cycas* (Cycadaceae, Cycadales); **A:** Habitus (*C. revoluta*); **B:** Junge Blätter farnartig eingerollt (*C. revoluta*); **C:** Makrosporophylle und Trophophylle werden abwechselnd an der Sprossachse hervorgebracht (*C. revoluta*); **D:** Makrosporophyll; in der Position basaler Fiederblättchen Samenanlagen (Pfeil) stehend (*C. revoluta*); **E:** Mikrosporophylle in kompakten, aufrechten Strobili (*C. revoluta*); **F:** Unterseite eines Mikrosporophylls mit zahlreichen geöffneten Pollensäcken (*C. circinalis*).



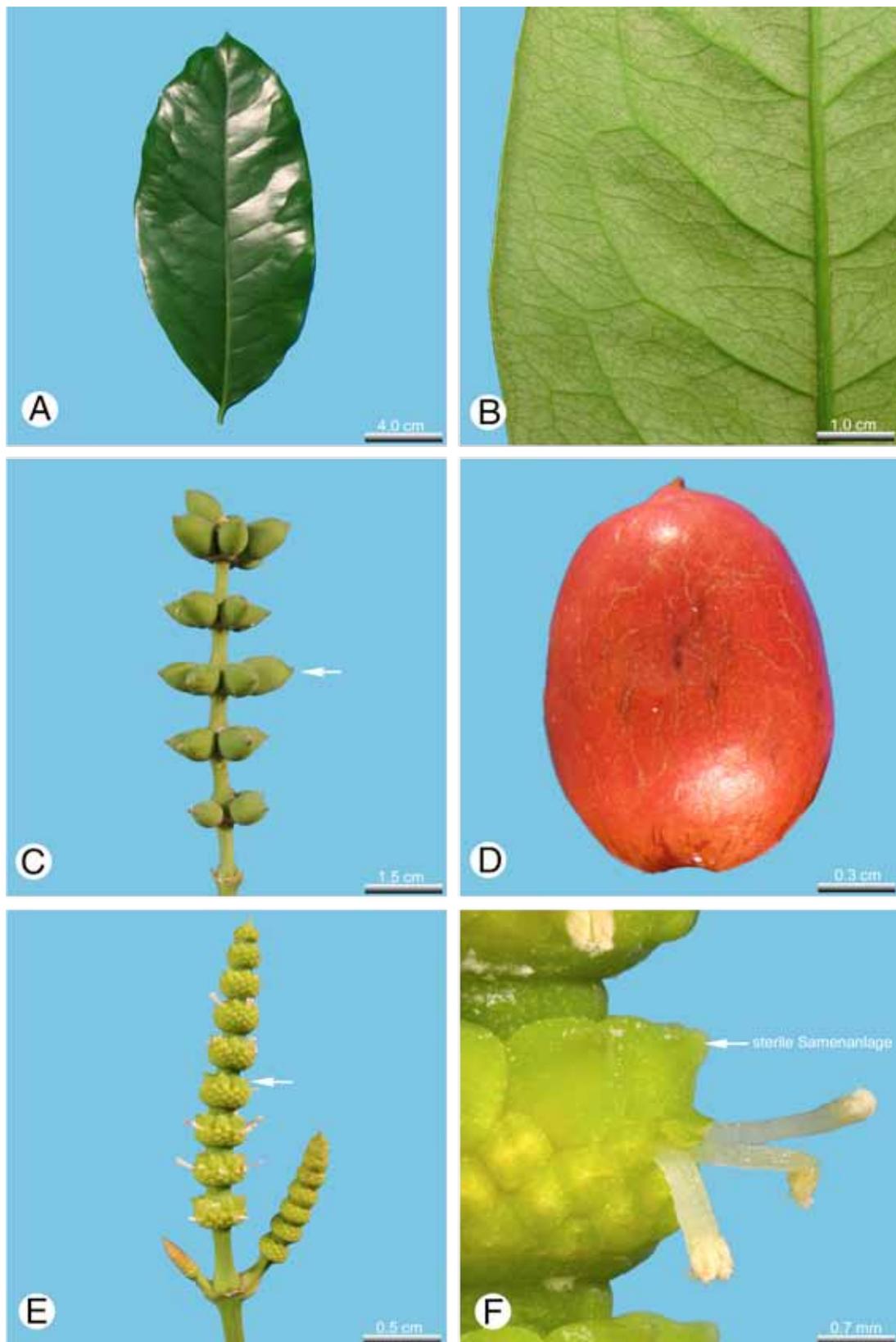
**Abb. 9:** Zamiaceae (Cycadales); **A:** Habitus (*Macrozamia communis*); **B:** Fiederblättchen ohne Mittelrippe (*Zamia amblyphyllidia*); **C:** Makrosporophylle stets in kompakten, aufrechten Strobili (*Ceratozamia robusta*); **D:** Detail Makrosporophyll; Blattspreite distal abgeplattet; je Makrosporophyll stets 2 Samen (*Zamia amblyphyllidia*); **E:** Mikrosporophylle in kompaktem, aufrechten Strobilus (*Zamia amblyphyllidia*); **F:** Unterseite eines Mikrosporophylls nach Entlassung der Pollen (*Macrozamia communis*).



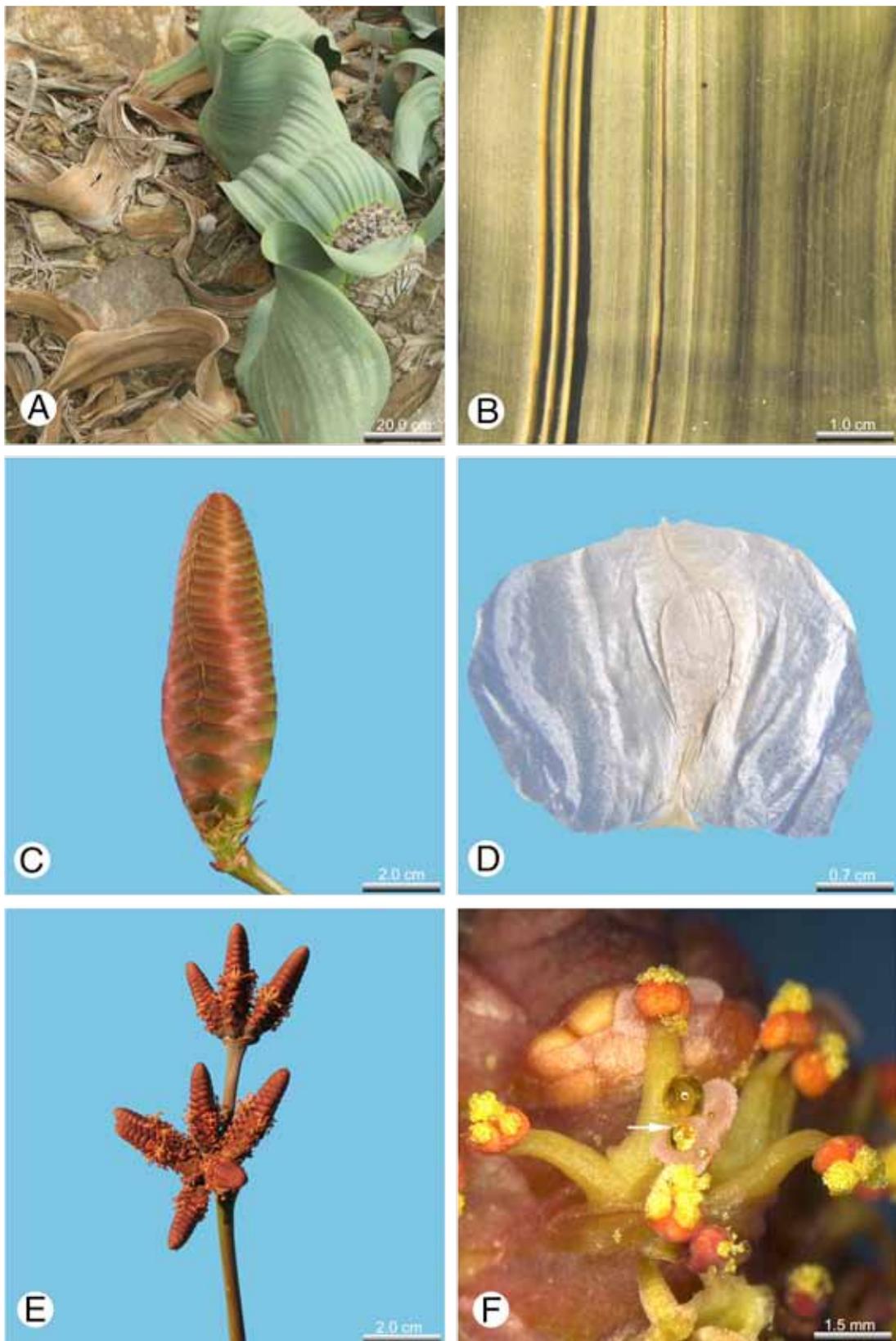
**Abb. 10:** *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae, Ginkgoales); **A:** Fächerblatt; **B:** Blattausschnitt mit Gabelnervatur; **C:** Makrosporangiophore lang gestielt; terminal mit mehreren Samen; **D:** Reifer Same (Querschnitt) mit fleischiger Sarko- und holziger Sklerotesta; **E:** Mikrosporangiophore in kompakten, kätzchenartigen Ständen zusammengefasst; **F:** Je Mikrosporangiophor stets 2 Pollensäcke.



**Abb. 11:** Ephedraceae (Gnetales); **A:** Verzweigungsstruktur (*Ephedra distachya*); **B:** Detail der grünen Sprossachse; auf der Oberseite zahlreiche Stomata als weiße Punkte erkennbar (*Ephedra distachya*); **C:** Je Knoten 2 stark reduzierte trockenhäutige Schuppenblätter (Pfeile) (*Ephedra distachya*); **D:** Reifer Same von fleischigen, rot gefärbten Trag- und Vorblättern umgeben (*Ephedra distachya*); **E:** Männlicher Blütenstand (*Ephedra distachya*); **F:** Detail einer männlichen Einzelblüte; Synangiophor basal von einer Chlamys (Pfeil) umschlossen (*Ephedra distachya*).



**Abb. 12:** Gnetaceae (Gnetales); **A:** Flächenblatt mit Netznervatur (*Gnetum gnemon*); **B:** Blattausschnitt mit Netznervatur (*Gnetum gnemon*); **C:** Weiblicher Blütenstand, Samenanlagen etagenartig angeordnet (*Gnetum gnemon*); **D:** Reifer Same, die beiden Vorblätter (Brakteolen) bilden fleischige, rot gefärbte Hülle aus (*Gnetum gnemon*); **E & F:** Männlicher Blütenstand (*Gnetum gnemon*); **E:** Männliche Blüten etagenartig zusammengefasst, oberhalb jeder Etage ein Wirtel steriler Samenanlagen (Pfeil); **F:** Detail aus **E**.



**Abb. 13:** *Welwitschia mirabilis* ssp. *mirabilis* (Welwitschiaceae, Gnetales); **A:** Habitus; **B:** Blattausschnitt mit Parallelnervatur; **C:** Weiblicher Strobilus; **D:** Geflügelter Same; **E:** Männliche Strobili; **F:** Detail eines männlichen Blütenstandes, mit einer sterilen, zentralen Samenanlage (Pfeil).

## 2 Systematische Änderungen in den Koniferen

Innerhalb der Koniferen, als größte Gruppe unter den heutigen Gymnospermen, erfolgten in den letzten Jahren zahlreiche, weitreichende systematische Umgruppierungen (Zusammenführungen und Aufspaltungen von Familien und Gattungen), sodass es heute nur noch 6 weithin akzeptierte Koniferenfamilien (Araucariaceae, Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae & Taxaceae) existieren (QUINN et al. 2002, CHRISTENHUSZ et al. 2011). Umfangreiche Umgruppierungen auf Familienebene betrafen vor allem die Taxodiaceae, Phyllocladaceae und Taxaceae.

So wurden die **Taxodiaceae** in die Cupressaceae überführt (KUSUMI 2000; GADEK et al. 2000; QUINN 2002; SCHULZ & STÜTZEL 2007; YANG et al. 2012; JAGEL & DÖRKEN 2014). Die Gattung *Sciadopitys*, ehemals in der monogenerischen Unterfamilie *Sciadopityoideae* innerhalb der Taxodiaceae geführt (e.g. PILGER 1926), wurde in die neue eigenständige, monogenerische Familie *Sciadopityaceae* ausgegliedert, welche durch die Taxaceae von den Cupressaceae getrennt wird (STEFANOVIC 1998; QUINN et al. 2002; RAI et al. 2008; LESLIE et al. 2012; YANG et al. 2012; COLE et al. 2017).

Die kleine, monogenerische Familie **Phyllocladaceae** kann aufgrund der Ergebnisse aus zahlreichen sowohl morpho-anatomischen und molekular basierten kladistischen Untersuchungen als auch embryologischen Studien in die größere Podocarpaceae-Familie zu überführt werden (QUINN 1986, 1987; HART 1987; CHAW et al. 1995; KELCH 1996, 1997; HILL 1998; GADEK 2002; CHRISTENHUSZ et al. 2011; KNOPF et al. 2011; CONTRERAS 2016). Innerhalb der Podocarpaceae wird die Gattung *Phyllocladus* nach KNOPF et al. (2011) zusammen mit *Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Manoao* und *Prumnopitys* im „Prumnoid-Clade“ geführt. Die einzigartige Ausbildung von Phyllokladien, die die photosynthetische Belaubung ersetzt, sowie der fleischige Arillus, der mehr als die Hälfte des Samens umschließt, sind charakteristische Merkmale der heutigen *Phyllocladus*-Arten, die jedoch als Autapomorphie anzusehen sind (HILL 1998).

Die systematische Stellung der monogenerischen Familie **Cephalotaxaceae** ist auch heute noch umstritten. Je nach Autor wird diese Familie als eigenständig betrachtet oder in die Taxaceae überführt (vgl. MUNDRY 1999; STÜTZEL & RÖWEKAMP 1999a; FARJON 1998, 2001, 2010; STEVENS 2001; GADEK et al. 2002; LEITCH et al. 2001; MUNDRY & MUNDRY 2001; ECKENWALDER 2009; RAN & WANG 2010; CHRISTENHUSZ et al. 2011; LU et al.

2014; CONTRERAS 2017; COLE et al. 2017).

Auch innerhalb der Familien haben sich einige systematische Änderungen ergeben. Besonders umfangreiche Umgruppierungen fanden dabei in den Pinaceae, Cupressaceae und Podocarpaceae statt.

In den **Pinaceae** wurde die Gattung *Nothotsuga* aufgrund deutlicher morphologischer Unterschiede (z.B. ganzrandiger Blattrand, aufrechte Samenzapfen oder Pollenkörner mit zwei Luftsäcken) aus der Gattung *Tsuga* abgespalten. *Nothotsuga* und *Tsuga* repräsentieren Schwestergruppen und sind daher auch weiterhin als eng verwandt zu betrachten (WANG et al. 2000). Auch Taxa aus der *Tsuga* Sektion *Hesperopeuce* weisen zahlreiche Merkmale auf, die sie vom Rest der *Tsuga*-Arten deutlich unterscheiden (z.B. dichte, unregelmäßig-radiale Nadelblattanordnung; amphistomatische Nadelblätter; mehr der weniger aufrechte und auffällig große Samenzapfen mit vergleichsweise großen Deckschuppen und behaarten Samenschuppen; Pollenkörner mit zwei Luftsäcken wodurch ein anderer Bestäubungsmechanismus als in den übrigen *Tsuga*-Arten, bei denen die Luftsäcke an den Pollenkörnern fehlen, bedingt ist). Diese Merkmale könnten durchaus die Überführung in eine eigenständige Gattung *Hesperopeuce* rechtfertigen (PAGE 1988, 1990).

In den **Cupressaceae** wurde aus der Gattung *Thuja* die Art *Thuja orientalis* abgespalten und in die neu aufgestellte Gattung *Platyclusus* gestellt, in die auch die monotypische Gattung *Microbiota* überführt wurde. JAGEL & DÖRKEN (2015a) konnten eindeutig zeigen, dass es sich bei *Microbiota decussata* um eine alpine Zwergform von *Platyclusus* handelt, entsprechend erfolgte die Umbenennung in *Platyclusus decussata* (KOM.) JAGEL & DÖRKEN.

Entsprechend könnte auch bei den beiden sehr nahe verwandten Cupressaceen-Gattungen *Fokienia* und *Chamaecyparis* verfahren werden. Morpho-anatomische wie auch morphogenetische Studien zeigen eindeutig, dass auch in den reproduktiven Strukturen (Ausrichtung der Samenzapfen und Bestäubungstropfen, Struktur der Zapfenschuppen, Ausbildung eines sterilen Endstücks) keine fundamentalen strukturellen Unterschiede zwischen den beiden Gattungen existieren (JAGEL & STÜTZEL 2001; JAGEL & DÖRKEN 2015a), sodass eine Aufrechterhaltung von *Fokienia* als eigenständige Gattung nur schwer gerechtfertigt werden kann. Daher wird in der vorliegenden Arbeit die monotypische Gattung *Fokienia* als *Chamaecyparis hodginsii* (DUNN) RUSH-

FORTH geführt, wie dies z.B. bereits von RUSHFORTH (2007) vorgeschlagen wurde.

Morpho-anatomische wie auch morphogenetische Untersuchungen der reproduktiven Strukturen der Gattung *Xanthocyparis* haben eindeutig gezeigt, dass es sich bei beiden *Xanthocyparis*-Arten um echte *Cupressus*-Arten handelt. Die kleinen Samenzapfen und wenigen Samenanlagen liegen immer noch im Variationsbereich der *Cupressus*-Zapfen und lassen vermuten, dass es sich bei den beiden *Xanthocyparis*-Arten um basale Arten der Gattung *Cupressus* handelt (JAGEL & STÜTZEL 2001; JAGEL 2002; SILBA 2005; RUSHFORTH 2007; JAGEL & DÖRKEN 2015; DÖRKEN et al. 2017a; DÖRKEN & NIMSCH 2017). Auch der im Alter noch ausgebildete juvenile Nadelblatttypus stuft RUSHFORTH (2007) nicht als ein gattungsspezifisches Merkmal ein, sondern betrachtet diesen als Anpassung an die jeweiligen Umweltbedingungen. Entsprechend ist damit die Gattung *Xanthocyparis* nicht haltbar. Aufgrund der Überführung von *Chamaecyparis nootkatensis* zunächst in *Xanthocyparis nootkatensis* und nun

in *Cupressus nootkatensis*, ist die vermeintliche Gattungshybride zwischen *Chamaecyparis* und *Cupressus*,  $\times$ *Cupressocyparis*/ $\times$ *Cuprocypris* damit hinfällig. In der Konsequenz sind die  $\times$ *Cupressocyparis*/ $\times$ *Cuprocypris*-Arten demzufolge „nur“ Arthybriden unterschiedlicher *Cupressus*-Arten (JAGEL & STÜTZEL 2001; JAGEL 2002; JAGEL & DÖRKEN 2015; DÖRKEN et al. 2017a) und keine Gattungshybriden.

Aufgrund zahlreicher neuerer morpho-anatomischer aber auch molekularphylogenetischer Untersuchungen haben sich besonders umfassende systematische Änderungen in der Familie der **Podocarpaceae** ergeben, welche besonders zur Ausgliederung zahlreicher neuer Gattungen aus der ehemals sehr artenreichen Gattung *Podocarpus* geführt haben, z.B. *Afrocarpus*, *Halocarpus*, *Manoao*, *Nageia*, *Retrophyllum* oder auch *Sundacarpus* (z.B. BUCHHOLZ & GRAY 1948; DE LAUBENFELS 1985; PAGE 1988; CHAW et al. 1995; MOLLOY 1995; KELCH 1997, 1998; BOBROV & MELIKJAN 1998; KNOPF 2011; KNOPF et al. 2011; LITTLE et al. 2013).



*Pinus canariensis*, Naturstandort in den Lavafeldern unterhalb des Teides auf Teneriffa, Spanien.



*Pinus cembra*, Naturstandort in den Südalpen bei Haute-Nendaz, Wallis, Schweiz, ca. 1400 m ü N.N.



*Abies pinsapo*, Naturbestand im Parque Natural Sierra de las Nieves, Andalusien, Spanien.



*Araucaria columnaris*, Natürlicher Küstenwald, Lagoon, New Caledonia. © B. Suprin



*Pilgerodendron uviferum*, Esquel-El Bolson, Argentinien.



*Neocallitropsis pancheri*, Plaine des Lacs, Neukaledonien, © B. Suprin



*Juniperus communis*, Naturstandort auf der Schwäbischen Alb, Deutschland



*Retrophyllum minor*, Chutes de la Madeleine, Neukaledonien.

### 3 Die Koniferengattungen

Während sich die jeweilige Koniferenfamilie anhand der in der Einleitung genannten Merkmale recht leicht der entsprechenden Großgruppe zuordnen lässt, ist die Zuordnung einer Art in die entsprechende Gattung, in vielen Fällen nicht ganz unproblematisch. Dies gilt besonders für viele der schuppenblättrigen Koniferen. Hier bedarf es zur sicheren Gattungszuordnung diverser Merkmale, beziehungsweise Merkmalskombinationen, insbesondere unter Einbeziehung der reproduktiven Strukturen.

In der vorliegenden Arbeit wurden bewusst nur solche Merkmale beschrieben, die mit bloßem Auge oder maximal unter zur Hilfenahme einer Lupe erfasst werden können. Auf anatomische oder mikromorphologische Merkmale, die nur mittels Mikroskopie erkannt werden können, wurde hier bewusst verzichtet, sodass der Bestimmungsschlüssel auch problemlos im Gelände genutzt werden kann.

#### 3.1 Gattungsspektrum

Der hier präsentierte, dichotome Bestimmungsschlüssel beinhaltet alle Gattungen der Koniferen und soll die exakte Zuordnung einer Art in die entsprechende Gattung ermöglichen – eine Grundvoraussetzung für eine erfolgreiche Artbestimmung.

Viele der besonders artenreichen Koniferengattungen sind in diverse Sektionen gliedert. Diese wurden in dem vorliegenden Bestimmungsschlüssel bis auf die 3 Unterfamilien von *Juniperus* (*Juniperus* L. sect. *Caryocedrus* ENDL., *Juniperus* L. sect. *Juniperus*, *Juniperus* L. sect. *Sabina* SPACH) nicht weiter berücksichtigt. Für die Gattung *Juniperus* ist solch eine spezielle Handhabung sinnvoll, da diese 3 Untergattungen sich deutlichst voneinander unterscheiden. Im vorliegenden Bestimmungsschlüssel werden 68 Koniferengattungen sowie die 3 Sektionen von *Juniperus* behandelt.

#### **Araucariaceae HENKEL & W. HOCHST.**

*Agathis* SALISB., *Araucaria* JUSS., *Wollemia* W.G. JONES, K.D. HILL et J.M. ALLEN

#### **Cupressaceae GRAY**

*Actinostrobus* MIQ., *Athrotaxis* D. DON, *Austrocedrus* FLORIN & BOUTELJE, *Callitris* VENT., *Calocedrus* KURZ, *Chamaecyparis* SPACH. (inkl. *Fokienia* A. HENRY & H.H. THOMAS), *Cryptomeria* D. DON, *Cunninghamia* R. BR., *Cupressus* L., *Diselma* HOOK. f., *Fitzroya* LINDL., *Glyptostrobus* ENDL., *Ju-*

*niperus* L. sect. *Caryocedrus* ENDL., *Juniperus* L. sect. *Juniperus*, *Juniperus* L. sect. *Sabina* SPACH, *Libocedrus* ENDL., *Metasequoia* HU et W.C. CHENG, *Neocallitropsis* FLORIN, *Papuacedrus* H.L. LI, *Pilgerodendron* FLORIN, *Platycladus* SPACH (inkl. *Microbiota* KOM.), *Sequoia* ENDL., *Sequoiadendron* J. BUCHHOLZ, *Taiwania* HAYATA, *Taxodium* RICH., *Tetraclinis* MAST., *Thuja* L., *Thujopsis* SIEBOLD & ZUCC. ex ENDL., *Widdringtonia* ENDL.

#### **Pinaceae SPRENG. ex. F. RUDOLPHI**

*Abies* MILL., *Cathaya* CHUN & KUANG, *Cedrus* TREW, *Keteleeria* CARRIÈRE, *Larix* MILL., *Nothotsuga* HU ex N.C. PAGE, *Picea* A. DIETR., *Pinus* L., *Pseudolarix* GORDON, *Pseudotsuga* CARRIÈRE, *Tsuga* (ENDL.) CARRIÈRE

#### **Podocarpaceae ENDL. (inkl. Phyllocladaceae)**

*Acropyle* PILG., *Afroparpus* (J. BUCHHOLZ & N.C. GRAY) C.N. PAGE, *Dacrycarpus* (J.J. BENNETT) DE LAUB., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Falcatifolium* DE LAUB., *Halocarpus* QUINN, *Lagarostrobos* QUINN, *Lepidothamnus* PHIL., *Manoao* MOLLOY, *Microcachrys* HOOK f., *Microstrobos* J. GARDEN & L.A.S. JOHNSON, *Nageia* GAERTN., *Parasitaxus* DE LAUB., *Phyllocladus* RICH. ex MIRB., *Podocarpus* L'HER. ex PERS., *Prumnopitys* PHIL., *Retrophyllum* C.N. PAGE, *Saxegothaea* LINDL., *Sundacarpus* (J. BUCHHOLZ & N.C. GRAY) C.N. PAGE

#### **Sciadopityaceae LUERSS.**

*Sciadopitys* SIEBOLD & ZUCC.

#### **Taxaceae GRAY (inkl. Cephalotaxaceae)**

*Amentotaxus* PILG., *Austrotaxus* R.H. COMPTON, *Cephalotaxus* SIEBOLD & ZUCC. ex ENDL., *Pseudotaxus* W.C. CHENG, *Taxus* L., *Torreya* ARN.

## 3.2 Dichotomer Gattungsschlüssel

### I. Tabelle zum Bestimmen der Gymnospermenhauptgruppen

- |       |   |                  |          |
|-------|---|------------------|----------|
| 1.    | Immergrüne Holzgewächse mit farnwedelartiger Belaubung; die baumartigen Vertreter Schopfbäume mit palmenartigem Erscheinungsbild . . . . .  | <b>Cycadeen</b>  | <b>2</b> |
| –     | Pflanzen andersartig gestaltet . . . . .  |                  | <b>2</b> |
| 2(1). | Winterkahle Großbäume mit deutlicher Langtrieb-/Kurztrieb-Differenzierung; Blätter fächerartig mit Gabelnervatur. . . . .   | <b>Ginkgo</b>    | <b>3</b> |
| –     | Pflanzen andersartig gestaltet . . . . .  |                  | <b>3</b> |
| 3(2). | Entweder Rutensträucher oder Kletterpflanzen mit häutigen, kreuzgegenständigen, rudimentären Schuppenblättern; oder Pflanzen mit 2 breiten, bandartigen Blättern mit Parallelnervatur und tellerartig abgeflachter Sprossachse; oder immergrüne Bäume oder Lianen mit gegenständigen Flächenblättern mit auffälliger Netznervatur . . . . . | <b>Gnetales</b>  |          |
| –     | Bäume oder Sträucher; immergrün oder selten winterkahl; mit grünen Nadel- oder Schuppenblätter, seltener Blattdimorphismus; Samenzapfen holzig, mit Deck- und Samenschuppen-Komplex; selten fleischig .   | <b>Koniferen</b> |          |

### II. Tabelle zum Bestimmen der Koniferenfamilien

- |       |   |                        |  |
|-------|---|------------------------|--|
| 1     | Samenzapfen mit deutlichem Deck- und Samenschuppen-Komplex. . . . .   | <b>2</b>               |  |
| –     | Samenzapfen ohne deutlichen Deck- und Samenschuppen-Komplex. . . . .  | <b>3</b>               |  |
| 2(1). | Samenschuppen stets mit 2 Samen; meist mit einem deutlichem Flügel; Samenflügel aus aufgelagertem Gewebe der Samenschuppe stammend; Samen selten ungeflügelt . . . . .  | <b>Pinaceae</b>        |  |
| –     | Samenschuppe mit 4-8 (-12) Samen; Samen flach, mit 2 schmalen, randlichen Flügeln; Samenflügel vom Integument gebildet . . . . .  | <b>Sciadopityaceae</b> |  |
| 3(1). | Zapfenschuppe mit nur 1, seltener 2 Samenanlage . . . . .   | <b>4</b>               |  |
| –     | Zapfenschuppe mit mehr als 1 Samenanlage . . . . .  | <b>6</b>               |  |
| 4(3). | Samenzapfen verholzend, ohne fleischige Strukturen; Zapfenschuppen zahlreich, spiralig; Samenzapfen zur Reife zerfallend; Samen bis auf wenige Ausnahmen ungeflügelt, mit der Zapfenschuppe verwachsen  | <b>Araucariaceae</b>   |  |
| –     | Samenzapfen oder Samen mit fleischigen Strukturen . . . . .   | <b>5</b>               |  |
| 5(4). | Same mit fleischigem Arillus oder fleischiger Sarkotesta; Zapfenstiel und Tragblätter nicht anschwellend .  | <b>Taxaceae</b>        |  |
| –     | Same mit fleischiger oder trockenhäutiger Hülle (Epimatium), Zapfenstiel mit samt inserierender Belaubung zum Teil stark anschwellend und einen fleischigen Fuß (Rezeptakulum) ausbildend   | <b>Podocarpaceae</b>   |  |
| 6(3). | Zapfenschuppen in den Samenzapfen entweder spiralig, gegenständig oder wirtelig, zur Reife verholzend, ausnahmsweise Zapfenschuppen anschwellend und fleischig; Samen der meisten Arten geflügelt; Samenflügel vom Integument gebildet. . . . . | <b>Cupressaceae</b>    |  |

### III. Tabelle zum Bestimmen der Koniferengattungen

#### A. Tabelle – Pinaceae

- |       |   |                    |  |
|-------|---|--------------------|--|
| 1.    | Winterkahl. . . . .   | <b>2</b>           |  |
| –     | Immergrün. . . . .  | <b>3</b>           |  |
| 2(1). | Samenzapfen zur Reife zerfallend; Pollenzapfen in Gruppen an Kurztrieben, Kurztrieben nach Pollenzapfenbildung nicht absterbend . . . . .       | <b>Pseudolarix</b> |  |
| –     | Samenzapfen nicht zerfallend, über Jahre am Baum verbleibend; Pollenzapfen terminal an Kurztrieben, Kurztriebe nachfolgend absterbend . . . . . | <b>Larix</b>       |  |
| 3(1). | Sprosssystem mit deutlicher Langtrieb-/Kurztrieb-Differenzierung. . . . .   | <b>4</b>           |  |
| –     | Sprosssystem ohne Langtrieb-Kurztrieb-Differenzierung . . . . .   | <b>5</b>           |  |
| 4(3). | Kurztriebe mit entweder 1, 2, 3, (4-) 5 (-8) Nadelblätter . . . . .   | <b>Pinus</b>       |  |
| –     | Kurztriebe mit deutlich mehr Nadelblättern. . . . .   | <b>Cedrus</b>      |  |
| 5(3). | Pollenzapfen aufrecht, über 100 Mikrosporangiochore . . . . .   | <b>Cathaya</b>     |  |
| –     | Pollenzapfen abwärts, deutlich weniger Mikrosporangiochore. . . . .   | <b>6</b>           |  |