

**Differentialdiagnose und Evolution innerhalb der Podocarpaceae s. l.
(Steineibengewächse i. w. S.)**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie und Biotechnologie
an der Internationalen Graduiertenschule Biowissenschaften
der Ruhr-Universität Bochum

angefertigt am Lehrstuhl für
Evolution und Biodiversität der Pflanzen

vorgelegt von
Patrick Knopf
aus Dortmund

Bochum, Juli 2011

Differentialdiagnosis and Evolution within the Podocarpaceae s. l.

Dissertation to obtain the degree
Doctor Rerum Naturalium (Dr. rer. nat.)
at the Faculty of Biology and Biotechnology
Ruhr-University Bochum

International Graduate School of Biosciences
Ruhr-University Bochum
(Evolution and Biodiversity of Plants)

submitted by

Patrick Knopf

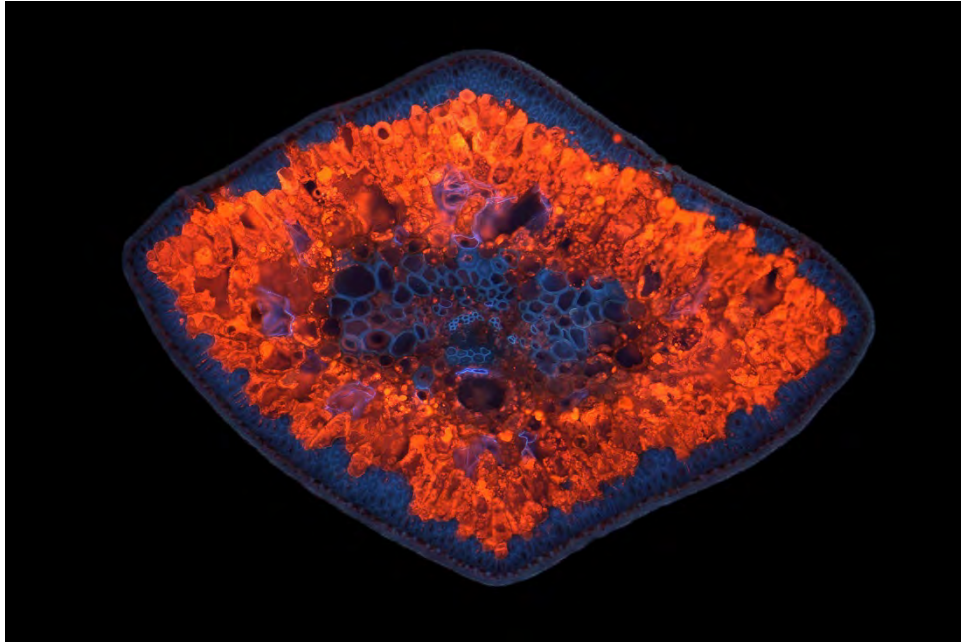
from

Dortmund, Germany

Bochum

July 2011

eingereicht am: 1. Juli 2011
Referent: Prof. Dr. Th. Stützel
Korreferent: PD Dr. C. Distler-Hoffmann



Dacrydium x suprinii NIMSCH (Blattquerschnitt in Fluoreszenz-Aufflichtmikroskopie).

*Wenn ich weiter als andere gesehen habe, dann nur deshalb,
weil ich auf den Schultern von Giganten stand.
(Isaac Newton)*

In Dankbarkeit und Anerkennung,

für meine Mutter, Dipl. Ing. Hubertus Nimsch und Prof. Dr. David J. de Laubenfels.

Die Familie der Podocarpaceae (Steineibengewächse) umfasst 18 Gattungen, 194 Arten und 9 Varietäten und bildet die zweitgrößte Familie der Gymnospermen. Die Arten sind hauptsächlich in den tropischen und subtropischen Bergregionen von Zentral- und Südamerika, Afrika (einschließlich Madagaskar) und Indochina über Malesia bis Australien und Polynesien verbreitet. Damit zeigt die Familie eine ebenso starke Gondwana-Verbreitung wie die Cunoniaceae und Nothofagaceae. Nahezu alle Podocarpaceae sind durch ein Epimatium, das den Samen umschließt, und das namensgebende, fleischige Rezeptakulum unterhalb des Samens gekennzeichnet. Die Untersuchungen der letzten hundert Jahre beschrieben meist neue Arten und/oder segregierten Arten zu neuen Gattungen oder Familien anhand morphologisch-/anatomischer Daten. Trotzdem sind die Podocarpaceae bis dato phylogenetisch nur unzureichend untersucht. In den bisherigen Analysen wurden meist nur schlecht gestützte Gruppen in instabilen Topologien gefunden. Eine umfassende, monographische Bearbeitung der Podocarpaceae auf Artniveau unter Nutzung molekularer, biogeographischer und anatomisch/morphologischer Daten fehlt bis heute. Aus diesem Grund wurde in der vorliegenden Dissertation eine Sequenzanalyse von *rbcL*, nrITS1 und *NEEDLY* intron2 an 74,7% aller Podocarpaceae Taxa (145 Taxa in 183 Akzessionen) durchgeführt. Diese repräsentieren alle Gattungen (ohne *Parasitaxus* DE LAUB.). Kontrovers diskutierte Taxa wie *Dacrydium pierrei* HICKEL, *Phyllocladus glaucus* hort. ex CARRIÈRE, *Podocarpus decipiens* N. E. GRAY, *Po. forrestii* CRAIB & W. W. SM., *Po. hallii* KIRK, *Po. oleifolius* D. DON var. *costaricensis* J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY, *Po. philippinensis* FOXW. und *Phyllocladus* BESSEY wurden ebenfalls mit einbezogen. Ferner wurden umfassende anatomisch-/morphologische Studien durchgeführt. Diese sichern die korrekte Identifizierung der untersuchten Taxa und bieten zahlreiche Merkmale für die Bestimmungsschlüssel und zur Stützung der monophyletischen Gruppen. Es wurden zwei verschiedene phylogenetische Rekonstruktionsverfahren (Bayesian Interference und Parsimony (TNT 1.1)) genutzt, um methodenunabhängige Monophyla nachzuweisen. Die Ergebnisse zeigen drei Haupt-Monophyla innerhalb der Podocarpaceae: den prumnopytidioiden, den dacrydioiden und den podocarpoide Ast. Der podocarpoide Ast besteht wiederum aus dem Polypodiopsis-Ast (Gattungen *Afrocarpus* C. N. PAGE, *Nageia* GAERTN. und *Retrophyllum* C. N. PAGE) und dem Eupodocarpus-Ast (= *Podocarpus* L'HER. ex PERS.). Insgesamt konnten 20 neue Monophyla für die Podocarpaceae nachgewiesen werden. Davon entfallen 10 auf die bisher unzureichend aufgelöste Gattung *Podocarpus* L'HER. ex PERS. Der Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. enthält die fidschianische-, die indochinesische-, die Neriifolius-, die neukaledonische- und die südmelanesische Gruppe. Dahingegen repräsentieren die afrikanische, die australische I+II, die subtropische und die tropische amerikanische Gruppe den Subgenus *Podocarpus* DE LAUB. Sowohl die anatomisch-/morphologischen Merkmale als auch die geographische Verbreitung stützen die gefundenen Topologien. Die monotypische Gattung *Sundacarpus* C. N. PAGE wurde wieder in die ansonsten paraphyletische Gattung *Prumnopitys* PHIL. eingliedert. Ferner konnte gezeigt werden, dass *Phyllocladus* BESSEY integraler Bestandteil der Podocarpaceae ist.

The Podocarpaceae family consists of 19 genera, 194 species and 9 varieties and is the second largest gymnosperm family. The species are predominantly distributed in tropical and subtropical montane habitats from Central America, South America, Africa (including Madagascar) and Indochina through Malesia to Australia and Polynesia. Thus, the family shows a strong Gondwanan relationship like the Cunoniaceae and Nothofagaceae. Nearly all Podocarps are characterized by an epimatium covering the seed and a swollen, fleshy receptacle below the seed which is eponymous for this group.

Studies of the last century described numerous new species or segregated taxa to new genera or families using anatomical and morphological characters. However, the Podocarpaceae remain poorly investigated phylogenetically. Weakly supported groups or taxa which had uncertain positions were shown in previous molecular phylogenetic analyses of Podocarpaceae. A comprehensive analysis of the Podocarpaceae on the species level using molecular data, biogeography, anatomy, and morphology was still lacking.

To address this need, this dissertation used sequence analyses of *rbcL*, nrITS1 and *NEEDLY* intron2 of over two thirds (74.7%) of all Podocarpaceae species (183 accessions of 145 taxa) representing all genera except *Parasitaxus* DE LAUB. Several disputed taxa (*Dacrydium pierrei* HICKEL, *Phyllocladus glaucus* hort. ex CARRIÈRE, *Podocarpus decipiens* N. E. GRAY, *Podocarpus forrestii* CRAIB and W. W. SM., *Podocarpus hallii* KIRK, *P. oleifolius* D. DON var. *costaricensis* J. BUCHHOLZ and N. E. GRAY., and *Podocarpus philippinensis* FOXW.) and the genus *Phyllocladus* BESSEY were also included. Furthermore, a comprehensive anatomical and morphological study ensured the accurate identification of the investigated taxa and provided features that support clades within the molecular analyses as well as identification keys. Two reconstruction methods [Bayesian inference and parsimony (TNT 1.1)] were used to detect method-independent monophyletic groups.

The results show three major clades within the Podocarpaceae: the Prumnopytidioid, Dacrydioid, and Podocarpoid clade. The Podocarpoid clade consists of the Polypodiopsis clade (genera *Afrocarpus* C. N. PAGE, *Nageia* GAERTN. and *Retrophyllum* C. N. PAGE) and Eupodocarpus (= *Podocarpus* L'HER. ex PERS.) clade. In total, 20 new prominent groups, including 10 new monophyletic groups within the formerly poorly resolved genus *Podocarpus* L'HER. ex PERS., were discovered. The subgenus *Foliolatus* DE LAUB. consists of the Fijian, Indochinese, Neriifolius, New Caledonian, and the Southern Malesian subclade. The African, Australis I, Australis II, subtropical American and the tropical American subclade were detected within subgenus *Podocarpus* DE LAUB. Anatomical and morphological features support the resolved topology as well as the geographical distribution does. The monotypic *Sundacarpus* C. N. PAGE is placed back within *Prumnopitys* PHIL. to avoid a paraphyletic genus *Prumnopitys*. The Phyllocladaceae family is subsumed into the Podocarpaceae again.

1 Einleitung	1
1.1 Allgemeine Einleitung	1
1.2 Identifikation der Taxa	3
1.3 Phylogenie der Podocarpaceae	6
1.4 Fragestellung	8
2 Material und Methoden	10
2.1 Pflanzenmaterial	10
2.2 Anatomische Techniken	20
2.2.1 Fixierung des Pflanzenmaterials	20
2.2.2 Rehydrierung des Pflanzenmaterials	20
2.2.3 Paraffintechnik	20
2.2.4 Astrablau/Safranin-Färbung	21
2.2.5 Johansen-Färbung	22
2.2.6 Fluoreszenzmikroskopie	23
2.2.7 Rasterelektronenmikroskopie	24
2.3 Molekulare Techniken	24
2.3.1 Extraktion	24
2.3.2 Primer	25
2.3.3 Amplifizierung	25
2.3.4 Sequenzierung	26
2.3.5 Sequenzanalyse	26
2.3.5.1 Alignierung	26
2.3.5.2 Phylogenetische Rekonstruktionen (TNT)	26
2.3.5.3 Phylogenetische Rekonstruktionen (MRBAYES)	27
2.4 Sammlung, Bearbeitung und Darstellung der Daten	27
2.4.1 DELTA-Editor	27
2.4.1.1 Programme zum Konvertieren und Auswerten	28
2.4.1.2 Taxonbeschreibungen	28
2.4.1.3 Dichotome Bestimmungsschlüssel	28

2.4.2 Bildbearbeitung	29
2.4.3 Erstellung der Graphiken	29
3 Ergebnisse	30
3.1 Anatomische/morphologische Analyse einer <i>Dacrydium</i> -Spezies	30
3.2 Phylogenetische Analysen der Podocarpaceae	35
3.3 Anatomische Differentialdiagnose der Podocarpaceae	50
3.4 Segregation von <i>Dacrycarpus imbricatus</i> (BLUME) DE LAUB. var. <i>vitiensis</i> KNOPF	74
4 Diskussion	76
5.1 Anatomische/Morphologische Analysen der Podocarpaceae	76
5.1.1 <i>Dacrydium x suprinii</i> nov. Hybrida	78
5.1.2 Bestimmungsschlüssel	79
5.1.3 Konstanz vs. Variabilität der verwendeten Merkmale	83
5.1.4 Segregation von <i>Dacrycarpus imbricatus</i> (BLUME) DE LAUB. var. <i>vitiensis</i> KNOPF	85
5.2 Molekulare Analysen der Podocarpaceae	86
5.2.1 Phylogenie der Podocarpaceae	86
5.2.2 Phylogenie der Merkmale	99
5.2.3 Migration der Podocarpaceae	104
5 Zusammenfassung	107
5.1 Taxonomie der Podocarpaceae	107
5.2 Phylogenie der Podocarpaceae	108
6 Literaturangaben	111
7 Anhang	1-53
8 Danksagung	54
9 Lebenslauf	55
10 Erklärung	58
11 Abkürzungsverzeichnis	59

Abb. 1: Verbreitung der Podocarpaceae	1
Abb. 2: Weibl. Zapfen von <i>Podocarpus macrophyllus</i> (THUNB.) SWEET var. <i>macrophyllus</i>	3
Abb. 3: Vergleich der Anzahl der rezenten Gattungs-Holotypen und der Anzahl der tatsächlich publizierten Gattungen im historischen Kontext (Diagramm)	3
Abb. 4: Erstbeschreibungen der rezent anerkannten Taxa (Farjon 2001/10) im historischen Kontext (Diagramm)	4
Abb. 5: Vergleich der phylogenetischen Rekonstruktion nach Conran et al. (2000, veränderter Ausschnitt) mit morphologischen und anatomischen Studien	7
Abb. 6: Phylogenetische Rekonstruktion des dacrydioiden Astes nach Conran et al. (2000), veränderter Ausschnitt	7
Abb. 7: Blattquerschnitt von <i>Podocarpus chinensis</i> WALL. ex J. FORBES var. <i>chinensis</i> in Astrablau/Safraninfärbung	22
Abb. 8: Leitbündelbereich eines Blattquerschnittes von <i>Podocarpus teysmannii</i> MIQ. in Johansen-Färbung	22
Abb. 9: Verbreitung von <i>Dacrydium guillauminii</i> J. BUCHHOLZ und <i>D. x suprinii</i> NIMSCH	30
Abb. 10: <i>Dacrydium x suprinii</i> NIMSCH	32
Abb. 11: Vergleich der Anatomie von drei neukaledonischen <i>Dacrydium</i> -Arten	33
Abb. 12: Verteilung der Stomata bei drei neukaledonischen <i>Dacrydium</i> -Arten	34
Abb. 13: Kladogramm der <i>rbcL</i> -Sequenzanalyse	38
Abb. 14: Kladogramm der <i>NEEDLY</i> intron2-Sequenzanalyse	39
Abb. 15: Kladogramm der nrITS1-Sequenzanalyse	40
Abb. 16: Kladogramm der kombinierten Analyse	48
Abb. 17: Verbreitung der monophyletischen Gruppen der kombinierten Analyse	49
Abb. 18: Schematischer Blattquerschnitt einer idealisierten Podocarpaceae	53
Abb. 19: Blattquerschnittszeichnungen der Gattungen der Podocarpaceae	54
Abb. 20: Blattquerschnitte von <i>Acmopyle</i> PILG. (Fluoreszenzmikroskopie)	55
Abb. 21: Blattquerschnitte von <i>Afrocarpus</i> (J. BUCHHOLZ & N.E. GRAY) C. N. PAGE (Fluoreszenzmikroskopie)	56
Abb. 22: Blattquerschnitte von <i>Dacrycarpus</i> (ENDL.) DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopie)	57
Abb. 23: Blattquerschnitte von <i>Dacrydium</i> SOL. ex G. FORST. (Fluoreszenzmikroskopie)	58
Abb. 24: Blattquerschnitte von <i>Falcatifolium</i> DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopie)	59
Abb. 25: Blattquerschnitte von <i>Halocarpus</i> QUINN (Fluoreszenzmikroskopie)	60
Abb. 26: Blattquerschnitte von <i>Lagarostrobos</i> QUINN (Fluoreszenzmikroskopie)	61

Abb. 27: Blattquerschnitte von <i>Lepidothamnus</i> PHIL. (Fluoreszenzmikroskopie)	62
Abb. 28: Blattquerschnitte von <i>Manoao</i> MOLLOY (Fluoreszenzmikroskopie)	63
Abb. 29: Blattquerschnitte von <i>Microcachrys</i> HOOK. (Fluoreszenzmikroskopie)	64
Abb. 30: Blattquerschnitte von <i>Nageia</i> GAERTN. (Fluoreszenzmikroskopie)	65
Abb. 31: Blattquerschnitte von <i>Parasitaxus</i> DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopie)	66
Abb. 32: Blattquerschnitte von <i>Pherosphaera</i> W. ARCHER (Fluoreszenzmikroskopie)	67
Abb. 33: Blattquerschnitte von <i>Phyllocladus</i> BESSEY (Fluoreszenzmikroskopie)	68
Abb. 34: Blattquerschnitte von <i>Podocarpus</i> L'HÉR. (Fluoreszenzmikroskopie)	69
Abb. 35: Blattquerschnitte von <i>Prumnopitys</i> PHIL. (Fluoreszenzmikroskopie)	70
Abb. 36: Blattquerschnitte von <i>Retrophyllum</i> C. N. PAGE (Fluoreszenzmikroskopie)	71
Abb. 37: Blattquerschnitte von <i>Saxegothaea</i> LINDL. (Fluoreszenzmikroskopie)	72
Abb. 38: Blattquerschnitte von <i>Sundacarpus</i> (J. BUCHHOLZ & N.E. GRAY) C. N. PAGE (Fluoreszenzmikroskopie)	73
Abb. 39: Vergleich der Morphologie bei <i>Dacrycarpus imbricatus</i> (BLUME) DE LAUB. var. <i>patulus</i> DE LAUB.	74
Abb. 40: Vergleich der Anatomie bei <i>Dacrycarpus imbricatus</i> (BLUME) DE LAUB. var. <i>patulus</i> DE LAUB.	75
Abb. 41: Detailaufnahme des akzessorischen Transfusionsgewebes	82
Abb. 42: Verschiedene Sklereid-Typen bei <i>Dacrydium</i> SOL. ex G. FORST.	83
Abb. 43: Vergleich der Blattquerschnitte von adulten und juvenilen Pflanzen	84
Abb. 44: Prumnopitydioider Ast (Detail des Kladogramms der kombinierten Analyse)	86
Abb. 45: Dacrydioider Ast (Detail des Kladogramms der kombinierten Analyse)	90
Abb. 46: Polypodiopsis-Ast (Detail des Kladogramms der kombinierten Analyse)	92
Abb. 47: Subgenus <i>Podocarpus</i> -Ast (Detail des Kladogramms der kombinierten Analyse)	94
Abb. 48: Subgenus <i>Foliolatus</i> -Ast (Detail des Kladogramms der kombinierten Analyse)	97
Abb. 49: Exposition bilateral abgeflachter Blätter	102
Abb. 50: Modifizierte Mesophyllzellen bei <i>Prumnopitys</i> -Arten	103
Abb. 51: Bastfasern im Phloem der Blätter bei <i>Podocarpus</i> L'HÉR.	104
Abb. 52: Hypothetische Migrationsrouten von <i>Podocarpus</i> L'HÉR.	106

Tab. 1: Historische und aktuelle Taxonomie der Podocarpaceae im Vergleich	9
Tab. 2: Übersicht der mehrwöchigen Sammlungsreisen	11
Tab. 3: Materialherkunft	11
Tab. 4: Zusammensetzung von FAA	20
Tab. 5: Herstellung der Aerosol OT-Stammlösung	20
Tab. 6: Entwässerung der Proben für Paraffinserienschnitte	21
Tab. 7: Entparaffinierung der Serienschnitte	21
Tab. 8: Astrablau/Safraninfärbung und Differenzierung der Serienschnitte	21
Tab. 9: Modifizierte Vierfachfärbung nach Johansen	23
Tab. 10: Zur Amplifizierung genutzte Primer	25
Tab. 11: Vergleich der Morphologie von drei neukaledonischen <i>Dacrydium</i> -Arten	32
Tab. 12: Auswertung der Ergebnisse der phylogenetischen Analysen	35
Tab. 13: Anatomisch-Morphologische Matrix der kombinierten phylogen. Analyse	45
Tab. 14: Detektierte Monophyla in den phylogenetischen Analysen	47

1 Einleitung

1.1 Allgemeine Einleitung

Die Podocarpaceae (Steineibengewächse) sind mit mindestens 194 Taxa in 18 Gattungen (z.B. FARJON 2001) nach den Pinaceae die zweitgrößte Familie innerhalb der Coniferopsida (Angaben können je nach Autor abweichen). Während bei den Pinaceae mehr als die Hälfte der Arten auf die Gattung *Pinus* L. entfällt, sind die Arten der Podocarpaceae gleichmäßiger über eine größere Zahl von Gattungen verteilt. Die Podocarpaceae haben heute eine überwiegend südhemisphärisch dominierte Verbreitung (DALLIMORE & JACKSON 1966) und zeigen ähnlich starke Anklänge an eine ursprüngliche Gondwana-Verbreitung wie z.B. die Cunoniaceae, Nothofagaceae oder Proteaceae (BAUMANN-BODENHEIM 1956, VAN STEENIS 1971, MORAT et al. 1984). Dies könnte jedoch auch ein sekundärer Effekt der dominierend tropisch-subtropischen Einnischung sein, da dieser Ökosystemtyp heute überwiegend auf der südlichen Hemisphäre vorkommt. Innerhalb der Coniferales weisen die Verbreitungsgebiete der rezenten Podocarpaceae (Abb. 1) jedoch die größte Übereinstimmung mit dem ehem.

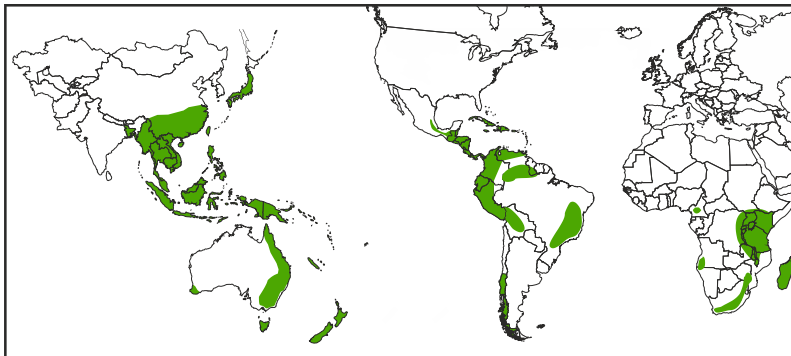


Abb. 1: Verbreitung der Podocarpaceae (verändert nach Krüssmann 1979 und DeLaubenfels 1988).

Gondwana-Kontinent (Ausnahme Indien) auf. Auffällig disjunkte Areale zeigen sowohl *Lepidothamnus* PHIL. als auch *Podocarpus* L'HÉR. *Prumnopitys* PHIL. und *Retrophyllum* C.N. PAGE.

Die Podocarpaceae kennzeichnen als Reliktarten häufig die obere Baumgrenze in den Verbreitungsgebieten (STEIN 1979, BEAMAN & BEAMAN 1998). In Tieflandregenwäldern sind sie dagegen nur selten verbreitet (z.B. *Sundacarpus* C. N. PAGE), bilden dort aber sogenannte Überstände mit ca. 75 m Höhe (DE LAUBENFELS 1988). Als Reliktarten haben sich die Podocarpaceae an verschiedene, nährstoffarme Böden angepasst. Dazu zählen z.B. Torfsümpfe, Kerangas oder ultrabasische Skelettböden. Dabei werden stark exponierte Lagen wie Steilhänge oder Gebirgsgrate bevorzugt. Nur an diesen Standorten scheinen sie den Angiospermen gegenüber konkurrenzfähig zu sein. *Podocarpus polystachyus* R. BR. ex ENDL. wächst dagegen häufig in Mangrovenwäldern mit geringem Gezeiteneinfluss. Podocarpaceae sind jedoch grundsätzlich emergente Bestandteile und nie bestandsbildend wie z.B. die Pinaceae in der borealen Nadelwaldzone.

Eine besondere Anpassung an den Lebensraum zeigt *Retrophyllum minor* (CARRIÈRE) C. N. PAGE in Neukaledonien. Diese Art wächst ausschließlich in bzw. an schnellfließenden Gewässern und auch die Samenausbreitung erfolgt mit dem fließenden Wasser. *Retrophyllum minor* (CARRIÈRE) C. N. PAGE ist damit der einzige Rheophyt der Gymnospermen. Eine weitere Besonderheit unter den neukaledonischen Podocarpaceae ist *Parasitaxus ustus* (VIEILL.) DE LAUB. (KOEPEKE et al. 1981), eine parasitierende Gymnosperme, welche auf *Falcatifolium taxoides* (BRONGN. & GRIS.) DE LAUB., ebenfalls eine Podocarpaceae, vorkommt.

Die Vielfalt der o.g. verschiedenen ökologischen Nischen wird innerhalb der Podocarpaceae durch die Diversität der Morphologie wiedergespiegelt. Die meist diözischen Steineibengewächse sind überwiegend aufrechte Bäume oder Sträucher, selten kriechend. Die Höhe variiert zwischen 5 cm (*Lepidothamnus laxifolius* (HOOK. f.) QUINN) und 76 m (*Sundacarpus amarus* (Blume) C. N. PAGE). Die Äste am Hauptstamm stehen meist annähernd wirtelig, während die Seitenzweige wechselständig bzw. seltener auch gegenständig angeordnet sind. Außerhalb der Wachstumsphase schließen die Zweige mit runden bis pyramidalen, teils stark elongierten Knospen ab, welche von verschiedenen gestalteten, äußeren und inneren Knospenschuppen gebildet werden. Die Blätter sind entweder schuppen-, nadel- oder laubblattartig flächig und ebenfalls spiralig angeordnet. Eine Ausnahme ist die annähernd dekussierte Beblätterung bei den Gattungen *Afrocarpus* C. N. PAGE, *Nageia* GAERTN. und *Retrophyllum* C. N. PAGE. Die Blätter der Gattung *Nageia* GAERTN. weichen außerdem durch die zahlreichen Blattnerve von den normalerweise einnervigen Blättern der Podocarpaceae ab. Die morphologische Diversität der generativen Strukturen ist gegenüber den vegetativen Strukturen wesentlich geringer. Männliche Zapfen inserieren stets axillär. Sie sind kätzchenartig, solitär oder zu mehreren zusammengefasst, gestielt oder ungestielt. Jeder Sporangiochor trägt an der abaxialen Seite zwei Sporangien. Der Pollen ist gattungsspezifisch ohne, mit zwei oder drei Luftsäcken versehen. Die Morphogenese der männlichen Zapfen ist bisher noch nicht näher untersucht worden. Für die weiblichen Zapfen (Abb. 2) einiger Gattungen gibt es Untersuchungen von RESTEMEYER (2000). Es zeigte sich, dass es in der Morphogenese Unterschiede gibt, die zwar in einem phylogenetischen Kontext stehen, aber aufgrund der stark reduzierten Strukturen nur bedingt zur Differenzierung der Arten geeignet sind. Meist ist der weibliche Zapfen auf eine fertile und zwei bis drei sterile Zapfenschuppen reduziert. Die fertile Zapfenschuppe seitlich am distalen Zapfenende bildet ein Epimatium, welches wiederum eine meist einzelne, invertierte Samenanlage trägt. Eine Ausnahme bildet hier *Pherosphaera* W. ARCHER mit aufrechten Samenanlagen ohne Epimatium.



Abb. 2: Weiblicher Zapfen von *Podocarpus macrophyllus* (THUNB.) SWEET var. *macrophyllus*. Rezeptakel (rot), Epimatium (grün).

Die Samen werden zum Zeitpunkt der Reife von fleischigen bis lederigen Epimatien umhüllt. Aus den basalen sterilen Zapfenschuppen bildet sich während der Morphogenese das Rezeptakulum. Dieses ist meist weichfleischig und farbig, da es der Ausbreitung durch Vögel, Fledermäuse und andere Kleinsäuger wie z.B. Affen dient. Im malesischen und pazifischen Raum dienen die reifen Rezeptakula als „Früchte“ auch der menschlichen Ernährung. Die Samen haben eine teilweise nicht unerhebliche Dormanz von bis zu zwei Jahren, welche die forstliche Nutzung der Podocarpaceae erschweren.

1.2 Identifikation der Taxa

Die Biodiversität der Podocarpaceae mit ca. 200 Taxa einerseits und die „Armut“ an generativen, differentialdiagnostischen Merkmalen andererseits hat in der Vergangenheit immer wieder zu Verunsicherungen bzw. umfangreichen Veränderungen in der Systematik (Abb. 3; Tab. 1) der Familie geführt. Dies zeigt die hohe Anzahl der 575 Synonyme, d.h. nur 25,5% aller publizierten Artnamen sind derzeit anerkannt (FARJON 2001).

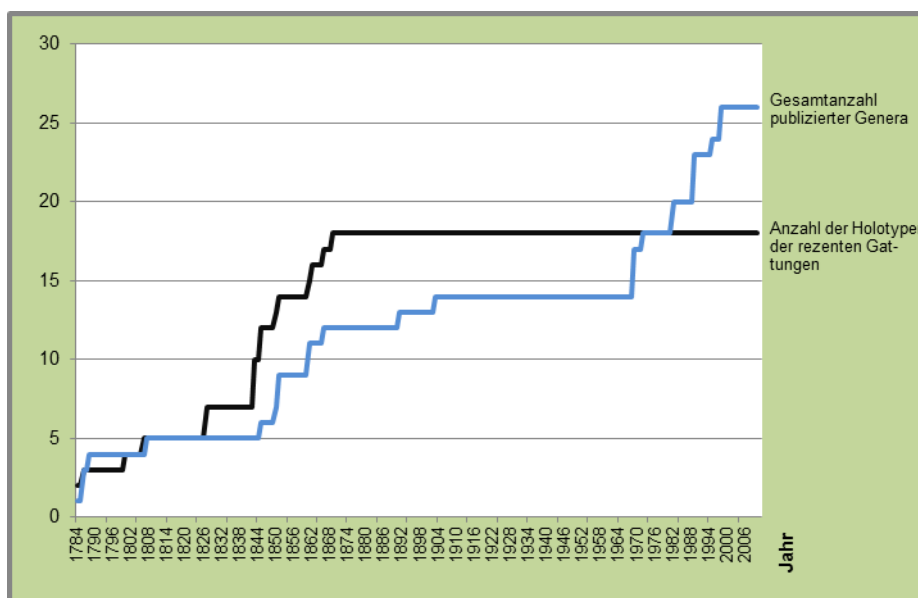


Abb. 3: Vergleich der Anzahl der rezenten Gattungs-Holotypen (schwarz) und der Anzahl der insgesamt publizierten Gattungen (blau) im historischen Kontext.

Seit 1784 die erste Podocarpaceae (*Taxus macrophylla* THUNB. = *Podocarpus macrophyllus* (THUNB.) SWEET var. *macrophyllus*) entdeckt wurde, sind kontinuierlich zusätzliche Taxa beschrieben worden (Abb. 4). Der Anstieg der Taxon-Anzahl lässt sich durch verschiedene Faktoren bzw. Ereignisse erklären. So führten im Zuge der verstärkten Mobilität der Menschheit die Entdeckungsreisen von BLUME (1827), HOOKER (1843-45) und BRONGNIART & GRISEBACH (1866/69) zu zahlreichen Neufunden, während die taxonomischen Arbeiten von ENDLICHER (1847), CARRIÈRE (1867) und PILGER (1903/26) eher die Segregation vorhandener Sammlungsbestände in zusätzliche Taxa auf makromorphologischer Basis zur Folge hatten. Durch vermehrte Nutzung anatomischer Merkmale (insb. der Blattanatomie) kam es zur weiteren Aufspaltung der bisherigen Taxa (WASSCHER 1941, BUCHHOLZ & GRAY 1948, GRAY & BUCHHOLZ 1948/51, GRAY 1953-62). Annähernd 40 Neufunde wurden von den Südamerika- und Indo-Pazifik-Expeditionen von DAVID DE LAUBENFELS (1969-88) beschrieben, waren aber bisher nie Bestandteil alpha-taxonomischer Untersuchungen. Aktuelle Analysen basierend auf einer Kombination von Anatomie, Vergleich der Ultrastrukturen und molekularen Untersuchungen führten zu weiteren Neubeschreibungen und Segregationen (z.B. KNOPF et al. 2007).

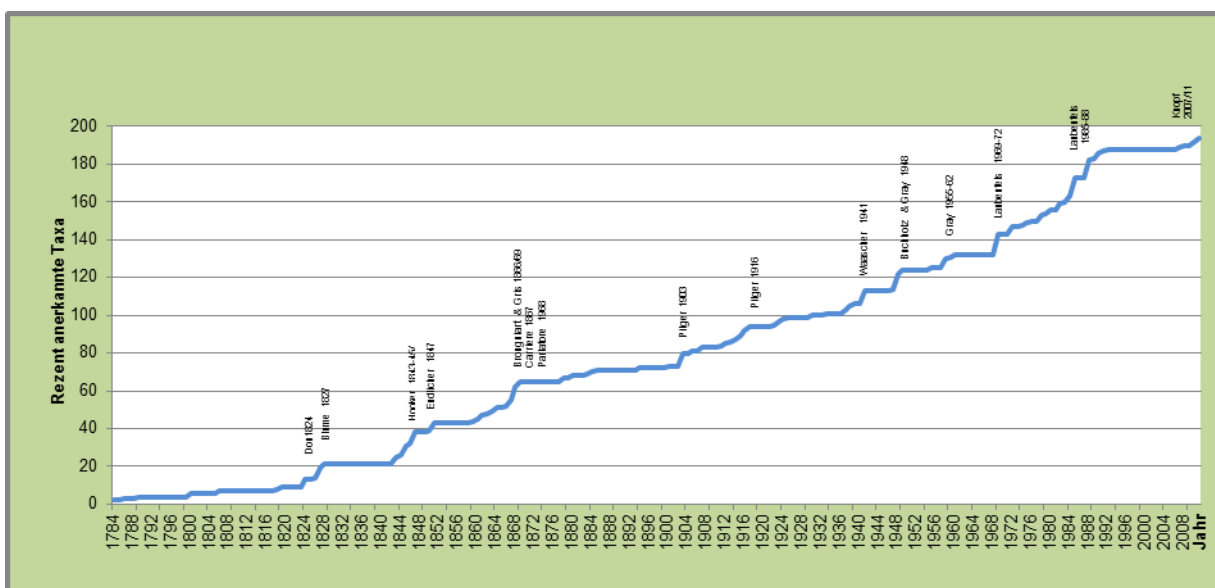


Abb. 4: Erstbeschreibung der rezent anerkannten Taxa (FARJON 2001/10) im historischen Kontext.

Eine wesentliche Voraussetzung für eine Rekonstruktion der Phylogenie der Podocarpaceae ist eine zuverlässige weltweite monographische Bearbeitung der Familie. Bisher liegen dazu nur regionale Floren vor (DE LAUBENFELS 1972, ROYEN 1979, ALLEN 1982) oder Floren, die aufgrund ihres Alters nur einen Teil der heute bekannten Arten umfassen (SEEMANN 1868). Teilweise werden in Floren außerdem geographische Angaben zur Identifikation und Diagnose der Taxa verwendet.

Dies schließt eine zuverlässige Identifikation von Sammlungsbeständen in Botanischen Gärten und damit auch die Verwendung dieses Materials in der Forschung weitgehend aus, da es keinen Anlass gibt, den oft über lange Zeiträume tradierten Herkunftsangaben größeres Vertrauen entgegenzubringen als den Bestimmungen selbst.

Gerade bei großwüchsigen Gehölzen bestehen die nomenklatorischen Typen nicht selten nur aus vegetativem Material, so dass wichtige Merkmale für die systematische Eingliederung oft immer noch nicht bekannt sind. Wo sie später bekannt wurden, haben sie oft zur Segregation neuer Gattungen (BOBROV & MELIKJAN 1998, PAGE 1989, QUINN 1970/82) oder zur Aufstellung neuer Familien (FU 1991) geführt. Die Gesichtspunkte einer modernen phylogenetischen Systematik wurden dabei vielfach noch nicht beachtet, da viele dieser Arbeiten in die Zeit und Tradition einer typologisch arbeitenden Klassifikation fallen (BUCHHOLZ & GRAY 1948, GRAY & BUCHHOLZ 1948/51, GRAY 1953-62, DE LAUBENFELS 1969/85). Häufig wurden zur Diagnose so unzuverlässige Merkmale wie die Blattgröße verwendet (DE LAUBENFELS 1985/88), da andere nicht zur Verfügung standen.

Verglichen mit anderen Familien der Coniferopsida (z.B. MARTINEZ 1963 (Pinaceae), SCHULZ et al. 2005 (Cupressaceae)) sind die Podocarpaceae nur unzureichend bearbeitet. Das liegt unter anderem daran, dass in keinem Areal ein größerer Teil der Familie autochthon vorkommt (VIDAKOVIC 1991). In Ex situ-Sammlungen ist die Familie schlecht repräsentiert, da viele Arten in den Botanischen Gärten der gemäßigten Breiten nur in Gewächshäusern kultiviert werden können. Dort können sie aber nur in Ausnahmefällen die Größe reproduktionsfähiger Individuen erreichen. Ferner ist die Anzahl der oftmals genutzten generativen Merkmale (SCHULZ et al. 2005) bei den Podocarpaceae eher gering. Dies liegt an der Uniformität der weiblichen Zapfen, der Diözie und der jahreszeitlich eingeschränkten Verfügbarkeit dieser Zapfen.

Annähernd 30% der rezenten Podocarpaceae waren bisher noch nie Gegenstand einer eingehenden Untersuchung. Die Rahmenbedingungen für eine Bearbeitung der Podocarpaceae (18 Genera, 194 Taxa) sind damit bisher eher schwierig. Eine eindeutige Identifizierung der Arten umfangreicher Gattungen wie z.B. *Podocarpus* L'HER. (ca. 104 Taxa), *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. (20 Taxa) und *Dacrycarpus* DE LAUB. (9 Taxa) ist bisher nicht möglich. Im Rahmen dieser Dissertation soll dies erstmals anhand einer umfassenden Analyse der blattanatomischen Merkmale erreicht werden.

1.3 Phylogenie der Podocarpaceae

Soweit Angaben zur Systematik innerhalb der Podocarpaceae vorliegen, müssen sie im Wesentlichen als reine Formbeziehungen oder Klassifikationen angesehen werden. Über die Selektionswege, die zur Differenzierung in die teilweise verschieden gebauten Zapfenstrukturen geführt haben, ist praktisch nichts bekannt. Es herrscht heute zwar weitgehend Übereinstimmung dahingehend, dass die als Phyllocladaceae von den Podocarpaceae abgetrennten Arten wirklich ein Monophylum darstellen, dagegen ist über deren Affiliation eher die Unklarheit gewachsen (KENG 1973-78, TOMLINSON 1989a/b, PAGE 1990a, BOBROV & MELIKYAN 1999). Wegen des Alters der Taxa (TAYLOR & TAYLOR 1993, HILL 1994) und ihrer relativen Isoliertheit ist die Gefahr von „long branch“-Effekten hier besonders groß. Dieser Mangel kann derzeit nicht befriedigend durch die Einbeziehung von fossilem Material eliminiert werden, da die Interpretation der fossilen Fragmente zu stark von einem schlüssigen Verständnis der Zusammenhänge rezenter Arten abhängt. Es scheint geradezu, dass sich bei der Bewertung von Fossilien inzwischen überholte morphologische Konzepte hartnäckig halten. Da diese oft implizit in einer nicht immer transparenten Terminologie verborgen sind, ist dies jedoch schwer zu erfassen.

Mit Beginn der Vorarbeiten erfolgte eine eingehende Literaturrecherche zahlreicher Erstbeschreibungen, Floren und Studien. Die Widersprüche zwischen molekularen und morphologischen Analysen wurden dabei mit fortlaufenden Untersuchungen stetig größer. In Abb. 5 sind die Ergebnisse je einer molekularen (I), makromorphologischen (II) und anatomischen (III) Studie dargestellt. Die Phylogenie der Taxa wird dabei weder durch morphologische noch durch biogeographische Daten gestützt. Die aufgeführten anatomisch-/morphologischen Arbeiten sind damals jedoch nicht unter dem Aspekt der phylogenetischen Systematik gemacht worden. Lediglich die anatomischen Daten scheinen in Ansätzen kongruent zur gezeigten molekularbasierenden Rekonstruktion der Phylogenie.

Widersprüche zwischen molekularen und morphologischen Studien (QUINN 1982, KELCH 1997/98) sind nicht nur innerhalb der Gattungen, sondern auch oberhalb der Gattungsebene zu finden. Morphologisch und morphogenetisch klar differenzierte Gattungen wie z.B. *Falcatifolium* DE LAUB. sind nach genetischen Analysen mit *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. paraphyletisch (Abb. 6). Die Nutzung des Markers *rbcL* allein scheint für einige Gattungen nicht geeignet. Für eine höhere Auflösung der Phylogenie werden Kombinationen mit anderen Markern unter Einbeziehung morphologischen Daten benötigt.

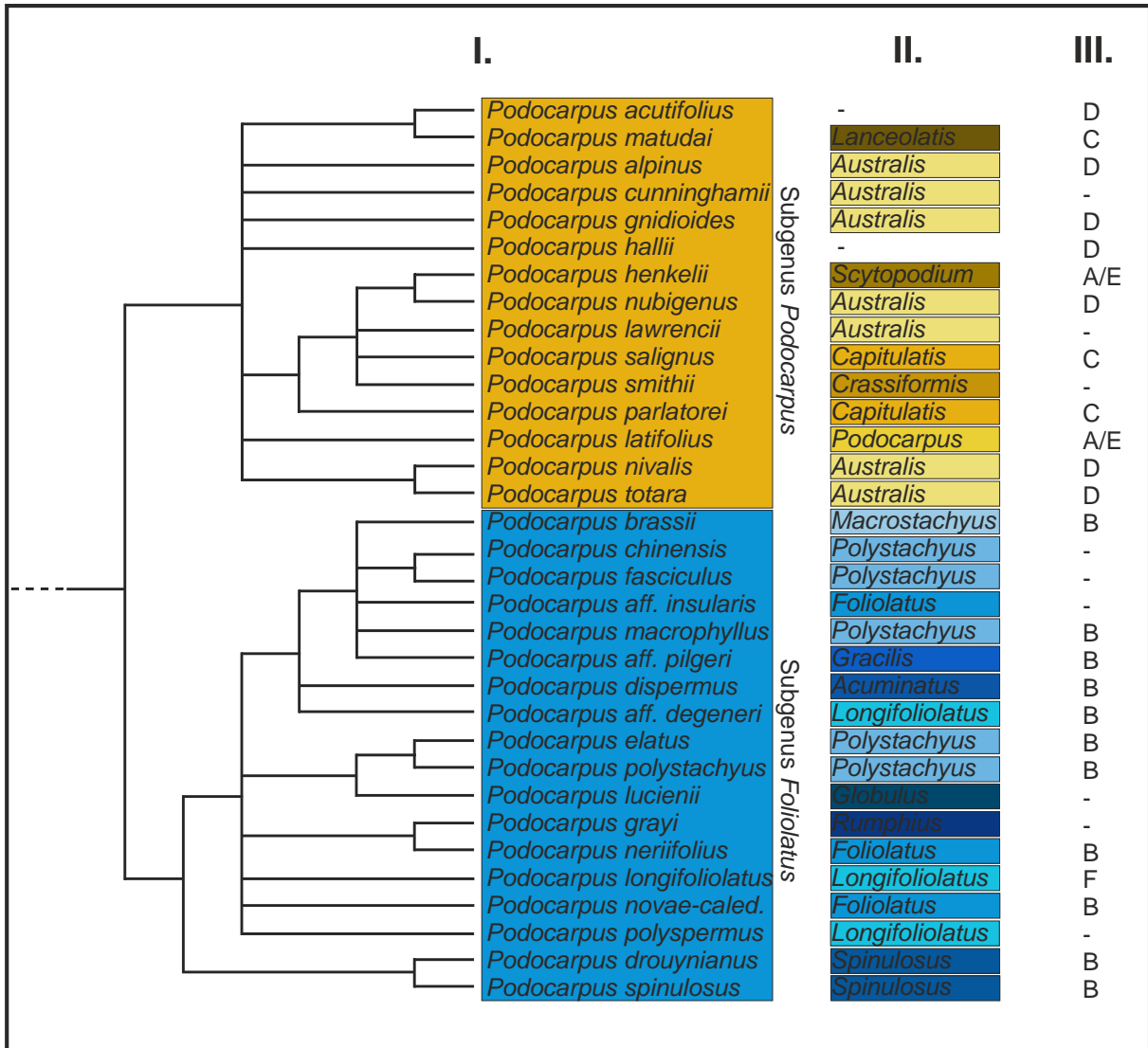


Abb. 5: I. Kladogramm nach Conran et al. (2000), veränderter Ausschnitt, rbcL-Analyse mit 76 Taxa, II. Podocarpus-Sektionen (de Laubenfels 1985) basierend auf makromorphologischen Merkmalen III. Eupodocarpus-Subsektionen nach anatom. Merkmalen (Buchholz & Gray 1948/51, 1953-62). A/E = afrikanische Taxa, B = asiatische Taxa, C = amerikanische Taxa, D/F = pazifische Taxa; - = Taxon wurde nicht in die Untersuchung einbezogen.

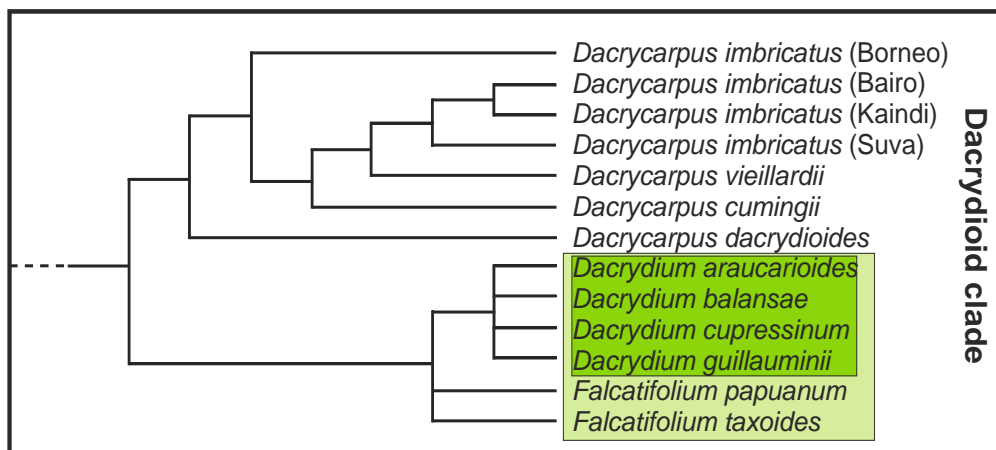


Abb. 6: Kladogramm nach CONRAN et al. (2000), veränderter Ausschnitt. Falcatifolium DE LAUB. ist nach dieser Analyse paraphyletisch, Dacrydium SOL. ex G. FORST wird nicht aufgelöst.

Ferner wird aus Abb. 6 das Problem der Nutzung unsicher identifizierter Proben ersichtlich. Diese taxonomische Unsicherheit spiegelt sich auch in den bisherigen phylogenetischen Untersuchungen von KELCH (1997/98) und CONRAN et al. (2000) wieder. Von *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. sind z.B. derzeit 4 rezente Varietäten im malaiisch/ozeanischen Raum anerkannt, welche im sterilen Zustand nur schwer zu unterscheiden sind. Das von CONRAN et al. (2000) genutzte Material aus Borneo ist nur geographisch identifiziert. Nach taxonomischer Auffassung kann es sich aber um zwei dieser Varietäten oder sogar um *Dacrycarpus kinabaluensis* (WASSCHER) DE LAUB. handeln. Eine Beurteilung der Phylogenie ist in diesem Fall kaum möglich. Die im Rahmen dieser Dissertation geplanten umfangreichen, anatomischen Analysen sind somit als Basis für die phylogenetischen Systematik der Podocarpaceae zwingend erforderlich.

1.4 Fragestellung

Angesichts der Tatsache, dass die Podocarpaceae eine ganze Reihe von wichtigen Holzlieferanten umfassen, dass sie aufgrund ihres Alters wichtige Anhaltspunkte für die Evolution der Gymnospermen (insbesondere der Koniferen) liefern könnten und angesichts des Umstandes, dass einige Arten unter unseren klimatischen Verhältnissen durchaus als Zier- oder sogar Nutzgehölze interessant sein könnten, erscheint eine neuerliche monographische Bearbeitung der Familie dringend erforderlich. Eine Aneinanderreihung von Gebietsmonographien kann aber keine befriedigende Lösung sein, da die üblichen Bearbeitungsgebiete eher historisch politisch als geobotanisch bedingt sind. Eine globale taxonomische Monographie sollte darum die Basis für eine systematische und phylogenetische Revision der Podocarpaceae bilden. Daraus ergeben sich die folgenden Zielsetzungen der vorliegenden Dissertation:

- die monographische Bearbeitung und Revision der Podocarpaceae basierend auf blattanatomischen Analysen (32% der Taxa der rezenten Podocarpaceae sind bisher nicht untersucht worden).
- die Erstellung sowohl konventionell dichotomer als auch interaktiver Multiaccess-Schlüssel (DELTA) auf der Basis blattanatomischer Merkmale.
- die Nutzung sicher identifizierten Materials für molekulare Analysen.
- die Rekonstruktion einer Phylogenie anhand eigener molekularer Daten vor dem Hintergrund anatomischer Analysen sowie morphologischen und biogeographischen Aspekten.

Tab. 1: Historische und aktuelle Taxonomie der Podocarpaceae einschließlich *Phyllocladus BESSEY*. - = Gruppe war nicht Bestandteil der Untersuchungen.

Endlicher 1847	Pilger 1926	Florin 1931	Buchholz & Gray 1948, Gray & Buchholz 1951, Gray 1953-58	de Laubentfels 1969	de Laubentfels 1988	Quinn 1982	Page 1989	Molloy 1995	Farjon 2001	Akt. Taxonomie der vorliegenden Dissertation (Knopf 2011)
Podocarpus, section Eupodocarpus	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus Eupodocarpus	Podocarpus, subgenus Eupodocarpus	Podocarpus, subgenus Eupodocarpus	Podocarpus L. Héris. ex Pels.	Podocarpus L. Héris. ex Pels.	-	-	-	Podocarpus L. Héris. ex Pels.	Podocarpus L. Héris. ex Pels.
Podocarpus, section Stachycarpus	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus Stachycarpus, section B	-	Podocarpus, subgenus Stachycarpus, section Afrocarpus	Decussocarpus de Laub.	-	-	Afrocarpus (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page [1989]	-	Afrocarpus (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page	Afrocarpus (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page
Podocarpus, section Nagelia	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Nagelia	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Nagelia	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Nagelia	Decussocarpus de Laub.	Nagelia, section Nagelia	-	Nagelia Gaertn.	-	Nagelia Gaertn.	Nagelia Gaertn.
-	-	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Polypodopsis	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Polypodopsis	Decussocarpus de Laub.	Nagelia, section Polypodopsis	-	Retrophylum C. N. Page [1989]	-	Retrophylum C. N. Page	Retrophylum C. N. Page
Podocarpus, section Dacrycarpus	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Dacrycarpus	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Dacrycarpus	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Dacrycarpus	Dacrycarpus (Endl.) de Laub. [1969]	Dacrycarpus (Endl.) de Laub.	-	-	-	Dacrycarpus (Endl.) de Laub.	Dacrycarpus (Endl.) de Laub.
-	subfamily Podocarpoideae, Saxegothaea	subfamily Podocarpoideae, Saxegothaea	-	Saxegothaea Lindl.	-	-	-	-	Saxegothaea Lindl.	Saxegothaea Lindl.
Microcaryus Hook. f.	subfamily Podocarpoideae, Microcaryus	subfamily Podocarpoideae, Microcaryus	-	Microcaryus Hook. f.	-	-	-	-	Microcaryus Hook. f.	Microcaryus Hook. f.
-	subfamily Pterosphaeroideae, Pterosphaera	-	subfamily Pterosphaeroideae, Pterosphaera	Microcaryus J. Garden & L. A. S. Johnson	-	-	-	-	Microcaryus J. Garden & L. A. S. Johnson	Pterosphaera W. Archer
-	subfamily Podocarpoideae, Acropyle	subfamily Podocarpoideae, Acropyle	subfamily Podocarpoideae, Acropyle	Acropyle Pilg.	-	-	-	-	Acropyle Pilg.	Acropyle Pilg.
-	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group A	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group A	Falcatifolium de Laub. [1969]	Falcatifolium de Laub.	-	-	-	Falcatifolium de Laub.	Falcatifolium de Laub.
Dacrydium Sol. ex G. Forst	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group B	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group B	Dacrydium Sol. ex G. Forst	Dacrydium Sol. ex G. Forst	-	-	-	Dacrydium Sol. ex G. Forst	Dacrydium Sol. ex G. Forst
-	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group C	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group C	Dacrydium Sol. ex G. Forst	-	-	-	-	Halocarpus Quinn	Halocarpus Quinn
-	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group C	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group C	Dacrydium Sol. ex G. Forst	-	-	-	-	Lepidothamnus Phil.	Lepidothamnus Phil.
Dacrydium Sol. ex G. Forst	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group C	subfamily Podocarpoideae, Dacrydium group C	Dacrydium Sol. ex G. Forst	-	-	-	-	Lagarostrobos Quinn	Lagarostrobos Quinn
Podocarpus, section Stachycarpus	Podocarpus, subgenus Stachycarpus, section A	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus Stachycarpus, section A	Podocarpus, subgenus Stachycarpus	Prumnopsis Phil.	-	-	-	-	Prumnopsis Phil.	Prumnopsis Phil.
-	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus Stachycarpus, section A	-	Podocarpus, subgenus Stachycarpus	Prumnopsis Phil.	Prumnopsis, section Sundacarpus	-	Sundacarpus (Blume) C. N. Page [1989]	-	Sundacarpus (Blume) C. N. Page	Prumnopsis Phil.
-	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Microcarpus	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Microcarpus	Podocarpus, subgenus Protopodocarpus, section Microcarpus	Podocarpus, section Microcarpus	-	-	-	-	Parastaxus de Laub.	-
Taxaceae, Phyllocladus Rich. ex Mirb.	Podocarpaceae, subfamily Phyllocladoideae, Phyllocladus Rich. ex Mirb.	Podocarpaceae, subfamily Phyllocladoideae, Phyllocladus Rich. ex Mirb.	Podocarpaceae, subfamily Phyllocladoideae, Phyllocladus Rich. ex Mirb.	Podocarpaceae, Phyllocladus Rich. ex Mirb.	Podocarpaceae, Phyllocladus Rich. ex Mirb.	-	-	-	Phyllocladaceae Phyllocladus Rich. ex Mirb.	Podocarpaceae Phyllocladus Rich. ex Mirb.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Ein zentrales Problem bei der Umsetzung dieser Dissertation stellte die geringe Verfügbarkeit von geeignetem Pflanzenmaterial dar. Während für die anatomischen und teilweise auch für die morphologischen Untersuchungen zumindest im europäischen Ausland (z.B. Herbarium Royal Botanical Garden Edinburgh, Herbarium des Palmengartens Frankfurt, Herbarium Kew Gardens, Nationaal Herbarium Leiden) ausreichend Material zur Verfügung stand, fehlten die Ressourcen für Analysen frischen Materials. Dies beruht in erster Linie darauf, dass die meisten Podocarpaceae baumförmig wachsen und als Pflanzen der Tropen oder Subtropen im Winter in Gewächshäusern kultiviert werden müssen. Aufgrund ihrer Zweihäusigkeit müssen für Untersuchungen an den Zapfen und/oder die Gewinnung von Saatgut mehrere Pflanzen kultiviert werden. Dies erklärt, weshalb in den Botanischen Gärten der nordhemisphärischen Zentren für Biodiversitätsforschung die Familie der Steineibengewächse nur mit sehr wenigen Taxa in den Ex situ-Kollektionen vertreten ist. Die Sammlungen beschränken sich meist auf die winterharten Kriechsträucher der Gattung *Podocarpus* L'HER. aus Neuseeland und Tasmanien.

Für die angestrebten phylogenetischen Analysen war eine möglichst artenreiche Ex situ-Kollektion jedoch eine Grundvoraussetzung. Während das Amplifizieren des Markers *rbcL* auch mit aus Herbarbelegen extrahierter DNA gelang, waren mit derselben DNA keine Amplifizierungen der Marker nrITS1 und *NEEDLY* intron2 möglich. Dies gelang nur unter Nutzung von auf Silicagel getrockneten Frischmaterials. Darum wurden zuerst alle in Botanischen Gärten und Privatsammlungen Deutschlands verfügbaren Taxa gesammelt und untersucht. Während der Aufenthalte in den o.g. europäischen Herbarien wurden auch die Ex situ-Kollektionen der dortigen Botanischen Gärten beprobt. Anschließend erfolgte die Erweiterung der Forschungssammlung durch mehrwöchige Expeditionen zu verschiedenen Naturstandorten (Tab. 2). Eine Gesamtübersicht der 592 Akzessionen von 193 Taxa, welche anatomisch/morphologisch und teilweise auch molekulargenetisch untersucht wurden, zeigt Tab. 3. Zum Verständnis und zur Abgrenzung der benutzten Merkmale wurden auch zahlreiche Proben von Araucariaceae und Taxaceae gesammelt und analysiert (Tab. 1, Anhang Seite 53). Für die phylogenetischen Analysen der Podocarpaceae dienten Vertreter der Kaurifichten (*Agathis* SALISB., Araucariaceae) als Außengruppe.

Tab. 2: Übersicht über die mehrwöchigen Sammlungsreisen.

Zeitraum	Sammlungsgebiet
Dez. 2006 bis Jan. 2007	Brasilien (Mato Grosso, Minas Gerais)
Sept. bis Okt. 2007	USA (diverse Botanische Gärten in Georgia, Kalifornien, etc.)
Mai bis Juni 2008	Philippinen (Mt. Sibaliw, Panay)
Jan. bis Feb. 2009	USA (diverse Botanische Gärten in Florida, New York)
März bis April 2009	Fidschi (Viti Levu, Ovalau, Vanua Levu, Taveuni)
Juli bis Aug. 2009	Malaiische Halbinsel, Borneo (Mt. Kinabalu, Sabah)
Aug. bis Sept. 2010	Singapur, Indonesien (Java: Bogor, Chibodas)
ab Juli 2011 (geplant)	Australien (Victoria und Queensland), Neukaledonien

Tab. 3: Materialherkunft. Aufgeführt sind Taxon, Familie, Herkunft und Art des Materials, der zugehörige Herbariencode und die eigene Sammlungsnummer. (BG = Botanischer Garten, DJLH = Privatherbarium David John deLaubenfels, H = Herbariummaterial, KGH = Kew Gardens Herbarium, L = Lebendmaterial, Mt. = Mount, NHL = Nationaal Herbarium Leiden, PAK = Patrick Knopf, RBGE = Royal Botanical Garden Edinburgh, SHNY = Steere Herbarium New York, var. = Varietät, wc = wild collected, ** = Holotype, * = Isotype).

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Phyllocladus asplenifolius</i>	Phyllocladaceae	PAK	L		P741
<i>Phyllocladus toatoa</i>	Phyllocladaceae	BG Bonn 24265-7-2003	L		P1003
<i>Phyllocladus trichomanoides</i>	Phyllocladaceae	PAK	L		P742
<i>Phyllocladus trichomanoides</i> var. <i>alpinus</i>	Phyllocladaceae	PAK	L		P743
<i>Acmopyle pancheri</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P061
<i>Acmopyle pancheri</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P062
<i>Acmopyle pancheri</i>	Podocarpaceae	University of California, BG Santa Cruz	L		P063
<i>Acmopyle sahniana</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P064
<i>Acmopyle sahniana</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P065
<i>Acmopyle sahniana</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Fiji)	L		P066
<i>Afrocarpus dawei</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein (as. <i>Podocarpus imbricatus</i>)	L		P067
<i>Afrocarpus falcatulus</i>	Podocarpaceae	BG Münster	L		P070
<i>Afrocarpus falcatulus</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P071
<i>Afrocarpus falcatulus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: South Africa)	L		P072
<i>Afrocarpus gracillior</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: South Africa)	L		P076
<i>Afrocarpus gracillior</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: South Africa)	L		P077
<i>Afrocarpus gracillior</i>	Podocarpaceae	Palmengarten Frankfurt	L		P078
<i>Afrocarpus mannii</i>	Podocarpaceae	Belgium National BG	L		P079
<i>Afrocarpus mannii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P081
<i>Afrocarpus usambarensis</i>	Podocarpaceae	Montgomery Botanical Center	L		P082
<i>Afrocarpus usambarensis</i>	Podocarpaceae	S. ISHIKAWA 8226	H	NHL	P083
<i>Dacrycarpus cinctus</i>	Podocarpaceae	van BALGOOY 3248	H	NHL	P084
<i>Dacrycarpus cinctus</i>	Podocarpaceae	Boschproefstation bb 13632	H	NHL	P085
<i>Dacrycarpus cinctus</i>	Podocarpaceae	BRASS 10447	H	NHL	P086
<i>Dacrycarpus compactus</i>	Podocarpaceae	HOOGLAND & PULLEN 5650	H	NHL	P087
<i>Dacrycarpus compactus</i>	Podocarpaceae	STEVENS 54573	H	NHL	P088
<i>Dacrycarpus compactus</i>	Podocarpaceae	BRASS 9291	H	NHL	P089
<i>Dacrycarpus compactus</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (wc: PNG)	L		P915
<i>Dacrycarpus cumingii</i>	Podocarpaceae	JACOBS 5017	H	NHL	P090
<i>Dacrycarpus cumingii</i>	Podocarpaceae	EDANO 21935	H	NHL	P091
<i>Dacrycarpus cumingii</i>	Podocarpaceae	EDANO 21944	H	NHL	P092
<i>Dacrycarpus dacrydioides</i>	Podocarpaceae	PAK (seedlings from Atlanta Botanical Garden)	L		P093
<i>Dacrycarpus dacrydioides</i>	Podocarpaceae	PAK (seedlings from Atlanta Botanical Garden)	L		P094
<i>Dacrycarpus dacrydioides</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P095
<i>Dacrycarpus expansus</i>	Podocarpaceae	HOOGLAND & SCHODDE 7463**	H	NHL	P096
<i>Dacrycarpus expansus</i>	Podocarpaceae	VANDENBERG 39953	H	NHL	P097
<i>Dacrycarpus expansus</i>	Podocarpaceae	VINK 17500	H	NHL	P098
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>curvulus</i>	Podocarpaceae	WILDE & WILDE-DUFJIES 16385	H	NHL	P099
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>curvulus</i>	Podocarpaceae	WILDE & WILDE-DUFJIES 16914	H	NHL	P100
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>curvulus</i>	Podocarpaceae	WILDE & WILDE-DUFJIES 15185	H	NHL	P101
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>imbricatus</i>	Podocarpaceae	Belgium National BG	L		P102
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>imbricatus</i>	Podocarpaceae	BLUME 4	H	NHL	P103
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>imbricatus</i>	Podocarpaceae	JUNGHUHN 4	H	NHL	P104
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Ulu Kali, Malesia)	L		P908
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P909
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P910

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P911
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Viti Levu, Fiji)	L		P105
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (wc: PNG)	L		P106
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	DAMON cc215	L		P773
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	Podocarpaceae	POILANE 10293	H	NHL	P107
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>robustus</i>	Podocarpaceae	STERLY 80-71	H	NHL	P108
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>robustus</i>	Podocarpaceae	FALLEN 486	H	NHL	P109
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>robustus</i>	Podocarpaceae	WADE 7686	H	NHL	P110
<i>Dacrycarpus kinabaluensis</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (= <i>D. imbricatus</i> var. <i>patulus</i>)	L		P111
<i>Dacrycarpus kinabaluensis</i>	Podocarpaceae	BEAMAN 8305	H	NHL	P112
<i>Dacrycarpus kinabaluensis</i>	Podocarpaceae	CHEW & CORNER 5887	H	NHL	P113
<i>Dacrycarpus kinabaluensis</i>	Podocarpaceae	PAK (Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P913
<i>Dacrycarpus kinabaluensis</i>	Podocarpaceae	PAK (Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P914
<i>Dacrycarpus steupii</i>	Podocarpaceae	STEVENS & VELDKAMP54337	H	NHL	P114
<i>Dacrycarpus steupii</i>	Podocarpaceae	PAYMANS 963	H	NHL	P115
<i>Dacrycarpus steupii</i>	Podocarpaceae	EYMA 5101	H	NHL	P116
<i>Dacrycarpus vieillardii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P117
<i>Dacrycarpus vieillardii</i>	Podocarpaceae	McKEE 2567	H	NHL	P118
<i>Dacrycarpus vieillardii</i>	Podocarpaceae	GUILLAUM; BAUMANN-BODENHEIM	H	NHL	P119
<i>Dacrydium araucarioides</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P120
<i>Dacrydium araucarioides</i>	Podocarpaceae	SCHLECHTER 15176	H	NHL	P121
<i>Dacrydium araucarioides</i>	Podocarpaceae	McKEE 2653	H	NHL	P122
<i>Dacrydium balansae</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (wc: New Caledonia)	L		P123
<i>Dacrydium balansae</i>	Podocarpaceae	Gondwana Nursery (D. Deutsch)	L		P124
<i>Dacrydium balansae</i>	Podocarpaceae	GUILLAUM, CHEVALIER & HÜRLIMANN 1445	H	NHL	P125
<i>Dacrydium beccarii</i>	Podocarpaceae	RBGE (1982....)	L		P126
<i>Dacrydium beccarii</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P602	H	NHL	P127
<i>Dacrydium beccarii</i>	Podocarpaceae	BRASS 25660	H	NHL	P128
<i>Dacrydium beccarii</i>	Podocarpaceae	PAK (Forest Research Institute, Malesia)	L		P902
<i>Dacrydium comosum</i>	Podocarpaceae	CORNER 33222*	H	NHL	P129
<i>Dacrydium comosum</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P595	H	NHL	P130
<i>Dacrydium comosum</i>	Podocarpaceae	RAO, KENG & WEE 154	H	NHL	P131
<i>Dacrydium comosum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc:Ulu Kali, Malesia)	L		P891
<i>Dacrydium cornwallianum</i>	Podocarpaceae	ROBBINS 3266	H	NHL	P132
<i>Dacrydium cornwallianum</i>	Podocarpaceae	WOMERSLEY 55304	H	NHL	P133
<i>Dacrydium cornwallianum</i>	Podocarpaceae	VINK & SCHRAMM 8796	H	NHL	P134
<i>Dacrydium cupressinum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Zealand)	L		P135
<i>Dacrydium cupressinum</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P137
<i>Dacrydium cupressinum</i>	Podocarpaceae	DAWSON 94	H	NHL	P136
<i>Dacrydium elatum</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P138
<i>Dacrydium elatum</i>	Podocarpaceae	KENG & CHOW 8452	H	NHL	P139
<i>Dacrydium elatum</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P551	H	NHL	P140
<i>Dacrydium elatum</i>	Podocarpaceae	PAK (Forest Research Institute, Malesia)	L		P899
<i>Dacrydium elatum</i>	Podocarpaceae	PAK (Forest Research Institute, Malesia)	L		P900
<i>Dacrydium elatum</i>	Podocarpaceae	PAK (Forest Research Institute, Malesia)	L		P901
<i>Dacrydium elatum</i> var. <i>subelatum</i>	Podocarpaceae	CORNER 33224*	H	NHL	P757
<i>Dacrydium elatum</i> /beccarii?	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (= <i>Dacrycarpus compactus</i>)	L		P747
<i>Dacrydium ericoides</i>	Podocarpaceae	RICHARDS 1997	H	NHL	P142
<i>Dacrydium ericoides</i>	Podocarpaceae	MYOBERG 23	H	SHNY	P143
<i>Dacrydium ericoides</i>	Podocarpaceae	BRUNIG 9992	H	NHL	P141
<i>Dacrydium gibbsiae</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P628	H	NHL	P144
<i>Dacrydium gibbsiae</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P629	H	SHNY	P145
<i>Dacrydium gibbsiae</i>	Podocarpaceae	RICHARDS 153	H	KGH	P146
<i>Dacrydium gibbsiae</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P881
<i>Dacrydium gracile</i>	Podocarpaceae	MUJIN 33774	H	NHL	P147
<i>Dacrydium gracile</i>	Podocarpaceae	CHEW & CORNER 4303	H	KGH	P148
<i>Dacrydium gracile</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P717	H	KGH	P149
<i>Dacrydium gracile</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P878
<i>Dacrydium gracile</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P879
<i>Dacrydium gracile</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P880
<i>Dacrydium guillauminii</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (wc: New Caledonia)	L		P150
<i>Dacrydium guillauminii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Caledonia)	L		P151
<i>Dacrydium guillauminii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P152
<i>Dacrydium junghuhnii</i>	Podocarpaceae	JUNGHUHN 1**	H	NHL	P756
<i>Dacrydium lycopodioides</i>	Podocarpaceae	McKEE 3515	H	NHL	P156
<i>Dacrydium lycopodioides</i>	Podocarpaceae	McKEE 3514	H	NHL	P157
<i>Dacrydium lycopodioides</i>	Podocarpaceae	THORNE 28734	H	NHL	P158
<i>Dacrydium lycopodioides</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P929

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Dacrydium magnum</i>	Podocarpaceae	BRASS 3264	H	NHL	P159
<i>Dacrydium magnum</i>	Podocarpaceae	BRASS 27821	H	NHL	P160
<i>Dacrydium magnum</i>	Podocarpaceae	HAAN 23806**	H	NHL	P161
<i>Dacrydium medium</i>	Podocarpaceae	WILDE & WILDE-DUFJIES 15340	H	NHL	P162
<i>Dacrydium medium</i>	Podocarpaceae	WANNTROP3045	H	NHL	P163
<i>Dacrydium medium</i>	Podocarpaceae	van STEENIS 8357	H	NHL	P164
<i>Dacrydium nausoriense</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P512	H	NHL	P165
<i>Dacrydium nausoriense</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P302	H	NHL	P166
<i>Dacrydium nausoriense</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P511	H	KGH	P167
<i>Dacrydium nausoriense</i>	Podocarpaceae	UCSC	L		P930
<i>Dacrydium nausoriense</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Nausori Highlands, Viti Levu, Fiji)	L		P931
<i>Dacrydium nausoriense</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Nausori Highlands, Viti Levu, Fiji)	L		P932
<i>Dacrydium nidulum</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arb. (wc: Fiji)	L		P168
<i>Dacrydium nidulum</i>	Podocarpaceae	BURLEY 4615	H	SHNY	P169
<i>Dacrydium nidulum</i>	Podocarpaceae	VOGEL 5864a	H	KGH	P170
<i>Dacrydium nidulum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P944
<i>Dacrydium nidulum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P945
<i>Dacrydium nidulum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P946
<i>Dacrydium nidulum</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (= <i>Dacrycarpus expansus</i>)	L		P746
<i>Dacrydium novo-guineense</i>	Podocarpaceae	SOSRODIHARDJO 142	H	NHL	P171
<i>Dacrydium novo-guineense</i>	Podocarpaceae	SCHODDE 2104	H	KGH	P172
<i>Dacrydium novo-guineense</i>	Podocarpaceae	NOUDUGL 4420	H	KGH	P173
<i>Dacrydium pectinatum</i>	Podocarpaceae	HALLIER 2164	H	SHNY	P174
<i>Dacrydium pectinatum</i>	Podocarpaceae	anonym. Palawan, PH	H	SHNY	P175
<i>Dacrydium pectinatum</i>	Podocarpaceae	EDANO 77619	H	SHNY	P176
<i>Dacrydium pectinatum</i> var. <i>robustum</i>	Podocarpaceae	MEIJER 37908	H	NHL	P758
<i>Dacrydium spathoides</i>	Podocarpaceae	BRASS 12659*	H	NHL	P177
<i>Dacrydium spathoides</i>	Podocarpaceae	BRASS 12660	H	NHL	P178
<i>Dacrydium X suprinii</i>	Podocarpaceae	BG Darmstadt	L		P184
<i>Dacrydium X suprinii</i>	Podocarpaceae	NIMSCH 2105	H		P183
<i>Dacrydium xanthandrum</i>	Podocarpaceae	KOCHUMMEN 29472	H	NHL	P180
<i>Dacrydium xanthandrum</i>	Podocarpaceae	ASAH & LUANG 22689	H	NHL	P181
<i>Dacrydium xanthandrum</i>	Podocarpaceae	WHITMORE 12216	H	NHL	P182
<i>Dacrydium xanthandrum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P882
<i>Dacrydium xanthandrum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P883
<i>Dacrydium xanthandrum</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: Solomon Islands)	L		P884
<i>Falcatifolium angustum</i>	Podocarpaceae	BRUNIG 8860	H	NHL	P186
<i>Falcatifolium angustum</i>	Podocarpaceae	BRUNIG 8866**	H	NHL	P187
<i>Falcatifolium falciforme</i> var. <i>falciforme</i>	Podocarpaceae	WHITMORE fri20917	H	NHL	P189
<i>Falcatifolium falciforme</i> var. <i>falciforme</i>	Podocarpaceae	WHITMORE 12266	H	NHL	P190
<i>Falcatifolium falciforme</i> var. <i>falciforme</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P538	H	NHL	P191
<i>Falcatifolium falciforme</i> var. <i>falciforme</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P885
<i>Falcatifolium falciforme</i> var. <i>falciforme</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P886
<i>Falcatifolium falciforme</i> var. <i>falciforme</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P887
<i>Falcatifolium gruezoii</i>	Podocarpaceae	GRUEZO 4052**	H	NHL	P195
<i>Falcatifolium gruezoii</i>	Podocarpaceae	EYMA 3677	H	NHL	P196
<i>Falcatifolium gruezoii</i>	Podocarpaceae	RIPSDALE 1707a	H	NHL	P197
<i>Falcatifolium gruezoii</i>	Podocarpaceae	BG Bonn (wc: Mt. Halcon, Philippines)	L		P1007
<i>Falcatifolium papuanum</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P198
<i>Falcatifolium papuanum</i>	Podocarpaceae	FRODIN 4449	H	NHL	P199
<i>Falcatifolium papuanum</i>	Podocarpaceae	HEADS 258	H	NHL	P200
<i>Falcatifolium papuanum</i>	Podocarpaceae	E. HENTY nfg 29052 NG Morobe District	H	NHL	P1008
<i>Falcatifolium sleumeri</i>	Podocarpaceae	P. van ROYEN & H. SLEUMER 8203**, Mt. Nettoti	H	NHL	P1009
<i>Falcatifolium taxioides</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P204
<i>Falcatifolium taxioides</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (wc: New Caledonia)	L		P205
<i>Falcatifolium taxioides</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P967
<i>Falcatifolium taxioides</i>	Podocarpaceae	Vieillard 1259*	H	NHL	P1010
<i>Halocarpus bidwillii</i>	Podocarpaceae	PAK	L		P208
<i>Halocarpus bidwillii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P207
<i>Halocarpus biformis</i>	Podocarpaceae	GARDNER 1515	H	NHL	P210
<i>Halocarpus kirkii</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P213
<i>Halocarpus kirkii</i>	Podocarpaceae	BERNARDI 12347	H	NHL	P214
<i>Lagerostrobus franklinii</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P216
<i>Lagerostrobus franklinii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P217
<i>Lepidothamnus fonkii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Chile)	L		P219
<i>Lepidothamnus intermedius</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P222
<i>Lepidothamnus intermedius</i>	Podocarpaceae	GARDNER 1568	H	NHL	P223
<i>Lepidothamnus laxifolius</i>	Podocarpaceae	van LAUTEN 1572	H	NHL	P225

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Manoao colensoi</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P229
<i>Manoao colensoi</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Zealand)	L		P228
<i>Microcachrys tetragona</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P231
<i>Microcachrys tetragona</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P232
<i>Microstrobos fitzgeraldii</i>	Podocarpaceae	BG Düsseldorf	L		P234
<i>Microstrobos fitzgeraldii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P235
<i>Microstrobos niphophilus</i>	Podocarpaceae	BG Bonn	L		P237
<i>Nageia fleuryi</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage	L		P240
<i>Nageia formosensis</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P243
<i>Nageia latifolia</i> var. <i>ternatensis</i>	Podocarpaceae	L 0296194	H	NHL	P278
<i>Nageia maxima</i>	Podocarpaceae	ISMAVI 32732	H	NHL	P246
<i>Nageia motleyi</i>	Podocarpaceae	Boesch Proef Station bb17229	H	NHL	P249
<i>Nageia motleyi</i>	Podocarpaceae	Herb. Bot. Mun. ?	H	SHNY	P251
<i>Nageia motleyi</i>	Podocarpaceae	Pak (Forest Research Institute, Malesia)	L		P898
<i>Nageia nagi</i>	Podocarpaceae	New York BG	L		P252
<i>Nageia nagi</i>	Podocarpaceae	Boeve (wc: Japan)	L		P253
<i>Nageia nagi</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P254
<i>Nageia</i> cf. <i>Nankogensis</i>	Podocarpaceae	Montgomery Botanical Center 080611	L		P961
<i>Nageia nankogensis</i>	Podocarpaceae	C. C. CUANG 3108	H	SHNY	P840
<i>Nageia wallichiana</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Sibaliw, Panay, Philippines)	L		P255
<i>Nageia wallichiana</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Sibaliw, Panay, Philippines)	L		P256
<i>Nageia wallichiana</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Sibaliw, Panay, Philippines)	L		P257
<i>Parasitaxus ustus</i>	Podocarpaceae	? 1994	H	FrH	P258
<i>Parasitaxus ustus</i>	Podocarpaceae	Pfizer Lab. MOTLEY	L		P834
<i>Phyllocladus hypophyllum</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P933
<i>Phyllocladus hypophyllum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P934
<i>Phyllocladus hypophyllum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P935
<i>Phyllocladus hypophyllum</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P936
<i>Podocarpus acuminatus</i>	Podocarpaceae	CUADROS, HAMMEL, DE NEVERS & HERRERA 3963	H	DJLH	P261
<i>Podocarpus acutifolius</i>	Podocarpaceae	BG Düsseldorf	L		P264
<i>Podocarpus acutifolius</i>	Podocarpaceae	PAK	L		P265
<i>Podocarpus acutifolius</i>	Podocarpaceae	van STEENIS 22569	H	NHL	P1011
<i>Podocarpus acutifolius</i>	Podocarpaceae	H. J. LAM 7132a	H	NHL	P1012
<i>Podocarpus affinis</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Fiji)	L		P267
<i>Podocarpus affinis</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P506	H	NHL	P268
<i>Podocarpus affinis</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P?	H	NHL	P269
<i>Podocarpus affinis</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Victoria, Viti Levu, Fiji)	L		P965
<i>Podocarpus affinis</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Victoria, Viti Levu, Fiji)	L		P966
<i>Podocarpus alpinus</i>	Podocarpaceae	PAK ('cult.')	L		P270
<i>Podocarpus alpinus</i>	Podocarpaceae	BG Bonn	L		P271
<i>Podocarpus alpinus</i>	Podocarpaceae	R. MELVILLE 2304	H	NHL	P1017
<i>Podocarpus angustifolius</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P273
<i>Podocarpus annamiensis</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: Vietnam)	L		P276
<i>Podocarpus annamiensis</i>	Podocarpaceae	CLEMENS3475	H	SHNY	P277
<i>Podocarpus annamiensis</i>	Podocarpaceae	POILANE 32566	H	NHL	P278
<i>Podocarpus annamiensis</i>	Podocarpaceae	L. PIERRE 354	H	NHL	P1018
<i>Podocarpus annamiensis</i>	Podocarpaceae	M.POILANE 32566	H	NHL	P1019
<i>Podocarpus aracensis</i>	Podocarpaceae	PRANew CaledoniaE & SILVA 58243	H	SHNY	P279
<i>Podocarpus aracensis</i>	Podocarpaceae	ROSA & LIRA 2318	H	SHNY	P280
<i>Podocarpus archboldii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P282
<i>Podocarpus archboldii</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P478	H	SHNY	P283
<i>Podocarpus archboldii</i>	Podocarpaceae	BRASS & VERSTEEGH 13121	H	NHL	P284
<i>Podocarpus archboldii</i>	Podocarpaceae	J. S. WOMERSLEY nfg 15377	H	NHL	P1013
<i>Podocarpus archboldii</i>	Podocarpaceae	J. J. HOVEL nfg 7577	H	NHL	P1014
<i>Podocarpus aristulatus</i>	Podocarpaceae	ZANONI & GARCIA 30504	H	DJLH	P285
<i>Podocarpus assamica</i>	Podocarpaceae	BG Smith Collage	L		P785
<i>Podocarpus atjehensis</i>	Podocarpaceae	ARGENT & ARMINIM 99168	H	SHNY	P288
<i>Podocarpus atjehensis</i>	Podocarpaceae	van STEENIS 9614	H	NHL	P289
<i>Podocarpus atjehensis</i>	Podocarpaceae	WILDE & WILDE-DUFJIES 15445	H	NHL	P290
<i>Podocarpus atjehensis</i>	Podocarpaceae	P.J. EYMA 4538	H	NHL	P1015
<i>Podocarpus atjehensis</i>	Podocarpaceae	M. ROSENDAHL 3252	H	NHL	P1016
<i>Podocarpus barretoii</i>	Podocarpaceae	ERWIN & GEAR 12432	H	SHNY	P291
<i>Podocarpus beecherae</i>	Podocarpaceae	GUILLAUM 13097	H	SHNY	P759
<i>Podocarpus beecherae</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P937
<i>Podocarpus betsileensis</i>	Podocarpaceae	D'ALLEIZETTE	H	NHL	P766
<i>Podocarpus borneensis</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P702**	H	DJLH	P294
<i>Podocarpus borneensis</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P600	H	NHL	P296
<i>Podocarpus borneensis</i>	Podocarpaceae	H. HALLIER 2373	H	NHL	P1021

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Podocarpus borneensis</i>	Podocarpaceae	P. W. RICHARDS2100	H	NHL	P1022
<i>Podocarpus borneensis</i>	Podocarpaceae	G. H. PICKLES 3678	H	NHL	P1023
<i>Podocarpus bracteatus</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P297
<i>Podocarpus bracteatus</i>	Podocarpaceae	Herb. Luc. Bataw. 721**	H	NHL	P298
<i>Podocarpus bracteatus</i>	Podocarpaceae	KOORDERS 1256b	H	NHL	P299
<i>Podocarpus bracteatus</i>	Podocarpaceae	BLUME **	H	NHL	P1027
<i>Podocarpus bracteatus</i>	Podocarpaceae	J. E. TEIJSMANN	H	NHL	P1028
<i>Podocarpus bracteatus</i>	Podocarpaceae	van STEENIS 4127	H	NHL	P1029
<i>Podocarpus brasiliensis</i>	Podocarpaceae	HERINGER 17218	H	SHNY	P300
<i>Podocarpus brasiliensis</i>	Podocarpaceae	ANDERSON 6493	H	SHNY	P301
<i>Podocarpus cf. brasiliensis</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Chapada Moroa, Minas Gerais, Brazil)	L		P941
<i>Podocarpus brassii</i> var. <i>brassii</i>	Podocarpaceae	L. J. BRASS 9560	H	NHL	P1024
<i>Podocarpus brassii</i> var. <i>brassii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P303
<i>Podocarpus brassii</i> var. <i>brassii</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P304
<i>Podocarpus brassii</i> var. <i>brassii</i>	Podocarpaceae	KALKMANN 4534	H	NHL	P305
<i>Podocarpus brassii</i> var. <i>humilis</i>	Podocarpaceae	R. BARKER LAE67278b	H	NHL	P306
<i>Podocarpus brassii</i> var. <i>humilis</i>	Podocarpaceae	R. BARKER LAE67273b	H	NHL	P307
<i>Podocarpus brevifolius</i>	Podocarpaceae	CLEMENS 27103	H	NHL	P309
<i>Podocarpus brevifolius</i>	Podocarpaceae	NICHOLSON SAN17829	H	NHL	P310
<i>Podocarpus brevifolius</i>	Podocarpaceae	CLEMENS 50825	H	NHL	P311
<i>Podocarpus brevifolius</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P890
<i>Podocarpus brevifolius</i>	Podocarpaceae	S. KOKAWA & M. HOTTA 3379	H	NHL	P1020
<i>Podocarpus buchholzii</i>	Podocarpaceae	PIPOCY 7188	H	SHNY	P312
<i>Podocarpus buchholzii</i>	Podocarpaceae	STEYERMARK 128360	H	SHNY	P313
<i>Podocarpus capuronini</i>	Podocarpaceae	CAPURON 11566**	H	DJLH	P315
<i>Podocarpus celatus</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P318
<i>Podocarpus celatus</i>	Podocarpaceae	ROSA & PIRES 864	H	SHNY	P319
<i>Podocarpus celatus</i>	Podocarpaceae	PALERNO 8732	H	SHNY	P320
<i>Podocarpus chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage	L		P321
<i>Podocarpus chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	Podocarpaceae	MAXIMOWICZ 3902	H	NHL	P322
<i>Podocarpus chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	Podocarpaceae	YIP 216	H	NHL	P323
<i>Podocarpus chingianus</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P327
<i>Podocarpus confertus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P691**	H	NHL	P330
<i>Podocarpus confertus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P690	H	NHL	P331
<i>Podocarpus confertus</i>	Podocarpaceae	MADANI SAN89400	H	NHL	P332
<i>Podocarpus coriaceus</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P333
<i>Podocarpus coriaceus</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage	L		P334
<i>Podocarpus coriaceus</i>	Podocarpaceae	H. BANANGA?	H	NHL	P335
<i>Podocarpus coriaceus</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG 20080327	L		P971
<i>Podocarpus costalis</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P336
<i>Podocarpus costalis</i>	Podocarpaceae	HUANG & KAO 5224	H	NHL	P337
<i>Podocarpus costalis</i>	Podocarpaceae	HUSIN 86188	H	NHL	P338
<i>Podocarpus crassigemmis</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P743**	H	NHL	P342
<i>Podocarpus crassigemmis</i>	Podocarpaceae	WOMERSLEY & FLOYD 6137	H	NHL	P343
<i>Podocarpus crassigemmis</i>	Podocarpaceae	HOOGLAND & PULLEN 6115	H	NHL	P344
<i>Podocarpus cunninghamii</i>	Podocarpaceae	PAK	L		P345
<i>Podocarpus cunninghamii</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P346
<i>Podocarpus decipiens</i>	Podocarpaceae	SMITH 6000	H	SHNY	P760
<i>Podocarpus decipiens</i>	Podocarpaceae	SMITH 9286	H	SHNY	P761
<i>Podocarpus decipiens</i>	Podocarpaceae	SMITH 8340	H	SHNY	P762
<i>Podocarpus decipiens</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P942
<i>Podocarpus decipiens</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P943
<i>Podocarpus decumbens</i>	Podocarpaceae	McKEE 9570	H	NHL	P348
<i>Podocarpus decumbens</i>	Podocarpaceae	NIMSCH (New Caledonia 2005)	H	BG B	P349
<i>Podocarpus deflexus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P545	H	DJLH	P351
<i>Podocarpus deflexus</i>	Podocarpaceae	FRI20949	H	NHL	P352
<i>Podocarpus deflexus</i>	Podocarpaceae	WILDE 13778	H	NHL	P353
<i>Podocarpus degeneri</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P354
<i>Podocarpus degeneri</i>	Podocarpaceae	SMITH 5665	H	SHNY	P355
<i>Podocarpus degeneri</i>	Podocarpaceae	SMITH 6254	H	SHNY	P356
<i>Podocarpus degeneri</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P947
<i>Podocarpus degeneri</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Colo e Suva, Viti Levu, Fiji)	L		P948
<i>Podocarpus dispermus</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P357
<i>Podocarpus dispermus</i>	Podocarpaceae	L. S. SMITH & L. PEBLEY 10145	H	NHL	P358
<i>Podocarpus dispermus</i>	Podocarpaceae	L. S. SMITH & L. PEBLEY 10408	H	NHL	P359
<i>Podocarpus drouynianus</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P360
<i>Podocarpus drouynianus</i>	Podocarpaceae	BROWN & TAAFEE 97/260	H	SHNY	P361
<i>Podocarpus drouynianus</i>	Podocarpaceae	H. O. STAUFFER & R. D. ROYCE 5375	H	NHL	P362

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Podocarpus elatus</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P363
<i>Podocarpus elatus</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P364
<i>Podocarpus elatus</i>	Podocarpaceae	R. PULLEN 4030	H	NHL	P365
<i>Podocarpus elongatus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: South Africa)	L		P366
<i>Podocarpus elongatus</i>	Podocarpaceae	LAM & MEEUSE 4295	H	NHL	P367
<i>Podocarpus elongatus</i>	Podocarpaceae	BOSBOUSTASIE 431	H	NHL	P368
<i>Podocarpus fasciculus</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P372
<i>Podocarpus fasciculus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P675**	H	NHL	P373
<i>Podocarpus fasciculus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P676	H	NHL	P374
<i>Podocarpus filicifolia</i>	Podocarpaceae	A. KOSTERMANS**	H	NHL	P765
<i>Podocarpus forrestii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P729
<i>Podocarpus gibbsiae</i>	Podocarpaceae	CLEMENS 40001	H	SHNY	P375
<i>Podocarpus gibbsiae</i>	Podocarpaceae	CLEMENS 32021*	H	NHL	P376
<i>Podocarpus gibbsiae</i>	Podocarpaceae	W. C. CHEW & E. J. H. CORNER 4369	H	NHL	P377
<i>Podocarpus gibbsiae</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P888
<i>Podocarpus gibbsiae</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P889
<i>Podocarpus glaucus</i>	Podocarpaceae	STREESEMANN 5	H	NHL	P378
<i>Podocarpus glaucus</i>	Podocarpaceae	VERSTEEGH BW10382	H	NHL	P379
<i>Podocarpus glaucus</i>	Podocarpaceae	K. KERENGA LAE77513	H	NHL	P380
<i>Podocarpus globolus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P688**	H	DJLH	P381
<i>Podocarpus globolus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P689	H	NHL	P382
<i>Podocarpus globolus</i>	Podocarpaceae	I. PAIE S32883	H	NHL	P383
<i>Podocarpus glomeratus</i>	Podocarpaceae	MOSCOSO 2410	H	SHNY	P384
<i>Podocarpus gnidioides</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P387
<i>Podocarpus gnidioides</i>	Podocarpaceae	BONATI 532	H	NHL	P388
<i>Podocarpus gnidioides</i>	Podocarpaceae	H. A. INGLE I72	H	NHL	P389
<i>Podocarpus grayae</i>	Podocarpaceae	Montgomery Botanical Center	L		P390
<i>Podocarpus grayae</i>	Podocarpaceae	BRASS 20203**	H	NHL	P391
<i>Podocarpus grayae</i>	Podocarpaceae	SANDERSON 216	H	NHL	P392
<i>Podocarpus guatemalensis</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P393
<i>Podocarpus guatemalensis</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Belize via Montgomery Botanical Center)	L		P394
<i>Podocarpus guatemalensis</i>	Podocarpaceae	Pfizer Lab. Damon CC326	L		P395
<i>Podocarpus hallii</i>	Podocarpaceae	PAK	L		P730
<i>Podocarpus hallii</i>	Podocarpaceae	W. D. BUCKE 22	H	NHL	P768
<i>Podocarpus hallii</i>	Podocarpaceae	R. MELVILLE 6916	H	NHL	P769
<i>Podocarpus henkelii</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P396
<i>Podocarpus henkelii</i>	Podocarpaceae	van STEENIS 23842	H	NHL	P397
<i>Podocarpus henkelii</i>	Podocarpaceae	Montgomery Botanical Center 20611 (Tansania)	L		P959
<i>Podocarpus hispaniolensis</i>	Podocarpaceae	ZANONI, MEJIA & PIMENTEL 22498	H	DJLH	P399
<i>Podocarpus humbertii</i>	Podocarpaceae	HUMBERT 24741**	H	DJLH	P402
<i>Podocarpus idenburgensis</i>	Podocarpaceae	BRASS 12581	H	NHL	P770
<i>Podocarpus indonesiensis</i>	Podocarpaceae	EYMA 1034**	H	NHL	P405
<i>Podocarpus indonesiensis</i>	Podocarpaceae	EYMA 982	H	NHL	P406
<i>Podocarpus indonesiensis</i>	Podocarpaceae	EYMA 1406	H	NHL	P407
<i>Podocarpus ingensis</i>	Podocarpaceae	? 14037	H	SHNY	P763
<i>Podocarpus insularis</i>	Podocarpaceae	ASKIN 13158	H	SHNY	P408
<i>Podocarpus insularis</i>	Podocarpaceae	YULE 373	H	SHNY	P409
<i>Podocarpus insularis</i>	Podocarpaceae	BRASS 27987**	H	NHL	P410
<i>Podocarpus koodersii</i>	Podocarpaceae	KOORDERS 39400*	H	NHL	P731
<i>Podocarpus lambertii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Campo de Jordao VII, Brazil)	L		P411
<i>Podocarpus lambertii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Campo de Jordao V, Brazil)	L		P412
<i>Podocarpus lambertii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Rio Claro, Brazil)	L		P413
<i>Podocarpus latifolius</i>	Podocarpaceae	BG Bonn	L		P414
<i>Podocarpus latifolius</i>	Podocarpaceae	Belgium National BG	L		P415
<i>Podocarpus laubenfelsii</i>	Podocarpaceae	KOSTERMANS 12895	H	SHNY	P417
<i>Podocarpus laubenfelsii</i>	Podocarpaceae	L. MADANI SAN87415	H	NHL	P418
<i>Podocarpus laubenfelsii</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P715	H	NHL	P419
<i>Podocarpus lawrencei</i>	Podocarpaceae	R. PULLEN 2465	H	NHL	P1025
<i>Podocarpus lawrencei</i>	Podocarpaceae	STAUFFER, WILLIS & MEIER 5446	H	NHL	P1026
<i>Podocarpus lawrencii</i>	Podocarpaceae	PAK ('cult.')	L		P420
<i>Podocarpus lawrencii</i>	Podocarpaceae	BG MüNew Caledoniahien	L		P421
<i>Podocarpus ledermannii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P423
<i>Podocarpus ledermannii</i>	Podocarpaceae	BRASS 32192	H	SHNY	P424
<i>Podocarpus ledermannii</i>	Podocarpaceae	LEDERMANN9943*	H	NHL	P425
<i>Podocarpus levis</i>	Podocarpaceae	van STEENIS bb30473	H	SHNY	P426
<i>Podocarpus levis</i>	Podocarpaceae	KOORDERS 16533b	H	NHL	P427
<i>Podocarpus levis</i>	Podocarpaceae	A. KOSTERMANS 14057	H	NHL	P428
<i>Podocarpus longifoliolatus</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (wc: New Caledonia)	L		P429

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Podocarpus longifoliolatus</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P430
<i>Podocarpus longifoliolatus</i>	Podocarpaceae	BUCHHOLZ 1584	H	SHNY	P431
<i>Podocarpus lophatus</i>	Podocarpaceae	RAMES 5002	H	SHNY	P432
<i>Podocarpus lucienii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Caledonia via NIMSCH)	L		P435
<i>Podocarpus lucienii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P436
<i>Podocarpus lucienii</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P577	H	NHL	P437
<i>Podocarpus lucienii</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P912
<i>Podocarpus macrocarpus</i>	Podocarpaceae	DARLING 14422	H	SHNY	P438
<i>Podocarpus macrocarpus</i>	Podocarpaceae	CURRAN 10894	H	NHL	P439
<i>Podocarpus macrocarpus</i>	Podocarpaceae	EDANO 18023	H	NHL	P440
<i>Podocarpus mac. var. macrophyllus</i>	Podocarpaceae	PAK	L		P441
<i>Podocarpus mac. var. macrophyllus</i>	Podocarpaceae	Palmengarten Frankfurt	L		P442
<i>Podocarpus mac. var. macrophyllus</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P443
<i>Podocarpus mad. var. madagascariensis</i>	Podocarpaceae	EDMONSON M-011	H	SHNY	P447
<i>Podocarpus mad. var. madagascariensis</i>	Podocarpaceae	ZARUCCHI 7544	H	SHNY	P448
<i>Podocarpus mad. var. madagascariensis</i>	Podocarpaceae	LAM & MEEUSE 5287	H	NHL	P449
<i>Podocarpus mad. var. microphyllus</i>	Podocarpaceae	D'ALLEIZETTE	H	NHL	P771
<i>Podocarpus mad. var. rotundus</i>	Podocarpaceae	D'ALLEIZETTE	H	NHL	P453
<i>Podocarpus magnifolius</i>	Podocarpaceae	STEYERMARK 124027	H	SHNY	P456
<i>Podocarpus magnifolius</i>	Podocarpaceae	cult. BG Sao Paulo, Brazil, = <i>P. coriaceus</i>)	H	SHNY	P457
<i>Podocarpus magnifolius</i>	Podocarpaceae	SULLIVAN 501	H	NHL	P458
<i>Podocarpus matudae</i>	Podocarpaceae	New York BG	L		P459
<i>Podocarpus matudae</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage (as <i>P. reichei</i>)	L		P460
<i>Podocarpus matudae</i>	Podocarpaceae	Pfizer Lab. Damon CC325	L		P461
<i>Podocarpus matudae</i>	Podocarpaceae	SFBG 850140	L		P960
<i>Podocarpus matudae var. reichii</i>	Podocarpaceae	SFBG 7108	L		P962
<i>Podocarpus micropedunculatus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P564**	H	DJLH	P462
<i>Podocarpus micropedunculatus</i>	Podocarpaceae	W. MEIJER 36267	H	NHL	P463
<i>Podocarpus micropedunculatus</i>	Podocarpaceae	H. PUKOL BRUN3118	H	NHL	P464
<i>Podocarpus milanjanus</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P465
<i>Podocarpus monteverdeensis</i>	Podocarpaceae	DE LAUB P814	H	DJLH	P468
<i>Podocarpus nakaii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P471
<i>Podocarpus nakaii</i>	Podocarpaceae	E. ZOOG, KRAMER & GASSNER 8091	H	NHL	P472
<i>Podocarpus nakaii</i>	Podocarpaceae	Huntington BG 81295	L		P963
<i>Podocarpus neriifolius</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Sibaliw, Panay, Philippines)	L		P474
<i>Podocarpus neriifolius</i>	Podocarpaceae	Palmengarten Frankfurt	L		P475
<i>Podocarpus neriifolius</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Sibaliw, Panay, Philippines)	L		P476
<i>Podocarpus neriifolius</i>	Podocarpaceae	Pfizer Lab. DAMON cc211	L		P774
<i>Podocarpus neriifolius</i>	Podocarpaceae	PAK (Forest Research Institute, Malesia)	L		P895
<i>Podocarpus neriifolius</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Ulu Kali, Malesia)	L		P907
<i>Podocarpus neriifolius</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Voma, Viti Levu, Fiji)	L		P958
<i>Podocarpus nivalis</i>	Podocarpaceae	BG Marburg	L		P477
<i>Podocarpus nivalis</i>	Podocarpaceae	Arboretum Ellertrop	L		P478
<i>Podocarpus nivalis</i>	Podocarpaceae	PAK ('cult.')	L		P479
<i>Podocarpus novae-caledoniae</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Caledonia via NIMSCH)	L		P480
<i>Podocarpus novae-caledoniae</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage	L		P481
<i>Podocarpus novae-caledoniae</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P482
<i>Podocarpus nubigenus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Chile, via BOEVE, Netherlands)	L		P483
<i>Podocarpus nubigenus</i>	Podocarpaceae	C. H. ANDREAS 192	H	NHL	P484
<i>Podocarpus oleifolius</i>	Podocarpaceae	PAK (WC: Columbia)	L		P486
<i>Podocarpus oleifolius</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P763	H	NHL	P487
<i>Podocarpus oleifolius</i>	Podocarpaceae	G. McPHERSON	H	NHL	P488
<i>Podocarpus ol. var. costaricensis</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P732
<i>Podocarpus ol. var. macrostachyus</i>	Podocarpaceae	OLLGARD 9430	H	SHNY	P733
<i>Podocarpus palawanensis</i>	Podocarpaceae	C. E. RIDSDALE SMH11502**	H	NHL	P489
<i>Podocarpus pallidus</i>	Podocarpaceae	YUNKER 16-099	H	SHNY	P492
<i>Podocarpus pallidus</i>	Podocarpaceae	YUNKER 15-319	H	SHNY	P493
<i>Podocarpus pallidus</i>	Podocarpaceae	URLIMAMA	H	SHNY	P494
<i>Podocarpus parlatorei</i>	Podocarpaceae	Palmengarten Frankfurt	L		P495
<i>Podocarpus parlatorei</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P496
<i>Podocarpus parlatorei</i>	Podocarpaceae	CARDENAS 5214	H	NHL	P497
<i>Podocarpus pendulifolius</i>	Podocarpaceae	BUNTING	H	SHNY	P498
<i>Podocarpus pendulifolius</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P761	H	NHL	P499
<i>Podocarpus perrierii</i>	Podocarpaceae	PERRIER DE LA BATHIE 17109**	H	DJLH	P501
<i>Podocarpus philippinensis</i>	Podocarpaceae	**	H	SHNY	P735
<i>Podocarpus pilgeri</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: Vietnam)	L		P504
<i>Podocarpus pilgeri</i>	Podocarpaceae	Pfizer Lab. DAMON cc198	L		P775
<i>Podocarpus pilgeri</i>	Podocarpaceae	Pfizer Lab. DAMON cc426	L		P776

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Podocarpus pilgeri</i>	Podocarpaceae	BRASS 29579	H	SHNY	P505
<i>Podocarpus pilgeri</i>	Podocarpaceae	EDANO 22015	H	NHL	P506
<i>Podocarpus polyspermus</i>	Podocarpaceae	DE LAUB P424**	H	DJLH	P507
<i>Podocarpus polystachyus</i>	Podocarpaceae	BG Bonn	L		P510
<i>Podocarpus polystachyus</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P511
<i>Podocarpus polystachyus</i>	Podocarpaceae	BG Bayreuth (as <i>P. littoralis</i>)	L		P512
<i>Podocarpus polystachyus</i>	Podocarpaceae	PAK (Forest Research Institute, Malaysia)	L		P896
<i>Podocarpus polystachyus</i> var. <i>rigida</i>	Podocarpaceae	HALLIER 11350**	H	NHL	P767
<i>Podocarpus pseudobracteatus</i>	Podocarpaceae	KALKMANN 5189**	H	NHL	P513
<i>Podocarpus pseudobracteatus</i>	Podocarpaceae	BRASS 13381	H	SHNY	P514
<i>Podocarpus pseudobracteatus</i>	Podocarpaceae	BRASS 10874 (as <i>P. archboldii</i> var. <i>crassiramosus</i>)	H	NHL	P515
<i>Podocarpus pseudobracteatus</i>	Podocarpaceae	Montgomery Botanical Center	L		P904
<i>Podocarpus pseudobracteatus</i>	Podocarpaceae	Montgomery Botanical Center	L		P905
<i>Podocarpus purdieanus</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: Cuba)	L		P516
<i>Podocarpus purdieanus</i>	Podocarpaceae	W. HARRIS 7022	H	NHL	P517
<i>Podocarpus ramosii</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein (as <i>P. rotundus</i>)	L		P528
<i>Podocarpus ramosii</i>	Podocarpaceae	ELMER 7778 (as <i>P. rotundus</i>)	H	SHNY	P529
<i>Podocarpus ramosii</i>	Podocarpaceae	RAMUS 19581* (as <i>P. rotundus</i>)	H	NHL	P530
<i>Podocarpus ridleyi</i>	Podocarpaceae	HALLIER W-720	H	SHNY	P519
<i>Podocarpus ridleyi</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P605	H	NHL	P520
<i>Podocarpus ridleyi</i>	Podocarpaceae	T. C. WHITMORE FRI12488	H	NHL	P521
<i>Podocarpus rigida</i>	Podocarpaceae	HALLIER 2373	H	SHNY	P764
<i>Podocarpus roraimae</i>	Podocarpaceae	TATE 659	H	SHNY	P522
<i>Podocarpus rostratus</i>	Podocarpaceae	H. PERRIER 10443	H	NHL	P525
<i>Podocarpus rostratus</i>	Podocarpaceae	D'ALLEIZETTE	H	NHL	P526
<i>Podocarpus rostratus</i>	Podocarpaceae	LAM & MEEUSE 5286	H	NHL	P527
<i>Podocarpus rubens</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P531
<i>Podocarpus rubens</i>	Podocarpaceae	RBGE	L		P532
<i>Podocarpus rubens</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P 740	H	SHNY	P533
<i>Podocarpus rumphii</i>	Podocarpaceae	New York BG	L		P534
<i>Podocarpus rumphii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P535
<i>Podocarpus rumphii</i>	Podocarpaceae	FRI22143	H	NHL	P536
<i>Podocarpus rumphii</i>	Podocarpaceae	PAK (Arboretum Kuala Lumpur, Malaysia)	L		P892
<i>Podocarpus rumphii</i>	Podocarpaceae	PAK (Arboretum Kuala Lumpur, Malaysia)	L		P893
<i>Podocarpus rumphii</i>	Podocarpaceae	PAK (Arboretum Kuala Lumpur, Malaysia)	L		P894
<i>Podocarpus rusbyi</i>	Podocarpaceae	NUNEZ 8409	H	SHNY	P537
<i>Podocarpus rusbyi</i>	Podocarpaceae	C. F. MEDEA 1963	H	NHL	P538
<i>Podocarpus salicifolius</i>	Podocarpaceae	STEYERMARK 8241	H	SHNY	P540
<i>Podocarpus salicifolius</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P753	H	NHL	P541
<i>Podocarpus salicifolius</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P752	H	NHL	P542
<i>Podocarpus salignus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Chile)	L		P543
<i>Podocarpus salignus</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P544
<i>Podocarpus salignus</i>	Podocarpaceae	BG Bochum	L		P545
<i>Podocarpus salomoniensis</i>	Podocarpaceae	WALKER 254	H	KGH	P546
<i>Podocarpus salomoniensis</i>	Podocarpaceae	CORNER 47	H	KGH	P547
<i>Podocarpus salomoniensis</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: Solomon Islands) 20081785	L		P968
<i>Podocarpus sellowii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Brotas II, Brazil)	L		P549
<i>Podocarpus sellowii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Brotas III, Brazil)	L		P550
<i>Podocarpus sellowii</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Brotas IV, Brazil)	L		P551
<i>Podocarpus smithii</i>	Podocarpaceae	S. J. DANSIE 4139	H	NHL	P553
<i>Podocarpus smithii</i>	Podocarpaceae	L. S. SMITH & L. PEBLEY 10100a	H	NHL	P554
<i>Podocarpus smithii</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage	L		P552
<i>Podocarpus spathoides</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P600**	H	DJLH	P555
<i>Podocarpus</i> cf. <i>spathoides</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: Solomon Islands) 20081778	L		P969
<i>Podocarpus</i> cf. <i>spathoides</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: Solomon Islands) 20081987	L		P970
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	PAK (cult. BG Sao Paulo, = <i>P. coriaceus</i>)	L		P748
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Palmengarten Frankfurt 2187	L		P739
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Ockland BG 2009-0801	L		P906
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Pfizer Lab. DAMON cc417	L		P778
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Pfizer Lab. DAMON cc392	L		P779
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Pfizer Lab. DAMON cc203 (= <i>Nageia</i>)	L		P777
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Palmengarten Frankfurt	L		P737
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein 2005 023B	L		P738
<i>Podocarpus</i> spec.	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein 99-290/2005-023 (New Caledonia)	L		P740
<i>Podocarpus spinolosus</i>	Podocarpaceae	R. COVENY S866	H	NHL	P559
<i>Podocarpus spinolosus</i>	Podocarpaceae	R. COVENY S655	H	NHL	P560
<i>Podocarpus spinolosus</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage	L		P558
<i>Podocarpus sprucei</i>	Podocarpaceae	CLEMENS 2178	H	SHNY	P562

Fortsetzung Tab. 3:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Podocarpus sprucei</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Ecuagenera Nursery)	L		P561
<i>Podocarpus steyermarkii</i>	Podocarpaceae	NEE 30666	H	SHNY	P564
<i>Podocarpus subtropicalis</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P524	H	NHL	P568
<i>Podocarpus subtropicalis</i>	Podocarpaceae	C. A. BACKER 37539	H	NHL	P569
<i>Podocarpus subtropicalis</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P567
<i>Podocarpus sylvestris</i>	Podocarpaceae	BUCHHOLZ 1696	H	SHNY	P572
<i>Podocarpus sylvestris</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Caledonia)	L		P570
<i>Podocarpus sylvestris</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P571
<i>Podocarpus sylvestris</i> var. <i>insularis</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Caledonia)	L		P736
<i>Podocarpus tepuiensis</i>	Podocarpaceae	STEYERMARK 130483	H	SHNY	P573
<i>Podocarpus teysmannii</i>	Podocarpaceae	KOSTERMANS & ANTA 1300	H	SHNY	P576
<i>Podocarpus teysmannii</i>	Podocarpaceae	D. B. ARNOT 32185	H	NHL	P577
<i>Podocarpus teysmannii</i>	Podocarpaceae	J. E. TEYSMANN**	H	NHL	P578
<i>Podocarpus teysmannii</i>	Podocarpaceae	PAK (Forest Research Institute, Malaysia)	L		P897
<i>Podocarpus thailandensis</i>	Podocarpaceae	BG of the Smith Collage	L		P734
<i>Podocarpus theviaefolius</i>	Podocarpaceae	** s. WASSCHER	H	NHL	P772
<i>Podocarpus totara</i>	Podocarpaceae	BG Münster	L		P579
<i>Podocarpus totara</i>	Podocarpaceae	BG Bochum ('Aurea')	L		P580
<i>Podocarpus totara</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P581
<i>Podocarpus transiens</i>	Podocarpaceae	HARLEY 22780	H	SHNY	P582
<i>Podocarpus transiens</i>	Podocarpaceae	ANDERSON 36184	H	SHNY	P583
<i>Podocarpus trinitensis</i>	Podocarpaceae	MOREAN Ca-209	H	SHNY	P585
<i>Podocarpus trinitensis</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG 20071913	L		P972
<i>Podocarpus trinitensis</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG 20081215	L		P973
<i>Podocarpus urbanii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P588
<i>Podocarpus woltzii</i>	Podocarpaceae	CAPURON 27065**	H	DJLH	P591
<i>Prumnopitys andina</i>	Podocarpaceae	Arboretum Günterstal	L		P594
<i>Prumnopitys andina</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P595
<i>Prumnopitys andina</i>	Podocarpaceae	B. K. BOOM 32218	H	NHL	P596
<i>Prumnopitys exigua</i>	Podocarpaceae	NEE & JUNWEN 53857	H	SHNY	P597
<i>Prumnopitys exigua</i>	Podocarpaceae	C. F. MEDEO	H	NHL	P598
<i>Prumnopitys ferruginea</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Zealand)	L		P600
<i>Prumnopitys ferruginea</i>	Podocarpaceae	BERNARDI 12260	H	NHL	P601
<i>Prumnopitys ferruginea</i>	Podocarpaceae	M. CLARKE ?	H	NHL	P602
<i>Prumnopitys ferruginoides</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum (wc: New Caledonia)	L		P603
<i>Prumnopitys ferruginoides</i>	Podocarpaceae	H. U. STAUFFER S729	H	NHL	P604
<i>Prumnopitys ferruginoides</i>	Podocarpaceae	GUILLAUM; BAU.-BOD. & HÜRLIMANN 14990	H	NHL	P605
<i>Prumnopitys harmsiana</i>	Podocarpaceae	VASQUEZ 28113	H	SHNY	P606
<i>Prumnopitys harmsiana</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P766	H	NHL	P607
<i>Prumnopitys harmsiana</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P768	H	NHL	P608
<i>Prumnopitys ladei</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Australia by Australian National BG)	L		P609
<i>Prumnopitys ladei</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P610
<i>Prumnopitys montana</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P612
<i>Prumnopitys montana</i>	Podocarpaceae	BOEKE 2639	H	SHNY	P613
<i>Prumnopitys montana</i>	Podocarpaceae	DE LAUB. P757	H	NHL	P614
<i>Prumnopitys taxifolia</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: New Zealand)	L		P618
<i>Prumnopitys taxifolia</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P619
<i>Retrophyllum comptonii</i>	Podocarpaceae	Atlanta BG	L		P621
<i>Retrophyllum comptonii</i>	Podocarpaceae	L. BERNARDI 10149	H	NHL	P622
<i>Retrophyllum comptonii</i>	Podocarpaceae	BG Bonn (wc: New Caledonia, seedling)	L		P1004
<i>Retrophyllum minus</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P624
<i>Retrophyllum minus</i>	Podocarpaceae	BG Bonn (wc: New Caledonia)	L		P625
<i>Retrophyllum minus</i>	Podocarpaceae	H. U. STAUFFER 5807	H	NHL	P626
<i>Retrophyllum minus</i>	Podocarpaceae	RBGE (wc: New Caledonia)	L		P954
<i>Retrophyllum piresii</i>	Podocarpaceae	N. A. ROSA & J. M. PIRES 856*	H	NHL	P627
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Podocarpaceae	PAK (WC: Columbia)	L		P630
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Podocarpaceae	PAK (WC: Columbia)	L		P631
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Podocarpaceae	BG Tübingen	L		P632
<i>Retrophyllum vitiense</i>	Podocarpaceae	?	H	SHNY	P633
<i>Retrophyllum vitiense</i>	Podocarpaceae	VINK & SCHRAMM BW8730	H	NHL	P634
<i>Retrophyllum vitiense</i>	Podocarpaceae	Dep. Agri. Fiji 5536	H	NHL	P635
<i>Retrophyllum vitiense</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Voma, Viti Levu, Fiji)	L		P938
<i>Retrophyllum vitiense</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Voma, Viti Levu, Fiji)	L		P939
<i>Saxegothaea conspicua</i>	Podocarpaceae	BG Münster	L		P636
<i>Saxegothaea conspicua</i>	Podocarpaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P637
<i>Saxegothaea conspicua</i>	Podocarpaceae	Pfizer Lab. DAMON cc011	L		P638
<i>Sundacarpus amarus</i>	Podocarpaceae	Ottway Ridge Arboretum	L		P639
<i>Sundacarpus amarus</i>	Podocarpaceae	Gondwana Nursery (D. Deutsch)	L		P640
<i>Sundacarpus amarus</i>	Podocarpaceae	M. JACOBS 8131	H	NHL	P641
<i>Sundacarpus amarus</i>	Podocarpaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia)	L		P903

2.2 Anatomische Techniken

2.2.1 Fixierung des Pflanzenmaterials

Vor der Verwendung für Paraffinserienschnitte musste das Lebendmaterial zunächst in FAA (Formalin-Alcohol-Acetic Acid) fixiert werden. Formaldehyd stoppt alle enzymatischen Reaktionen und die Essigsäure kompensiert die schrumpfende Wirkung des Alkohols. Die Proben wurden für 24h in dieser Lösung gelagert und dann ihrer weiteren Verwendung zugeführt. Ein Liter FAA-Lösung setzt sich wie folgt zusammen:

Tab. 4: Zusammensetzung von FAA.

Bestandteil	Menge
Ethanol (96%)	630 ml
Wasser	270 ml
Formaldehyd (37%)	50 ml
Essigsäure (>99%)	50 ml

2.2.2 Rehydrierung des Herbarmaterials

Proben von Herbarbelegen und Proben aus Übersee, welche im getrockneten Zustand eintrafen, mussten zuerst rehydriert werden. Dazu wurden Blattstücke in 10% Aerosol OT-Lösung (Tab. 5) eingeweicht (CUNNINGHAM 1969, AYENSU 1967, PETERSON 1978). Die Aerosol OT-Stammlösung wurde im Verhältnis 6:1 mit 95% Aceton gebrauchsfertig aufbereitet. Eine optimale Rehydrierung war nach 72 Stunden erreicht. Die Proben konnten aber bis zu drei Monate ohne Qualitätsverlust in dieser Lösung aufbewahrt werden. Vor der weiteren Verwendung wurde das Material kurz in 70% Ethanol gewaschen (ERBAR 1995).

Tab. 5: Zusammensetzung der OT-Stammlösung.

Bestandteil	Menge
Dioctyl-1,2-Natrium-Sulfosuccinat	10 g
Aqua dest.	90 g
Ethanol (90%)	einige Tropfen

2.2.3 Paraffintechnik

Die gesammelten Akzessionen der Podocarpaceae wurden im Rahmen der vorliegenden Dissertation größtenteils fluoreszenzmikroskopisch untersucht. Die für die Aufricht-Fluoreszenz-Mikroskopie genutzten Präparate konnten jedoch nicht dauerhaft aufbewahrt werden. Für spätere Vergleiche bzw. Untersuchungen unter anderen Gesichtspunkten wurden daher von vielen Akzessionen auch Dauerpräparate in Paraffintechnik hergestellt. Dazu mussten die Proben entwässert (Tab. 6), in Histowax® überführt und mit dem Rotationsmikrotom geschnitten werden.

Die Überführung der entwässerten Proben in das Paraffin geschah etwa gleichen Teilen tert. Butanol und Histowax® in geschlossenen Rillendeckelgläsern bei 63°C im Wärmeschrank mit Abluftsystem. Nach 48-72 h wurden die Rillendeckelgläser geöffnet und das tert. Butanol verdampfte innerhalb weiterer 48-72 h in demselben Wärmeschrank. Es folgte die Einbettung und das Aufblocken der Proben (GERLACH 1984). Die Serienquerschnitte wurden mit einem Rotationsmikrotom (Firma REICHERT-JUNG) in einer Dicke von 12-30 µm (objektabhängig) angefertigt. Die Paraffinschnitte wurden anschließend mit Eiweißglycerin auf Objektträgern fixiert. Durch Zugabe einiger Tropfen Wasser und die Nutzung einer Heizplatte (ca. 50°C) konnten die Schnitte zeitgleich gestreckt werden, um Artefakte zu vermeiden. Es folgte eine Trocknung der Schnitte für 24 h.

Tab. 6: Entwässerung der Proben für Paraffinserienschnitte.

Lösung	Dauer der Anwendung	Zusammensetzung
Ethanol I (70%)	kurz spülen	
Ethanol II (70%)	mind. 24 h	
Lösung I	mind. 24 h (bei 37°C)	20 ml tert. Butanol, 50 ml Ethanol (96%), 30 ml Aqua dest.
Lösung II	mind. 24 h (bei 37°C)	35 ml tert. Butanol, 50 ml Ethanol (96%), 15 ml Aqua dest.
Lösung III	mind. 24 h (bei 37°C)	55 ml tert. Butanol, 45 ml Ethanol (96%)
Lösung IV	mind. 24 h (bei 37°C)	100 ml tert. Butanol, Eosin
Lösung V	mind. 24 h (bei 37°C)	100 ml tert. Butanol
Lösung VI	mind. 24 h (bei 37°C)	100 ml tert. Butanol

2.2.4 Astrablau/Safranin-Färbung

Für die anschließenden Färbungen (Astrablau/Safranin oder Johansen) mussten die Serienquerschnitte auf den Objektträgern zuerst entparaffiniert werden (Tab. 7). Es folgte die schrittweise Überführung in Aqua dest., um die Schnitte auf die wässrigen Färbelösungen der Astrablau/Safraninfärbung vorzubereiten. Das Verfahren wurde nach GERLACH (1984) modifiziert.

Tab. 7: Entparaffinierung der Serienschritte.

Lösung	Dauer
Roticlear® I	15 min
Roticlear® II	15 min
Roticlear®/Isopropanol abs. (1/1)	5 min
Isopropanol abs.	5 min
Ethanol (96%)	5 min
Ethanol (70%)	2 min
Ethanol (50%)	2 min
Aqua dest.	2 min

Tab. 8: Astrablau/Safraninfärbung und Differenzierung.

Lösung	Dauer
Astrablau-Lösung	5 min
Aqua dest.	kurz spülen
Aqua dest.	kurz spülen
Aqua dest.	kurz spülen
Safranin-Lösung	5 min
Aqua dest.	kurz spülen
Aqua dest.	kurz spülen
Aqua dest.	kurz spülen
Aqua dest. mit 3 Tropfen HCl	10 sec
Ethanol (70%)	kurz spülen
Ethanol (96%)	kurz spülen
Isopropanol abs.	2 min
Roticlear® III	5 min
Roticlear® IV	5 min
Roticlear® V	5 min

Die Differenzierung der Serienschritte erfolgte nach Augenmaß mit verdünnter Salzsäure. Der Einschluss der gefärbten Präparate wurde mit Entellan® und Deckgläsern durchgeführt. Die Hellfeld-Durchlicht-mikroskopische Untersuchung und Dokumentation erfolgte mit einem Axioplan Photomikroskop (ZEISS), der angeschlossenen Kamera COLOR VIEW II und dem Aufnahme- und Verwaltungsprogramm CELL^F. Safranin färbte verholzte Zellen bzw. Zellbestandteile rot, während Astrablau reine Zellulosewände (z.B. Phloem) blau anfärbt (Abb. 7).

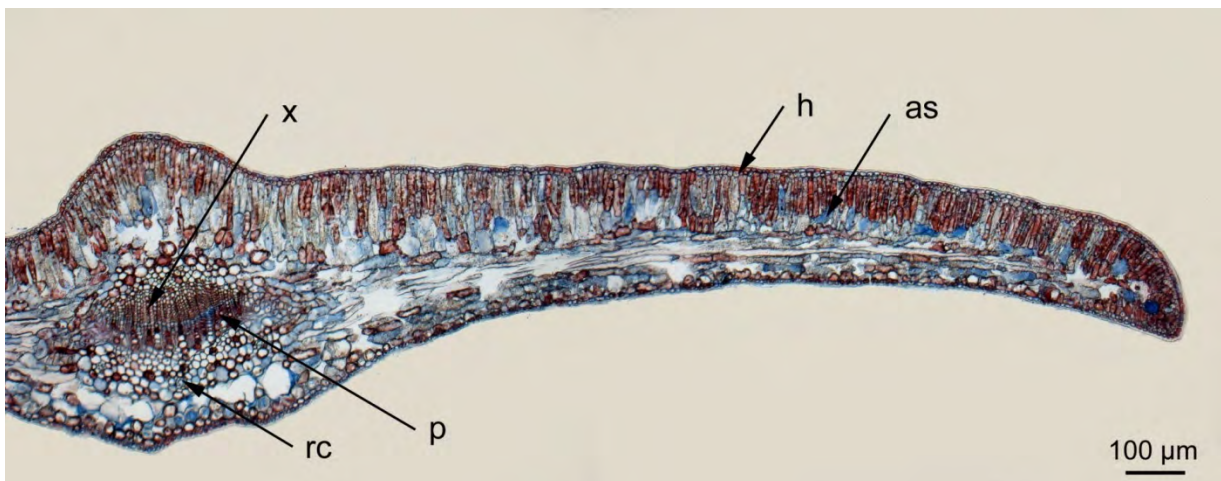


Abb. 7: Blattquerschnitt (Paraffintechnik) von *Podocarpus chinensis* Wall. ex J. Forbes var. *chinensis* in Astrablau/Safraninfärbung und Hellfeld-Durchlicht-Mikroskopie. (as = auxiliäre Sklereide, h = Hypodermis, p = Phloem, rc = Harzkanal, x = Xylem).

2.2.5 Johansen-Färbung

Zusätzlich zur Astrablau/Safraninfärbung wurde auch die Vierfachfärbung nach Johansen benutzt. Mit dieser Färbemethode (modifiziert nach GERLACH 1984) lassen sich mehr Zelltypen farblich differenzieren als bei der Astroblau/Safranin-Färbung. In gut



Abb 8: Leitbündelbereich eines Blattquerschnittes von *Podocarpus teysmannii* Miq. in Johansen-Färbung und Hellfeld-Durchlicht-Mikroskopie.

ausdifferenzierten Färbungen werden verholzte bzw. verkorkte Zellwände und die Chromosomen rot, unverholzte Zellwände grünlich-orange und kutinisierte Zellwände rötlich-purpurn angefärbt. Mittellamellen erscheinen grün, und Sklereide rot-orange. Die Epidermiszellen werden gelblich-orange und Casparische Streifen dunkelrot angefärbt. Im orangen Cytoplasma lassen sich rot-violette Nucleoli differenzieren. Die Entparaffinierung folgt dem Schema für die Astrablau/Safranin-Färbung (Tab. 7),

endet aber mit der 96% Ethanol-Stufe. Das anschließende Färbeverfahren mit modifizierter Reihenfolge der Lösungen kann Tab. 9 entnommen werden. Einschluss der gefärbten Serienquerschnitte und die Dokumentation am Mikroskop sind Abschnitt 2.2.4 zu entnehmen.

Tab. 9: Vierfachfärbung nach Johansson (modifiziert).

Lösung	Dauer
Lösung A	1-2 h
Fließend Wasser	ausgiebig spülen
Lösung B	10-15 min
Fließend Wasser	ausgiebig spülen
Lösung C	15 sec
Lösung F	3 min
Lösung G	kurz spülen
Lösung D	10 min
Lösung E	kurz spülen
Roticlear I	kurz spülen
Roticlear II	kurz spülen

Zusammensetzung der Lösungen aus Tab. 9:

Lösung A: 1 g Safranin in 50ml EGMME, 25 ml Ethanol (96%), 25 ml Aqua dest., 1 g Natriumacetat und 2 ml Formaldehyd (37%).

Lösung B: 1 g Kristallviolett in 100 ml Aqua dest.

Lösung C: je 200 ml EGMME, Ethanol (96%) und tert. Butanol.

Lösung D: Fast Green gesättigt in 25 ml EGMME, 60 ml Ethanol (96%), 160 ml tert. Butanol, 25 ml Nelkenöl und 0,6 ml Essigsäure (>99%).

Lösung E: 30 ml Ethanol (96%), 30 ml tert. Butanol und 0,15 ml Essigsäure (>99%).

Lösung F: 0,2 g Orange G in 40 ml EGMME und 20 ml Ethanol (96%).

Lösung G: je 200 ml Nelkenöl, Isopropanol und Roticlear®.

2.2.6 Fluoreszenzmikroskopie

Da die Paraffintechnik sehr zeitaufwändig ist, wurde die Auflicht-Fluoreszenz-Mikroskopie als schnellere Methode gewählt, um ein Maximum an Akzessionen zu untersuchen. Es konnten jedoch dabei keine Dauerpräparate angefertigt werden. Mit dem Handmikrotom (ALLMIKRO) wurden Präparate mit ca. 25 µm Schnittdicke aus den Proben des fixierten Frischmaterials (2.2.1) oder der rehydrierten Herbarbelege (2.2.2) hergestellt. Als Medium während der mikroskopischen Untersuchung diente Wasser mit einigen Tropfen der Rehydrierungslösung zur Vermeidung von Luftblasen in den zu dokumentierenden Blattquerschnitten. Die Aufnahmen wurden mit einem Photomikroskop Axioplan (ZEISS) unter Nutzung des Filtersets 09 (BP450-490, FT 510, LP515) gemacht (2.2.4).

2.2.7 Rasterelektronenmikroskopie

Proben für die Rasterelektronenmikroskopie wurden nach dem Fixieren zur Entwässerung mindestens 24 h in Formaldehyd-Dimethylacetal (FDA) gelagert worden. Die anschließende Critical Point-Trocknung (GERSTBERGER & LEINS 1978) wurde mit dem Critical Point-Dryer CPD 030 (BALZERS) mit CO₂ durchgeführt. FDA diente dabei auch als Intermedium zur Überführung der Proben in den CPD. Es folgen mehrere Spülungen des Druckkammerraumes mit flüssigen CO₂ bei ca. 8°C. Anschließend wurde die Kammer auf ca. 42°C erwärmt, um den kritischen Punkt des CO₂ zu überschreiten. Es folgte ein kontrollierter Druckablass über ein Nadelventil. Eine zu schnelle Druckreduzierung war zu vermeiden, um das Bersten der empfindlichen Zellen zu verhindern. Die Druckreduzierung benötigte ca. 40 min. Anschließend wurden die Proben mit PLANO Leit-Tabs (größere Blattstücke mit Leit-C) auf Aluminiumzylindern fixiert. Diese wurden dann bis zur weiteren Verwendung trocken aufbewahrt und anschließend für die REM-Untersuchung mit dem Sputtergerät SCD (BALZERS) 180 sec mit Gold beschichtet. Bei Aufladungen, verursacht durch unvollständige Vergoldung, wurde dieser Prozess wiederholt. Die Untersuchung erfolgte mit dem DSM 950 Rasterelektronenmikroskop (ZEISS). Mit dem Programm DIPS (Digital Imagine Processing System) wurden die Ergebnisse digital dokumentiert.

Sollten epikutikuläre Wachse der Blattoberflächen mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht werden, wurde keine Critical Point-Trocknung durchgeführt, da FDA diese Wachsstrukturen löst. Stattdessen wurden die Proben bei Raumtemperatur auf Silicagel getrocknet. Das Aufkleben der Proben, die Beschichtung mit Gold und die weiteren Verfahrensschritte erfolgten wie oben beschrieben.

2.3 Molekulare Techniken

2.3.1 Extraktion

Die DNA wurde aus jeweils ca. 50 mg silikat- oder luftgetrockneten Proben (hauptsächlich Blättern) isoliert. Dazu wurde das DNeasy Plant Mini kit 96 (Firma QIAGEN INC., Valencia, Kalifornien, USA) nach Vorgabe des Herstellers benutzt. Luftgetrocknetes Material (Proben von Herbarbelegen) wurden einer modifizierten Prozedur unterzogen: Das zerkleinerte Material wurde für 24 h bei 42°C und ca. 50-60 Rotationen/min in der modifizierten AP1-Lösung (400 µL AP1, 1 µL DX-Reagenz, 30 µL von 20 mg/mL Proteinase K) belassen. Die Amplifizierung von *rbcL*, *nrITS1* und *NEEDLY* intron2 geschah durch Polymerase-Kettenreaktion mit Reaktionsvolumina von 15 oder 20 µl.

2.3.2 Primer

Für die Amplifizierung von *rbcL*, nrITS1 und *NEEDLY* intron2 wurde folgende Forward- und Reverse-Primer benutzt:

Tab. 10: Zur Amplifizierung genutzte Primer.

Name	Primer Sequenz (5'-3')	Richtung	Region	Herkunft
aF (NY1151)	ATGTCACCACAAACAGAACTAAAGC	F	<i>rbcL</i>	KRESS & ERICKSON (2007)
aR (NY1152)	TCACAAGCAGCAGCTAGTTCAGGACT	R	<i>rbcL</i>	FAZEKAS et al. (2008)
F (NDY-F)	GGGAAATTCTTATTAGAAGTCCAAAG	F	<i>NEEDLY</i> intron 2	LITTLE (2004)
R (LFY/NDY-R)	CTGCACCAGWGTRCTTTGCATG	R	<i>NEEDLY</i> intron 2	LITTLE (2004)
ITSA (NY513)	GGAAGGAGAAGTCGTAACAAGG	F	nrITS	ADAMS et al. (2003)
NY762	TTCGGGCGCAACTTGCCTTC	R	nrITS	HUANG unpl.

2.3.3 Amplifizierung

15µl bzw. 20 µl Reaktionsvolumen enthielten jeweils:

- 1× PCR-Puffer (20 mM Tris-HCl pH 8.8, 10 mM KCl, 10mM (NH₄)₂SO₄, 2 mM MgSO₄, 1% [v/v] Triton X-100, 5% [w/v] Sucrose, 0,025% [w/v] cresol red)
- 0,2 µM dNTPs
- je 0,5 µM/mL des F-/R-Primers (Tab. 10)
- 0,25 Einheiten *Taq*-Polymerase
- 0,025 mg/mL BSA
- 2 µL DNA

rbcL-Amplifizierung:

Für die *rbcL*-Amplifizierung wurde der o.g. Reaktionsansatz genutzt. Dieser Ansatz wurde für 150 sec bei 95°C und dann in weiteren 35 Zyklen (30 sec bei 95°C, 30 sec bei 58°C, 30 sec bei 72°C) inkubiert. Die abschließende Amplifizierung betrug 10 min bei 72°C.

nrITS1-Amplifizierung:

Die nrITS-Amplifizierung folgte den Vorgaben der *rbcL*-Amplifizierung. Eine Ausnahme bildet die Erhöhung des Reaktionsvolumens auf 20 µl, sowie die Zugabe von 0,5 Einheiten *Taq*-Polymerase und 0,36 M Betain. Dieser Ansatz wurde für 150 sec bei 95°C und dann in weiteren 35 Zyklen (30 sec bei 95°C, 30 sec bei 60°C, 30 sec bei 72°C) inkubiert. Die abschließende Amplifizierung betrug 10 min bei 72°C.

NEEDLY intron2-Amplifizierung:

Die *NEEDLY* intron2-Amplifizierung folgte den Vorgaben der *rbcL*-Amplifizierung. Eine Ausnahme bildet die Zugabe von 1,6 $\mu\text{M}/\text{mL}$ der verwendeten Primer (Tab. 10) und 2,5 μL DNA je 15 μl Reaktionsansatz. Dieser Ansatz wurde für 150 sec bei 95°C und dann in weiteren 35 Zyklen (30 sec bei 95°C, 30 sec bei 53°C, 30 sec bei 72°C) inkubiert. Die abschließende Amplifizierung betrug 10 min bei 72°C.

2.3.4 Sequenzierung

Die PCR-Produkte wurden mit ExoSAP-IT (USB INC., Cleveland, Ohio, USA) aufgereinigt. Die Sequenzierung unter Nutzung der Amplifizierungsprimer und BigDye v3.1 cycle sequencing chemistry (Firma APPLIED BIOSYSTEMS, Foster City, Kalifornien, USA) erfolgte in der High-Throughput Genomics Unit, Department of Genome Sciences, University of Washington, USA.

2.3.5 Sequenzanalyse

Die Sequenzen der zueinander gehörenden Forward- und Reverse-Primer der genetischen Marker der einzelnen Akzessionen wurden mit SEQUENCHER 4.9 paarweise aligniert und editiert.

2.3.5.1 Alignierung

Die Alignierung der Sequenzen aller Taxa eines genetischen Markers erfolgte mit MUSCLE 3.6 (EDGAR 2004a,b). Die Kalkulation basierte auf Übereinstimmung des Nucleotid-Levels.

2.3.5.2 Phylogenetische Rekonstruktionen (TNT)

Die Datenmatrizen wurden mit TNT 1.1 für WINDOWS (GOLOBOFF et al. 2008) analysiert. 'Indels' der Sequenzen wurden unter Nutzung von '2xread' (LITTLE 2005) als Information genutzt, nicht-informative Merkmale wurden deaktiviert ('xi') und 'random seed' entsprach ('rs0'). Äste mit unklarer Unterstützung wurden zusammengefasst ('col3'). 1000 'random addition sequence' Replikate wurden durchgeführt und je 20 Bäume pro Replikat gespeichert ('mult=rep1000hold20rat'). Jedes Replikat wurde zuerst durch TBR ausgetauscht und bei den anschließenden 200 'iteration ratchet perturbings' wurden 10% der informativen Merkmale mit einer Wahrscheinlichkeit von 5 aufgewichtet und mit einer Wahrscheinlichkeit von 5 abgewichtet ('ho20000; rat: iter200upf5down5'). Die anderen Parameter entsprachen der Standardeinstellung. Die Analysen wurden getrennt für *rbcL*, *NEEDLY* intron2 und nrITS1 durchgeführt.

In der kombinierten Analyse wurden alle drei genetischen Marker und anatomisch-/morphologischen Daten eingeschlossen. Die Unterstützung der Äste wurde durch 1000 'jackknife resamplings' bewertet. Der 'strict consensus tree' aus den 1000 'jackknife resamplings' wurde genutzt, um die Unterstützung jedes Astes des aus den Originaldaten unter Verwendung von WINCLADA 1.00.08 (NIXON 2002) erzeugten 'strict consensus tree' zu kalkulieren.

2.3.5.3 Phylogenetische Rekonstruktionen (MrBayes)

Die Methode der Bayesischen Inferenz wurde ebenfalls zur Rekonstruktion der Phylogenie der Podocarpaceae genutzt. Modelle für die Nukleotid-Substitution wurden individuell für jeden genetischen Marker mit dem in MODELTEST 3.7 (POSADA & BUCKLEY 2004) implementierten 'Bayesian Information Criterion', in Zusammenhang mit PAUP*4.0b10 (SWOFFORD 2002) festgelegt. Zwei simultane, vollkommen voneinander unabhängige Analysen starteten von verschiedenen Zufallsbäumen ($N_{\text{runs}}=2$; default) aus. Drei 'heated' und eine 'cold chain' wurden genutzt. 'Posterior probabilities' und die Parameter des Substitutionsmodells wurden mit 'MCMC' und 'Metropolis coupling' unter Nutzung des Programms MRBAYES 3.1.2 (RONQUIST & HÜLSENBECK 2003) abgeschätzt. Die 'Einrichtung der Suche' entsprach den Standardeinstellungen. Die Analysen wurden sowohl für jeden genetischen Marker einzeln als auch kombiniert durchgeführt. Alle 'chains' liefen für 10 Mil. Generationen und in jeder einhundertsten Generation wurden die gefundenen Bäume der 'cold chain' gesammelt. Die Sammlungsfrequenz entsprach jeder tausendsten Generation. 25% der gesammelten Bäume wurden zusammengefasst 'sumt burnin = 1250'. Die Ergebnisse der Analysen unter Nutzung der Bayesischen Inferenz werden als '50% majority rule consensus trees' dargestellt.

2.4 Sammlung, Bearbeitung und Darstellung der anatomisch/morphologischen Daten

2.4.1 DELTA-Editor (DEscription Language for TAXonomy-Editor)

Das DELTA-System ist ein komplexes Paket von Programmen, das die Sammlung, Bearbeitung und Auswertung von taxonomischen und phytographischen Daten ermöglicht (DALLWITZ et al. 2000). Diese Daten werden in getrennten Dateien (= verschiedenen Tabellen) erfasst: 'items' (terms of investigation), 'chars' (characters) und 'specs' (specifications). Die Datei 'items' beinhaltet die eingegebenen Taxa. Ein Taxon entspricht einem Objekt. Die Datei 'chars' enthält die Merkmale und die zugehörigen Merkmalszustände. Zur Erstellung der Merkmalsliste können fünf verschiedene Merkmalstypen genutzt werden: 'Unordered multistate' Merkmale (U), 'Ordered multistate' Merkmale (O), 'Integer numeric' (I), 'Real numeric' Merkmale (R) und 'Text' (T).

Für das Umsortieren, Umbenennen oder Konvertieren der Dateien 'items' und 'chars' mit CONFOR (Format-Conversion) wird die Spezifikationsdatei 'specs' benötigt. Diese enthält die Rahmenbedingungen der Arten- und Merkmalsmatrize. Dazu zählen unter anderem die maximale Anzahl der Merkmale und deren Zustände, die maximale Anzahl der Taxa und die Merkmalstypen. Das Programm TAXACOM (Program for Taxonomic Comfort) bietet dem Benutzer eine windowstypische Oberfläche. Ferner wird dadurch auch die 'specs'-Datei automatisch den entsprechenden Änderungen der 'items' und 'chars' angepasst.

2.4.1.1 Programme zum Konvertieren und Auswerten der Kerndateien

Mit Beendigung der Dateneingabe in die Kerndateien ('items', 'chars', 'specs') kann bei DELTA das Programm CONFOR (Format-Conversion) genutzt werden. Das Programm enthält mehrere Befehle (vgl. 2.4.1.2 und 2.4.2.3), die in den Befehlsdateien nach Bedarf zusammengestellt werden können. Diese ermöglichen die eigentliche Auswertung der gesammelten Daten der Kerndateien. Mit ihrer Hilfe können einerseits Taxonbeschreibungen, aber auch Bestimmungsschlüssel erstellt werden. Andererseits können sie für phänetische Verwandtschaftsanalysen genutzt werden.

2.4.1.2 Taxonbeschreibungen

Das Programm CONFOR ermöglicht es, aus den eingegebenen Daten, unter Zuhilfenahme der Befehlsdateien 'tonat' bzw. 'tonatt' (translate into Natural Language), Taxonbeschreibungen zu erstellen (DALLWITZ et al. 1995b). Diese werden aus den Merkmalen und den jeweiligen Merkmalszuständen gebildet, dabei wird die Reihenfolge der Eingabemaske eingehalten. Sollte für ein Merkmal kein Eintrag existieren, so wird dieses Merkmal in der Beschreibung ausgelassen. Die Ausgabe der mit 'tonat' erstellten Beschreibungen erfolgt als rtf-Textdatei.

2.4.1.3 Dichotome Bestimmungsschlüssel

Mit dem Programm KEY können aus den eingegebenen Daten ('items' und 'chars') dichotome Bestimmungsschlüssel erstellt werden (DALLWITZ et al. 1995b). Die Ausgabe erfolgt als Textdatei im rtf-Format. Bei der Erstellung der Schlüssel ist darauf zu achten, alle numerischen Merkmale (z.B. Größen oder Anzahlen) in 'multistate'-Merkmale umzuwandeln. Ferner sollten für die Erstellung eines dichotomen Bestimmungsschlüssels die Merkmale gewichtet werden (Werte 1-10). Merkmale, welche Taxa gut voneinander trennen und dabei innerhalb eines Taxons besonders stabil sind, werden mit 10 gewichtet (z.B. die Anzahl der Harzkanäle). Dagegen werden Merkmale, die nur wenige Taxa abtrennen, mit 1 gewichtet.

2.4.2 Bildbearbeitung

Die Erstellung der Bildtafeln erfolgte mit Photoshop 7.0 (ADOBE). An den Originalaufnahmen wurden keine inhaltsverändernden Bearbeitungen durchgeführt. Lediglich Ausrichtung, Freistellung und Lage/Größe der Maßbalken wurden angepasst.

2.4.3 Erstellung der Graphiken

Alle Graphiken wurden mit CORELDRAW X5 erstellt. Auch die graphische Nachbearbeitung der Kladogramme erfolgte mit diesem Programm. Tabellen und Diagramme wurden mit Excel 2010 (MICROSOFT) angefertigt.

3 Ergebnisse

3.1 Anatomisch-/morphologische Analyse einer *Dacrydium*-Spezies aus Neukaledonien

Die Ergebnisse wurden im Jahr 2005 publiziert (Anhang, Seite 1-10):

KNOPF, P., NIMSCH, H., STÜTZEL, T. 2007. *Dacrydium* × *suprinii*, sp. Nova—a natural hybrid of *Dacrydium araucarioides* × *D. guillauminii*. Feddes Repert. 118:1–2, 51–59. (Diagnostische Beschreibungen der Art erfolgten in Lateinisch, Englisch, Französisch und Deutsch).

Während einer geobotanischen Feldstudie im Jahr 1994 wurde durch Hubertus Nimsch in Neukaledonien (Abb. 9) ein Individuum aus der Gattung *Dacrydium* SOL. ex G. FORST entdeckt, welches nicht den bekannten *Dacrydium*-Arten zugeordnet werden konnte. Vegetative und generative Merkmale dieser Pflanze entsprachen entweder *Dacrydium araucarioides* BRONGN. et GRIS. oder *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ, einige Merkmale sind intermediär zwischen den genannten Taxa anzusiedeln (vgl. z.B. Abb. 10 B). Im Jahr 2000 wurde eine weitere Expedition unternommen, um Material für eingehendere

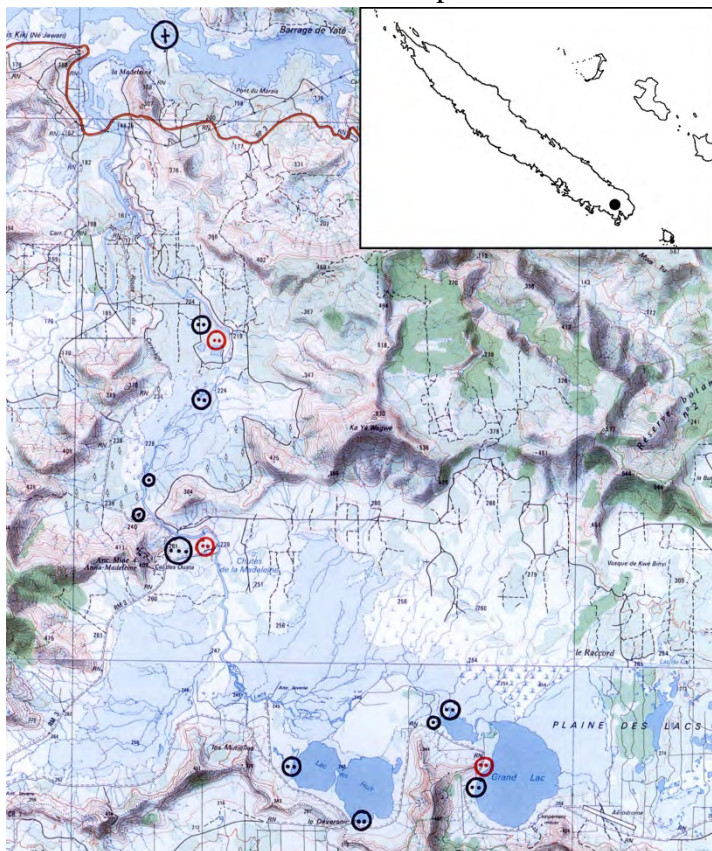


Abb. 9: Verbreitung von *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ und *Dacrydium X suprinii* NIMSCH in Neukaledonien (r.o.) nach Bernard Suprin: *D. guillauminii*: ⊙ Einzelfund, ⊕ sehr kleine Population, ⊖ kleine Population, ⊕ Extinct, *D. X suprinii*: ● sehr kleine Population.

Untersuchungen zu sammeln. Damit konnte der Nachweis erbracht werden, dass es sich bei dem gefundenen Individuum um eine Hybride handelt, die nun erstmalig beschrieben wurde. Der Vergleich der Hybride mit den beiden Elternarten (*D. araucarioides* BRONGN. et GRIS. & *D. guillauminii* J. BUCHHOLZ) wurde anhand morphologischer und anatomischer Analysen durchgeführt. Der Ergebnisse des morphologischen Vergleiches sind in Tab. 11 dargestellt, die Ergebnisse der blattanatomischen Analysen in Abb. 11 und 12.

Diagnostische Beschreibung von *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH nov. hybr.:

Arbor 2-4 m alta; ramuli annotini juvenales regulariter verticillati, ramuli vetusti irregulariter candelabriforimi; folia acerosa, 5-10 mm longa, circa 1 mm lata, erecta et acuta, se partim tegentia, persistentes plus quam novem annos, apices non appressi nec pungenti, media inter parentes (*D.a.* et *D.g.*); strobili masculini terminales, 10-16 mm longi et 4-5 mm lati; microsporophylla spiraliter imposita, 4-5 mm longa ad ca. 1 mm lata; strobili foemini terminales, strobilis *D.g.* similes sed minores; semina 1-2 per strobilum, circa 3,5 mm longa. Habitat in sylvis ripariis terrae ophiolithicae (serpentinae) altitudinis 150-275 m supra marem.

Holotypus: B (Berlin, Deutschland), Isotypus: BOCH (Bochum, Deutschland).

Kleiner, 2-4 m hoher Baum, Zweige in der Jugendphase in gleichmäßigen Quirlen, Zweige in der Altersphase sehr unregelmäßig und kandelaberförmig angeordnet, die Maße der juvenilen und adulten Nadeln stehen deutlich zwischen denen von *Dacrydium araucarioides* BRONGN. et GRIS. und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ, adulte Nadeln sind 5-10 mm lang und ca. 1 mm breit, die Nadeln sind regelmäßig dicht spiralig am Trieb angeordnet und überdecken sich zum Teil gegenseitig, die Nadelspitze ist frei stehend und nicht stechend, die weiblichen Zapfen stehen an kurzen Terminaltrieben, der Zapfen ist kleiner als der von *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ, sieht diesem aber sehr ähnlich, im Zapfen wurden 1-2 Samen beobachtet, die Samen sind ca. 3,5 mm lang, *D. × suprinii* NIMSCH wächst auf dem gleichem Standort wie *D. guillauminii* J. BUCHHOLZ im schmalen Galeriewald in unmittelbarer Nähe des Wassers auf Serpentinböden, Höhenlage des Standortes 150-275 m über NN.

Typus-Exemplar:

Type locality: SE of the Grande Terre, Rivière des Lacs, Chutes de la Madeleine, ca. 100 m flussabwärts, entdeckt 1994. Holotyp: H. Nimsch, Freiburg, N° 5122, 29.12.2005, B Isotype BOCH Additional Material N°: 5121 Grand Lac and 5123 Rivière des Lacs: 29.12.2005. Internat. Code of Herbars: BOCH

Tab. 11: Morphologischer Vergleich der untersuchten Taxa.

Merkmale	<i>Dacrydium araucarioides</i> BRONGN. & GRIS.	<i>D. x suprinii</i> NIMSCH	<i>D. guillauminii</i> J. BUCHHOLZ
Höhe	Kleiner Baum, bis zu 6 m hoch.	Kleiner Baum, 2-4 m hoch.	Kleiner Baum, 2 (-4) m hoch.
Verzweigung	Zweige juveniler Pflanzen formen einen sehr einheitlichen Kronenaufbau, Kronen adulter Pflanzen kandelaberförmig geformt. Fertile Sprossspitzen zur Reife der Samen purpurn und fleischig.	Zweige juveniler Pflanzen formen einen sehr einheitlichen Kronenaufbau, Kronen adulter Pflanzen unregelmäßig geformt. Fertile Sprossspitzen zur Reife der Samen grün und nicht fleischig.	Zweige juveniler Pflanzen formen einen sehr einheitlichen Kronenaufbau, Kronen adulter Pflanzen unregelmäßig geformt. Fertile Sprossspitzen zur Reife der Samen grün und nicht fleischig.
Blätter	Juvenile Nadeln sind linear und abstehend, unterscheiden sich stark von den adulten Blättern. Adulte Blätter sind schuppenartig, dick, 3-7 mm lang und über 2 mm breit, dicht angeordnet mit freien Spitzen, verbleiben bis zu 9 Jahre an den Zweigen, werden mit dem sek. Dickenwachstum abgestoßen. Blätter sind regelmäßig in mehreren Reihen spiralig angeordnet, überlappend, die Blattbasen verdecken den Spross.	Merkmale der juvenilen und adulten Nadelblätter exakt intermediär zwischen den parental Taxa. Adulte Blätter sind ca. 5-10 mm lang und ca. 1 mm breit, dicht angeordnet, Spitzen sind frei und nicht stechend, verbleiben etwa so lang am Zweig wie die Blätter von <i>D. guillauminii</i> . Blätter sind regelmäßig in mehreren Reihen spiralig angeordnet, überlappend, die Blattbasen verdecken den Spross nicht.	Juvenile und adulte Nadelblätter sind gleichgestaltet, linear, abstehend und dünn. Adulte Blätter sind 13-17 mm lang und ca. 0,8 mm breit, dicht pinselartig angeordnet, spitz zulaufend aber nicht stechend, verbleiben 9-12 Jahre oder länger am Zweig. Blätter sind regelmäßig in mehreren Reihen spiralig angeordnet, unregelmäßig überlappend, die Blattbasen verdecken den Spross nicht.
Männl. Zapfen	Ca. 11 mm lang und 5 mm im Durchmesser.	Ca. 16 mm lang und 5 mm im Durchmesser.	Ca. 12 mm lang und 4 mm im Durchmesser.
Weibl. Zapfen	Terminal an kurzen Seitentrieben, ovoid-oblong, ca. 10 mm lang.	Terminal an kurzen Seitentrieben, ovoid-oblong, ca. 6 mm lang.	Terminal an kurzen Seitentrieben, ovoid-oblong, ca. 10 mm lang.
Samen	Ca. 3 mm lang, 1-3 Samen sind in einem Zapfen vereint, umhüllt von einem fleischigen Epimatium.	Ca. 3,5 mm lang, 1-2 Samen sind in einem Zapfen vereint, umhüllt von einem lederigen Epimatium.	Ca. 4 mm lang, ≤ 5 Samen sind in einem Zapfen vereint, umhüllt von einem lederigen Epimatium.
Habitat	Auf trockenen, teilweise verwitterten Serpentinböden, auch auf ultra-alkalischen Skelettböden.	Gleiches Habitat wie <i>D. guillauminii</i> an nur 3 Orten. Oft an der Grenze der schmalen Galeriewälder zu den höher gelegenen, trockeneren Plätzen mit Serpentinböden.	Nur an 9 kleinräumigen Habitaten in Galeriewäldern an Uferändern: Rivière des Lacs, Lac en Huit, Lac Intermédiaire und Grand Lac, wachsen im bzw. nahe am Wasser.
Verbreitung	Von Meereshöhe bis auf 1000 m, nur im Südosten von Grande Terre.	Von ca. 150-175 m Höhe üNN wie <i>D. guillauminii</i> .	Von ca. 150-275 m Höhe üNN verbreitet.

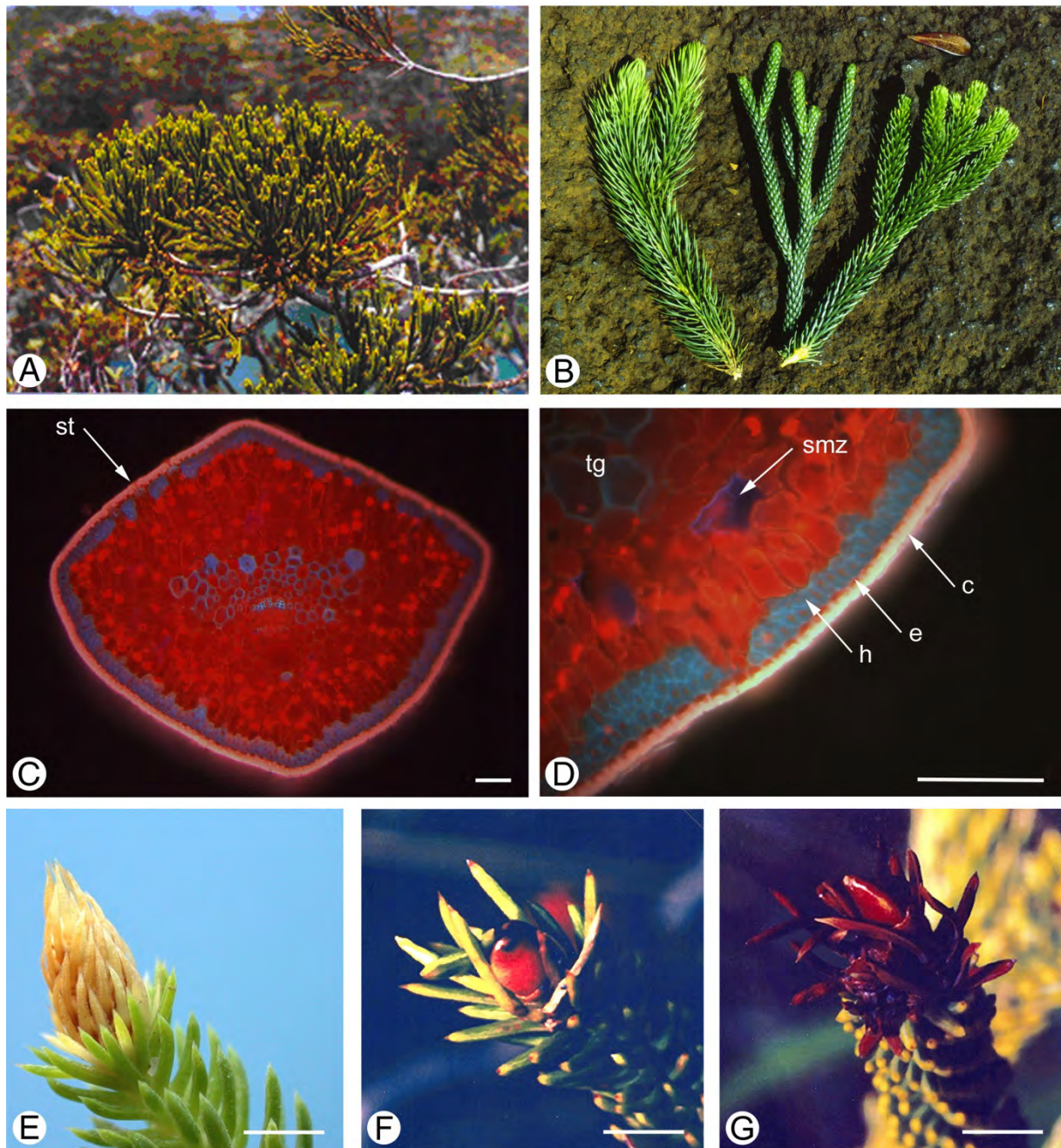


Abb. 10: *Dacrydium x suprinii* NIMSCH. **A** Habitus, **B** adulte Zweige (v.l.n.r. *Dacrydium guillauminii*, *Dacrydium araucarioides*, *Dacrydium x suprinii*), **C** Querschnitt eines adulten Nadelblattes (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahme, st = stomata), **D** Detail von C (c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, smz = sklerenchymatische Mesophyllzelle, tg = Transfusionsgewebe), **E** junger männlicher Zapfen, **F** weiblicher Zapfen nach der Befruchtung, **G** reifer weiblicher Zapfen. F,G: © Bernard Suprin, C & D: Maßbalken = 100 µm, E-G: Maßbalken = 5 mm.

In Abb. 10 F-G werden die weiblichen Zapfen bzw. Samen von *D. x suprinii* NIMSCH am Naturstandort gezeigt. Die Bilder wurden von Bernard Suprin zu Verfügung gestellt. Die Entnahme der abgebildeten Strukturen für digitale Aufnahmen im Labor an der RUB, verbietet sich aufgrund der Seltenheit von *D. x suprinii* NIMSCH. Abb. 10 E zeigt einen männlichen Zapfen an der einzigen kultivierten Pflanze dieser Art (Sammlungsbestand des Botanischen Gartens Bochum).

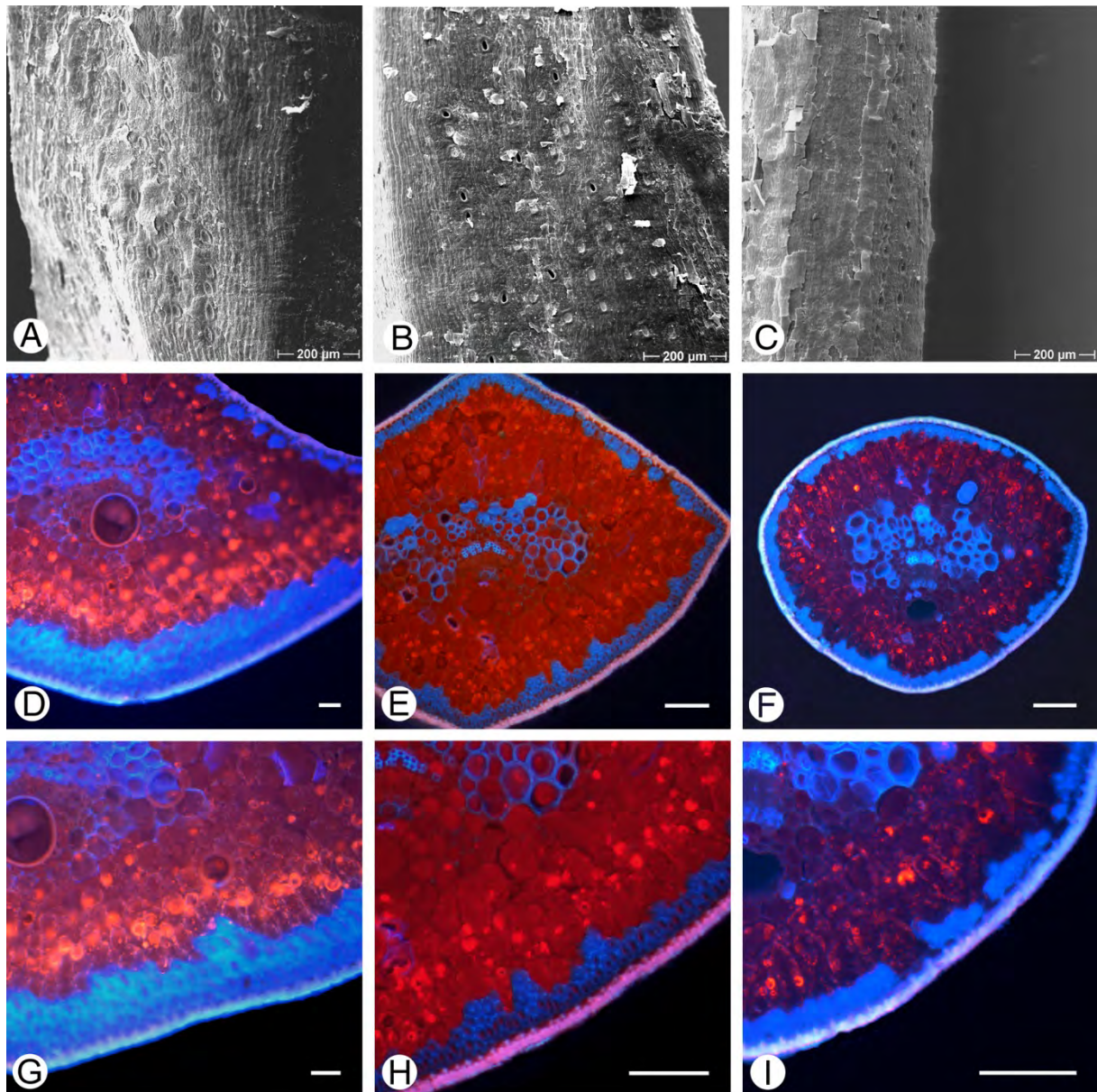


Abb. 11: Mikroskopischer Vergleich der Blattmerkmale von *Dacrydium araucarioides* BRONGN. et GRIS. (linke Spalte), *Dacrydium x suprinii* NIMSCH (mittlere Spalte) und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ (rechte Spalte). **A-C** REM-Aufnahmen der abaxialen Seite der Nadelblätter, **D-F** Leitbündel und Harzkanäle von adulten Nadelblättern (Querschnitte in Fluoreszenzmikroskopie); **G-I** Details der Hypodermis. E & H: Ethanol 70% als Medium, D, F, G, I: Öl als Medium, D-I: Maßbalken = 100µm.

Für den anatomischen Vergleich werden sowohl rasterelektronenmikroskopische Aufsichten der Blattoberflächen als auch Blattquerschnitte herangezogen. Der Vergleich der anatomischen Merkmale der Blattquerschnitte (Abb. 11 D-I) zeigt die intermediäre Ausbildung der Hypodermis von *D. x suprinii* NIMSCH. Diese ist an der abaxialen Blattseite wie bei *D. araucarioides* BRONGN. et GRIS. mehrlagig ausgebildet. Die Mehrlagigkeit ist aber, ähnlich der einlagigen Hypodermis von *D. guillauminii* J. BUCHHOLZ unterbrochen. So entsteht der Eindruck einer 'traubenförmigen' Hypodermis (Abb. 11 H).

Die Auswertung der rasterelektronenmikroskopischen Bilder (Abb. 11 A-C) ist in Abb. 12 dargestellt. Während die abaxiale Verteilung der Stomata von *D. × suprinii* NIMSCH, der von *D. guillauminii* J. BUCHHOLZ entspricht, ist die Verteilung der Stomata auf der adaxialen Seite am ehesten mit der abaxialen Seite von *D. araucarioides* BRONGN. et GRIS. gleichzusetzen.

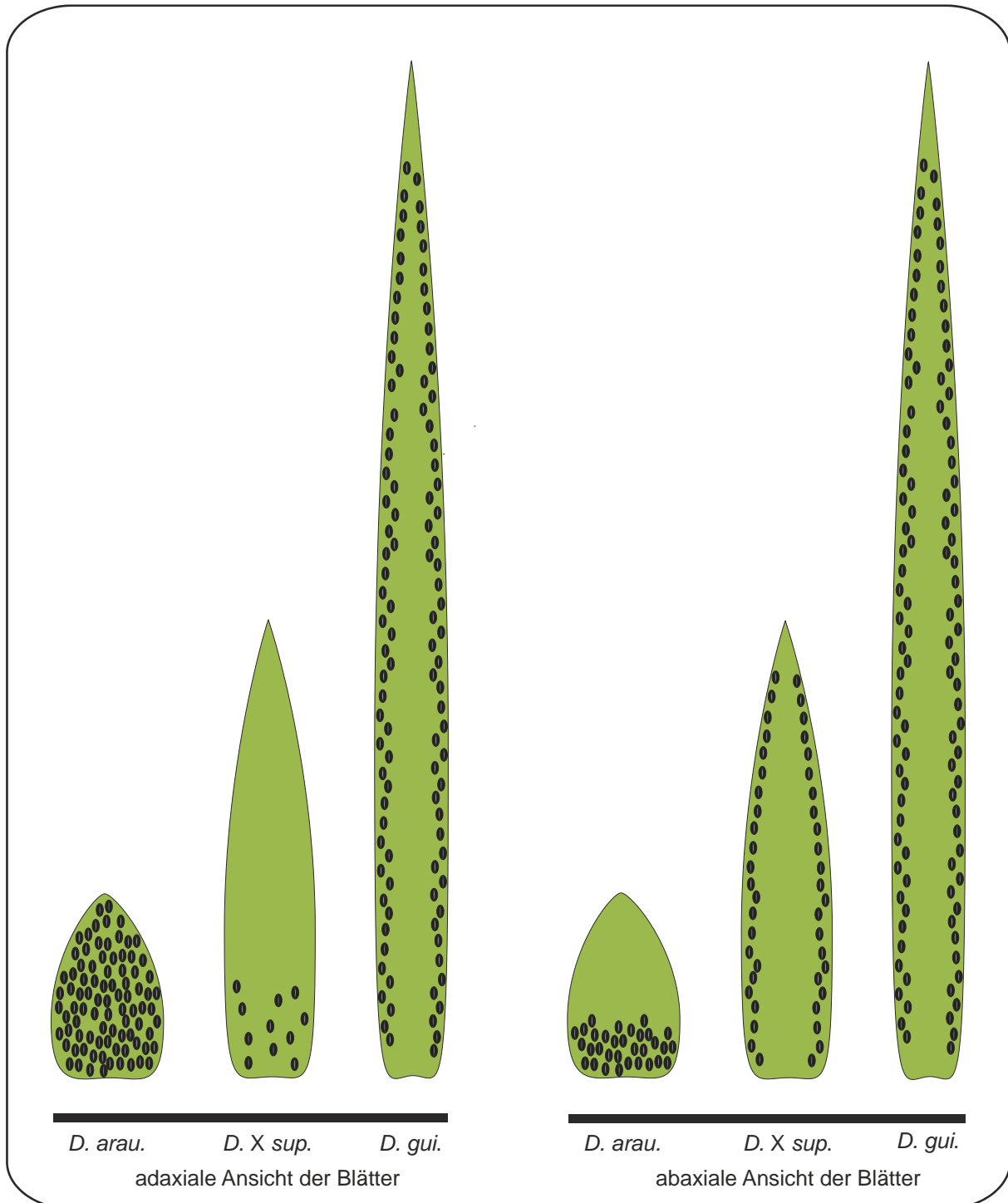


Abb. 12: Verteilung der Stomata auf adulten Nadelblättern von *Dacrydium araucarioides* BRONGN. et GRIS., *Dacrydium × suprinii* NIMSCH und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ. Formen der Blätter entsprechend der natürlichen Größe.

3.2 Phylogenetische Analysen der Podocarpaceae ¹

Für die phylogenetische Rekonstruktion der Podocarpaceae werden die Datensätze (*rbcl*, nrITS1, *NEEDLY* intron 2) sowohl einzeln als auch kombiniert analysiert. Dazu werden zwei voneinander unabhängige Rekonstruktionsverfahren (TNT und MrBayes) genutzt, um verfahrensunabhängige Topologien zu erhalten. Als Außengruppe sind fünf *Agathis*-Arten integriert. Diese repräsentieren die Araucariaceae, die Schwestergruppe der Podocarpaceae (CHAW et al. 1997, BOVE et al 2000, CONRAN et al., 2000). Alignmentgröße, Anzahl und Größe der Indels, Nucleotid-Variation und Menge der fehlenden Daten jeder Matrix sind in Tab. 12 aufgeführt.

Tab.12: Angaben zu den Ergebnissen der phylogenetischen Analysen.

	<i>rbcl</i>	nrITS1	<i>NEEDLY</i> intron 2	Anat./morph. Matrix
Taxa (gesamt)	149	57	108	108
Lebendmaterial (Taxa)	109	57	108	108
Herbarbelege (Taxa)	28	—	—	—
GenBank-Sequenzen	12	—	—	—
Indel-Größe	0 Nukleotide	465 Nukleotide	1968 Nukleotide	—
Fehlende Daten	0%	20.9 %	25.2%	—
A	26,5%	18,3%	28,4%	—
C	22,4%	33,2%	17,6%	—
G	22,6%	33,5%	17,5%	—
T	28,4%	15,0%	36,4%	—

Die Bayesische Analyse der *rbcl*-Sequenzen ergibt eine Topologie mit hoher Wahrscheinlichkeit ($-\ln L = -3225.22$, Abb. 13). Die Parsimonie-Analyse desselben *rbcl*-Datensatzes resultiert in 980 'most parsimonious trees' ($L = 453$, $CI = 0.55$ (jeweils nur informative Merkmale), $RI = 0.92$). Der Konsensusbaum ist nicht dargestellt. Die entsprechenden Jackknife-Werte sind aber unterhalb der Verzweigungen des mit MrBayes errechneten Kladogrammes eingefügt (Abb. 13). Die Kladogramme, die aus den zwei Rekonstruktionsverfahren resultieren, sind annähernd identisch.

Die Parsimonie-Analyse der *NEEDLY* intron2-Sequenzen ergibt 265 'most parsimonious trees' ($L = 603$, $CI = 0.69$ (jeweils nur informative Merkmale), $RI = 0.91$, Abb. 14). Die Bayesische Analyse desselben Datensatzes zeigt ebenfalls eine stark gestützte Topologie ($-\ln L = -9202.34$). Das Kladogramm ist nicht dargestellt. Die entsprechenden 'Posterior probabilities' der monophyletischen Gruppen sind aber oberhalb der Verzweigungen in Abb. 14 eingetragen. Die mit den zwei verschiedenen Rekonstruktionsverfahren erzeugten Kladogramme zeigen nur minimale Unterschiede in der Topologie.

¹ Die Ergebnisse dieses Kapitels wurden mit dem Titel: 'Relationships within Podocarpaceae based on DNA sequence, anatomical, morphological, and biogeographical data' zum 1.6.2011 bei CLADISTICS zur Veröffentlichung eingereicht (vgl. Anhang IV, Seite 11-51).

Die Bayesische Analyse der nrITS1-Sequenzen ergibt eine Topologie mit hoher Wahrscheinlichkeit ($-\ln L = -5055.61$, Abb. 15). Die Parsimonie-Analyse desselben Datensatzes resultiert in 980 'most parsimonious trees' ($L = 452$, $CI = 0.77$ (jeweils nur informative Merkmale), $RI = 0.93$). Der Konsensusbaum dieser Analyse ist nicht dargestellt, die entsprechenden Jackknife-Werte sind aber unterhalb der Verzweigungen des mit MrBayes errechneten Kladogrammes eingefügt (Abb. 15). Die Kladogramme, die aus den zwei Rekonstruktionsverfahren resultieren, sind annähernd identisch.

Mit beiden Rekonstruktionsmethoden können drei übergeordnete monophyletische Gruppen detektiert werden: der prumnopitydioide Clade, der dacrydioide Clade und der podocarpoide Clade. Der prumnopityoide Clade ist in der kombinierten Analyse durch hohe Wahrscheinlichkeitswerte gestützt (Abb. 16). Dieser Clade hat innerhalb der Podocarpaceae eine basale Position und beinhaltet die Gattungen *Halocarpus* QUINN, *Lagarostrobos* PHIL., *Lepidothamnus* QUINN, *Manoao* MOLLOY, *Phyllocladus* BESSEY und *Prumnopitys* PHIL. *Phyllocladus* BESSEY ist in allen Analysen Teil des prumnopityoiden Clade und daher eine Gattung der Podocarpaceae. *Prumnopitys* PHIL. (einschließlich der ehemals als *Sundacarpus* klassifizierten Art *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB.) bildet eine monophyletische Gruppe mit hoher statistischer Wahrscheinlichkeit (Abb. 16). Die Gattung *Prumnopitys* PHIL. ist in zwei weitere Monophyla unterteilt: den Polynesischen und den Südamerikanischen *Prumnopitys*-Subclade. In der *rbcL*-Sequenzanalyse ist die hohe Wahrscheinlichkeit für einen Neuseeländischen *Lepidothamnus*-Subclade (Abb. 13) zu erkennen.

Acmopyle PILG. ist eine monophyletische Gattung, gestützt durch sehr hohe Wahrscheinlichkeitswerte (jackknife-frequencies und posterior probabilities). In der *rbc*-Sequenzanalyse bildet diese Gattung die Schwestergruppe zum dacrydioiden und podocarpoide Clade (Abb. 13). Der podocarpoide Clade und der dacrydioide Clade sind wiederum Schwestergruppen. Der dacrydioide Clade, bestehend aus *Dacrycarpus* DE LAUB., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. und *Falcatifolium* DE LAUB. werden in jeder der durchgeführten Analysen detektiert und z.B. in der kombinierten Analyse (Abb. 16) mit hohen Wahrscheinlichkeitswerten gestützt. Die Taxa der Gattung *Falcatifolium* DE LAUB. bilden erstmals eine monophyletische Gruppe. Diese ist stark gestützt und bildet die Schwestergruppe der Gattung *Dacrydium* SOL. ex G. FORST (Abb. 16). In der kombinierten Analyse kann *Dacrydium* SOL. ex G. FORST in zwei Monophyla mit hoher Unterstützung unterteilt werden: den Neukaledonischen und den Malesischen *Dacrydium*-Subclade (Abb. 16).

Der podocarpoide Clade wird durch hohe Wahrscheinlichkeitswerte gestützt (Abb. 13-16). In der kombinierten Analyse besteht der podocarpoide Clade aus dem stark gestützten *Eupodocarpus*-Clade und dem ebenso gestützten *Polypodiopsis*-Clade. Der *Polypodiopsis*-Clade beinhaltet die Gattungen *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE, *Nageia* GAERTN. und *Retrophyllum* C. N. PAGE. In den Ergebnissen der kombinierten und der *NEEDLY* intron2-Sequenzanalyse ist *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE die Schwestergruppe von *Nageia* GAERTN. Der hypostomatische *Nageia*-Subclade [*N. fleuryi* (HICKEL) DE LAUB., *N. formosensis* (DUMMER) C. N. PAGE, *N. nagi* (THUNB.) KUNTZE und *N. NANKOENSIS* (HAYATA) R. R. MILL] ist mit den Baysischen Analysen (Abb. 14-16) innerhalb *Nageia* GAERTN. nachweisbar. In allen durchgeführten Analysen enthält die Gattung *Retrophyllum* C. N. PAGE einen Neukaledonischen Subclade aus *R. comptonii* (J. BUCHHOLZ) C. N. PAGE und *R. minor* (CARRIÈRE) C. N. PAGE (Abb. 13-16). Dieses Monophylum wird durch hohe Wahrscheinlichkeitswerte gestützt.

Der stark gestützte *Eupodocarpus*-Clade (= *Podocarpus* L'HÉR.) besteht aus dem ebenfalls stark gestützten Subgenus *Podocarpus* DE LAUB. und dem meist gut gestützten Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. Subgenus *Podocarpus* DE LAUB. beinhaltet in der kombinierten Analyse vier Subclades mit hohen Wahrscheinlichkeitswerten: den Afrikanischen, den Australis, den Amerikanischen und den Salignus-Subclade. Der Australis-*Podocarpus*-Subclade besteht aus zwei meist stark gestützten Monophyla: dem Australis I- und dem Australis II-*Podocarpus*-Subclade. Der Amerikanische *Podocarpus*-Subclade ist in die stark unterstützten subtropischen und tropischen Amerikanischen *Podocarpus*-Subclades (Abb. 16) unterteilt. Die Ergebnisse der kombinierten Analyse zeigen die Unterteilung des Subgenus *Foliolatus* in fünf meist stark gestützte Subclades: den Neukaledonischen, den Indochinesischen, den Südmalesischen, den Fidschi- und den Neriifolius-Subclade (Abb. 13-16).

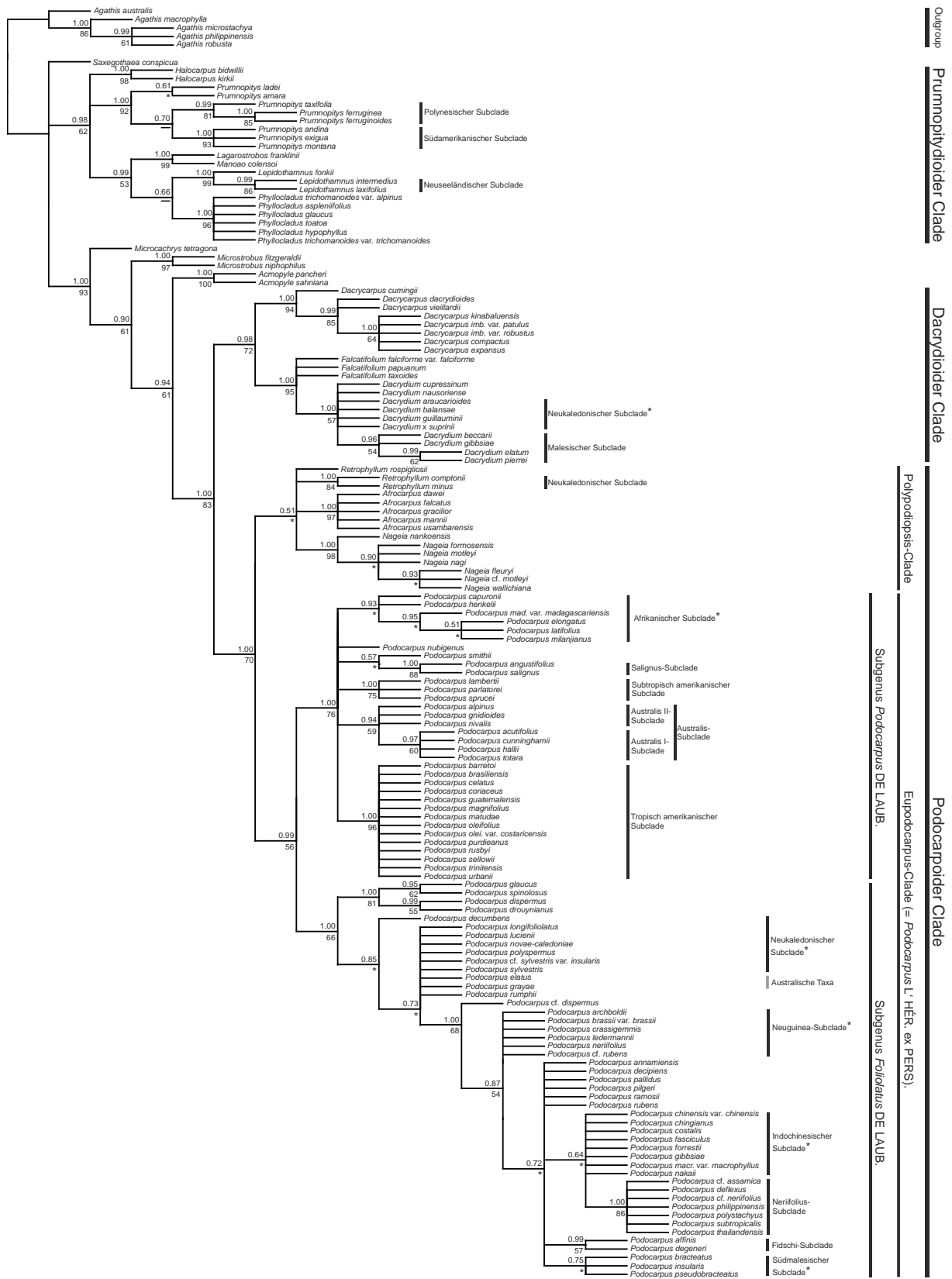


Abb. 13: 50% 'majority rule'-Konsensusbaum der *trnK* Sequenzdaten von 144 Podocarpaceae (einschließlich 6 *Phyllocladus*-Taxa) und 5 Outgroup-Taxa unter Nutzung der Bayesischen Inferenz. 'Posterior probabilities' > 0.50 sind über den Knoten notiert. 'Strict consensus jackknife frequencies' > 50% sind unter den Knoten aufgetragen (Ergebnisse einer Parsimonie-Analyse des gleichen Datensatzes: L = 453, CI = 0.55, RI = 0.92). * = bildet nur in der Bayesischen Analyse eine monophyletische Gruppe, - = 'jackknife frequencies' < 50%, grauer Balken = keine monophyletische Gruppe.

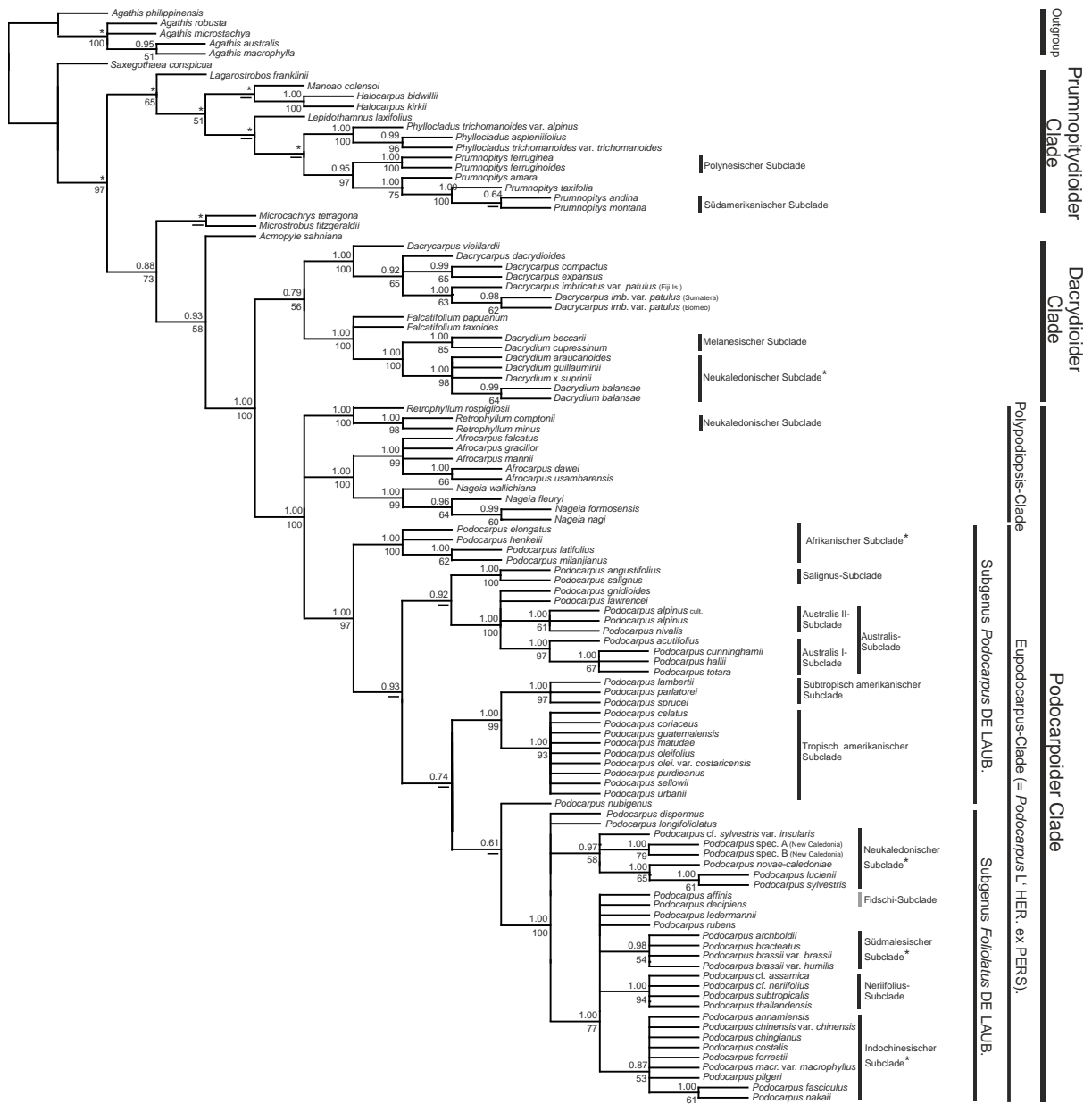


Abb. 14: 'Strict consensus'-Kladogramm der 256 'most parsimonious trees' der Analyse der *NEEDLY* intron2-Sequenzdaten von 103 Podocarpaceae (einschließlich 3 *Phyllocladus*-Taxa) und 5 Outgroup Taxa unter Nutzung des Parsimonieverfahrens. L = 603, CI = 0.69, RI = 0.91. 'Strict consensus jackknife frequencies' > 50% sind unter den Knoten aufgetragen, 'Posterior probabilities' > 0.50 sind über den Knoten notiert (Ergebnisse einer 50% 'majority rule'-Konsensusbaum-Analyse des gleichen Datensatzes). * = bildet nur in der Bayesischen Analyse eine monophyletische Gruppe, - = 'jackknife frequencies' < 50%, grauer Balken = keine monophyletische Gruppe.

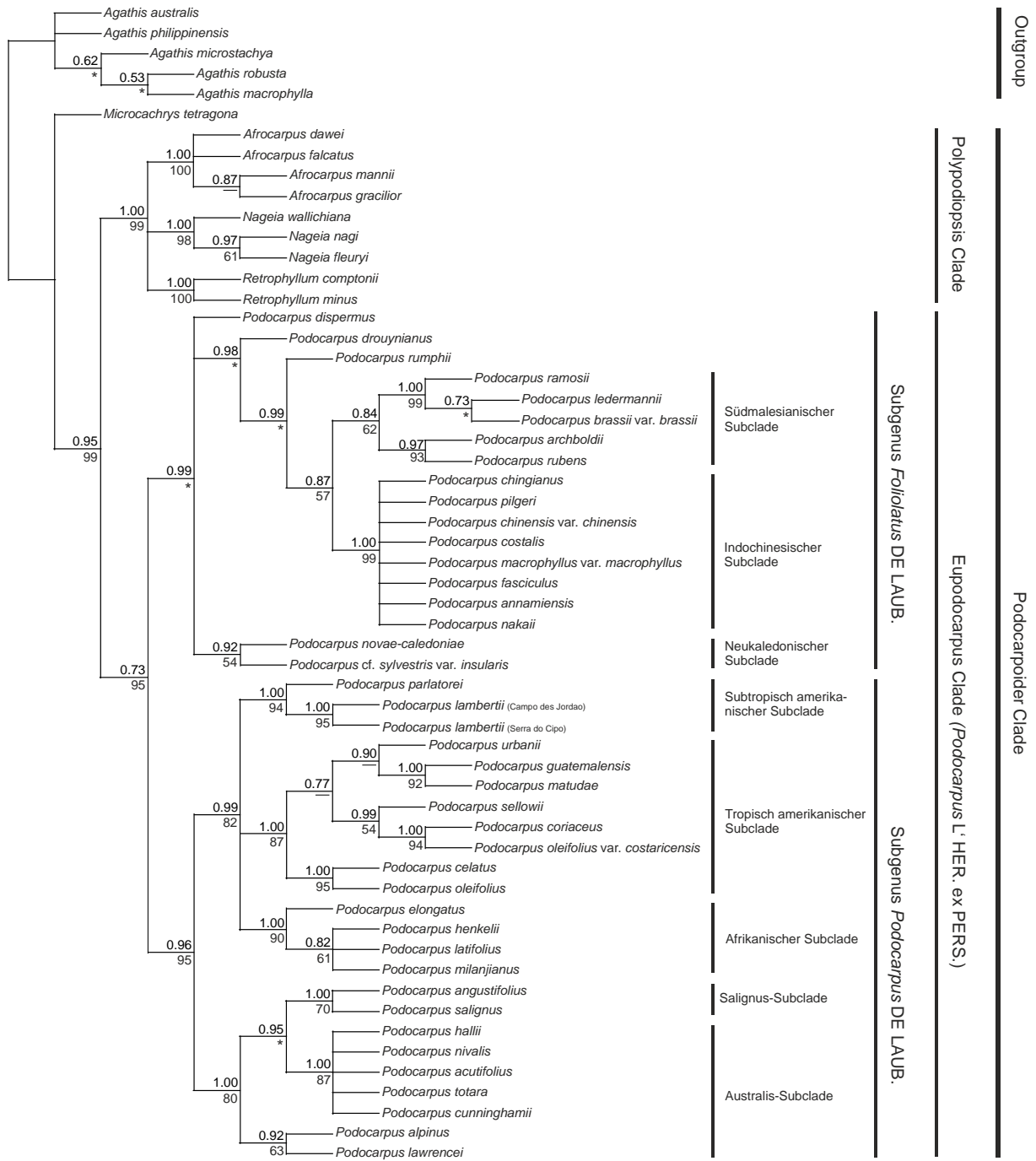


Abb. 15: 50% 'majority rule'-Konsensusbaum der nrITS-Sequenzdaten von 52 Podocarpaceae und 5 Outgroup Taxa unter Nutzung der Bayesischen Inferenz. 'Posterior probabilities' > 0.50 sind über den Knoten notiert. 'Strict consensus jackknife frequencies' > 50% sind unter den Knoten aufgetragen (Ergebnisse einer Parsimonie-Analyse des gleichen Datensatzes: L = 452, CI = 0.77, RI = 0.93). * = bildet nur in der Bayesischen Analyse eine monophyletische Gruppe, – = 'jackknife frequencies' < 50%.

Die in Abb. 13-15 dargestellten Ergebnisse werden durch eine kombinierte Analyse ergänzt. Der Datensatz besteht folglich aus den Sequenzen der genetischen Marker *rbcL*, nrITS1 und *NEEDLY* intron2. Die Taxa entsprechen denen der *NEEDLY* intron2-Sequenzanalyse. Die zusammengeführten Sequenzen der einzelnen Taxa können aber auch verschiedenen Akzessionen desselben Taxons entstammen, wenn die Bestimmung der Akzessionen sicher und eindeutig war. Außerdem wird der molekulare Datensatz um anatomisch-/morphologische Daten erweitert. Diese stammen aus den eigenen Untersuchungen [Ausnahme: '32. CHROMOSOMEN', Daten von HAIR & BEUZENBERG (1958)] und sind in der nachstehenden Auflistung (Merkmal 1-34) aufgeführt. Alle Merkmale sind binär kodiert [(0) und (1)]. Die einzige Ausnahme bildet Merkmal '12. BLATTTYP' mit vier Merkmalszuständen.

Die Bayesische Analyse anhand des kombinierten Datensatzes postuliert eine gut gestützte Topologie ($-\ln L = -18126.02$). Aus der Parsimonie-Analyse des gleichen Datensatzes resultierten 8223 'most parsimonious trees' [$L = 1522$ (informative characters only), $CI = 0.68$ (informative characters only), $RI = 0.91$]. Dieses Kladogramm wird nicht dargestellt, da die 'jackknife values' oberhalb der Knoten in Abb. 16 zu sehen sind]. Die Kladogramme der beiden verschiedenen Rekonstruktionsverfahren stimmen abgesehen von minimalen Unterschieden in der Topologie weitestgehend überein. Die Ergebnisse der phylogenetischen Rekonstruktion anhand der kombinierten Analyse sind in Abb. 16 dargestellt. Für die monophyletischen Gruppen werden die jeweiligen blattanatomischen Merkmale in Blattquerschnittszeichnungen ersichtlich. In Abb. 17 ist das Kladogramm der kombinierten Analyse (MrBAYES) mit der Verbreitung der genutzten Taxa in Bezug gesetzt.

Auflistung der genutzten anatomischen und morphologischen Merkmale:

1. HYPODERMIS I. Das Vorhandensein, die Ausgestaltung und die Zusammensetzung dieses Gewebes sind sowohl für juvenile als auch adulte Blätter konstant (KNOPF & STÜTZEL, in Vorb.). Die Merkmalszustände sind: Hypodermis im Blattquerschnitt vorhanden (0) oder nicht vorhanden (1).

2. HYPODERMIS II. Falls eine Hypodermis im Blattquerschnitt nachzuweisen ist, kann diese unterschiedlich gestaltet sein. Ein unterbrochenes hypodermales Gewebe (0) wird einem durchgehenden hypodermalen Gewebe (1) gegenübergestellt.

3. FLORINRING. Sichtbare, ringartige Vertiefungen zwischen den Nebenzellen der Stomata und den Epidermiszellen werden als Florinring bezeichnet. Das Vorhandensein dieser Strukturen wird mit (0) kodiert, das Fehlen von Florinringen mit (1). Dieses Merkmal ist gut zur Differenzierung der Gattungen und Untergattungen geeignet. Oft sind die Florinringe durch epikutikuläre Wachse verdeckt, aber mithilfe der Fluoreszenzmikroskopie einfach zu erkennen.

4. BASALE BLÄTTCHEN UNTERHALB DER WEIBLICHEN ZAPFEN. Das Vorhandensein von zwei nadelförmigen Blättern unterhalb der weiblichen Zapfen wurde von DE LAUBENFELS (1985) genutzt um den Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. zu charakterisieren. Diese Blätter werden als vorhanden (0) oder fehlend (1) kodiert. Innerhalb *Podocarpus* Subgenus *Podocarpus* DE LAUB. kommen diese Blätter nie vor. Sie sind nicht den zahlreichen acicularen Nadelblättern unterhalb der weiblichen Zapfen der Gattungen *Dacrycarpus* DE LAUB. und *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. gleichzusetzen.

5. REZEPTAKULUM I. Das Rezeptakulum des weiblichen Zapfens wird von der zapfentragenden Achse und den sterilen Zapfenschuppen gebildet und dient der Ausbreitung durch Vögel und Kleinsäuger. Es kann sowohl auffällig groß und fleischig ausgebildet werden als auch eher unauffällig bis fehlend sein. Vorhandensein eines Rezeptakulums wird mit (0) kodiert, das Fehlen dieser Struktur mit (1).

6. REZEPTAKULUM II. Die Größe des Rezeptakulums zum Zeitpunkt der Samenreife variiert stark innerhalb der Podocarpaceae. *Acmopyle* PILG. besitzt große, pflaumenartige Rezeptakula, während *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. eher kleine, unauffällige besitzt. Ein Rezeptakulum wurde als groß bzw. auffällig definiert, wenn es die Größe des reifen Samens inkl. dem umgebenden Epimatium übertrifft (0). Ein kleines bzw. unauffälliges Rezeptakulum ist immer kleiner als der Samen einschließlich Epimatium (1).

7. REZEPTAKULUM III. Die glatte Oberflächentextur eines Rezeptakulums wird mit (0), eine warzige Oberflächentextur mit (1) kodiert.

8. PHYLLOCLADIEN. Modifizierte, untereinander verwachsene Kurztriebssysteme werden als vorhanden (0) oder fehlend (1) kodiert.

9. ORGANISIERTES AKZESSORISCHES TRANSFUSIONSGEWEBE I. Das akzessorische Transfusionsgewebe besteht aus elongierten, verholzten Zellen innerhalb des Mesophylls der Blattspreite und ist senkrecht zur Mittelrippe ausgerichtet.

Es wurde von BUCHHOLZ & GRAY (1948) für die Podocarpaceae beschrieben und zur Differenzierung der verschiedenen Subsektionen benutzt. Vorhandensein (0) und Fehlen (1) dieser elongierten Zellen in der Mitte des Mesophylls werden als Merkmal genutzt.

10. ORGANISIERTES AKZESSORISCHES TRANSFUSIONSGEWEBE II. Die elongierten Zellen in der Mitte des Mesophylls können sowohl dickwandig (0) als auch dünnwandig (1) ausgebildet werden.

11. DICKWANDIGE GETÜPFELTE MESOPHYLLZELLEN. Diese vereinzelt Zellen sind entweder vorhanden (0) oder fehlen (1).

12. BLATTTYP. Die adulten Blätter der letztjährigen Austriebe können schuppenartig (0), abgeflacht nadelartig (1), rundlich nadelartig (= pfriemförmig) (2) oder laubblattartig (3) ausgeprägt sein.

13. BLATTENTWICKLUNG. In den frühen Stadien der Blattmorphogenese können die Primordien bilateral (0) oder bifazial (1) abflachen. Bilateral abgeflachte Blätter kommen nur in den Gattungen *Acropyle* PILG., *Dacrycarpus* DE LAUB., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. und *Falcatifolium* DE LAUB. vor.

14. LEITBÜNDEL DER BLÄTTER. Die vielnervigen Blätter (0) der Gattung *Nageia* GAERTN. stehen im Gegensatz zu den ein-nervigen Blättern (1) aller anderen Podocarpaceae.

15. VERTEILUNG DER STOMATA I. Stomata auf der adaxialen Seite der Blätter werden als vorhanden (0) oder fehlend (1) kodiert.

16. VERTEILUNG DER STOMATA II. Stomata auf der abaxialen Seite der Blätter werden als vorhanden(0) oder fehlend (1) kodiert.

17. VASKULÄRE HARZKANÄLE I. Vaskuläre Harzkanäle direkt unterhalb der Leitbündel werden als vorhanden (0) oder fehlend (1) kodiert.

18. VASKULÄRE HARZKANÄLE II. Die meisten Podocarpaceae besitzen einen einzelnen Harzkanal (0) direkt unterhalb des Phloems. Bei einigen Taxa ist dieser mediane Harzkanal durch zwei zusätzliche Harzkanäle (1) nahe dem Transfusionsgewebe ergänzt

19. LATERALE HARZKANÄLE. Das Vorhandensein von Harzkanälen nahe dem Blattrand bei afrikanischen *Podocarpus*- und südamerikanischen *Retrophyllum*-Arten wird mit (0), das Fehlen bei allen anderen Podocarpaceae mit (1) kodiert.

20. PHYLLOTAXIE. Die Blätter der plagiotrophen Triebe sind annähernd gegenständig (0) oder spiralig (1) angeordnet.
21. ZERZWEIGUNGSSYSTEM. Die Unterscheidung in Langtriebe und Kurztriebe ist meist mit dem Wechsel der Blattform verbunden. Dieses Merkmal ist bei der Gattung *Dacrycarpus* DE LAUB. besonders ausgeprägt, kann aber auch bei einigen Taxa der Gattung *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. auftreten. Dort ist es aber nur schwer zu erkennen. Eine Unterscheidung in ein Langtrieb/Kurztriebsystem wird mit (0), das Fehlen dieser Differenzierung mit (1) kodiert.
22. AUXILIÄRE SKLEREIDE I. Spezialisierte, verholzte, auffällig gestaltete Mesophyllzellen werden als auxiliäre Sklereide bezeichnet. Diese können im Mesophyll der Blattspreite, meistens oberhalb und nur selten unterhalb des akzessorischen Transfusionsgewebes, gefunden werden. In den acicularen Nadelblättern der Gattung *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. liegen diese Zellen um das Leitbündel herum. Vorhandensein (0) und Fehlen (1) der auxiliären Sklereide wird als Merkmal genutzt.
23. AUXILIÄRE SKLEREIDE II. Dickwandige (0) auxiliäre Sklereide werden von dünnwandigen (1) auxiliären Sklereiden der neukaledonischen *Dacrydium*-Arten unterschieden.
24. VASKULÄRE SKLEREIDE. Die stabartigen, vaskulären Sklereide oberhalb und/oder unterhalb der Leitbündel der Blätter sind vorhanden (0) oder fehlen (1). Diese sind immer dickwandig, haben meist kein Lumen und dienen wahrscheinlich der mechanischen Stabilisierung der Leitbündel innerhalb der Blätter.
25. WEIBLICHE ZAPFEN I. Einige Podocarpaceae, wie z.B. *Halocarpus* QUINN und *Phyllocladus* BESSEY besitzen eine arillus-artige Struktur, die die Samenanlage von der Basis bis etwa zur Mitte umhüllt. Vorhandensein eines Arillus (0) wird vom Fehlen dieser Struktur (1) unterschieden.
26. WEIBLICHE ZAPFEN II. Bei den meisten Podocarpaceae sind die Samenanlagen bzw. reifen Samen von einem Epimatium umgeben. Das Vorhandensein eines Epimatium wird mit (0), das Fehlen mit (1) kodiert.
27. ORIENTIERUNG DER SAMENANLAGE. Die Orientierung der Samenanlage ist entweder aufrecht (0) oder invertiert (1).
28. ERNÄHRUNGSWEISE. Alle Podocarpaceae sind autotroph (0), ausgenommen *Parasitaxus ustus* (VIEILL.) DE LAUB., die einzige (hemi-) parasitische Gymnosperme (1).

29. ANZAHL DER SAMEN JE WEIBLICHEN ZAPFEN. Die typischerweise einsamigen (0) Zapfen werden von den mehrsamigen (1) Zapfen unterschieden.

30. BASTFASERN. Stark verholzte Bastfasern im Phloem der Blätter (0) werden hier zum ersten Mal beschrieben. Das Fehlen dieser Fasern (1) wird ebenso kodiert.

31. HYPODERMALE FASERN. Einige *Podocarpus*-Arten haben meist einzelne, seltener doppelte hypodermale Fasern zwischen den Stomata der abaxialen Blattseite (0). Das Fehlen dieser Fasern wird mit (1) kodiert.

32. CHROMOSOMEN. Median bis submedian verbundene Chromosomen sind in allen Podocarpaceae vorhanden. Das Vorhandensein von subterminal bis subtelozentrisch verbundenen Chromosomen (0) wird vom Fehlen dieser Chromosomen (1) unterschieden (Daten von HAIR & BEUZENBERG (1958)).

33. KEIMBLÄTTER. Ein solitäres Leitbündel innerhalb des Keimblattes (0) wird von zwei Leitbündeln pro Keimblatt (1) unterschieden.

34. FREISETZUNG DER SAMEN. Das Zerfallen der weiblichen Zapfen direkt mit der Samenreife (0) wird unterschieden von Zapfen, die nicht zum Reifezeitpunkt zerfallen (1).

Tab. 13: Anatomisch/morphologische Matrix für 104 Podocarpaceae und 5 Außengruppen-Taxa.

Taxon	Nr.	Kodierung der Merkmale (1-34)																			
		1	5	10	15	20	25	30	34												
'Agathis philippinensis	P049'	1	1	1	2	2	2	2	2	4	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1
'Agathis microstachya	P034'	1	1	1	2	2	2	2	2	4	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1
'Agathis robusta	P053'	1	1	1	2	2	2	2	2	4	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1
'Agathis macrophylla	P055'	1	1	1	2	2	2	2	2	4	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1
'Agathis australis	P004'	1	1	1	2	2	2	2	2	4	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1
'Saxegothaea conspicua	P636'	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2	2	2	2
'Lagarostrobos franklinii	P216'	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	1	1	2	2	2
'Pherosphaera fitzgeraldii	P234'	1	2	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2
'Microcachrys tetragona	P231'	1	2	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2
'Acmopyle sahniana	P064'	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2
'Dacrydium beccarii	P126'	1	1	1	2	2	2	2	2	2	3	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2
'Dacrydium cupressinum	P137'	1	2	1	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2
'Dacrydium araucarioides	P120'	1	2	1	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2
'Dacrydium x suprinii	P184'	1	2	1	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2
'Dacrydium balansae I	P123'	1	2	1	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2
'Dacrydium guillauminii	P151'	1	2	1	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2
'Dacrydium balansae II	P124'	1	2	1	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2
'Falcatifolium papuanum	P198'	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2
'Falcatifolium taxoides	P204'	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2
'Dacrycarpus imb. var. patulus	P105'	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2
'Dacrycarpus imb. var. patulus	P102'	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2
'Dacrycarpus imb. var. patulus	P111'	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2
'Dacrycarpus vieillardii	P117'	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2
'Dacrycarpus dacrydioides	P093'	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2
'Dacrycarpus expansus	P746'	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2
'Dacrycarpus compactus	P747'	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2
'Afrocarpus dawei	P067'	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2

Fortsetzung Tab. 13:

Taxon	Nr.	Kodierung der Merkmale (1-34)															
		1	5	10	15	20	25	30	34								
'Podocarpus coriaceus	P333'	1	2	1	1	1	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2	2
'Podocarpus guatemalensis	P393'	1	2	1	1	1	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2	2
'Manoao colensoi	P228'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	1	1	1	1	2	2	2
'Halocarpus bidwillii	P207'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	1	1	1	1	2	2	2
'Halocarpus kirkii	P213'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	1	1	1	1	2	2	2
'Phyllocladus aspleniifolius	P741'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	1	1	1	1	2	2	2
'Phyllocladus trichomanoides	P742'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	1	1	1	1	2	2	2
'Phyllocladus tricho. var. alpinus	P743'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	1	1	1	1	2	2	2
'Lepidothamnus laxifolius	P168'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	1	1	1	1	2	2	2
'Prumnopitys ferruginea	P600'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2
'Prumnopitys ferruginoides	P603'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2
'Sundacarpus amarus	P640'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2
'Prumnopitys taxifolia	P619'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2
'Prumnopitys montana	P612'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2
'Prumnopitys andina	P594'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2
'Parasitaxus ustus	P258'	2	?	2	?	2	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2

Tab. 14: Auflistung der gefundenen monophyletischen Gruppen mit den zugehörigen 'Posterior probabilities' (PP) und den 'Strict consensus jackknife frequencies' (JV) für die Sequenzanalysen der einzelnen genetischen Marker und die kombinierte Analyse aus *rbcl*, *nrITS1*, *NEEDLY* intron2 und anatomisch-/morphologischen Daten (Grau). — = monophyletische Gruppe konnte in der Analyse nicht detektiert werden, * = 'Posterior probabilities' < 0.50 bzw. 'Jackknife frequencies' < 50.

Clade, Subclade bzw. Gattung	<i>rbcl</i>		NEEDLY intron2		nrITS1		kombiniert	
	PP	JV	PP	JV	PP	JV	PP	JV
Prumnopitydioider Clade	0.98	62	*	65			1.00	99
Prumnopitys	1.00	92	0.95	97			1.00	100
Polynesischer <i>Prumno.</i> -Subclade	0.99	81	1.00	100			1.00	100
Südamerikan. <i>Prumno.</i> -Subclade	1.00	93	1.00	75			1.00	100
Dacrydioider Clade	0.98	72	0.79	56			1.00	88
<i>Falcatifolium</i>	*	*	*	*			0.99	59
<i>Dacrycarpus</i>	1.00	94	1.00	100			0.99	100
<i>Dacrydium</i>	1.00	57	1.00	100	—	—	1.00	100
Malesischer <i>Dacry.</i> -Subclade	0.96	54	1.00	85	—	—	0.98	*
Neukaled. <i>Dacry.</i> -Subclade	*	*	1.00	98	—	—	1.00	96
Podocarpoide Clade	1.00	70	1.00	100	0.95	99	1.00	100
Polypodiopsis Clade	0.51	*	*	*	1.00	99	1.00	99
<i>Afrocarpus</i>	1.00	97	1.00	100	1.00	100	1.00	100
<i>Retrophyllum</i>	*	*	1.00	100	—	—	1.00	100
Neukaled. <i>Retroph.</i> -Subclade	1.00	84	1.00	98	1.00	100	1.00	99
<i>Nageia</i>	1.00	98	1.00	98	1.00	98	1.00	100
Hypostomatischer <i>Nag.</i> -Subclade	*	*	0.96	64	0.97	61	1.00	97
Eupodocarpus Clade	0.99	56	0.93	—	0.73	95	1.00	100
Subgenus <i>Podocarpus</i>	1.00	76	1.00	100	0.96	95	1.00	94
Australis Subclade	0.94	59	1.00	97	1.00	80	1.00	100
Australis I Subclade	0.97	60	1.00	61	0.92	63	1.00	*
Australis II Subclade	*	*	1.00	100	1.00	87	1.00	99
Afrikanischer Subclade	0.93	*	1.00	99	1.00	90	1.00	100
Amerikanischer Subclade	1.00	96	1.00	100	—	—	1.00	99
Subtrop. Amerikan. Subclade	1.00	88	1.00	97	1.00	94	1.00	99
Trop. Amerikan. Subclade	1.00	96	1.00	93	1.00	87	1.00	100
<i>Salignus</i> -Subclade	1.00	88	1.00	100	1.00	70	1.00	100
Subgenus <i>Foliolatus</i>	1.00	66	0.61	—	0.99	*	1.00	100
Neriifolius-Subclade	1.00	86	1.00	94	—	—	1.00	99
Neukaled. Subclade	*	*	0.97	58	0.92	54	0.79	50
Indochinesischer Subclade	*	*	0.87	53	1.00	99	1.00	—
Südmalesischer Subclade	*	*	0.98	54	0.84	62	0.74	—

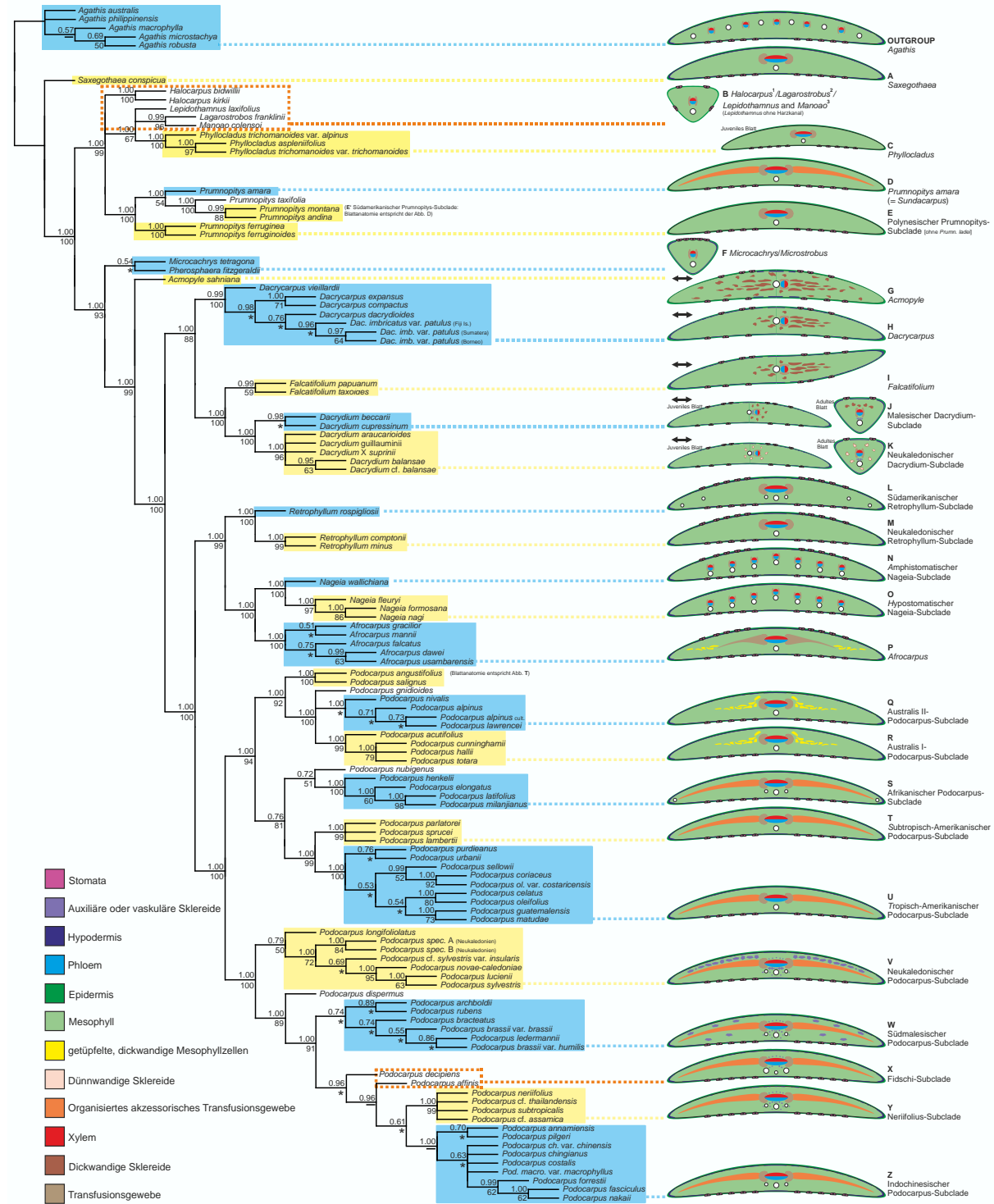


Abb. 16: 50% 'majority rule'-Konsensusbaum der kombinierten Analyse der *rbcL*, nrITS1- und *NEEDLY* intron2-Sequenzdaten von 103 Podocarpaceae (einschließlich 3 *Phyllocladus*-Taxa) und 5 Outgroup-Taxa unter Nutzung der Bayesischen Inferenz. 'Posterior probabilities' > 0.50 sind über den Knoten notiert. 'Strict consensus jackknife frequencies' > 50% sind unter den Knoten aufgetragen (Ergebnisse einer Parsimonie-Analyse des gleichen Datensatzes: L = 603, CI = 0.72, RI = 0.91). * = bildet nur in der Bayesischen Analyse eine monophyletische Gruppe, - = 'jackknife frequencies' < 50%, ↔ = Gattungen mit bilateral abgeflachten aber horizontal orientierten Blättern.

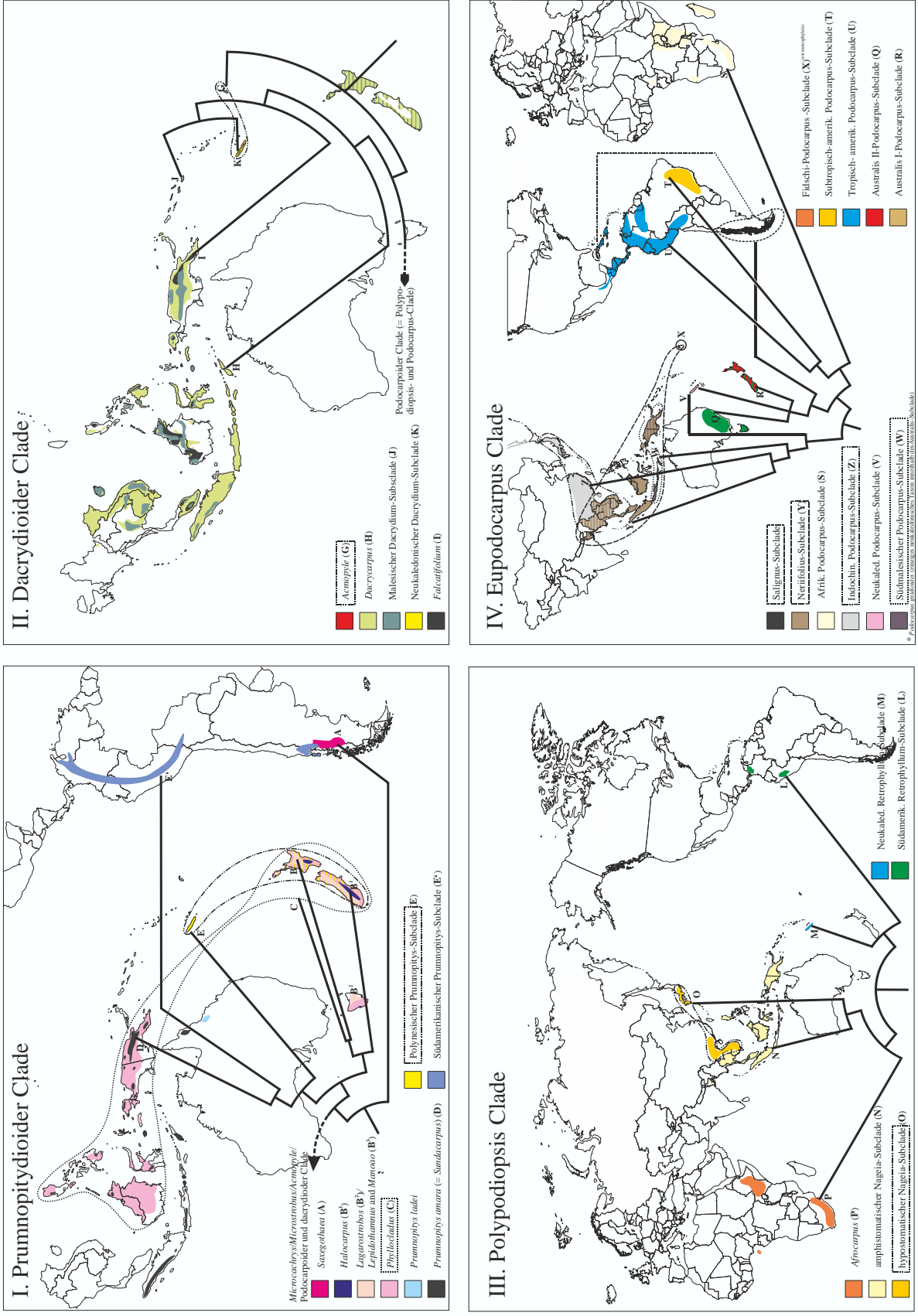


Abb. 17: Verbreitung der monophyletischen Gruppen innerhalb der Podocarpaceae. Die Monophyla der kombinierten Stammbaumanalyse unter Nutzung der *rbcl*-, *nrlTS1*-, und *NEEDLY* Intron2 Sequenzdaten sowie der anatomischen und morphologischen Daten von 103 Podocarpaceae sind mit dem entsprechenden Verbreitungsgebiet dargestellt. Die Verbreitungsgebiete wurden nach DE LAUBENFELS (1988) modifiziert. Die Buchstaben sind den entsprechenden Blattquerschnitten in Abb. 16 entnommen

3.3 Anatomische Differentialdiagnose der Podocarpaceae

Die eingehende Untersuchung der Blattanatomie diene der eindeutigen Identifizierung der Taxa als Basis für phylogenetische Analysen. Die Ergebnisse der blattanatomischen Untersuchungen lassen sich weiterhin für die Erstellung eines Bestimmungsschlüssels nutzen. Bisher sind nur fünf der 18 Gattungen der Podocarpaceae blattanatomisch untersucht: *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE, *Parasitaxus* DE LAUB., *Podocarpus* L'HÉR., *Prumnopitys* PHIL. und *Retrophyllum* C. N. PAGE. Dabei sind von der umfangreichen Gattung *Podocarpus* L'HÉR. bisher nur ca. 40% der rezenten Taxa beachtet worden.

Die Untersuchungen der vorliegenden Dissertation umfassen alle Gattungen und 193 Taxa der Steineibengewächse. Es ist das Ziel, aus den anatomischen Daten einen Bestimmungsschlüssel zu konfigurieren, der es erstmals erlaubt, die Gattung und eventuell die geographische Sektion allein anhand eines Blattquerschnittes zu identifizieren. Die zu nutzenden Merkmale sollen dabei mithilfe der Lichtmikroskopie zu erkennen sein. Dazu gehören: Anzahl und Lage der Harzkanäle, Ausprägung der Hypodermis bzw. der hypodermalen Fasern und die Lage und Ausprägung der Stomata, des Weiteren das Vorkommen auxiliärer und vaskulärer Sklereide, des akzessorischen Transfusionsgewebes und die Unterscheidung zwischen bifazial und bilateral abgeflachten Blättern. Mit diesen Merkmalen werden in dem nachstehenden Bestimmungsschlüssel die Gattungen voneinander differenziert. Dabei sind *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. und *Halocarpus* QUINN aus den folgenden Gründen zweifach verschlüsselt: Juvenile *Dacrydium*-Arten weisen bilateral abgeflachte Nadelblätter auf, während adulte Individuen meist aciculare Nadelblätter haben, an denen die Unterscheidung zwischen 'bifazia'l und 'bilateral abgeflacht' nicht mehr getroffen werden kann. *Halocarpus* QUINN variiert stetig zwischen schuppen- und nadelförmiger Beblätterung und kann so nicht zu geordnet werden.

Bei den Gattungen *Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Nageia* GAERTN., *Podocarpus* L'HÉR. und *Retrophyllum* C. N. PAGE wird im Gattungsschlüssel auf die Teilschlüssel A-D verwiesen. In den Teilschlüsseln A, B und D erfolgt noch eine weitere Aufteilung in jeweils zwei Gruppierungen. Diese werden anhand geographischer (*Dacrydium* SOL. ex G. FORST. und *Retrophyllum* C. N. PAGE) bzw. anatomischen Merkmale (*Nageia* GAERTN.) benannt. Die Gattung *Podocarpus* L'HÉR. wird in insgesamt 11 (meist geographische) Gruppierungen unterteilt. Es ist somit möglich, eine nicht identifizierte Probe anhand eines Blattquerschnittes der entsprechenden geographischen Herkunft zu zuordnen.

Bestimmungsschlüssel für die Gattungen der Podocarpaceae:

1.	Blatt ohne Hypodermis	2
	Blatt mit Hypodermis	10
2(1).	Blattquerschnitt maximal zweimal so breit wie hoch (= schuppenförmiges Blatt)	3
	Blattquerschnitt mindestens dreimal so breit wie hoch (= nadelförmiges Blatt)	8
3(2).	Blatt ohne Harzkanal	<i>Lepidothamnus</i> PHIL.
	Blatt mit Harzkanal	4
4(3).	Blatt mit einem Harzkanal	5
	Blatt (= Phyllocladum) mit zahlreichen Harzkanälen	<i>Phyllocladus</i> BESSEY
5(4).	Blatt hypostomatisch und ohne Phloem	<i>Parasitaxus ustus</i> (VIELL.) DE LAUB.
	Blatt amphistomatisch und mit Phloem	6
6(5).	Blatt ohne auxiliäre Sklereide	7
	Blatt mit auxiliären Sklereiden	<i>Halocarpus</i> QUINN (adulte Blätter)
7(6).	Blatt ohne Florinringe	<i>Lagarostrobos franklinii</i> (HOOK. F.) QUINN
	Blatt mit Florinringen	<i>Manoao colensoi</i> (HOOK.) MOLLOY
8(2).	Blatt ohne akzessorisches Transfusionsgewebe	9
	Blatt mit akzessorischem Transfusionsgewebe	<i>Sundacarpus</i> C. N. PAGE (= <i>Prumnopitys</i> PHIL.)
9(8).	Blatt ohne dünnwandige, verholzte Zellschicht im Mesophyll	<i>Halocarpus</i> QUINN (juvenile Blätter)
	Blatt mit dünnwandiger, verholzter Zellschicht im Mesophyll	<i>Prumnopitys</i> PHIL.
10(1).	Blatt epistomatisch	11
	Blatt amphi- oder hypostomatisch	12
11(10).	Hypodermis der abaxialen Blattseite einlagig	<i>Ptherosphaera</i> W. ARCHER
	Hypodermis der abaxialen Blattseite mehrlagig	<i>Microcachrys tetragona</i> (HOOK.) HOOK. F.
12(10).	Bilateral abgeflachtes Blatt (Leitbündel um 90° gedreht)	13
	Bifazial abgeflachtes Blatt (Leitbündel nicht gedreht)	16
13(12).	Hypodermis am Rand des Blattquerschnittes nur im Bereich der Mittelrippe	<i>Acmopyle</i> PILG.
	Hypodermis am gesamten Rand des Blattquerschnittes	14
14(13).	Blatt ohne stark verholzte, elongierte Sklereide	
	<i>Dacrydium</i> SOL ex G. FORST (juveniles Blatt; Teilschlüssel A)
	Blatt mit parallel zur Lamina orientierten, stark verholzten, elongierten Sklereiden	15
15(14).	Blatt im Querschnitt gerade bis gekrümmt	<i>Dacrycarpus</i> DE LAUB.
	Blatt im Querschnitt doppelt-falcat	<i>Falcatifolium</i> DE LAUB.
16(12).	Blatt mit einem Leitbündel	17
	Blatt mit zahlreichen Leitbündeln	<i>Nageia</i> GAERTN. (Teilschlüssel B)
17(16).	Blattquerschnitt max. dreimal so breit wie hoch (= aciculares oder schuppenförmiges Blatt)	
	<i>Dacrydium</i> SOL ex G. FORST (adultes Blatt; Teilschlüssel A)
	Blattquerschnitt mind. dreimal so breit wie hoch (= nadelförmiges Blatt)	18
18(17).	Blatt hypostomatisch	<i>Podocarpus</i> L'HÉR. (Teilschlüssel C)
	Blatt amphistomatisch	19
19(18).	Blatt ohne sklerenchymatische Mesophyllzellen in der Lamina	
	<i>Retrophyllum</i> C. N. PAGE (TEILSCHLÜSSEL D)
	Blatt mit sklerenchymatischen Mesophyllzellen in der Lamina	
	<i>Afrocarpus</i> (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE

Teilschlüssel A-D:

Teilschlüssel A: *Dacrydium* SOL. ex G. FORST.

- 1 Ohne dünnwandige, verholzte Sklereide ad- und abaxial des Leitbündels Malesische Taxa
 Mit dünnwandigen, verholzten Sklereiden ad- und abaxial des Leitbündels Neukaledonische Taxa

Teilschlüssel B: *Nageia* GAERTN.

- 1 Blatt hypostomatisch hypostomatische *Nageia*-Taxa
 Blatt amphistomatisch amphistomatische *Nageia*-Taxa

Teilschlüssel C: *Podocarpus* L'HÉR.

- 1 Blatt mit einem vaskulären Harzkanal 2
 Blatt mit drei vaskulären Harzkanälen 6
- 2(1). Blatt ohne akzessorisches Transfusionsgewebe 3
 Blatt mit akzessorischem Transfusionsgewebe 5
- 3(2). Blatt ohne Florinringe *Spinulosus*-Gruppe
 Blatt mit Florinringen 4
- 4(3). Hypodermis der adaxialen Blattseite durchgehend Australis I-Gruppe
 Hypodermis der adaxialen Blattseite unterbrochen Australis II-Gruppe
- 5(2). Hypodermis der adaxialen Blattseite durchgehend Tropisch Amerikanische Taxa
 Hypodermis der adaxialen Blattseite unterbrochen Subtropisch Amerikanische Taxa
- 6(1). Blatt ohne laterale Harzkanäle 7
 Blatt mit lateralen Harzkanälen 10
- 7(6). Blatt ohne hypodermale Fasern zwischen den abaxialen Stomata 8
 Blatt mit hypodermalen Fasern zwischen den abaxialen Stomata Malesianische Taxa
- 8(7). Blatt ohne auxiliäre Sklereide 9
 Blatt mit auxiliären Sklereiden Neukaledonische Taxa
- 9(8). Blatt ohne vaskuläre Sklereide Indochinesische Taxa
 Blatt mit vaskulären Sklereiden (ad- und abaxial des Leitbündels) *Nerifolius*-Gruppe
- 10(6). Je ein lateraler Harzkanal am seitlichen Blattrand Afrikanische Taxa
 Viele laterale Harzkanäle im gesamten Blattquerschnitt Madagassische Taxa

Teilschlüssel D: *Retrophyllum* C. N. PAGE

- 1 Blatt mit einem vaskulären Harzkanal Pazifische/Polynesische Taxa
 Blatt mit drei vaskulären Harzkanälen Südamerikanische Taxa

In Abb. 18 ist ein schematischer Blattquerschnitt einer Podocarpaceae abgebildet. Dieser enthält alle blattanatomischen Merkmale, die zur Identifizierung eines Taxons nötig sein können. Die Gewebe bzw. Zellen, die in diesem idealisierten Blattquerschnitt abgebildet sind, können allerdings niemals gleichzeitig in einem einzigen realen Querschnitt beobachtet werden. So befindet sich in einem realen Blattquerschnitt statt des akzessorischen Transfusionsgewebes dann z.B. ein flügelartig in die Lamina erweitertes Transfusionsgewebe oder eine Anhäufung von stark getüpfelten, dickwandigen Mesophyllzellen. Auch die verschiedenen Sklereid-Formen treten zwar gelegentlich in Kombination auf (z.B. vaskuläre und auxiliäre Sklereide), aber niemals alle gleichzeitig. Die Blätter sind entweder epi-, amphio- oder hypostomatisch. Eine Ausnahme bilden die vereinzelt Stomata auf den Mittelrippen der adaxialen Blattseite von einigen *Podocarpus*-Arten aus dem Australis-Subclade. Abaxial des Leitbündels liegen ein oder drei Harzkanäle. Selten werden bei Individuen des Neriifolius-Subclade (*Podocarpus*) fünf Harzkanäle ausgebildet. Bei vier *Podocarpus*-Arten aus Polynesien (Fidschi, Neukaledonien und Tonga) wurden auch adaxial des Leitbündels gelegene Harzkanäle beobachtet.

Die Blattquerschnitte aller Gattungen und der in den Teilschlüsseln A-D aufgeführten Gruppierungen sind in Abb. 19 dargestellt. Die bilateral abgeflachten Blätter werden darin entsprechend der morphogenetischen Entwicklung vertikal dargestellt. In natura sind diese Blätter meist mit der funktionellen Oberseite (aus je einem Anteil der ad- und abaxialen Blattseite) dem Licht zugewandt, d. h. horizontal ausgerichtet. Die Leitbündel in diesen Blättern erscheinen dann um 90° gedreht (Abb. 49, Seite 102). Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen der anatomischen Details aller Gattungen werden in Abb. 20-38 gezeigt.

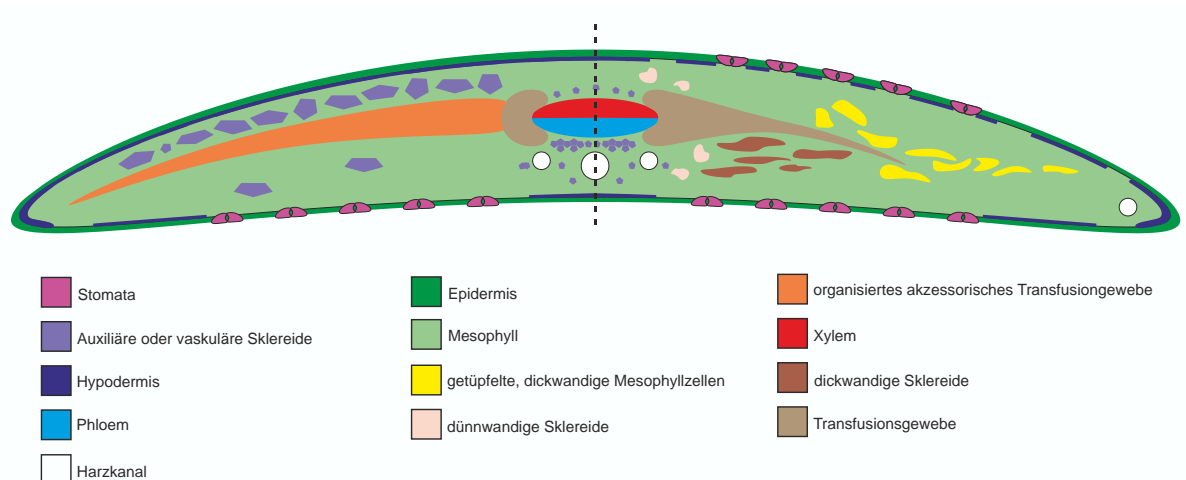


Abb. 18: Schematisierter Podocarpaceae-Blattquerschnitt (links für ein hypostomatisches Blatt, rechts für ein amphistomatisches Blatt). Dargestellt sind die bestimmungsrelevanten Gewebe und Zellen eines bifazial abgeflachten Nadelblattes.

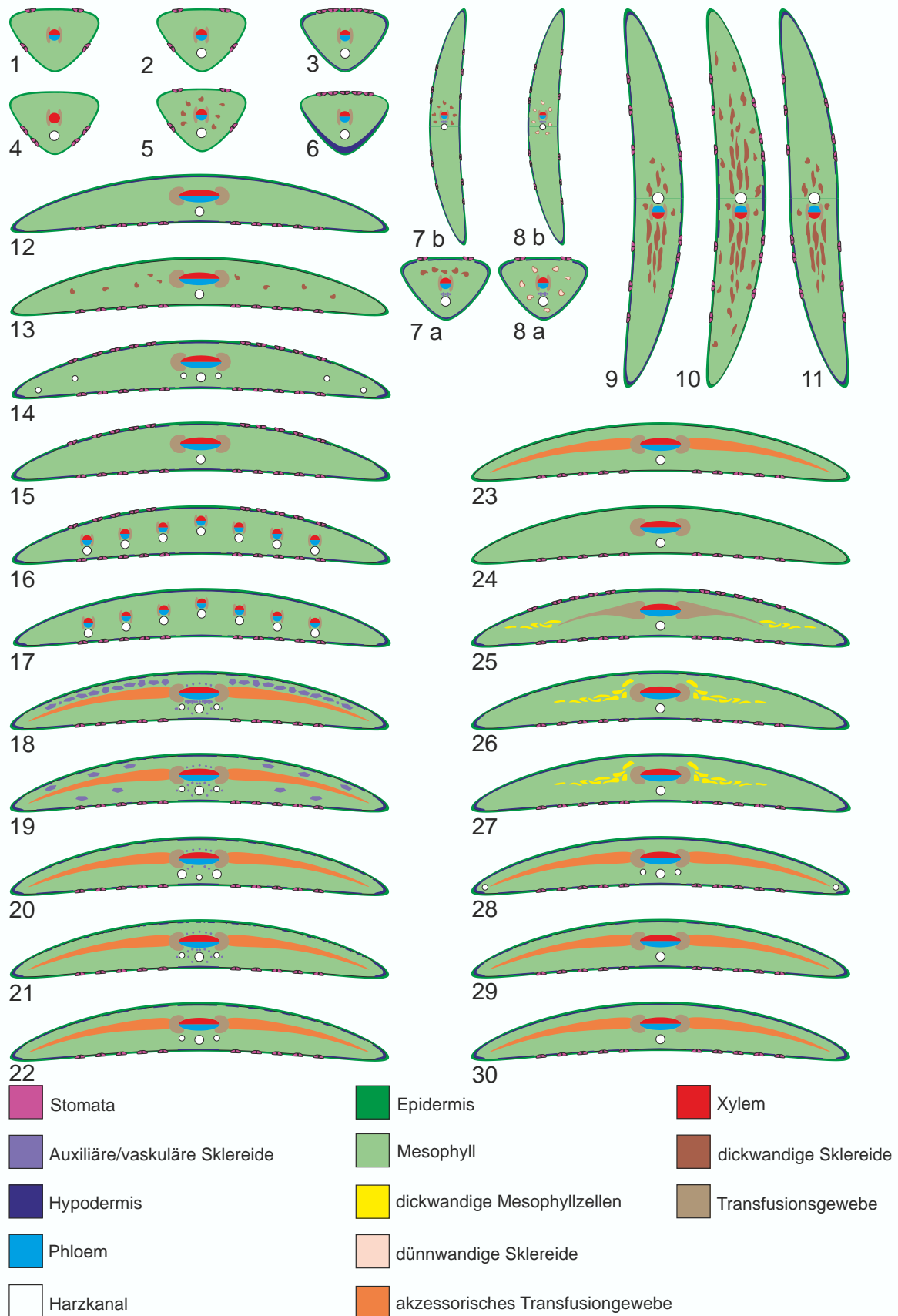


Abb. 19: Blattquerschnittszeichnungen der Podocarpaceae-Gattungen (einschl. der Untergruppen). **1** *Lepidothamnus*, **2** *Lagarostrobos/Manoao*, **3** *Pherosphaera*, **4** *Parasitaxus*, **5** *Halocarpus*, **6** *Microcachrys*, **7** malesische *Dacrydium*-Arten (a = adulte Pflanze, B = juvenile Pflanze), **8** neukaledonische *Dacrydium*-Arten (a = adulte Pflanze, B = juvenile Pflanze), **9** *Dacrycarpus*, **10** *Acmopyle*, **11** *Falcatifolium*, **12** *Saxegothaea*, **13** *Phyllocladus*, **14** südamerikanische *Retrophyllum*-Arten, **15** neukaledonische *Retrophyllum*-Arten, **16** amphistomatische *Nageia*-Arten, **17** hypostomatische *Nageia*-Arten, **18** neukaledonische *Podocarpus*-Arten, **19** südmalesische *Podocarpus*-Arten, **20** fidschianische *Podocarpus*-Arten, **21** Neriifolius-Gruppe (*Podocarpus*), **22** indochinesische *Podocarpus*-Arten, **23** *Sundacarpus*, **24** *Prumnopitys*, **25** *Afrocarpus*, **26** Australis II-*Podocarpus*-Arten, **27** Australis I-*Podocarpus*-Arten, **28** afrikanische/madagassische *Podocarpus*-Arten, **29** subtropisch amerikanische-*Podocarpus*-Arten, Salignus-Gruppe, Spinulosus-Gruppe, **30** tropisch amerikanische-*Podocarpus*-Arten.

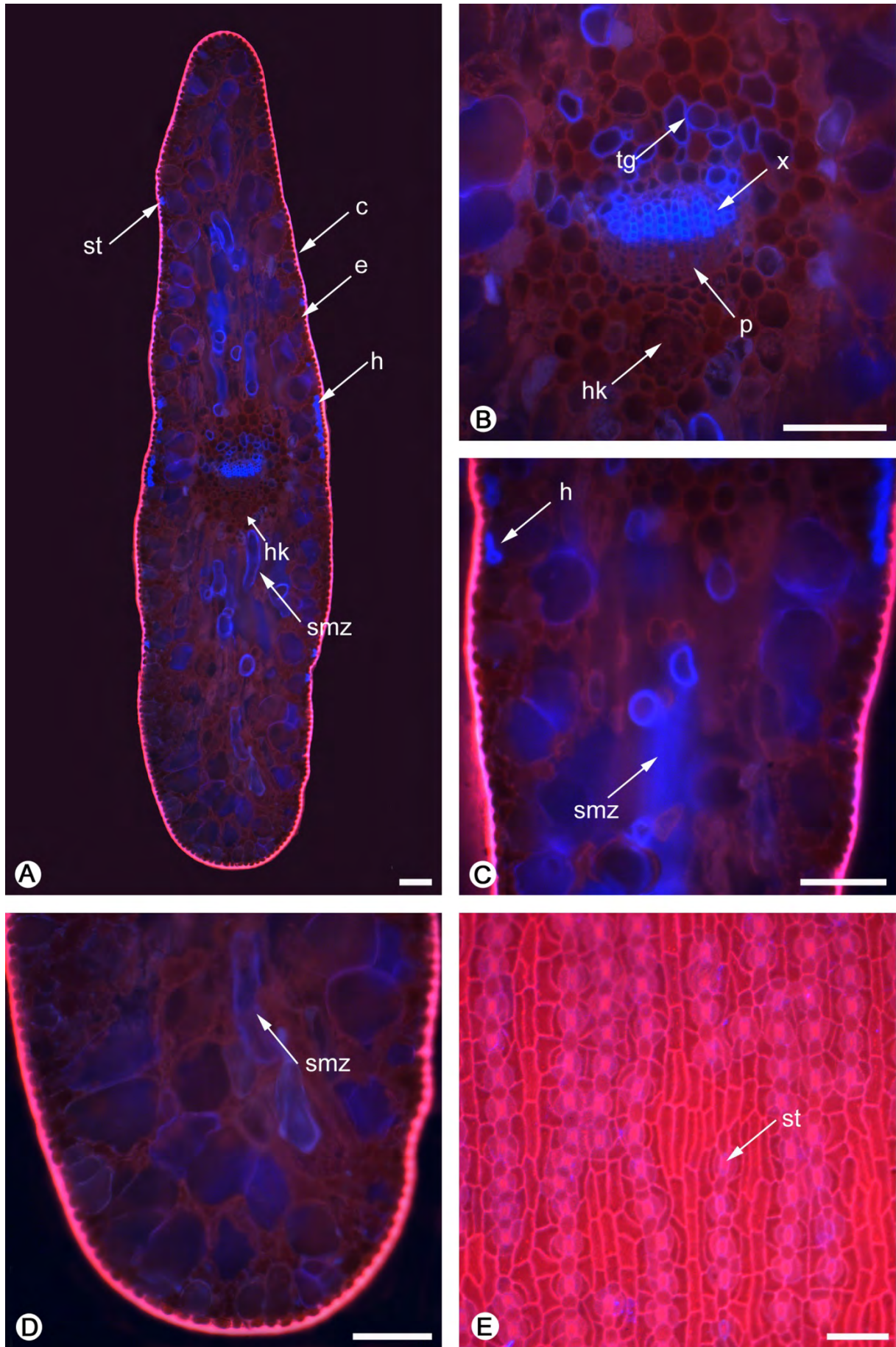


Abb. 20: *Acropyle pancheri* PILG. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 061 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, smz = Sklerenchymatische Mesophyllzelle, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

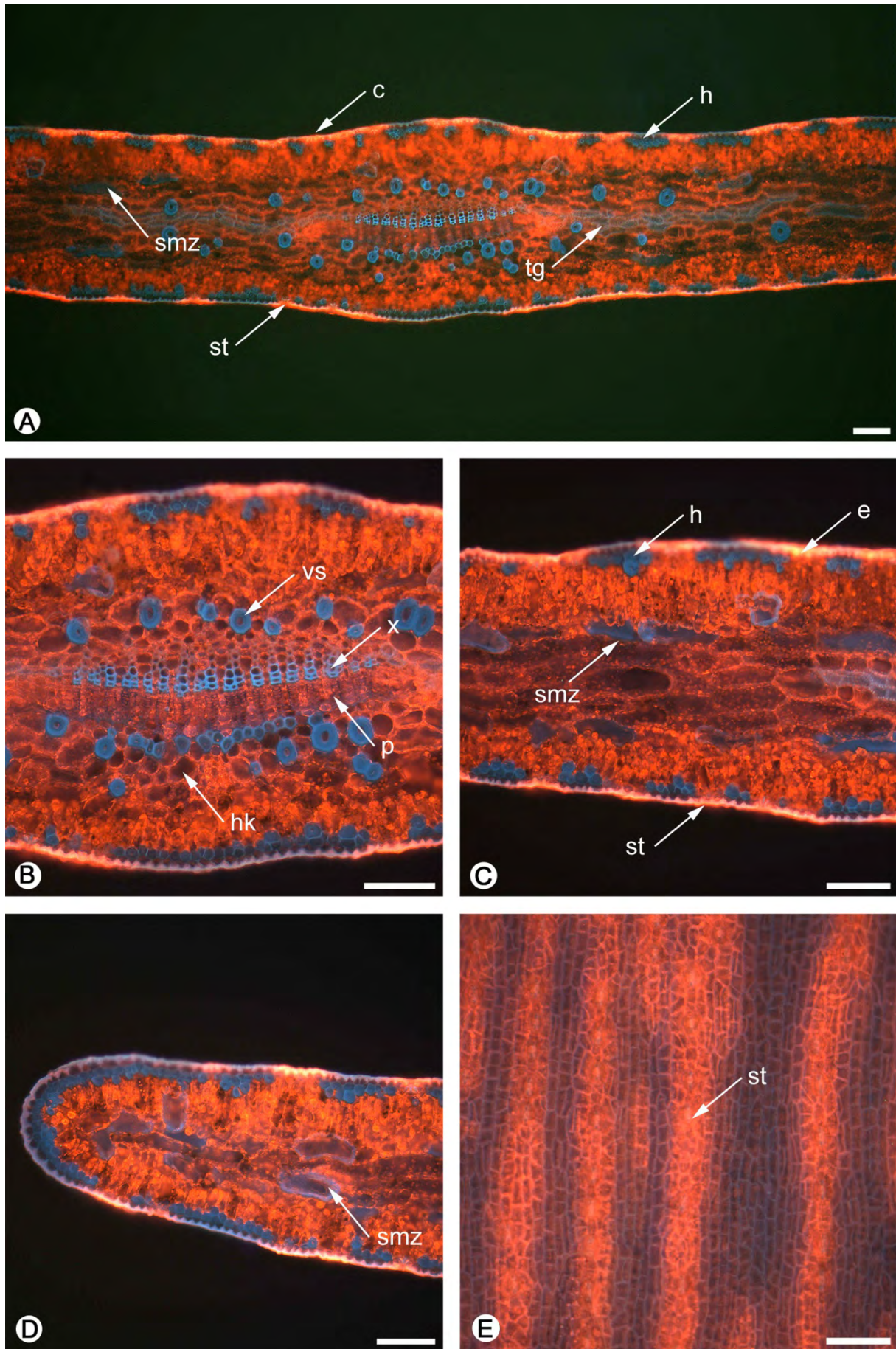


Abb. 21: *Afrocarpus usambarensis* (PILG.) C. N. PAGE (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 082 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, smz = Sklerenchymatische Mesophyllzelle, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, vs = vaskulärer Sklereid, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

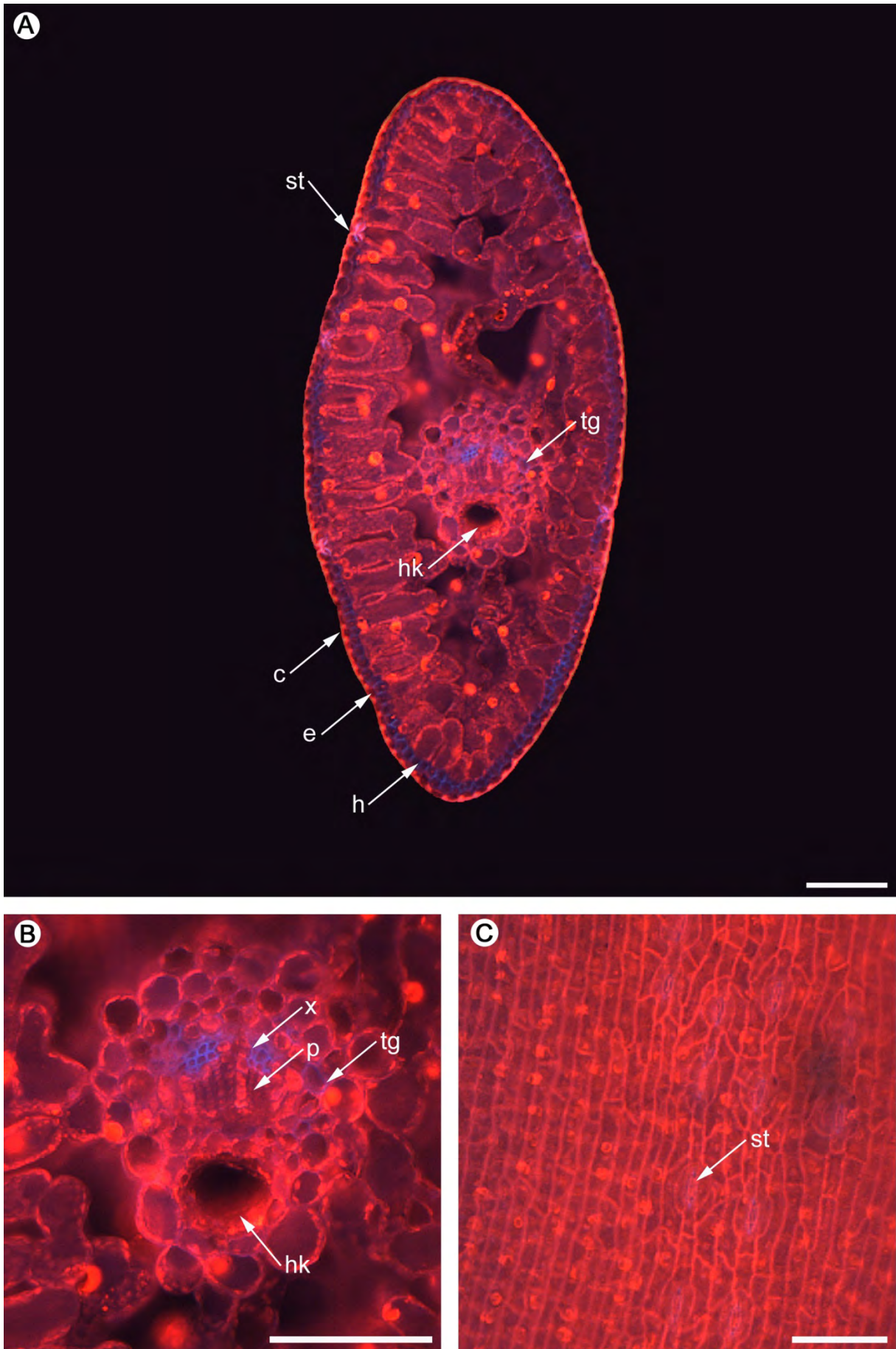


Abb. 22: *Dacrycarpus dacrydioides* (A. RICH.) DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 094 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Adaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

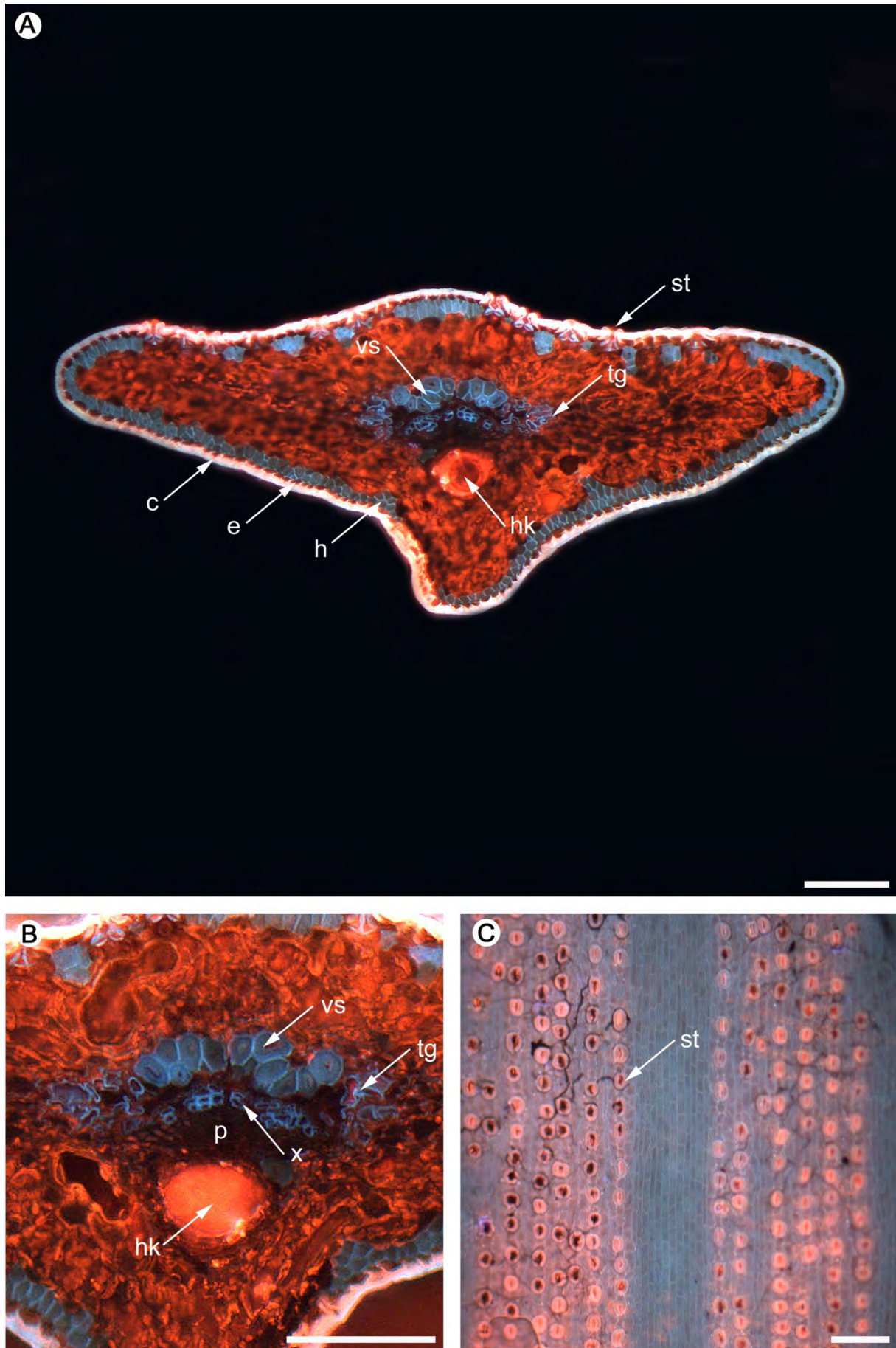


Abb. 23: *Dacrydium ericoides* DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Herbarmaterial, P 143 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Adaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, vs = vaskulärer Sklereid, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

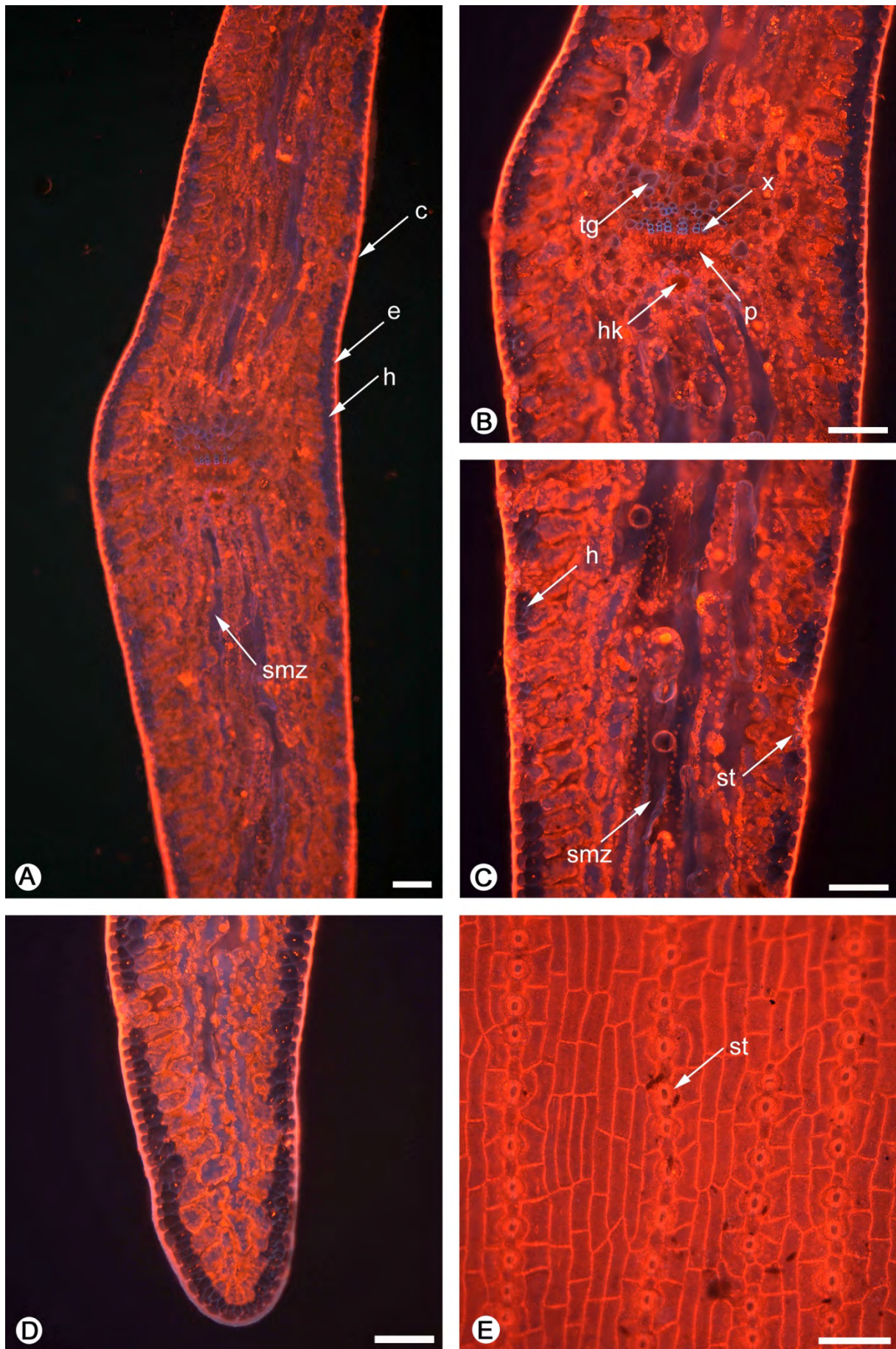


Abb. 24: *Falcatifolium taxoides* (Brongn. & Gris.) DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 205 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, smz = Sklerenchymatische Mesophyllzelle, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

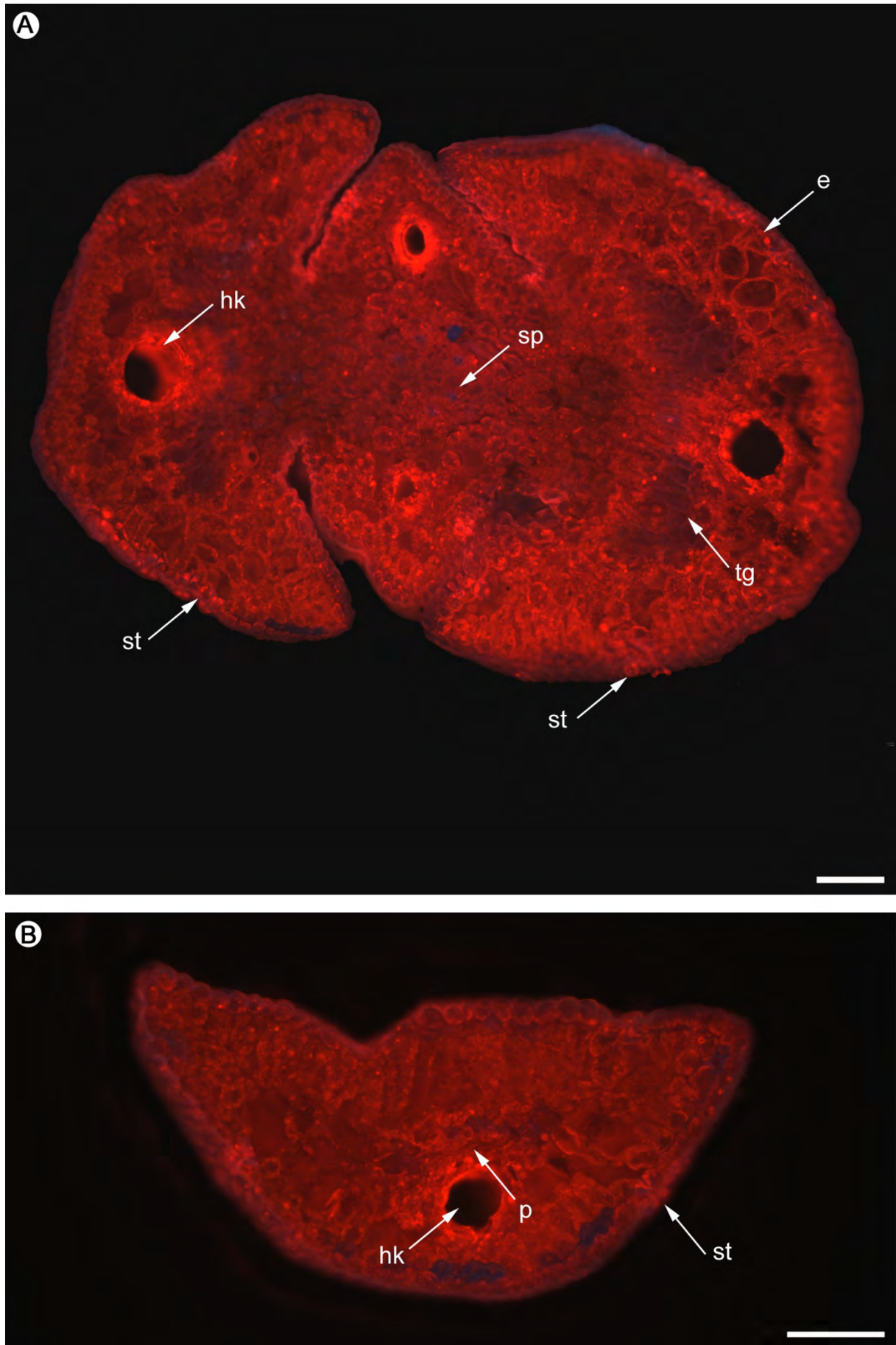


Abb. 25: *Halocarpus biformis* (HOOK.) QUINN (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 208 vgl. Tab. 3). **A** Querschnitt des Sprosses mit Schuppenblättern, **B** Blattquerschnitt. e = Epidermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, sp = Sprossachse, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe. Maßbalken = 100µm.

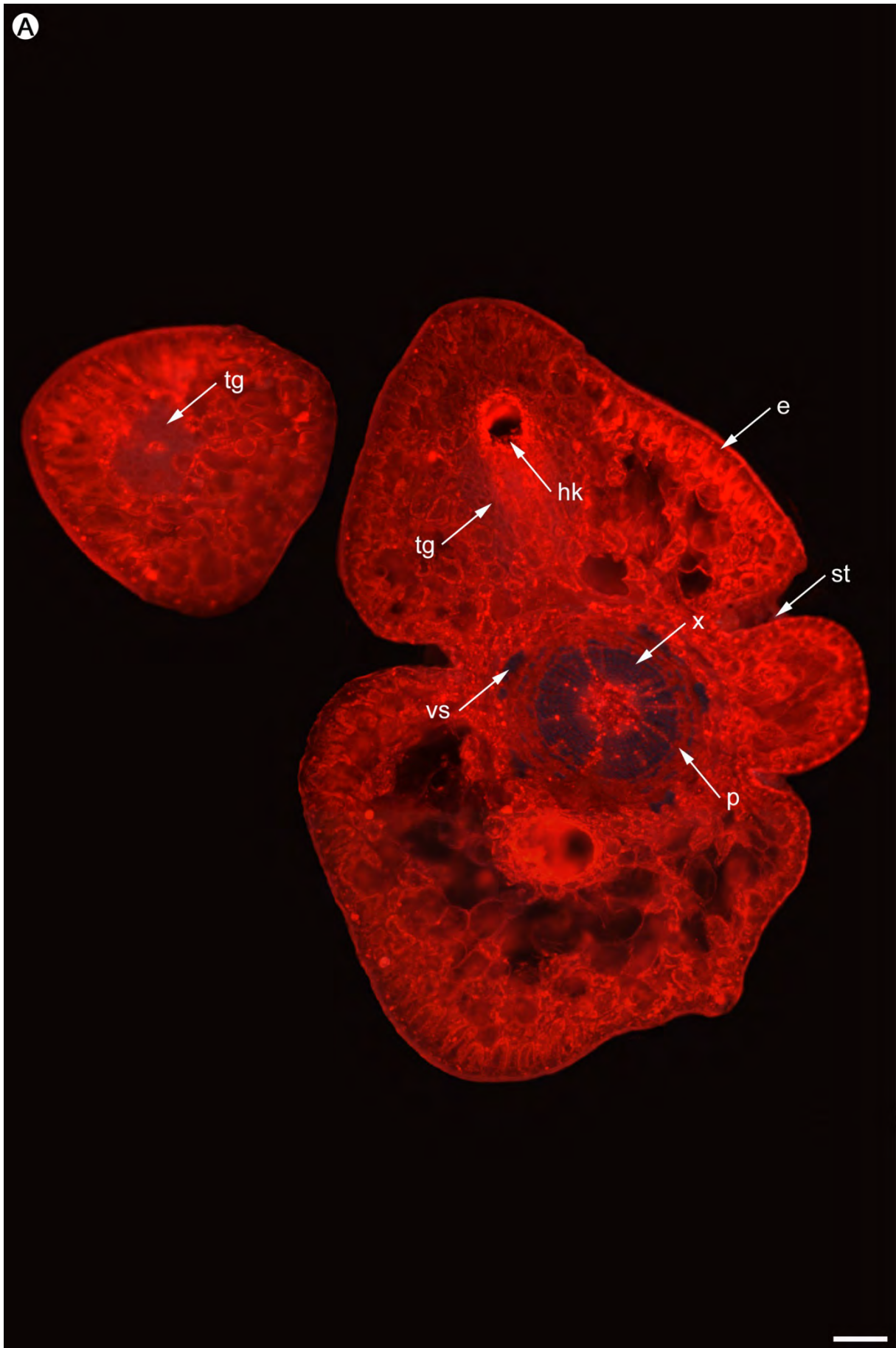


Abb. 26: *Lagarostrobos franklinii* (HOOK. f.) QUINN (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 216 vgl. Tab. 3). **A** Querschnitt des Sprosses mit Schuppenblättern. e = Epidermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, vs = vaskulärer Sklereid, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

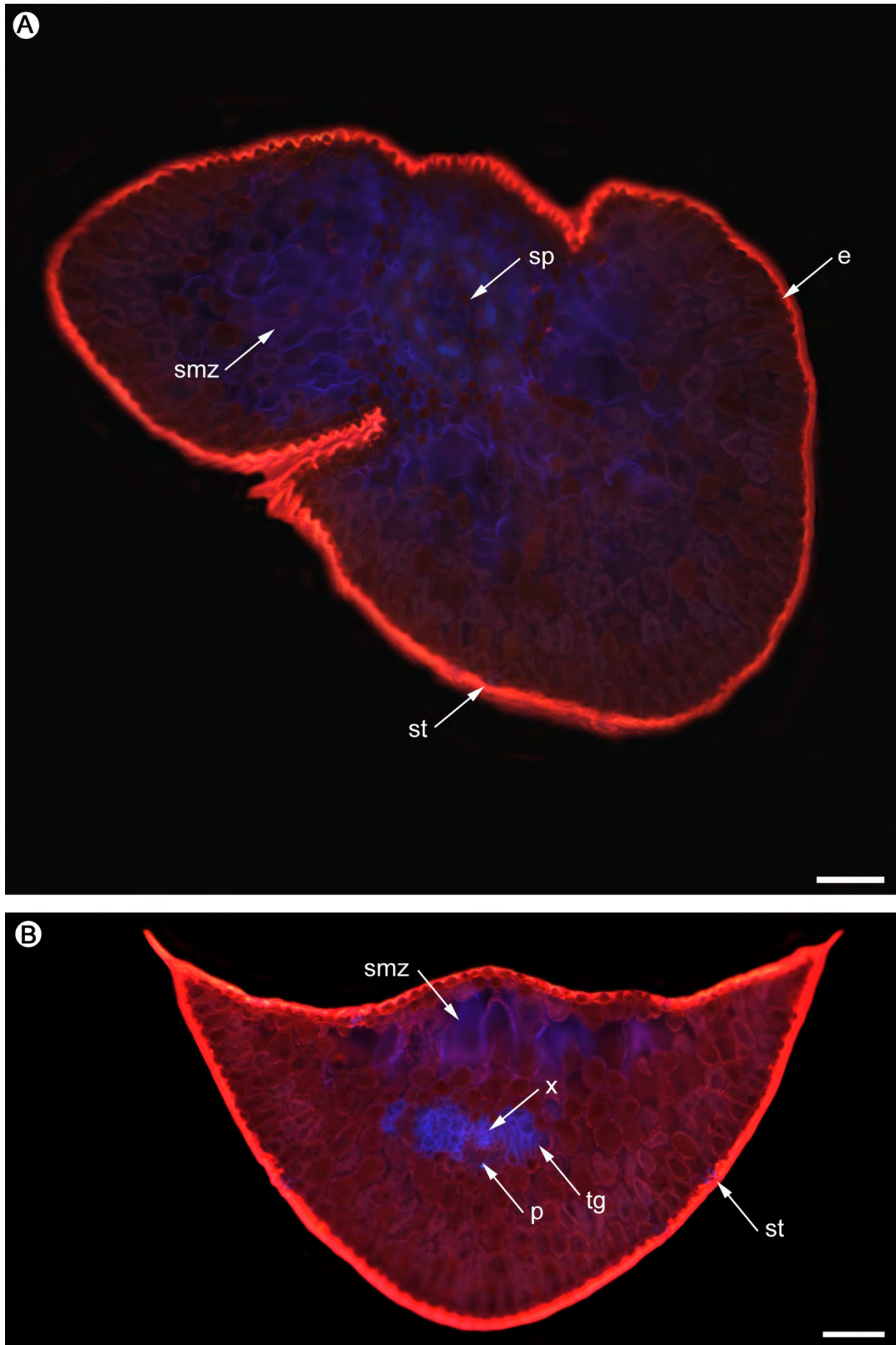


Abb. 27: *Lepidothamnus fonkii* PHIL. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 219 vgl. Tab. 3). **A** Querschnitt des Sprosses mit Schuppenblättern, **B** Blattquerschnitt. e = Epidermis, p = Phloem, smz = sklerenchymatische Mesophyllzelle, sp = Sprossachse, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

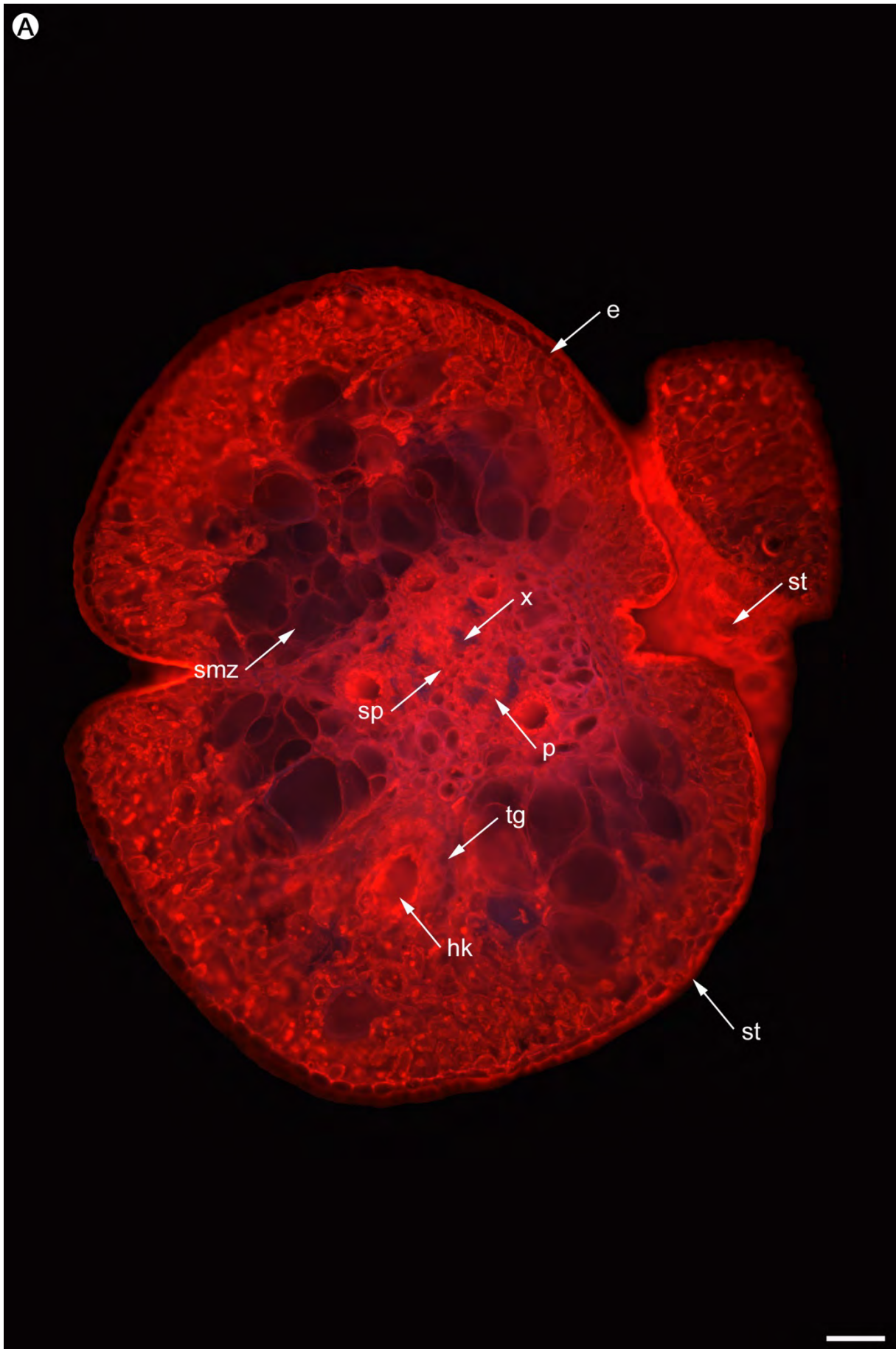


Abb. 28: *Manoa colensoi* (HOOK.) MOLLOY (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 228 vgl. Tab. 3). **A** Querschnitt des Sprosses mit Schuppenblättern. e = Epidermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, smz = sclerenchymatische Mesophyllzelle, sp = Sprossachse, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

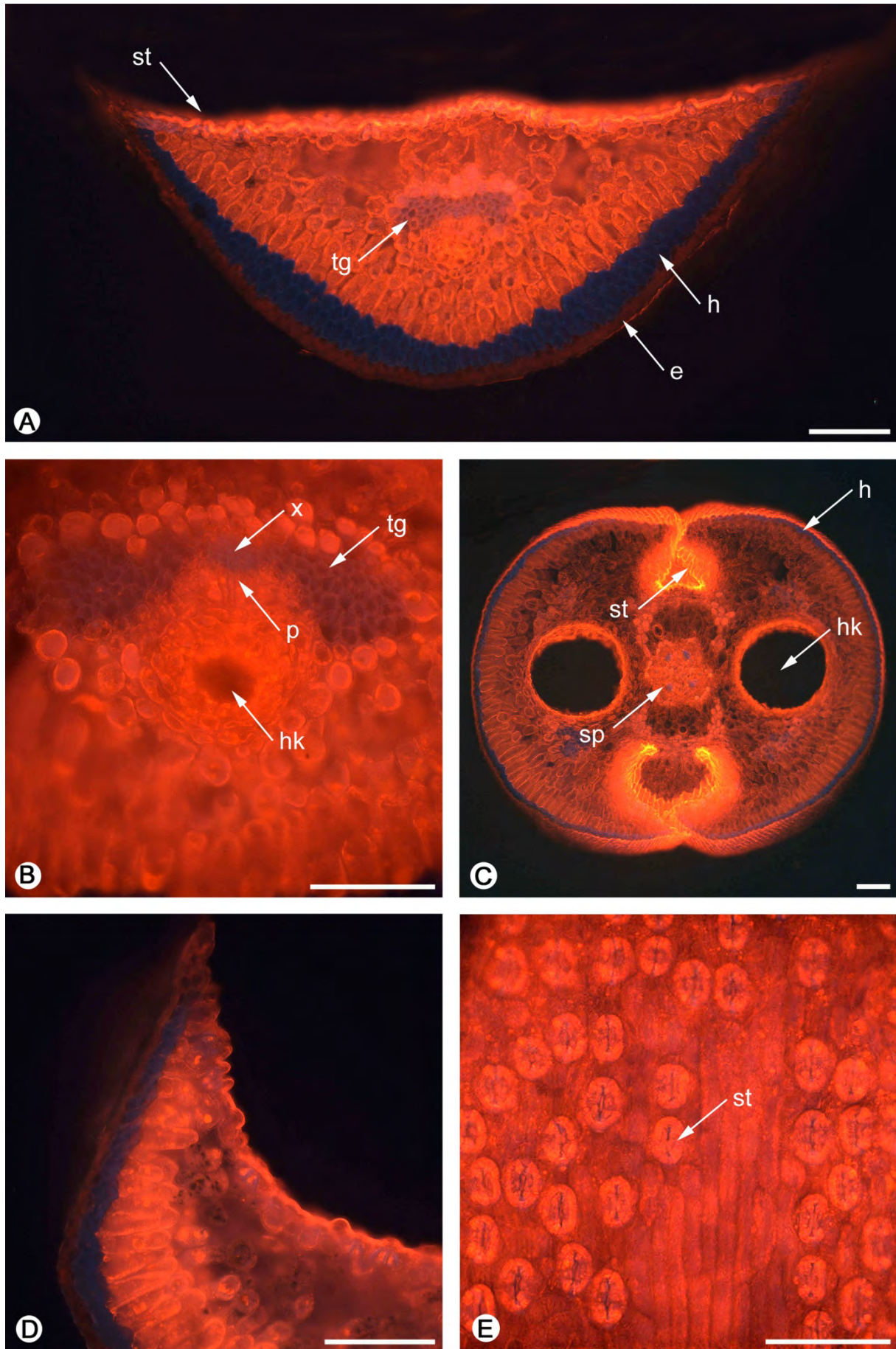


Abb. 29: *Microcachrys tetragona* (Hook.) Hook. f. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 231 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Sprossquerschnitt, **D** Blattrand, **E** Adaxiale Epidermis (Aufsicht). e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, smz = Sklerenchymatische Mesophyllzelle, sp = Sprossachse, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

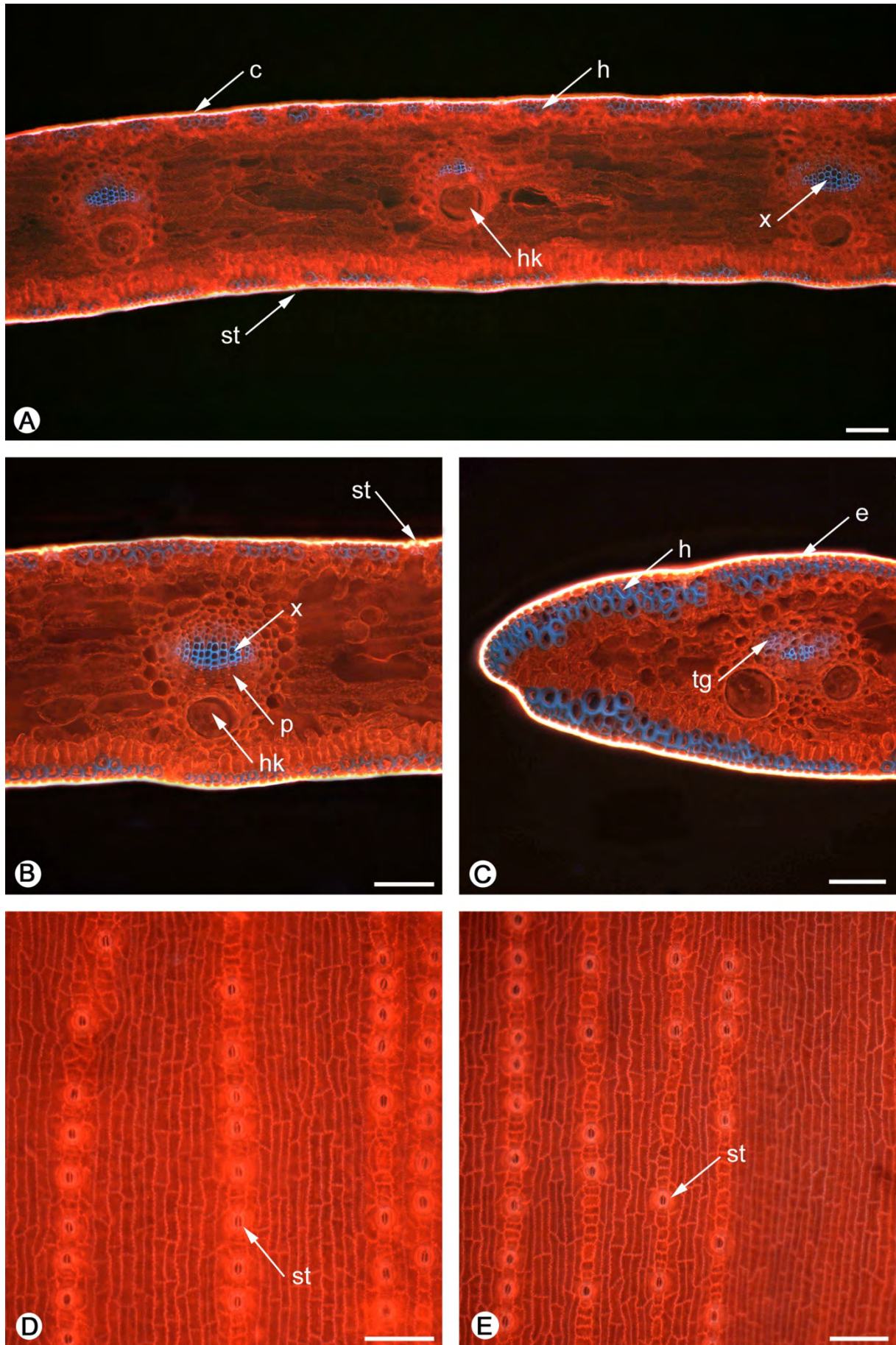


Abb. 30: *Nageia wallichiana* (C. PRESL) KUNTZE. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 255 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattrand, **D** Abaxiale Epidermis (Aufsicht), **E** Adaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

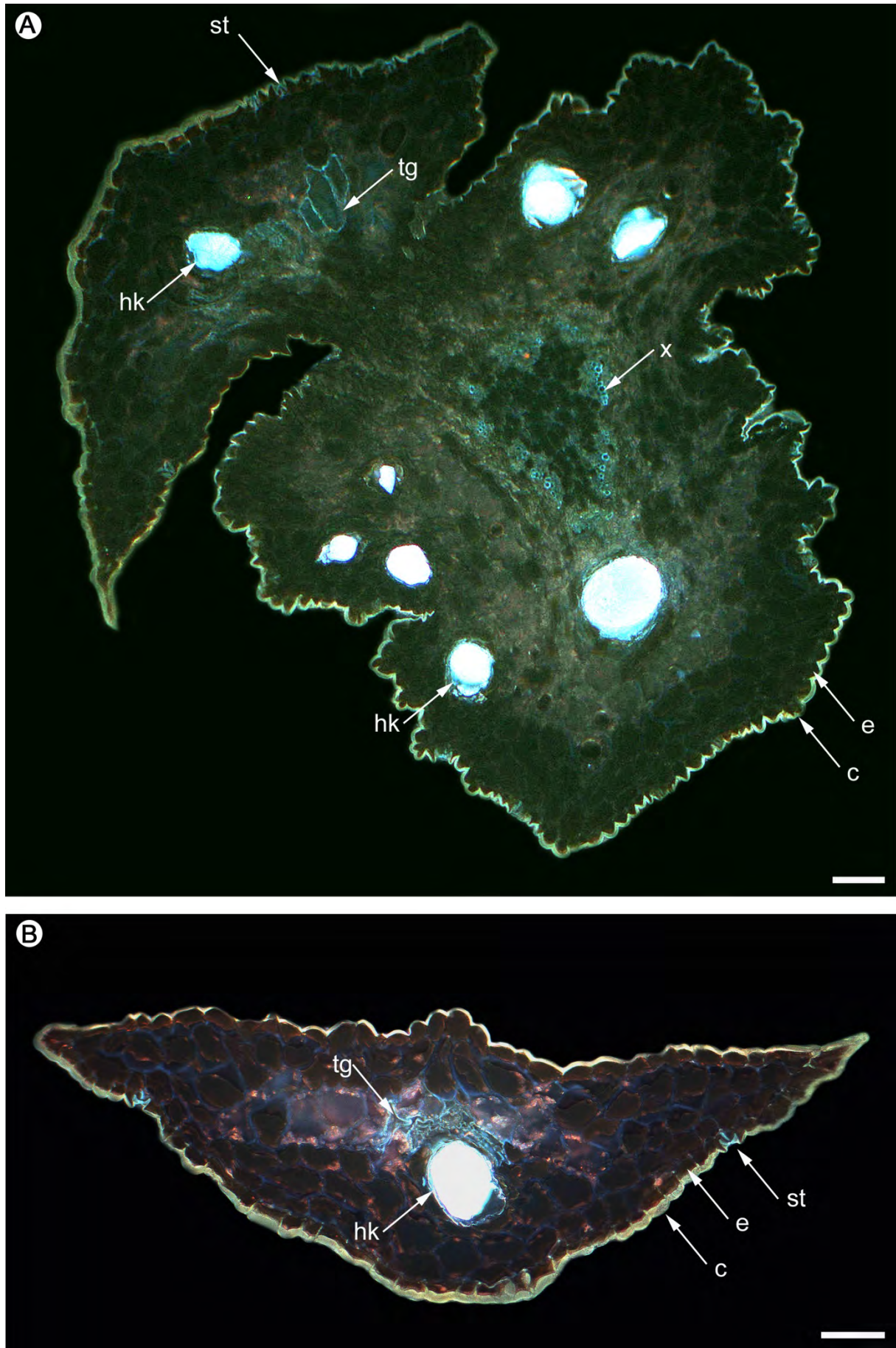


Abb. 31: *Parasitaxus ustus* (VIEIL.) DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Herbarmaterial, P 258 vgl. Tab. 3). **A** Querschnitt des Sprosses mit Schuppenblättern, **B** Blattquerschnitt. c = Cuticula, e = Epidermis, hk = Harzkanal, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

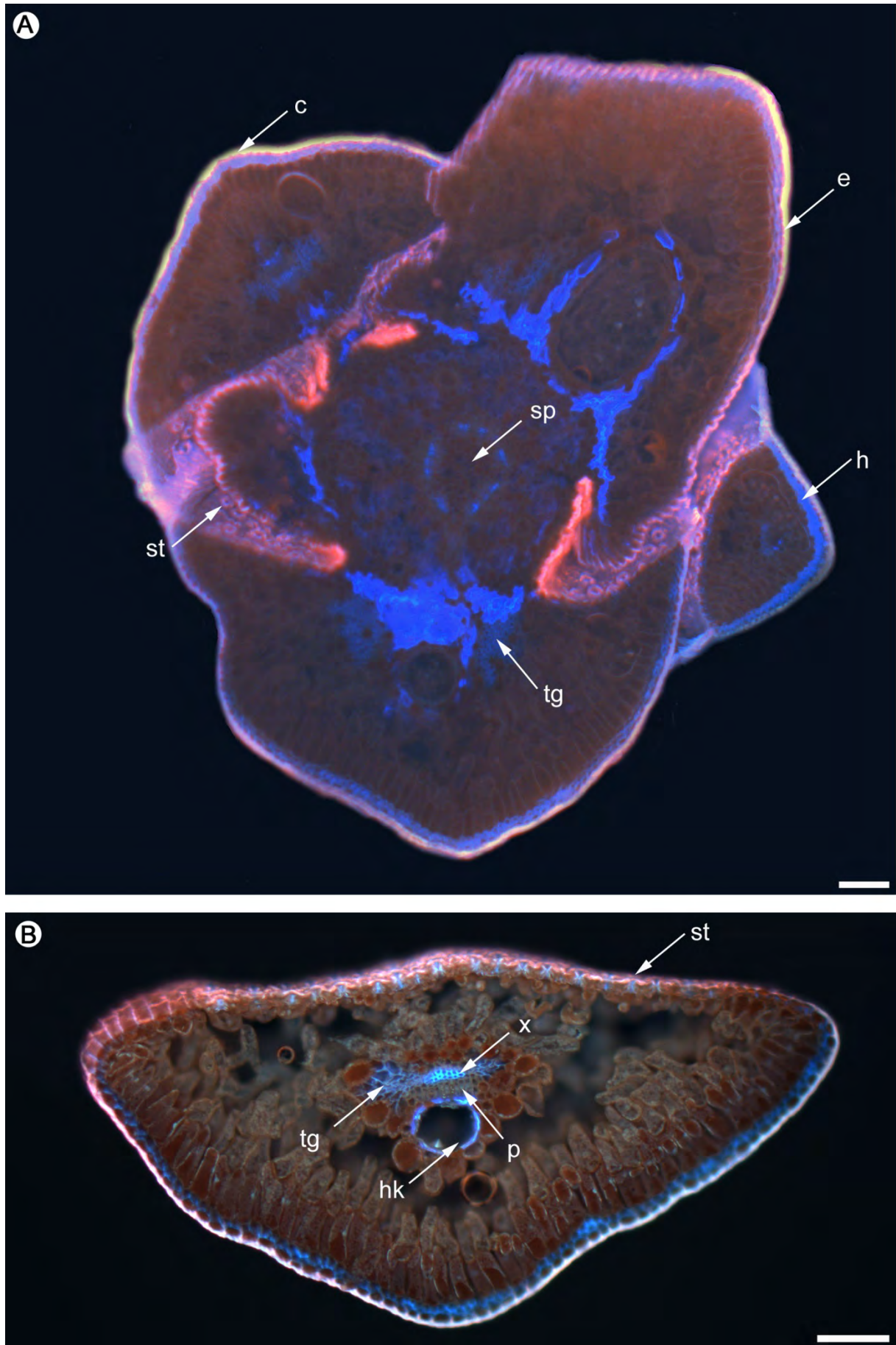


Abb. 32: *Pherosphaera fitzgeraldii* (F. MUELL.) HOOK. f. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 234 vgl. Tab. 3). **A** Querschnitt des Sprosses mit Schuppenblättern, **B** Blattquerschnitt. c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, sp = Sprossachse, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

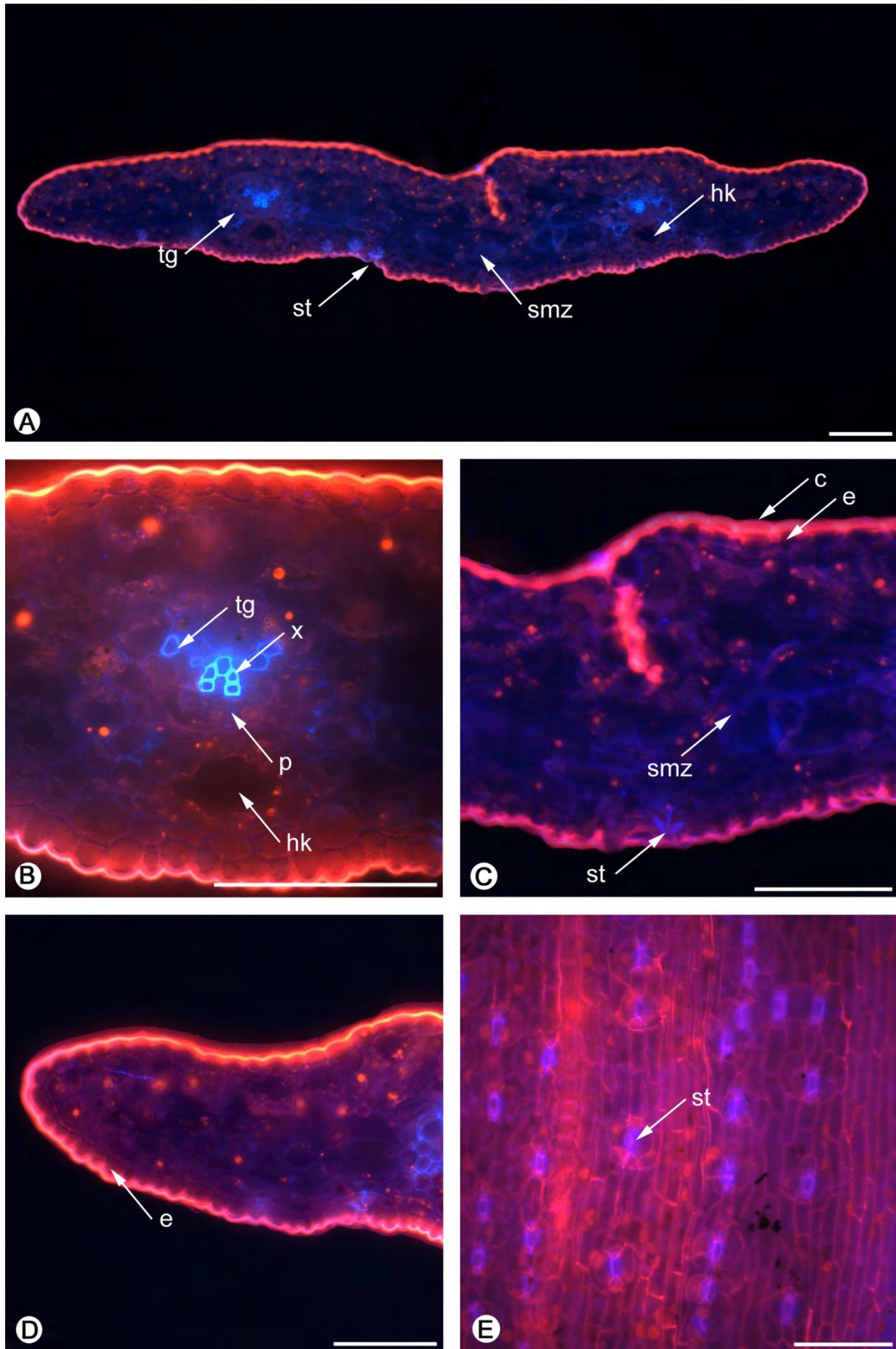


Abb. 33: *Phyllocladus hypophyllus* D. Don (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 1003 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, smz = sklerenchymatische Mesophyllzelle, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

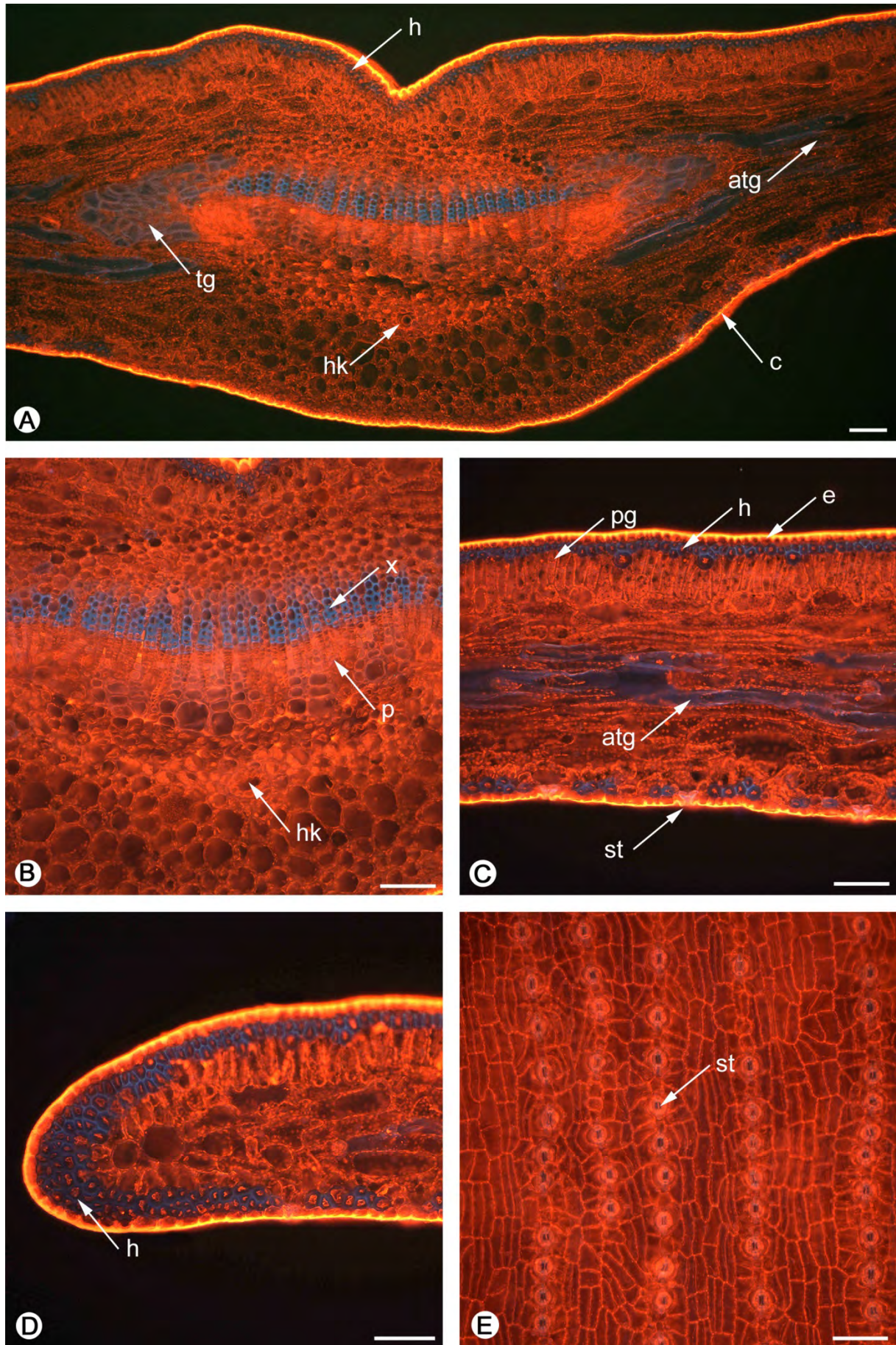


Abb. 34: *Podocarpus oleifolius* D. Don (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 486 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). atg = akzessorisches Transfusionsgewebe, c = Cuticula, e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, pg = Palisadengewebe, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

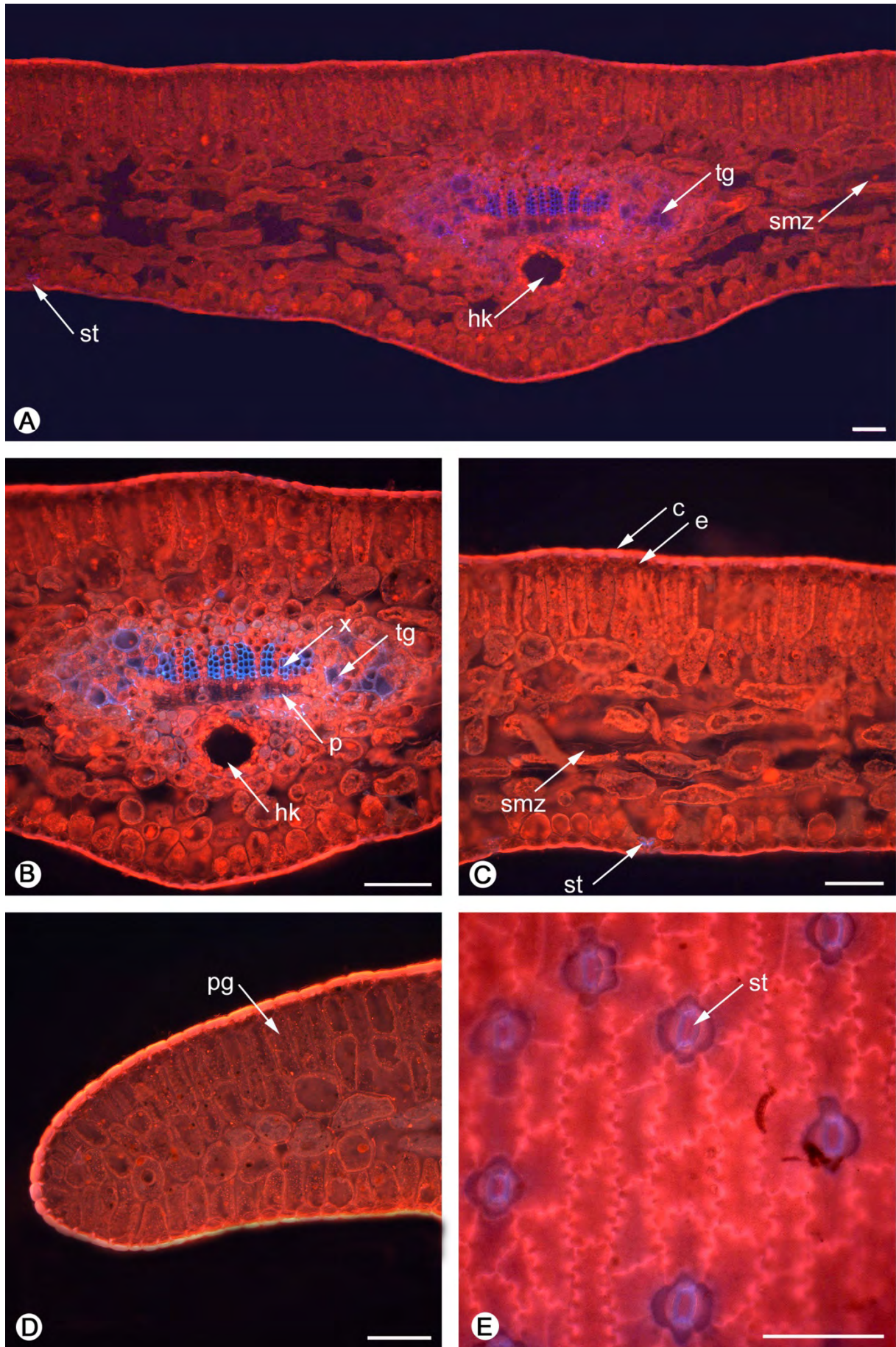


Abb. 35: *Prumnopitys ferruginoides* (R. H. COMPTON) DE LAUB. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 603 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). c = Cuticula, e = Epidermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, pg = Palisadengewebe, smz = sklerenchymatische Mezophyllzelle, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

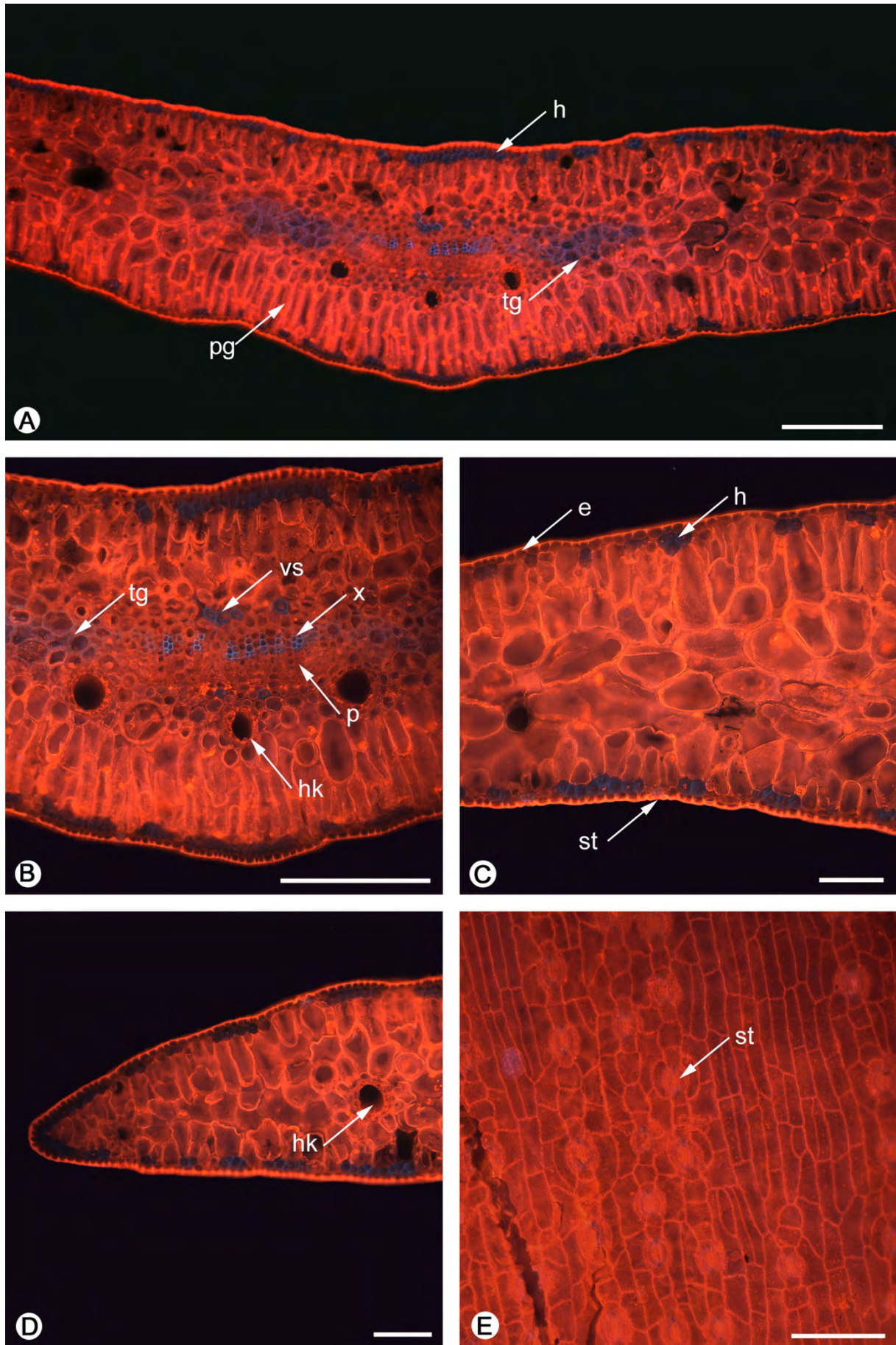


Abb. 36: *Retrophyllum rospigliosii* (PILG.) C. N. PAGE (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 630 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, pg = Palisadengewebe, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, vs = vaskulärer Sklereid, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

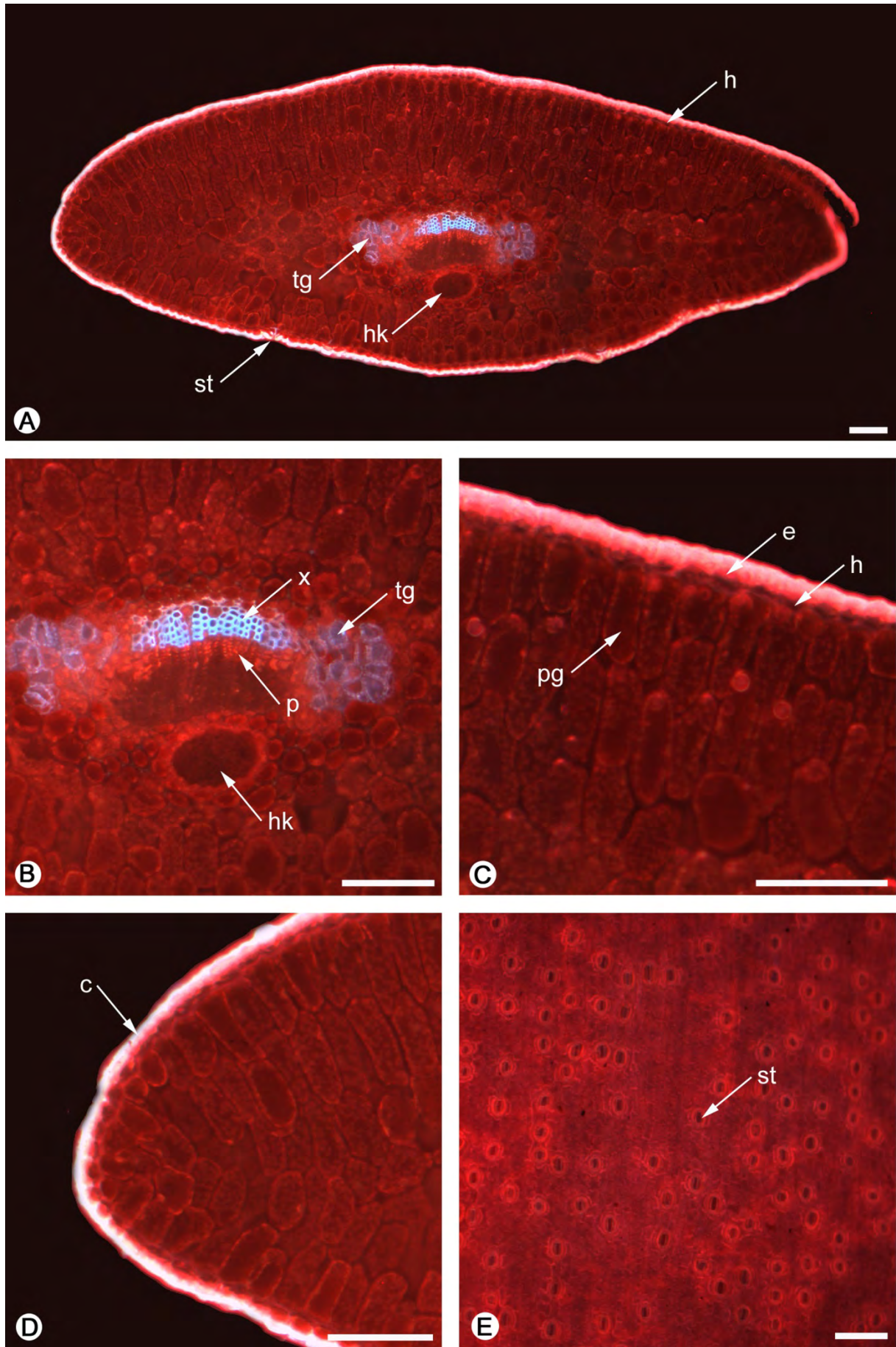


Abb. 37: *Saxegothea conspicua* LINDL. (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 636 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). e = Epidermis, h = Hypodermis, hk = Harzkanal, p = Phloem, pg = Palisadengewebe, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

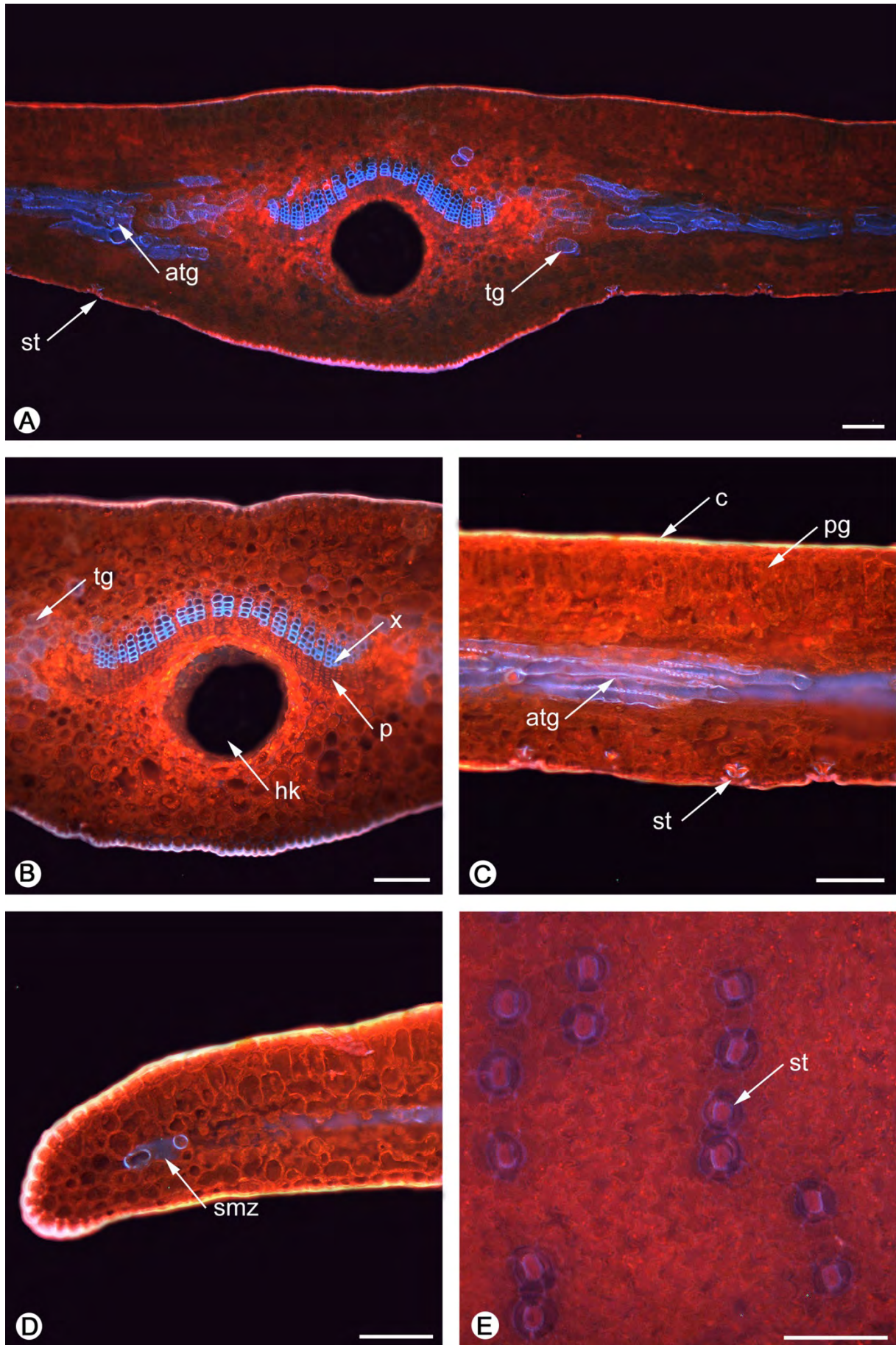


Abb. 38: *Sundacarpus amarus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE [= *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB.] (Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 640 vgl. Tab. 3). **A** Blattquerschnitt, **B** Leitbündel, **C** Blattspreite, **D** Blattrand, **E** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). atg = akzessorisches Transfusionsgewebe, c = Cuticula, hk = Harzkanal, p = Phloem, pg = Palisadengewebe, smz = sklerenchymatische Mezophyllzelle, st = Stoma, tg = Transfusionsgewebe, x = Xylem. Maßbalken = 100µm.

3.4 Segregation von *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *vitiensis* KNOFF

Die umfangreiche Forschungssammlung aus lebenden Pflanzen und Herbarmaterial bildet die Grundlage der anatomischen und phylogenetischen Analysen. Im Zuge des Aufbaus der Ex situ-Kollektion wurden bei den Akzessionen von *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB. von Viti Levu (Fidschi), morphologische Abweichungen zu den Akzessionen anderer geographischer Herkünfte beobachtet. Diese stammen aus z.B. Philippinen (Panay), Malaysia (Malaiische Halbinsel und Sabah), Singapur, Indonesien (Sumatra, Java, Neuguinea).

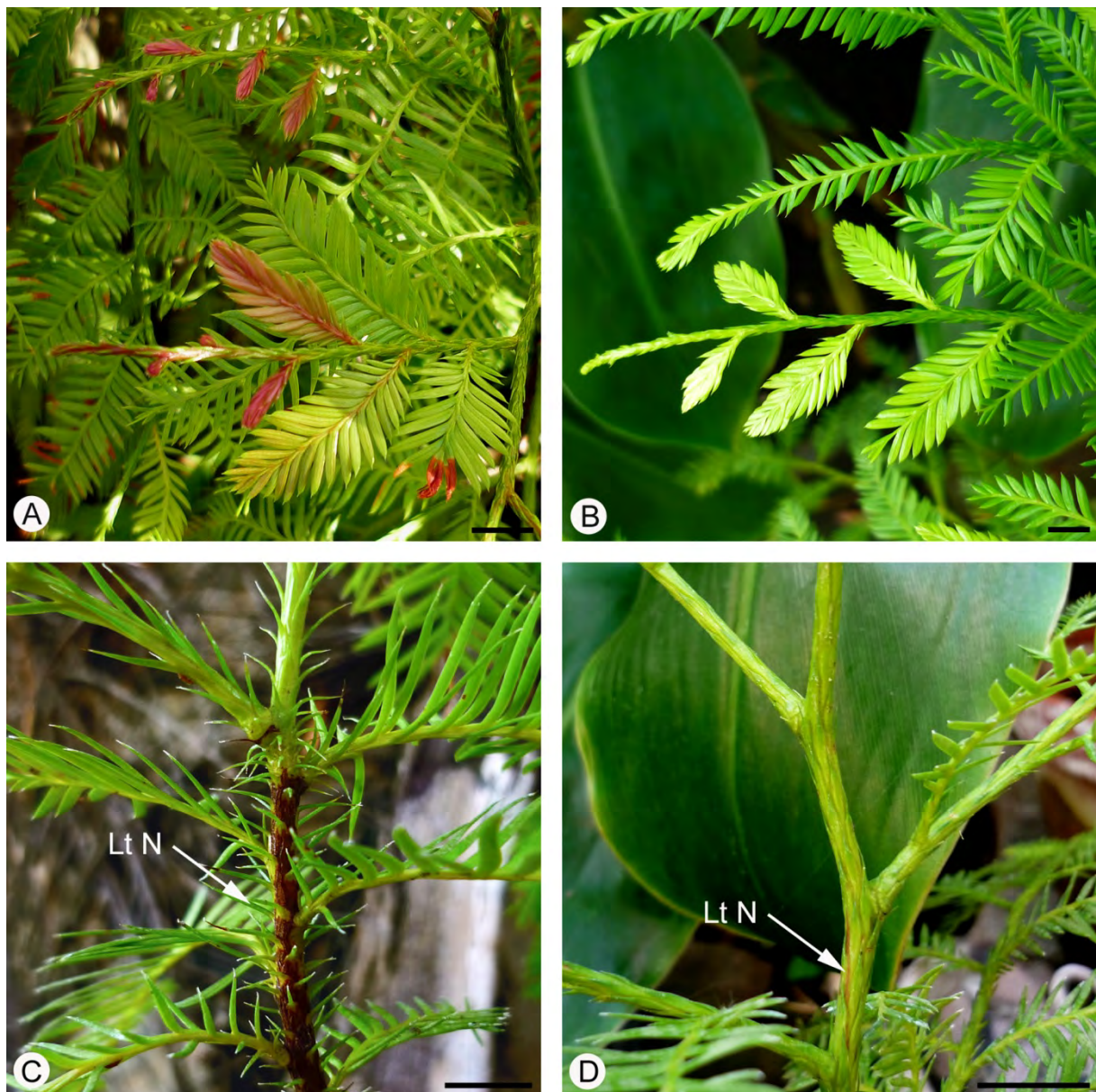


Abb. 39: Vergleich morphologischer Merkmale von *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *vitiensis* KNOFF (A & C) und *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB. (B & D). **A & B** Langtrieb-Kurztrieb-Differenzierung an plagiotropen Ästen, **C** abstehende Nadelblätter am Leittrieb einer juvenilen Pflanze, **D** anliegende Nadelblätter am Leittrieb einer juvenilen Pflanze. Lt N = Leittrieb-Nadelblatt. Maßbalken = 1 cm.

Die auffälligste morphologisch Abweichungen stellt der leuchtend rosarote Austrieb der Akzessionen aus Fidschi dar (Abb. 39 A). Dieser konnte bei keiner anderen Akzession (außerhalb Fidschis) nachgewiesen werden. Alle Pflanzen wurden unter identischen Bedingungen kultiviert. Ein weiteres Merkmal, das die fidschianischen Individuen kennzeichnet, sind die abstehenden Nadelblätter an den Leittrieben junger Pflanzen (Abb. 39 C). Bei *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB. liegen diese jedoch immer dicht am Spross (Abb. 39 D).

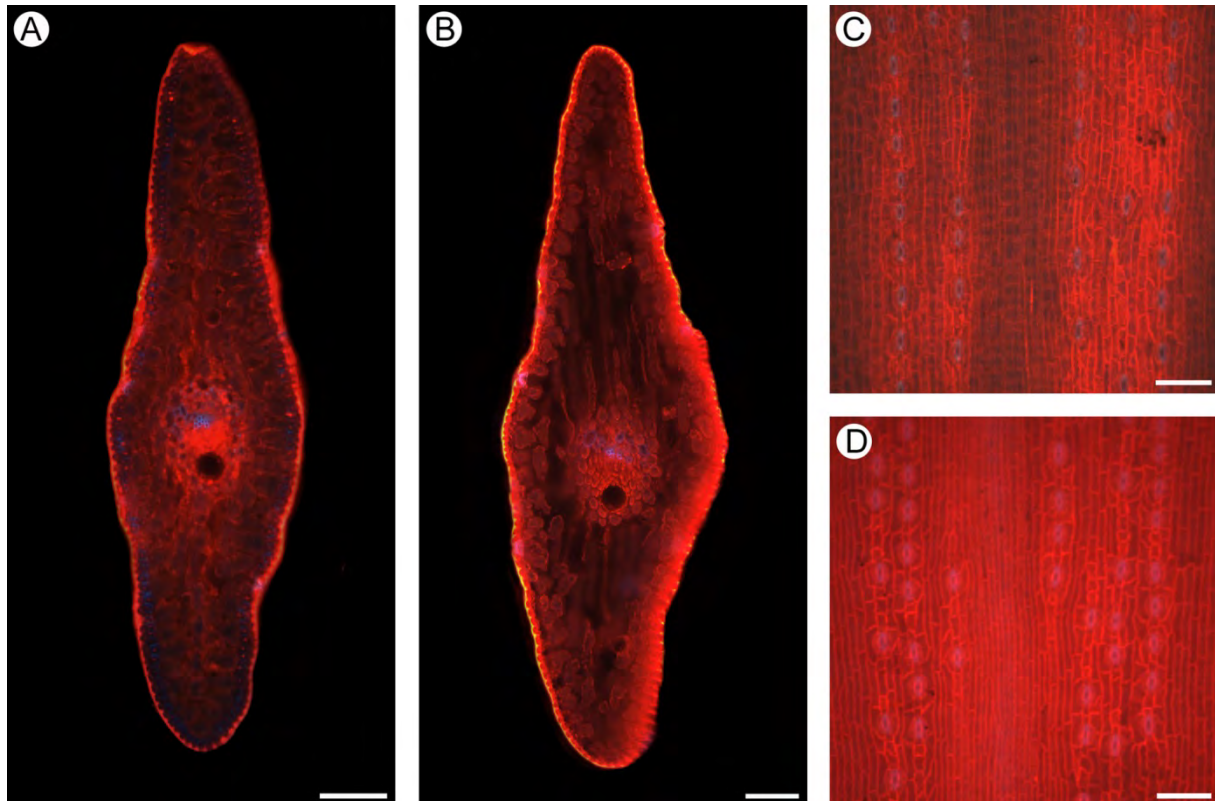


Abb. 40: Vergleich der blattanatomischen Merkmale von *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *vitiensis* KNOPF (A & C, Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 105 vgl. Tab. 3) und *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB. (B & D, Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen, Frischmaterial, P 911 vgl. Tab. 3). **A & B** Querschnitte von bilateral abgeflachten Blättern der Kurztriebe, **C & D** Abaxiale Epidermis (Aufsicht). Maßbalken = 100 μ m.

Die Untersuchung der Kurztriebblätter der verschiedenen Akzessionen zeigt Unterschiede im Mesophyll-Aufbau und in der Form der Epidermiszellen. Das Mesophyll der Akzessionen aus Fidschi besteht aus unregelmäßig geformten, isodiametrischen Zellen (Abb. 40 A), während die Akzessionen aus Malesien durch stark elongierte Mesophyllzellen gekennzeichnet sind (Abb. 40 B). Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal sind die in Aufsicht isodiametrischen Epidermiszellen innerhalb der Stomatareihen der malesischen Akzessionen (Abb. 40 D). Diese Zellen sind bei den Akzessionen aus Fidschi (Abb. 40 C) elongiert. Aufgrund der genannten Unterschiede wird die Abtrennung der fidschianischen Akzessionen aus *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB. als eigene Varietät *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *vitiensis* KNOPF postuliert.

4 Diskussion

5.1 Anatomisch-Morphologische Analysen der Podocarpaceae

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde die Familie der Podocarpaceae zum ersten Mal sowohl anatomisch/morphologisch als auch molekulargenetisch eingehend untersucht. Bisher publizierte Untersuchungen innerhalb der Podocarpaceae beschränken sich auf eine eher unzureichende Taxonauswahl. Dies ist meist auf die schlechte Verfügbarkeit der Taxa in den Botanischen Sammlungen und die weltumspannende Verbreitung der Familie zurückzuführen. Bisher sind die differentialdiagnostischen Studien innerhalb der Steineibengewächse bisher auf regionale Floren beschränkt (DE LAUBENFELS 1972, VAN ROYEN 1979). Selbst übergreifende Monographien der Koniferen setzen die Kenntnis des Naturstandortes zur eindeutigen Identifikation voraus (KRÜSSMANN 1960). Merkmale, die sonst für die Identifikation der Koniferen gut geeignet sind wie z.B. die weiblichen Zapfen und Samen der Cupressaceae (SCHULZ et al. 2005) und Pinaceae (MARTINEZ 1963), sind innerhalb der Podocarpaceae eher von geringem Nutzen. Die weiblichen Zapfen sind meist sehr einheitlich im Aufbau (BUCHHOLZ & GRAY 1948, FARJON 2001/10) und variieren höchstens in Größe oder Farbe im Reifezustand (DE LAUBENFELS 1985/88). Ihre Nutzbarkeit wird auch durch die Größe der fertilen Pflanzen, die meist vorherrschende Diözie und die beerenartigen Zapfen eingeschränkt. Diese 'Beerenzapfen' dienen der endochoren Ausbreitung durch z.B. Vögel oder Kleinsäuger und sind mit der erfolgten Ausbreitung nicht mehr verfügbar. Nichtverzehrte Zapfen werden in dem feuchten, subtropisch bis tropischen Klima schnell zersetzt und sind damit ebenfalls nicht zur Identifikation zu nutzen. In Ermangelung von generativen, diagnostischen Merkmale sind viele der bisher in den Analysen verwendeten Taxa aus Herbarien und botanischen Sammlungen fehlerhaft bestimmt. Dies betrifft insbesondere die sterilen Belege oder Pflanzen der Kollektionen. Dadurch bedingt sind die bisher veröffentlichten morphologischen und phylogenetischen Analysen eher kritisch zu betrachten.

Eine Gegenüberstellung der phylogenetischen Analyse von CONRAN et al. (2000) und den makromorphologischen Untersuchungen von DE LAUBENFELS (1985) zeigen auffällige Diskrepanzen (vgl. Abb. 5 Seite 7). So wird die Sektion *Longifoliolatus* DE LAUB. an mehreren Stellen in der Topologie der *rbcL*-Analyse wiedergefunden.

Dies lässt den Schluss zu, dass die morphologische Einteilung nach DE LAUBENFELS unter Nutzung von Merkmalen wie z.B. Gestalt der Knospenschuppen und Anzahl der männlichen Zapfen als künstliche Klassifikation nutzbar ist, aber keinesfalls phylogenetischen Gesichtspunkten entspricht. Andererseits sind die gezeigten topologischen Verwandtschaftsverhältnisse (CONRAN et al. 2000) innerhalb der Gattung *Podocarpus* L'HÉR. ebenfalls kritisch zu betrachten. Dieser Analyse nach wären z.B. *Podocarpus matudae* LUNDELL aus Zentralamerika und die neuseeländische Art *Podocarpus acutifolius* KIRK direkt miteinander verwandt. Dies ist aber aufgrund der geographischen Entfernung eher unwahrscheinlich. Andererseits zeigen in derselben Analyse die *Podocarpus*-Arten aus Neukaledonien kein direktes Verwandtschaftsverhältnis miteinander auf.

Stellt man diese Analyse nach CONRAN et al. (2000) wiederum den bisher publizierten blattanatomischen Untersuchungen (BUCHHOLZ & GRAY 1948, GRAY & BUCHHOLZ 1948/51, GRAY 1953-62) gegenüber, so zeigen sich auffällige Übereinstimmungen. Die anatomischen Subsektionen A, C, D und E gehören zum Subgenus *Podocarpus* DE LAUB. und die Subsektionen B und F nach GRAY (19xx) finden sich nur im Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. wieder (vgl. Abb. 5 Seite 7). Dies lässt den Schluss zu, dass eine Klassifikation aufgrund blattanatomischer Merkmale gleichfalls eine phylogenetische Klassifikation bereitstellen kann. Die Möglichkeit der Identifikation der Arten mit blattanatomischen Merkmalen wurde von J. BUCHHOLZ und N. E. GRAY in diversen Publikationen aufgezeigt. Jedoch werden in den bereitgestellten Bestimmungsschlüsseln weiterhin auch Merkmale wie z.B. Blattgröße oder Merkmale der männlichen Zapfen genutzt (GRAY & BUCHHOLZ 1951, GRAY 1953). Diese Einschränkung sollte durch eingehendere anatomische Analysen der Blätter mit den heutigen Untersuchungsmethoden wie Fluoreszenz- und Rasterelektronenmikroskopie zu kompensieren sein.

Grundvoraussetzung für die Durchführung der anatomischen und molekularen Analysen war der Aufbau einer umfassenden Forschungssammlung mithilfe zahlreicher internationaler Kooperationen und eigener Sammlungsreisen. Insbesondere der zeitintensive Aufbau einer Ex situ-Kollektion bildet die Basis der molekularen Arbeiten, während die anatomischen Analysen größtenteils mit herbarisiertem Material durchgeführt wurden. Zahlreiche, meist sterile Herbarbelege wurden mit den fortschreitenden blattanatomischen Ergebnissen verifiziert oder erstmals sicher identifiziert.

5.1.1 *Dacrydium x suprinii* nov. hybrida

Die Möglichkeit, blattanatomische Merkmale zur Identifikation zu nutzen, wurde am Beispiel eines bis dato unbekanntes, d.h. nicht identifizierten *Dacrydium*-Individuums aus So-Grande Terre (Neukaledonien) gezeigt. Dieses Individuum wurde bei einer geobotanischen Feldstudie von Hubertus Nimsch im Jahr 1984 erstmals wahrgenommen. Nach QUINN (1982) und LAUBENFELS (1969) sind im Südosten der neukaledonischen Hauptinsel Grande Terre nur *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS. und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ verbreitet. Die nicht identifizierte Spezies aus diesem Areal zeigt auffällige Unterschiede zu den beiden obengenannten Taxa. Viele der vegetativen, generativen und auch ökologischen Merkmale sind jedoch intermediär ausgeprägt (z.B. die Länge der juvenilen und adulten Nadelblätter, Länge der Samen oder die überfluteten Serpentinböden als bevorzugten Standort). Dies verbietet den Erhalt des Status einer Art. Stattdessen wird der Status einer Hybride aus *D. araucarioides* BRONGN. & GRIS. und *D. guillauminii* J. BUCHHOLZ postuliert: *Dacrydium x suprinii* NIMSCH.

Einige Merkmale (wie z.B. die nicht sprossverdeckenden Blattbasen oder der Aufbau der weiblichen Zapfen) belegen die nahe Verwandtschaft zu *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ ebenso wie die Verbreitung von *Dacrydium x suprinii* NIMSCH, welche der von *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ entspricht. Die Unterschiede in den makroskopischen Merkmalen, insbesondere die Größenangaben der Blätter und Zapfen, könnten auch durch innerspezifische Variabilität bedingt sein. Jedoch wachsen *Dacrydium x suprinii* NIMSCH und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ unter denselben Bedingungen oft im Abstand von nur etwa einem Meter. Innerspezifische Variabilität sollte aber über alle Individuen kontinuierlich verteilt sein. Die Variabilität ist in den bekannten Beständen aber nicht in abrupten Übergängen, sondern nur diskontinuierlich zu beobachten, weswegen eine Hybride mit *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ als Elternart zu vermuten ist. Diese kann als Mutterart angesehen werden, da es aufgrund der engen räumlichen Beziehung mit *Dacrydium x suprinii* NIMSCH wahrscheinlicher erscheint, dass die Samen von *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ stammen und direkt unter den Mutterpflanzen auskeimen. Der Status der neubeschriebenen Hybride wird durch eine Anzahl anatomischer und mikromorphologischer Merkmale unterstützt. Die Hypodermis ist bei allen drei Taxa unterschiedlich gestaltet. Im Blattquerschnitt von *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS wird die abaxiale Hypodermis aus zahlreichen (6-12), durchgehenden Lagen gebildet, während die adaxiale Hypodermis nur aus vereinzelt Gruppen von hypodermalen Zellen besteht.

Dacrydium guillauminii J. BUCHHOLZ zeigt eine einlagige, unterbrochene Hypodermis an der ad- und abaxialen Seite. *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH repräsentiert als Hybride einen intermediären Zustand: die Hypodermis ist mehrlagig, aber unterbrochen. Zapfenartige Gruppen hypodermaler Zellen ragen auf der abaxialen Blattseite in das Mesophyll hinein. Die Rupturen zwischen den hypodermalen Zellverbänden werden durch Stomata und die dazugehörigen hypostomatären Kammern verursacht. Die Form der Blattquerschnitte verweist ebenfalls auf die intermediäre Stellung von *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH.

Die Stomata von *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ sind sowohl auf der ad- als auch auf der abaxialen Seite der Blätter in zwei bis drei Reihen angeordnet. Die adaxiale Seite von *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS ist auf der gesamten Blattoberfläche dicht mit Stomata besetzt, während die abaxiale Seite nur basal mit Stomata versehen ist. *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH zeigt in der Verteilung der Stomata Merkmale beider Taxa. Die abaxiale Seite entspricht der von *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ, die adaxiale Seite gleicht der von *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS. Abweichend ist dabei nur die geringere Dichte der Stomata. Die o.g. Merkmale stützen die Annahme einer Hybride aus den Elternarten *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS. und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ. Die Eigenständigkeit der beschriebenen Hybride wird auch in den phylogenetischen Analysen (Abb. 13 und 14) bestätigt. In der Topologie der kombinierten Analyse (Abb. 16) bildet *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH ein eigenständiges Taxon im neukaledonischen *Dacrydium*-Subclade.

Aufgrund der geringen Vorkommen in den Plaine des Lacs ist das neubeschriebene Taxon als kritisch gefährdete Spezies anzusehen. Es ergeht der Vorschlag derselben IUCN-Einstufung mit Schutzgrad 1, wie bereits für *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ besteht.

5.1.2 Bestimmungsschlüssel

Anhand der anatomischen Untersuchungen an den Blättern von *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH und den parental Taxa konnte gezeigt werden, dass blattanatomische Merkmale für die Identifikation auf Artniveau geeignet sind. Im Rahmen der weiteren Untersuchungen wurden die Differentialdiagnosen mit blattanatomischen Merkmalen auf alle Gattungen und verfügbaren Taxa der Podocarpaceae und *Phyllocladus* BESSEY ausgeweitet. Dadurch kann im Rahmen der vorliegenden Dissertation der erste, nur auf blattanatomischen Merkmalen basierende Bestimmungsschlüssel für Steineibengewächse präsentiert werden.

Mithilfe dieses Bestimmungsschlüssels und der Teilschlüssel A-D für die Gattungen *Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Nageia* GAERTN., *Podocarpus* L'HÉR. und *Retrophyllum* C. N. PAGE ist es erstmals möglich, ein Taxon nur anhand seines Blattquerschnittes eindeutig zu identifizieren. Fast alle bisher publizierten Bestimmungsschlüssel nutzen Merkmale der weiblichen Zapfen in Verbindung mit vegetativen Charakteren (z.B. GRAY 1953, DE LAUBENFELS 1985/88, FARJON 2010). Da die meisten Proben keine generativen Strukturen aufweisen, muss dann auf makromorphologische, vegetative Merkmale zurückgegriffen werden. Diese sind aber insbesondere bei den schuppenblättrigen Taxa nicht zur Differentialdiagnose geeignet. Zu den oft genutzten vegetativen Merkmalen gehört z.B. auch die Langtrieb-/Kurztriebdifferenzierung bei *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB. (FARJON 2010). Diese ist bei juvenilen Pflanzen gut zu diagnostizieren. Adulte Pflanzen hingegen weisen keine Langtrieb-/Kurztriebdifferenzierung mehr auf, und sind dann mit diesen Bestimmungsschlüsseln nicht zu identifizieren. Dies gilt auch für die *Dacrycarpus*-Arten aus Neuguinea [*Dacrycarpus cinctus* (PILG.) DE LAUB., *Dacrycarpus compactus* (WASSCHER) DE LAUB. und *Dacrycarpus. expansus* DE LAUB.], da diese Taxa als juvenile Pflanzen ebenfalls keine Langtrieb-/Kurztriebdifferenzierung ausbilden. Aus diesem Grund werden diese Taxa mit den herkömmlichen Bestimmungsschlüsseln als Taxa der Gattung *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. bestimmt. Bei der Interpretation phylogenetischer Rekonstruktionen oder bei der Nutzung für 'Barcoding'-Projekte haben diese falsch bestimmten Gattungen selbstverständlich schwerwiegende Auswirkungen. Mit dem vorgestellten anatomischen Bestimmungsschlüssel lassen sich die Gattungen und deren Untergruppen sicher und einfach identifizieren. Insbesondere die bisher nur schwer zu bestimmenden Taxa der Gattung *Podocarpus* L'HÉR. können dem Typus-Material der jeweiligen Arten zugeordnet werden, um eine eindeutige taxonomisch-nomenklatorische basis für die Phylogenie zu haben. Die Bestimmungsmerkmale wurden so gewählt, dass sie mithilfe der Lichtmikroskopie (vorzugsweise Fluoreszenz-Auflichtmikroskopie) diagnostiziert werden können (vgl. Abb. 18, Seite 53). Dazu zählen

- Verteilung, Ausprägung und Kontinuität der Hypodermis
- Anzahl und Lage der vaskulären Harzkanäle
- Anzahl und Lage der lateralen Harzkanäle
- Verteilung der Stomata
- Ausprägung des Transfusionsgewebes
- Vorhandensein eines akzessorischen Transfusionsgewebe
- Vorhandensein und Gestalt diverser Sklereide (z.B. auxiliäre oder vaskuläre Sklereide)
- Ausprägung eines Florinringes

Einige dieser Merkmale wurden schon in früheren anatomischen Arbeiten (WASSCHER 1941, ORR 1944, BUCHHOLZ & GRAY 1948) genutzt. Dazu zählen vor allem Merkmale der Hypodermis, der Harzkanäle und des Transfusionsgewebes. Diese sind für die Bestimmung aber nicht ausreichend und wurden deshalb durch unsichere Merkmale wie z.B. die sehr variable Blattgröße erweitert. In vielen Fällen werden auch wieder Merkmale der männlichen Zapfen zur Bestimmung hinzugezogen, welches wiederum auf die Problematik der meist nicht vorhandenen generativen Merkmale zurückführt. Darauf wird in der vorliegenden Arbeit verzichtet. Die Auswahl der anatomischen Merkmale ist dementsprechend erweitert worden, z.B. Präsenz und Gestalt diverser Sklereide.

In den eigenen Untersuchungen erwiesen sich sowohl die Anzahl und Lage der Harzkanäle als auch die Gestalt der Hypodermis als sehr konstante Merkmale innerhalb einer Art. BUCHHOLZ & GRAY (1948) sehen dagegen eine gewisse Variabilität in der Gestaltung und der Präsenz der Hypodermis. Dafür wird die Wandstärke der hypodermalen Zellen als sehr konstant angegeben, aber in ihrem Bestimmungsschlüssel nie angewandt (GRAY & BUCHHOLZ 1951, GRAY 1953-62). Die Konstanz der Wandstärke der hypodermalen Zellen wird durch die eigenen Untersuchungen nicht bestätigt und scheint vielmehr vom Entwicklungszustand des Blattes abhängig zu sein.

Ein weiteres diagnostisches Merkmal ist die Ausprägung des Transfusionsgewebes, welches das meist charakteristisch geformte Leitbündel (Querschnitt rundlich oder dorsiventral abgeflacht) lateral umschließt (FRANK 1864, ESAU 1953). Bei den Gattungen *Nageia* GAERTN. und *Podocarpus* L'HÉR ist es auffällig entwickelt und meist so groß wie das Leitbündel. Dagegen ist es bei *Dacrycarpus* DE LAUB. und *Prumnopitys* PHIL. viel kleiner als das Leitbündel. Bei *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE ist das Transfusionsgewebe anstelle eines akzessorischen Transfusionsgewebes flügelartig in die Lamina des Blattes erweitert. Den vollständigen Einschluss des Leitbündels im Transfusionsgewebe findet man bei vielen Taxa der Gattung *Dacrydium* SOL. ex G. FORST.

Das akzessorische Transfusionsgewebe ist innerhalb der Podocarpaceae bzw. der Koniferen nur für die Gattungen *Podocarpus* L'HÉR und *Sundacarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE (= *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. im Rahmen dieser Arbeit, vgl. 5.2.1) beschrieben. Dabei handelt es sich um ein Gewebe aus getüpfelten, stark verholzten und elongierten Zellen (WORSDELL 1897, ORR 1944).

Dieses erstreckt sich innerhalb des Mesophylls vom Transfusionsgewebe seitlich zum Blattrand hin. Falls eine Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammgewebe vorliegt, befindet sich das akzessorische Transfusionsgewebe zwischen diesen Schichten. Das akzessorische Transfusionsgewebe liegt bei den meisten *Podocarpus*-Arten als sehr kompaktes, durchgängiges (= organisiertes) Gewebe vor. Bei den madagassischen *Podocarpus*-Arten hingegen besteht es nur aus vereinzelt, elongierten Zellen. Im Mesophyll der *Podocarpus*-Arten der Australis I- und II-Subclades befinden sich dagegen irregulär geformte, einzelne Sklereide

Bei *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. ist das akzessorische Transfusionsgewebe in Form eines zusammenhängenden, organisierten Gewebes ausgebildet (Abb. 41). Dies führte zur Segregation in die monotypische Gattung *Sundacarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE (1988). Dadurch wird die Gattung *Prumnopitys* PHIL. nach den eigenen phylogenetischen Analysen aber paraphyletisch. Mit der Methoden der

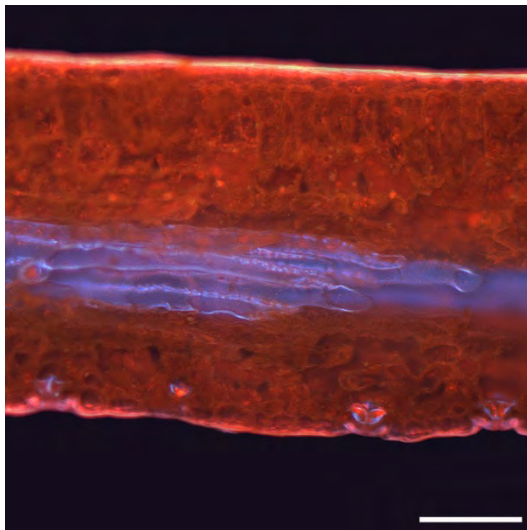


Abb. 41: Detail des akzessorischen Transfusionsgewebes von *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. Maßbalken = 100 µm.

Fluoreszenzmikroskopie können aber für alle *Prumnopitys*-Arten dünnwandige, verholzte Zellen mit isodiametrischer Form im Mesophyll nachgewiesen werden (Abb. 50, Seite 103). Diese könnten eine Art 'evolutiver Vorstufe' des organisierten akzessorischen Transfusionsgewebes darstellen, welche nur bei *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. und *Podocarpus* L'HÉR. in dieser Form vorliegt. Damit wäre *Prumnopitys* PHIL. wieder ein Monophylum mit akzessorischem Transfusionsgewebe in verschiedenen evolutiven Entwicklungsstufen.

In den bisherigen Bestimmungsschlüsseln, die anatomische Merkmale nutzen, werden die vaskulären und auxiliären Sklereide nur eingeschränkt zur Identifikation genutzt. Dies liegt unter anderem daran, dass diese Sklereide bisher nur für die Gattungen *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE, *Podocarpus* L'HÉR., *Nageia* GAERTN. und *Retrophyllum* C. N. PAGE beschrieben waren. Sklereide sind nach BUCHHOLZ & GRAY (1948) als intergenerisches Unterscheidungsmerkmal geeignet, nicht aber zur infragenerischen Identifikation.

Mit der Ausweitung der blattanatomischen Untersuchungen auf *Acropyle* PILG. und die dacrydioiden Taxa (*Dacrycarpus* DE LAUB., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST und *Falcatifolium* DE LAUB.) konnte die ursprüngliche Annahme widerlegt werden, die Sklereide seien als diagnostisches Merkmal ungeeignet (BUCHHOLZ & GRAY 1948). In Abb. 42 sind drei verschiedene Sklereid-Typen gezeigt, welche in den acicularen Blättern der *Dacrydium*-Arten vorkommen können. Dabei können die diversen Typen einzeln oder in Kombination auftreten. Das Mesophyll der bilateral abgeflachten Blätter von z.B. *Acropyle* PILG. ist hingegen mit elongierten, aber nicht planaren Sklereiden durchsetzt. Diese sind auch in *Dacrycarpus* DE LAUB. und *Falcatifolium* DE LAUB. nachweisbar.

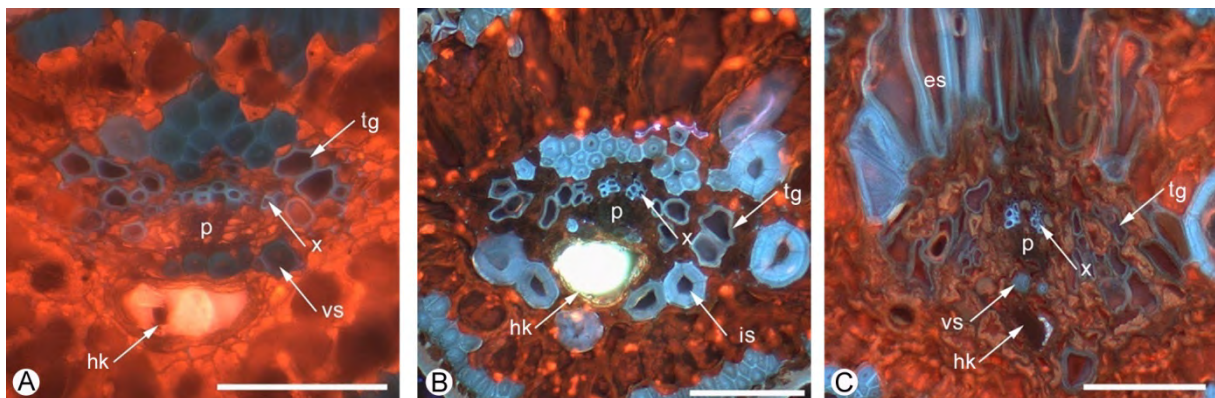


Abb. 42: Verschiedene Sklereid-Typen der Blätter von *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. **A** *Dacrydium comosum* CORNER, **B** *Dacrydium spathoides* DE LAUB., **C** *Dacrydium pectinatum* DE LAUB. Hk = Harzkanal, es = dorsiventral elongierte Sklereide, is = irreguläre Sklereide, p = Phloem, tg = Transfusionsgewebe, vs = vaskuläre Sklereide, x = Xylem. Maßbalken = 100 µm.

Ein weiteres genutztes Merkmal ist die Verteilung der Stomata. Dieses Merkmal ist nur für die intergenerische Differenzierung geeignet. Es gibt hypo-, amphi- und epistomatische Gattungen, wobei epistomatische Blätter innerhalb der Podocarpaceae nur bei *Microcachrys* HOOK. f. und *Pherosphaera* W. ARCHER nachgewiesen sind (FLORIN 1931). Für die infragenerische Differenzierung hingegen wird z.B. das Vorhandensein der Florinringe als Merkmal herangezogen. Als Florinring bezeichnet man die ringförmige Furche in der Cuticula zwischen den Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates und den umgebenden Epidermiszellen. Das Vorhandensein dieser Florinringe charakterisiert das Subgenus *Podocarpus* DE LAUB., während das Fehlen derselben das Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. kennzeichnet (BUCHHOLZ & GRAY 1948).

5.1.3 Konstanz vs. Variabilität der verwendeten Merkmale

Wann immer Merkmale zur Identifikation von Taxa genutzt werden, müssen diese auch auf ihre Beständigkeit und Zuverlässigkeit überprüft werden (SCHULZ & STÜTZEL 2006a). Dies ist unabhängig davon, ob es sich um makro- bzw. mikroskopische oder morphologische bzw. anatomische Merkmale handelt.

Die in Kapitel 5.1.2 aufgeführten Merkmale sind daher im Rahmen dieser Dissertation auf ihre Beständigkeit hin untersucht worden. Allgemein werden Bestimmungsschlüssel hinsichtlich ihrer Anwendbarkeit so konzipiert, dass möglichst viele Individuen eines Taxons sicher identifiziert werden können (SCHULZ et al. 2005). Dabei wird meist von optimal entwickelten, adulten Individuen ausgegangen. Daraus ergeben sich jedoch Probleme in der Anwendung bei den Podocarpaceae. Aufgrund der Größe der ausgewachsenen Exemplare der meisten Taxa ist eine Probenentnahme aus dem frei exponierten Kronenbereich nur selten möglich. Aus diesem Grund werden dann Belege von noch juvenilen Pflanzen, die meist im Schatten wachsen, oder sogar Sämlingen gesammelt. Darum musste geklärt werden, inwiefern die im Bestimmungsschlüssel genutzten Merkmale auch zur eindeutigen Identifikation dieser Proben geeignet sind.

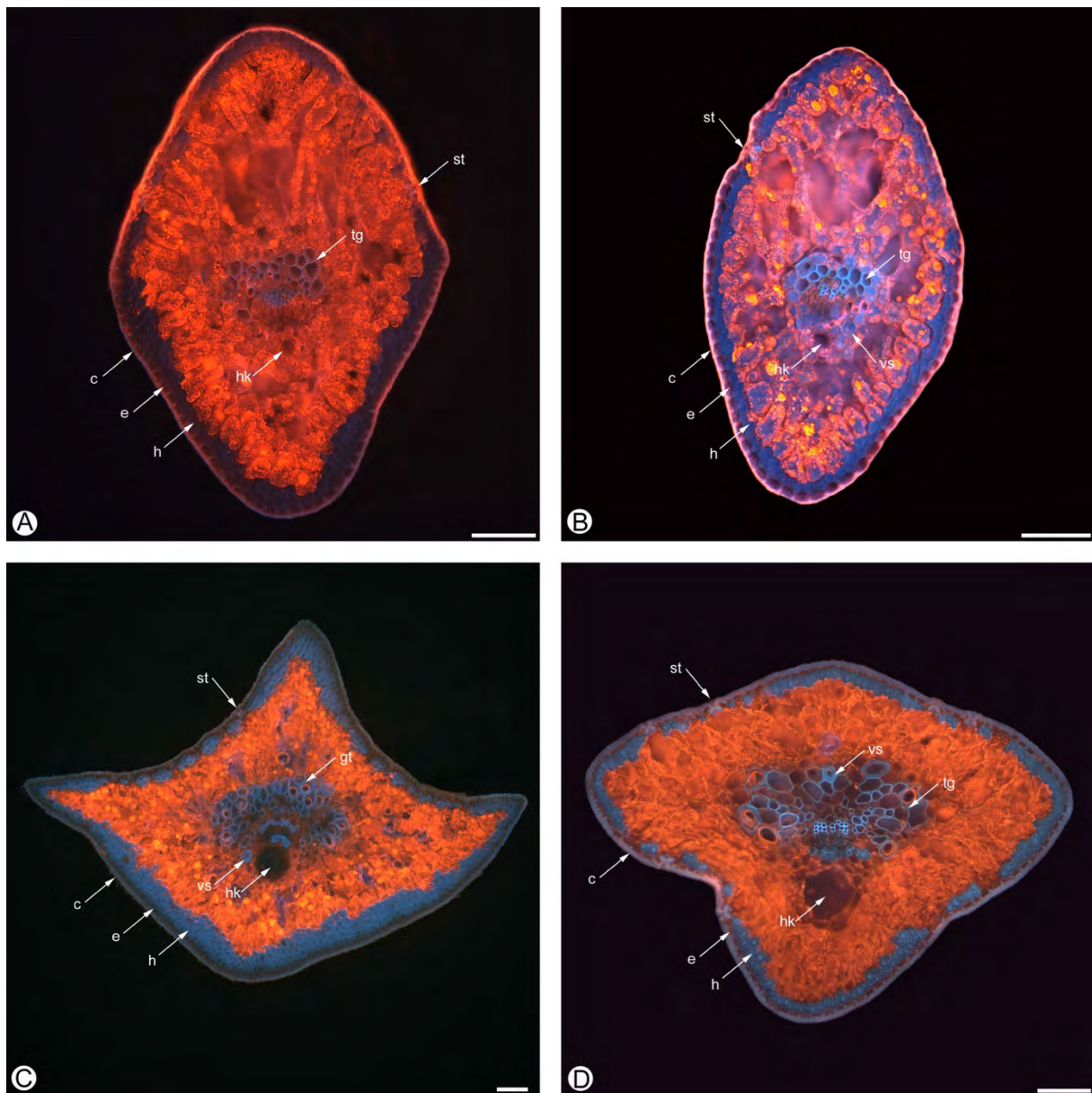


Abb. 43: Vergleich der Querschnitte von juvenilen (Sämlingen) und adulten Nadelblättern der Taxa *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS. und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ. A *Dacrydium araucarioides* (juvenil), B *Dacrydium guillauminii* (juvenil), C *Dacrydium araucarioides* (adult), D *Dacrydium guillauminii* (adult).

Der Vergleich der Nadelblattquerschnitte von Sämlingen und adulten Pflanzen von *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS. und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ ist in Abb. 43 zu sehen. Es zeigt sich, dass z.B. die Verteilung und Ausprägung der Hypodermis in den Blättern der Sämlinge und adulten Pflanzen gleich ist. *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS. ist durch eine mehrlagige, durchgehende, abaxiale Hypodermis im juvenilen Nadel- und im adulten Schuppenblatt gekennzeichnet. Die Hypodermis von *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ ist dagegen in beiden Altersstadien auf der ad- und abaxialen Blattseite einlagig und unterbrochen.

Von Angiospermen ist bekannt, daß die Exposition der Blätter eine Auswirkung auf die Blattanatomie hat. Bei Gymnospermen wurde dies für *Abies* MILL. (Pinaceae) von FULLING (1934) postuliert. Die eigenen Untersuchungen zeigen aber, dass sich sonnenexponierte Blätter bzw. Schattenblätter der Podocarpaceae lediglich in der Ausbildung des Palisadengewebes unterscheiden. In den Schattenblättern der Gattung *Afroparpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE kann kein Palisadengewebe mehr nachgewiesen werden. Das Palisadengewebe wurde in der vorliegenden Arbeit nicht als bestimmungsrelevantes Merkmal genutzt. Die genutzten Merkmale wie z.B. Hypodermis, Harzkanäle, Verteilung der Stomata und Sklereide werden nicht durch die Exposition der Blätter beeinflusst.

Die Überprüfung der Nutzbarkeit der Merkmale zeigte jedoch, dass die Verwendung der früh in der Ontogenie angelegten und bei Frischmaterial gut differenzierenden Mittelrippenform, nicht zur Identifizierung von rehydrierten Herbarmaterial geeignet ist. Aus diesem Grund wird auf die Verwendung dieses Merkmals zur Differenzierung der Untergruppen von *Podocarpus* L'HÉR. verzichtet. Lediglich die abgeschlossene Entwicklung des Blattes ist eine Voraussetzung zur sicheren Bestimmung, da die meisten bestimmungsrelevanten Merkmale wie z.B. Hypodermis und Sklereide erst mit der abschließenden Blattmorphogenese verholzen (LEE 1952, SACHER 1955, GRIFFITH 1957) und somit eindeutig zu diagnostizieren sind.

5.1.4 Segregation von *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *vitiensis* KNOPF

Im Zuge des Aufbaus der Ex situ-Kollektion konnte bei den Individuen des Taxons *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB., die von Viti Levu (Fidschi) stammen, morphologische Abweichungen zur anderen geographischen Herkünften derselben Art beobachtet werden. Die auffälligste dieser Abweichungen stellt der leuchtend rosarote Austrieb dar.

Dieses Merkmal ist bisher nicht in der Literatur zu finden, was daran liegen kann, dass die Farbe nach dem Herbarisierungsprozess nicht mehr zu erkennen ist. Andersfarbige Austriebe sind für zahlreiche *Podocarpus*-Arten bekannt, sollen aber durch Substrat bzw. klimatische Bedingungen beeinflusst werden (mündl. Mitt. HUSBY, DETERMANN & SCHELLEVIS). Genauere Untersuchungen stehen noch aus. Modifikation ist im vorliegenden Fall allerdings auszuschließen, da alle gesammelten Individuen [Herkünfte: Philippinen (Panay), Malaysia Malaiische Halbinsel und Sabah), Singapur, Indonesien (Sumatra, Java, Neuguinea) und Fidschi] unter identischen Bedingungen kultiviert werden. Ein weiteres Merkmal, das die fidschianischen Individuen kennzeichnet, sind die abstehenden Nadelblätter an den Leittrieben junger Pflanzen. Bei *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB. sind diese jedoch immer dicht am Spross anliegend. In der phylogenetischen Analyse (Abb. 16) steht die Probe aus Fidschi den anderen Proben dieses Taxons im Schwestergruppenverhältnis gegenüber. Aus diesen Gründen wird die Abtrennung der *Dacrycarpus*-Individuen von Fidschi postuliert und die Einführung einer neuen Varietät vorgeschlagen: *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *vitiensis* KNOPF.

5.2 Molekulare Analysen der Podocarpaceae

5.2.1 Phylogenie der Podocarpaceae

Unter Nutzung des eindeutig identifizierten Materials der Forschungssammlung wurde auch eine molekulare Analyse der Podocarpaceae durchgeführt. Ziel war die Rekonstruktion der Phylogenie dieser Familie. Bisherige Untersuchungen stützen sich auf ein sehr geringes Artenspektrum (KELCH 1998: 22 Taxa; CONRAN et al. 2000: 57 Taxa; vorliegende Analyse (2011): 145 Taxa) oder nutzen nur einen genetischen Marker, z.B. *rbcL* (CONRAN et al. 2000). In der vorliegenden Arbeit werden drei Marker verwendet: *rbcL*, nrITS1 und *NEEDLY* intron2. Die Nutzung von nrITS1 und *NEEDLY* intron2 in der phylogenetischen Analyse der Podocarpaceae wird aufgrund der umfangreichen Ex situ-Kollektion erstmals möglich. Die Amplifizierung dieser Marker unter Nutzung der aus Herbarmaterial extrahierten DNA ist fast nicht möglich. Die Sequenzanalyse erfolgt unter Nutzung zweier voneinander unabhängiger Rekonstruktionsverfahren (TNT und MrBayes), um Topologien mit methodenunabhängigen, monophyletischen Gruppen zu erhalten. Die Sequenzen der genetischen Marker werden sowohl einzeln als auch in einem kombinierten Datensatz analysiert. Die Topologie der erhaltenen Kladogramme (Abb. 13-16) und die meisten Monophyla werden zusätzlich durch anatomische/morphologische und biogeographische Daten gestützt.

Zu den morphologischen Merkmalen, die in der Regel verwendet werden, um die Podocarpaceae zu charakterisieren, gehören das Epimatium, inverse Samenanlagen und das fleischige Rezeptakulum (DALLIMORE & JACKSON 1966, FLORIN 1931, KRÜSSMANN & WARDA 1983, VIDA KOVIC 1991). Allerdings sind diese Merkmale nicht in allen rezenten Podocarpaceae-Taxa zu beobachten. Das Epimatium ist für die meisten Gattungen nachzuweisen, aber nicht in *Pherosphaera* W. ARCHER, und in *Phyllocladus* BESSEY und *Halocarpus* QUINN wo ein Arillus ausgebildet wird. Viele Podocarpaceae haben anatrophe Samenanlagen, aber nicht *Acmopyle* PILG., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Falcatifolium* DE LAUB., *Lagarostrobos* QUINN, *Lepidothamnus* PHIL., *Manoao* MOLLOY, *Pherosphaera* W. ARCHER und *Phyllocladus* BESSEY (QUINN 1982). Das typische, namensgebende Merkmal der Podocarpaceae ist das fleischige Rezeptakulum. Fleischige Rezeptakula sind für die Gattungen *Podocarpus* L'HÉR., *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB., *Acmopyle* PILG. und die amphistomatischen *Nageia*-Arten bekannt. Diese repräsentieren die Mehrheit der Podocarpaceae-Taxa, bilden jedoch keine monophyletische Gruppe. Die Rezeptakula entwickelten sich daher vermutlich mehrfach unabhängig voneinander oder wurden einmal evolviert und gingen sekundär mehrmals verloren. Keimblätter mit zwei Leitbündeln stellen eine Synapomorphie für alle rezenten Podocarpaceae dar, einschließlich *Phyllocladus* BESSEY. Wurzelknöllchen mit endosymbiontischen Mikroorganismen (Glomeromyceten und evtl. auch Bakterien) sind bei allen Gattungen der Podocarpaceae sowie für *Araucaria* Juss. nachgewiesen (MILDENBERGER 2010). In allen Analysen werden drei Hauptäste detektiert: Der prumnopitydioide Ast, der dacrydioide Ast und der podocarpoide Ast. Die wichtigsten Subclades, ihre Gattungen und Untergruppen werden in der Taxa-Reihenfolge der Topologie der Kladogramme diskutiert.

Prumnopitydioider Ast

Der prumnopitydioide Ast besteht nach CONRAN et al. (2000) aus sechs Gattungen [*Halocarpus* QUINN, *Lagarostrobos* QUINN, *Manoao* MOLLOY, *Phyllocladus* BESSEY, *Prumnopitys* PHIL. und *Sundacarpus* (J.BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE]. Diese Gruppe wird jedoch nur unzureichend gestützt (bootstrap < 50%). In den eigenen Analysen wird der prumnopitydioide Ast um eine Gattung auf sieben Gattungen erweitert (Abb. 44). In der Analyse von CONRAN et al. (2000) wird *Lepidothamnus* PHIL. in einer basalen Polytomie mit *Saxegothaea* LINDL. und dem Rest der Podocarpaceae zusammengefasst. In der eigenen *rbcL*-Sequenzanalyse ist *Lepidothamnus* PHIL. als stark gestützte monophyletische Gattung immer Teil des in der Regel stark gestützten prumnopitydioiden Astes.

Die Monophylie der Gattung wird durch die Präsenz von Cupressoflavonid-Derivaten unterstützt, die nur in *Lepidothamnus* PHIL. vorkommen (QUINN & GADEK 1981). Die Gattungen *Manoao* MOLLOY und *Lagarostrobos* QUINN bilden ein stark gestütztes Monophylum in den kombinierten und den *rbcL*-Sequenzanalysen (Abb. 13, 16). Diese enge Beziehung dieser Gattungen wurde zuerst von MOLLOY (1995) postuliert und führte zur Segregation von *Manoao* MOLLOY aus *Lagarostrobos* QUINN. Die monotypische Gattung *Parasitaxus* DE LAUB. kann im Rahmen dieser Dissertation nicht molekular analysiert werden, aber SINCLAIR et al. (2002) zeigten unter Nutzung des Plastiden-Spacers *trnL-F* und des Nuklear-Spacers *nrITS2*, dass *Parasitaxus ustus* (VIEILL.) DE LAUB. eine monophyletische Gruppe mit *Manoao* MOLLOY und *Lagarostrobos* QUINN bildet. Die Zugehörigkeit von *Parasitaxus* DE LAUB. zum prumnopitydioiden Ast wird auch durch die fehlende Hypodermis unterstützt. Hypodermiszellen fehlen in allen Taxa des prumnopityoiden Astes.

Die Gattung *Prumnopitys* PHIL. ist in den Anden (Amerikanischer *Prumnopitys*-Subclade), Neuseeland und Neukaledonien (Polynesischer *Prumnopitys*-Subclade) und Australien (*Prumnopitys ladei* (F. M. BAILEY) DE LAUB.) verbreitet, während *Sundacarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE nur in Malesia und einer Lokalität Ort in Queensland (Australien) verbreitet ist. Die *rbcL*-Sequenzanalyse zeigt, dass *Prumnopitys ladei* (F. M. BAILEY) DE LAUB., *Sundacarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE und alle anderen *Prumnopitys*-Arten eine monophyletische Gruppe bilden. Die wiederum unterteilt sich in zwei monophyletische Gruppen: den Amerikanischen *Prumnopitys*-Subclade und den Polynesischen *Prumnopitys*-Subclade (Abb. 13, 16). Beide Untergruppen sind stark gestützt und können durch die entweder stark sklerotischen Nebenzellen der Stomata (Polynesischer *Prumnopitys*-Subclade) oder nicht-sklerotischen Nebenzellen (Amerikanischer *Prumnopitys*-Subclade) differenziert werden. *Prumnopitys ladei* (F. M. BAILEY) DE LAUB. und *Sundacarpus amarus* (BLUME) C. N. PAGE weisen sklerotische Nebenzellen auf, allerdings unterscheidet sich *Prumnopitys ladei* (F. M. BAILEY) DE LAUB. durch amphistomatische Blätter (alle

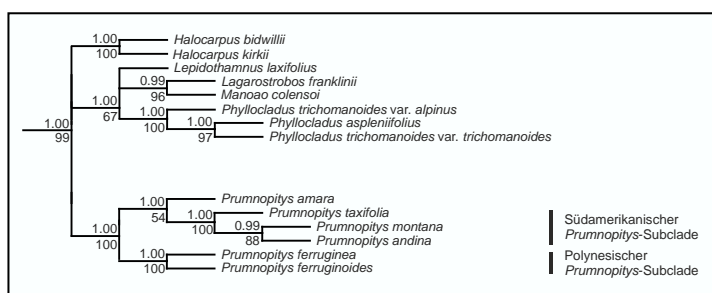


Abb. 44: Prumnopitydioider Ast, veränderter Ausschnitt des Kladogramms der kombinierten Analyse (Abb. 16).

anderen *Prumnopitys*-/*Sundacarpus*-Arten weisen hypostomatische Blätter auf). *Podocarpus amarus* BLUME wurde erstmals 1827 beschrieben und später aufgrund der weiblichen Zapfenmorphologie in *Prumnopitys* PHIL. (DE LAUBENFELS 1978) eingeordnet.

Die Blattanatomie von *Podocarpus amarus* BLUME entspricht im Wesentlichen der von *Prumnopitys* PHIL. Eine Besonderheit bildet die Ausbildung eines akzessorischen Transfusionsgewebes in *Podocarpus amarus* BLUME (Abb. 41). *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. wurde später aufgrund der ausgeprägten Abszissionszonen der Blätter in die monotypische Gattung *Sundacarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE überführt (PAGE 1989). STOCKEY & FREVEL (1997) stellen *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. anhand dreier cuticulärer Merkmale in die monotypische Sektion *Sundacarpus*. Im Allgemeinen sind cuticuläre Merkmale sehr variabel, aber artspezifisch innerhalb der Podocarpaceae (STARK-SCHILLING & MILL 2011) und werden zur Identifizierung auf Artniveau eingesetzt. Zur Analyse auf höheren taxonomischen Ebenen sind sie aber nicht gut geeignet, da diese Merkmalsausprägungen mehrfach unabhängig in verschiedenen Gattungen auftreten (STARK-SCHILLING & MILL 2011). Daher scheint die Nutzung der cuticulären Merkmale in diesem Fall ungeeignet. Die phylogenetische Analyse von CONRAN et al. (2000) ordnet *Sundacarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE innerhalb *Prumnopitys* PHIL. ein. Diese Gruppierung ist aber nur unzureichend gestützt (<50% bootstrap). Die eigenen phylogenetischen Analysen kommen zu einem ähnlichen Ergebnis, aber mit hohen Wahrscheinlichkeitswerten. Aufgrund der eigenen molekularen und morphologischen Analysen wird die Einordnung des Taxons als *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. nach DE LAUBENFELS (1978) befürwortet.

Zahlreiche morphologische und anatomische Untersuchungen (KENG 1973/74, 1977/78, TOMLINSON 1989a, b, PAGE 1990a, BOBROV & MELIKYAN 1999) haben Unterschiede zwischen *Phyllocladus* BESSEY und anderen Gattungen der Podocarpaceae hervorgehoben. KENG (1963a, b) wertet die Phyllokladien und den Arillus als so ungewöhnlich, dass er *Phyllocladus* BESSEY von den Podocarpaceae trennt und die Gattung, nach BESSEY (1907), wieder als Familie postuliert. Molekulare Analysen zeigen jedoch, dass *Phyllocladus* BESSEY integraler Bestandteil der Podocarpaceae ist (KELCH 1998, CONRAN et al 2000). *Phyllocladus* BESSEY ist außerdem durch Keimblätter mit je zwei Leitbündeln gekennzeichnet. Dies ist die Synapomorphie der Podocarpaceae. Phyllokladien sind wiederum als Synapomorphie der Gattung innerhalb der Podocarpaceae zu verstehen. Darüber hinaus ist der Arillus der orthotropen Samenanlagen, den Epimatien der anatropen Samenanlagen der Podocarpaceae homolog. Ein Arillus ist auch bei *Halocarpus* QUINN nachzuweisen. Die Zuordnung von *Phyllocladus* BESSEY in den prumnopitydioiden Ast wird auch durch das Fehlen der hypodermalen Strukturen in den Nadelblättern juveniler Pflanzen unterstützt.

Dacrydioider Ast

Die Daten der phylogenetischen Analyse zeigen ein gut gestütztes Schwestergruppenverhältnis zwischen dem dacrydioiden und dem podocarpoiden Ast. Dies entspricht dem nur unzureichend gestützten Ergebnis der Analyse von CONRAN et al. (2000). Wie in früheren Studien gezeigt, bildet die Gattung *Acmopyle* PILG. die Schwestergruppe des dacrydioid-podocarpoiden Astes (Abb. 16). Die Taxa des dacrydioiden Astes (Abb. 45) sind in der Regel durch eine Langtrieb-Kurztrieb-Differenzierung definiert (HILL & CARPENTER 1991, WELLS & HILL 1989, BUCHHOLZ & GRAY 1948) und weisen bilateral abgeflachte Blätter auf. Diese sind an der Blattbasis um 90° gedreht (im Vergleich zu den ‘typischen‘ Blättern der Podocarpaceae). Davon abweichend sind die im Querschnitt acicularen Nadelblätter der adulten *Dacrydium*-Arten, die nicht gedreht sind. *Acmopyle* PILG., die Schwestergruppe des dacrydioiden Astes, ist auch durch eine Langtrieb-/Kurztrieb-Differenzierung (MILL et al. 2001) charakterisiert. Es scheint, dass die Langtrieb-/Kurztrieb-Differenzierung zweimal unabhängig innerhalb der Podocarpaceae evolviert wurde, in

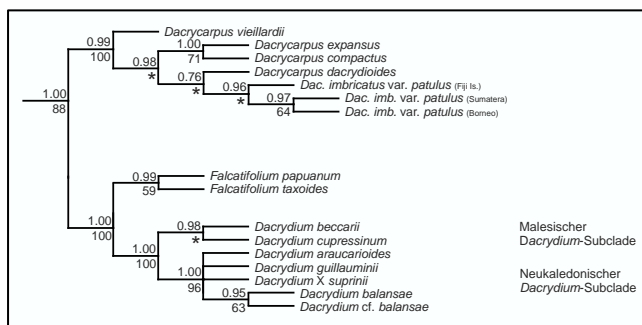


Abb. 45: Dacrydioider Ast, Ausschnitt des Kladogramms der kombinierten Analyse (vgl. Abb. 16).

Prumnopitys PHIL. und in dem gemeinsamen Vorfahren von *Acmopyle* PILG. und dem dacrydioid-podocarpoiden Ast. Die Langtrieb-Kurztrieb-Differenzierung wurde somit wahrscheinlich in den Vorfahren des Eupodocarpus-Astes (= *Podocarpus* L'HÉR.) sekundär wieder verloren.

Die drei Gattungen des dacrydioiden Astes (*Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB. und *Falcatifolium* DE LAUB.) sind von Malesia bis nach Neuseeland, Neukaledonien und Fidschi verbreitet (FARJON 2010). Das Verbreitungsmuster von *Acmopyle* PILG. (mit je einer Art in Neukaledonien und auf Fidschi) liegt innerhalb der Verbreitung des dacrydioiden Astes. Die Monophylie der beiden Gattungen *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB. und *Acmopyle* PILG. wird stark gestützt. Diese Gattungen sind durch ein fleischiges, warziges Rezeptakulum charakterisiert, welches aus den proximal der Samenanlagen stehenden, stark geschwollenen Blättern gebildet wird. Dieser Rezeptakulum-Typ ist nur in *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB. und *Acmopyle* PILG. bekannt. Die Rezeptakula von *Podocarpus* L'HÉR. sind im Gegensatz dazu fleischig und glatt.

Innerhalb des dacrydioiden Astes wird ein Monophylum aus *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. und *Falcatifolium* DE LAUB. nachgewiesen. Diesen Gattungen fehlt ein gut entwickeltes Rezeptakulum. In der Analyse stehen *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. und *Falcatifolium* DE LAUB. in einem Schwestergruppenverhältnis, und das Monophylum aus beiden bildet wiederum die gut gestützte Schwestergruppe zu *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB. Die Gattung *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. wird durch nadelförmige Blätter gekennzeichnet. Diese Taxa bilden gelegentlich Übergänge zu schuppenförmigen Blättern. Die Kombination aus nadelförmigen und bilateral abgeflachten Blättern (nur bei juvenilen *Dacrydium*-Pflanzen) kann auch bei den drei Neu Guinea-Arten von *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB. nachgewiesen werden.

Die kombinierte Analyse zeigt *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. als stark gestütztes Monophylum, welches aus zwei ebenfalls gut gestützten untergeordneten Monophyla besteht: dem Neukaledonischen *Dacrydium*-Subclade und dem Malesischen *Dacrydium*-Subclade. Der Neukaledonische Subclade wird durch dünnwandige Sklereide, welche sich sowohl adaxial als auch abaxial der Leitbündel der Nadelblätter befinden und durch die Präsenz von Hypodermiszellen in der Exotesta der Samen (MELIKYAN & BOBROV 2000) charakterisiert. Die natürliche Hybride *D. × suprinii* NIMSCH (KNOPF et al. 2007) ist Teil des Neukaledonischen *Dacrydium*-Subclades. Sowohl in der *rbcL*- als auch in der *NEEDLY* Intron-Sequenzanalyse. Der Malesische *Dacrydium*-Subclade zeigt im Gegensatz dazu meist dickwandige Sklereide im adaxialen Mesophyll der Blätter. *Falcatifolium* DE LAUB. ist durch bilateral abgeflachte Blätter ohne vaskuläre Sklereide gekennzeichnet. Im Gegensatz dazu stehen die nadelförmigen Blätter von *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. mit vaskulären Sklereiden. Darüber hinaus ist bei *Falcatifolium* DE LAUB. der Stiel der weiblichen Zapfen gekrümmt, bei *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. jedoch nie. Nach CONRAN et al. (2000) ist *Falcatifolium* DE LAUB eine paraphyletische Gattung. In der vorliegenden Analyse erscheint *Falcatifolium* DE LAUB zum ersten Mal als monophyletische Schwestergruppe zu *Dacrydium* SOL. ex G. FORST.

Podocarpoide Ast

Der podocarpoide Ast besteht aus den Gattungen *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE, *Nageia* GAERTN., *Retrophyllum* C. N. PAGE und *Podocarpus* L'HER. und ist meist gut gestützt. Die Taxa dieses Astes sind durch bifazial abgeflachte Blätter mit Hypodermis gekennzeichnet.

Der podocarpoide Ast besteht aus zwei großen, monophyletischen Gruppen: dem Polypodiopsis-Ast und dem *Eupodocarpus* L'HÉR.-Ast (= *Podocarpus* L'HÉR.).

Der Polypodiopsis-Ast (Abb. 46) wird in den *rbcL*- und nrITS1-Sequenzanalysen stark gestützt und umfasst *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE, *Nageia* GAERTN. und *Retrophyllum* C. N. PAGE. Diese Gattungen waren einst in *Podocarpus* L'Hér. integriert (ENDLICHER 1847) und wurden später von DE LAUBENFELS (1969) als *Decussocarpus* DE LAUB. behandelt. Diese Abtrennung beruhte auf den Merkmalen der dekussiert angeordneten Blättern. PAGE (1989) segregierte die drei Gattungen durch verschiedene morphologische Merkmale und die unterschiedliche Chromosomenzahl (*Retrophyllum* C. N. PAGE $n = 10$, *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE $n = 12$, und *Nageia* GAERTN. $n = 13$;

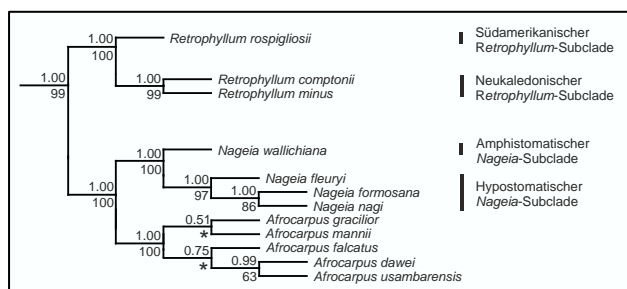


Abb. 46: Polypodiopsis-Ast, Ausschnitt des Kladogramms der kombinierten Analyse (vgl. Abb. 16).

HAIR & BEUZENBERG 1958). Die Synapomorphien des Polypodiopsis-Astes sind dekussierte, meist amphistomatische Blätter an den plagiotrophen Trieben, gedrehte Blattstiele und das Fehlen fleischiger Rezeptakula. Die Taxa des Polypodiopsis-Astes zeigen disjunkte Verteilung (Abb. 17).

Retrophyllum C. N. Page steht als Schwestergruppe dem Monophylum aus *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE und *Nageia* GAERTN. gegenüber. *Retrophyllum* C. N. PAGE wird durch zwei Reihen von Blättern entlang der plagiotrophen Triebe charakterisiert. Dabei exponiert eine Reihe die adaxialen Blattseiten zur Sonne, während die andere ihre abaxialen Blattseiten exponiert. Dies ist einzigartig unter den Koniferen. Ferner ist *Retrophyllum* C. N. Page innerhalb des podocarpoideen Astes durch Schuppenblätter an den orthotrophen und nadelförmige Blätter an den plagiotrophen Trieben gekennzeichnet. Die Gattung enthält in der vorliegenden Arbeit den stark gestützten Neukaledonischen Subclade aus *Retrophyllum minus* (CARRIÈRE) C. N. PAGE und *Retrophyllum comptonii* (J. BUCHHOLZ) C. N. PAGE. Dieser ist anatomisch durch solitäre vaskuläre Harzkanäle eindeutig von dem Südamerikanischen Subclade mit drei vaskulären Harzkanälen zu unterscheiden.

Sowohl jede der beiden Gattungen als auch als Gruppe aus *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE und *Nageia* GAERTN. sind stark gestützte monophyletische Gruppen. Ein Synapomorphie für *Nageia* GAERTN. bilden die laubblattartigen, vielnervigen Blätter. In der vorliegenden Studie sind die vier hypostomatischen *Nageia*-Arten ohne fleischiges Rezeptakulum auch eine stark gestützte, monophyletische Gruppe. Die Schwesterart dieser Gruppe, *Nageia wallichiana* (C. PRESL) KUNTZE hat amphistomatische Blätter und glatte, fleischige Rezeptakula. *Nageia maxima* (DE LAUB.) DE LAUB. und *Nageia motleyi* (PARL.) DE LAUB. haben die gleichen anatomischen Merkmale. *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE ist durch ein Transfusionsgewebe charakterisiert, das mehr als ein Drittel in die Blattlamina hineinreicht. Dieses Transfusionsgewebe wird durch dickwandige, verholzte Mesophyllzellen in der Lamina erweitert (BUCHHOLZ & GRAY 1948, GRAY 1953).

***Podocarpus* L'HÉR. (= Eupodocarpus-Ast)**

Podocarpus L'HÉR. ist die größte und bekannteste Gattung in der Familie. Zu deren Synapomorphien gehören Bastfasern im Phloem und das organisierte, akzessorische Transfusionsgewebe. Letzteres fehlt nur bei den Taxa des Australis-*Podocarpus*-Subclade, ist aber bei *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. nach gewiesen. In früheren Studien sind die infragenerischen Beziehungen nicht aufgelöst und die Gattung *Podocarpus* L'HÉR. (CONRAN et al. 2000, KELCH 1997/98) nicht monophyletisch. Die vorliegenden Ergebnisse rechtfertigen die Unterteilung der Gattung in die Subgenera *Podocarpus* DE LAUB. und *Foliolatus* DE LAUB. Sowohl die morphologischen Daten (BUCHHOLZ & GRAY 1948, DE LAUBENFELS 1985) als auch die hier ermittelten anatomischen Fakten und die molekularen Stammbäume spiegeln die Verwandtschaftsverhältnisse übereinstimmend wieder.

Die hier präsentierten phylogenetische Hypothesen repräsentieren nicht genau die Sektionen A-F nach BUCHHOLZ & GRAY (1948) und zeigen kaum Übereinstimmungen mit den makromorphologischen Sektionen von DE LAUBENFELS (1985) oder der *rbcL*-Sequenzanalyse von CONRAN et al. (2000). Auf Grundlage der vorliegenden Analyse der *rbcL*-, *NEEDLY* Intron2- und nrITS1-Sequenzen werden zahlreiche monophyletische Gruppen innerhalb der beiden Untergattungen erstmals umschrieben.

Das Subgenus *Podocarpus* L'HÉR. ist gut gestützt (Abb. 47). Die Arten dieser Untergattung sind durch Florinringe (BUCHHOLZ & GRAY 1948), das Fehlen von zwei zusätzlichen Nadelblättern an der Basis der weiblichen Zapfen (DE LAUBENFELS 1985) und solitäre vaskuläre Harzkanäle (im Afrikanischen Subclade sind es drei vaskuläre Harzkanäle) gekennzeichnet. Die Untergattung *Podocarpus* DE LAUB. besteht aus vier Untergruppen: dem Afrikanischen-, dem Amerikanischen, dem Australis-*Podocarpus*-Subclade und dem *Salignus*-Subclade.

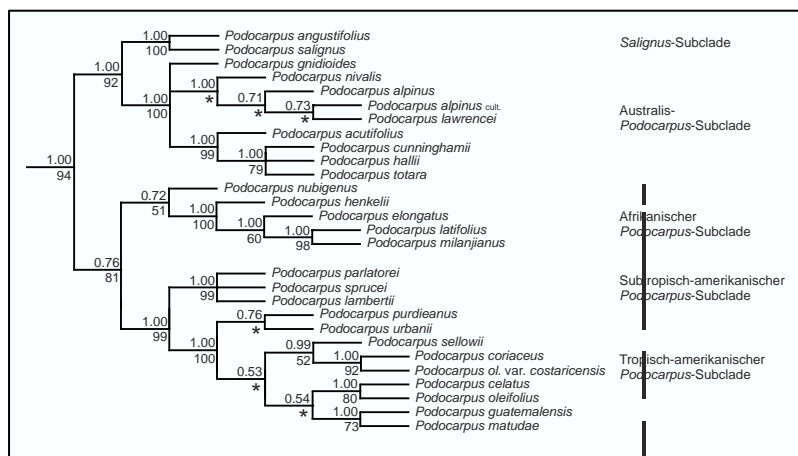


Abb. 47: Subgenus *Podocarpus*-Ast, Ausschnitt des Kladogramms der kombinierten Analyse (vgl. Abb. 16).

Der Australis-Subclade (= Sektion *Australis* DE LAUB., DE LAUBENFELS 1985) entspricht den Sektionen C und D (BUCHHOLZ & GRAY 1948, GRAY 1956) und wird durch hohe 'jackknife-frequencies' und 'posterior probabilities' unterstützt. Anstelle des organisierten akzessorischen Transfusionsgewebes, das in allen anderen *Podocarpus*-Arten gefunden wird, sind die Taxa dieses Subclade durch isodiametrische, dickwandig-verholzte Mesophyllzellen gekennzeichnet. Dickwandige Mesophyllzellen sind auch bei *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE nachzuweisen. Es scheint, dass diese speziellen Mesophyllzellen zweimal unabhängig, in *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE und in *Podocarpus* L'HÉR. evolviert wurden. Ein weiteres auffälliges Merkmal des Australis-Subclades ist die Präsenz von isolierten Spaltöffnungen beidseitig der Mittelrippe, meist auf dem proximalen Teil der adaxialen Blattoberfläche.

Australis I ist ein stark gestütztes Monophylum innerhalb des Australis-Subclade. Dieses besteht aus *Podocarpus acutifolius* KIRK, *Podocarpus cunninghamii* COLENSO, *Podocarpus hallii* KIRK (nicht anerkannt in FARJON 2001) und *Podocarpus totara* G. BENN ex D. DON.

Diese Arten sind in Neuseeland endemisch und sind durch Blätter mit einer kontinuierlichen, adaxialen Hypodermis gekennzeichnet. Im Gegensatz dazu haben die australischen Arten *Podocarpus alpinus* R. BR. ex HOOK. f., *Podocarpus lawrencei* HOOK. f. und *Podocarpus nivalis* HOOK. eine unterbrochene adaxiale Hypodermis. Ein Kultivar von *Podocarpus alpinus* R. BR. ex HOOK. f. wird in der phylogenetischen Analyse mit dem Wildtyp aufgelöst. Die neukaledonische *Podocarpus gnidioides* CARRIÈRE unterscheidet sich von allen anderen Subclade Australis-Arten durch eine doppellagige Hypodermis (GRAY 1955) und das Fehlen der hypodermalen Fasern zwischen den abaxialen Spaltöffnungsreihen.

Da *Podocarpus nubigenus* LINDL. (aus dem südlichen Chile) die anatomischen Merkmale des Australis-Subclades aufweist, ist die Einordnung an der Basis des Afrikanischen *Podocarpus*-Subclade anzuzweifeln. In der Analyse von CONRAN et al. (2000) werden die Arten des Afrikanischen und des Australis-Subclades vermischt aufgelöst. Sie bilden dort eine unzureichend gestützte, monophyletische Gruppe [z.B. *Podocarpus nubigenus* LINDL. (S-Chile) und *Podocarpus henkelii* STAPF ex DALLIM. & A. B. JACKS. (Afrika)].

Der Amerikanische *Podocarpus*-Subclade besteht aus zwei monophyletischen Gruppen: dem Subtropisch- und dem tropisch Amerikanischen *Podocarpus*-Subclade. Beide sind nach der kombinierten Analyse stark gestützt. Der Amerikanische Subclade wird nicht in der *rbcL*- bzw. nrITS1-Sequenzanalysen aufgelöst, wird aber in der *NEEDLY* Intron2- und in der kombinierten Sequenzanalyse stark gestützt. Diese Arten sind von Mexiko und der Karibik über Mittelamerika bis Süd-Brasilien und Argentinien verbreitet. Der Amerikanische *Podocarpus*- und der *Salignus*-Subclade (*Podocarpus angustifolius* GRISEB. und *Podocarpus salignus* D. DON.) werden wie der Australis-Subclade durch solitäre, vaskuläre Harzkanäle in Kombination mit dem akzessorischen Transfusionsgewebe (dieses fehlt im Australis-Subclade) gekennzeichnet. Der Tropisch Amerikanische *Podocarpus*-Subclade wird ferner durch eine kontinuierliche Hypodermis an der adaxialen Seite des Blattes differenziert. Die phylogenetischen Beziehungen innerhalb des Amerikanischen *Podocarpus*-Subclade werden in der nrITS1- und der kombinierten Analyse auf Artniveau aufgelöst.

Der subtropisch Amerikanische *Podocarpus*-Subclade ist in allen Analysen stark gestützt und bildet in der *NEEDLY* Intron2- und der kombinierten Analyse die Schwestergruppe des tropisch Amerikanischen *Podocarpus*-Subclades. Das Fehlen von vaskulären Sklereiden in den Blattquerschnitten und mehrere auf einem Stiel zusammengefasste männliche Zapfen (DE LAUBENFELS 1985) sind Plesiomorphien dieser Gruppe, da auch die basalen Podocarpaceae diese Merkmale aufweisen. Außerdem haben die Taxa des subtropisch Amerikanischen *Podocarpus*-Subclades eine unterbrochene, adaxiale Hypodermis. Innerhalb dieses Subclades ist die Verbreitung von *Podocarpus sprucei* PARL. im westlichen Ecuador und Nord-Peru (FARJON 2001) als ungewöhnlich zu betrachten. *Podocarpus salignus* D. DON aus Chile und *Podocarpus angustifolius* GRISEB. aus Kuba bilden das stark gestützte *Salignus*-Monophylum. Es ist unerwartet, dass der *Salignus*-Subclade so eng mit den Arten des Australis-Subclades verwandt ist und nicht mit den Taxa des amerikanischen Kontinents. Beide Arten zeichnen sich durch eine unterbrochene, adaxiale Hypodermis aus. BUCHHOLZ & GRAY (1948) zeigen, dass eine unterbrochene adaxiale Hypodermis auch in *Podocarpus sprucei* PARL. (Subtropisch Amerikanischer *Podocarpus*-Subclade) vorkommt. Dies konnte in den eigenen anatomischen Untersuchungen an Frischmaterial vom Naturstandort nicht bestätigt werden. Eine Fehlbestimmung durch BUCHHOLZ & GRAY mit der sehr ähnlichen *Podocarpus parlatorei* D. DON ist nicht auszuschließen.

Der Afrikanische *Podocarpus*-Subclade wird stark gestützt. Die Taxa sind im südlichen Afrika und in den Bergen von Madagaskar verbreitet. Die Präsenz lateraler Harzkanäle am seitlichen Rand der Blätter ist eine Synapomorphie dieser Gruppe. Außerdem weist diese Gruppe als einziger Subclade des Subgenus *Podocarpus* DE LAUB. drei Harzkanäle unterhalb der Leitbündel auf. Darüber hinaus scheint die kronenartige Form der vegetativen Knospen den Afrikanischen *Podocarpus*-Subclade zu charakterisieren. Die Position der Madagassischen Arten, *Podocarpus capuronii* DE LAUB. und *Podocarpus madagascariensis* BAKER var. *madagascariensis*, ist noch unklar (Abb. 13).

Der Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. wird in den vorliegenden Sequenzanalysen stark gestützt. Die dazugehörigen Taxa sind von Japan und dem südlichen China über Indochina und Malesien bis Nordost-Australien und Ost-Polynesien (Tonga Island) verbreitet (Abb. 17). Zwei basal am glatten, fleischigen Rezeptakulum stehende Nadelblätter, das Fehlen von Florinringen (DE LAUBENFELS 1969/85) und drei vaskuläre Harzkanäle (nur ein vaskulärer Harzkanal bei *Podocarpus drouynianus* F. MUELL. und *Podocarpus spinulosus* (SMITH) R. BR. ex MIRB.) sind charakteristisch für diese Untergattung.

Aus der vorliegenden Analyse ergaben sich fünf neue Subclades innerhalb des Subgenus *Foliolatus* DE LAUB.: den Fidschianischen, den Indochinesischen, den Neukaledonischen, den Südmalesischen und den *Neriifolius*-Subclade (Abb. 48). Diese Subclades sind in der kombinierten Analyse durch gute Wahrscheinlichkeitswerte gestützt.

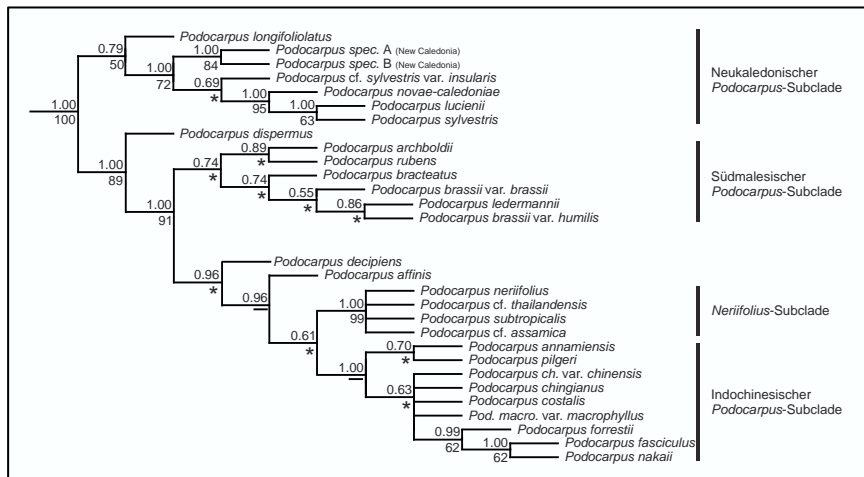


Abb. 48: Subgenus *Foliolatus*-Ast, Ausschnitt des Kladogramms der kombinierten Analyse (vgl. Abb. 16).

Die Indochinesische *Podocarpus*-Subclade wird stark gestützt, und dessen Taxa sind in Burma, Vietnam, Süd-China, Taiwan und Japan verbreitet. Diese Gruppe wird durch das Fehlen von auxiliären Sklereiden, eine unterbrochene, adaxiale Hypodermis und das Fehlen von hypodermalen Fasern zwischen den Spaltöffnungsreihen gekennzeichnet. Das Fehlen der hypodermalen Fasern zwischen den Spaltöffnungsreihen an der abaxialen Seite der Blätter scheint für diese Gruppe charakteristisch zu sein, jedoch konnten noch nicht genügend Akzessionen untersucht werden, um dies mit Sicherheit zu bestätigen. In der *NEEDLY* Intron2- und der kombinierten Analyse bilden die beiden taiwanesischen Arten *Podocarpus fasciculus* DE LAUB. und *Podocarpus nakaii* HAYATA eine monophyletische Gruppe, jedoch nicht in der *rbcL*-Sequenzanalyse.

Der Südmalesische *Podocarpus*-Subclade wird ebenfalls gut gestützt und beinhaltet Taxa aus Neuguinea und Java (*Podocarpus bracteatus* BLUME und *Podocarpus ramosii* R. R. MILL). Die Präsenz von auxiliären Sklereiden und eine unterbrochene, adaxiale Hypodermis scheinen typische Merkmale dieser Gruppe sein, für genauere Aussagen sind weitere Studien innerhalb dieses Subclades erforderlich.

Die neukaledonischen *Podocarpus*-Arten wurden in der Vergangenheit aufgrund der sehr unterschiedlichen makromorphologischen Merkmale (z.B. der weiblichen Zapfen und vegetativen Knospen, DE LAUBENFELS 1985) in die Sektionen *Foliolatus* DE LAUB., *Globulus* DE LAUB. und *Longefoliolatus* DE LAUB eingestuft. So ist es ein eher unerwartetes Ergebnis, dass der Neukaledonische *Podocarpus*-Subclade, als gut gestützte monophyletische Gruppe in der kombinierten Analyse, aufgelöst wird.

GRAY (1955/58) trennte *Podocarpus decipiens* N. E. GRAY (Fidschi), *Podocarpus decumbens* N. E. GRAY (Neukaledonien) und *Podocarpus longifoliolatus* PILG. (Neukaledonien) durch das Vorhandensein von zusätzlichen Harzkanäle adaxial des Leitbündels von den anderen neukaledonischen *Podocarpus*-Arten (Subsektion B) und eröffnete die Subsektion F. YUNCKER (1959) beschrieb das gleiche Merkmal für *Podocarpus pallidus* N. E. GRAY von Eua (Tonga). Diese Gruppe scheint natürlich zu sein, sie wird durch die auffälligen blattanatomischen Merkmale und das Gondwana-Verbreitungsmuster gestützt. *Podocarpus decipiens* N. E. GRAY und *Podocarpus decumbens* N. E. GRAY konnten jedoch noch nicht molekulargenetisch untersucht werden. Eine deutliche Lage von auxiliären Sklereiden adaxial des akzessorischen Transfusionsgewebes charakterisiert die Arten der Neukaledonischen *Podocarpus*-Subclades.

Der *Neriifolius*-Subclade wird innerhalb des Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. stark gestützt. Diese Gruppe besteht aus *Podocarpus* spec. (Assam) ined., *Podocarpus neriifolius* D. DON, *Podocarpus subtropicalis* DE LAUB. und *Podocarpus thailandensis* SILBA. Die Blätter von *Podocarpus thailandensis* und *Podocarpus* spec. (Assam) sind denen von *Podocarpus neriifolius* s.l. in allen makromorphologischen Merkmalen ähnlich, aber es gibt leichte Abwandlungen in anatomischen Merkmalen (z.B. Größe und Anordnung der hypodermalen Fasern). *Podocarpus subtropicalis* DE LAUB. unterscheidet sich von den anderen drei Arten aufgrund der hängenden Blätter und der dünnen hypodermalen Fasern. *Podocarpus neriifolius* D. DON ist von Burma und Indochina über Malesien bis Fidschi verbreitet. Von dem Taxon sind 13 Varietäten beschrieben worden (Stiles 1912, Wasscher 1941, Orr 1944, Gray 1958), von denen einige auf den Status einer Arten erhoben wurden Ebene (Gray 1958, de Laubenfels 1969/85), während andere derzeit als Synonyme für *Podocarpus neriifolius* D. DON. Gelten. Die Phylogenie und Taxonomie des *Neriifolius*-Subclades ist bisher nur unzureichend untersucht und zusätzliche anatomische und molekulare Untersuchungen sind zur Aufklärung der Evolution der Taxa notwendig. Wegen der unklaren Abgrenzung der Taxa sind hier Populationsstudien wohl unverzichtbar.

Die endemischen, fidschianischen Taxa *Podocarpus affinis* SEEM. und *Podocarpus degeneri* (N. E. GRAY) DE LAUB. bilden in der *rbcL*-Sequenzanalyse eine monophyletische Gruppe (Abb. 13). *Podocarpus degeneri* (N. E. GRAY) DE LAUB. wurde zuerst als Synonym von *Podocarpus neriifolius* D. DON angesehen (FARJON 2001). Allerdings zeigen die *rbcL*-Daten eine engere Verwandtschaft zu *Podocarpus affinis* SEEM als zum *Neriifolius*-Subclade. Darüber hinaus besitzt *Podocarpus degeneri* (N. E. GRAY) DE LAUB. zwei große seitliche und einen kleineren, medianen, vaskulären Harzkanal, während bei *Podocarpus neriifolius* D. DON drei gleich große, vaskuläre Harzkanäle nachzuweisen sind.

***Microcachrys* HOOK. f., *Pherosphaera* W. ARCHER und *Saxegothaea* LINDL.**

Microcachrys HOOK. f., *Pherosphaera* W. ARCHER (beide in Süd-Ost-Australien und Tasmanien verbreitet) und *Saxegothaea* LINDL. (endemisch in Chile) sind nicht in den drei vorher diskutierten Hauptästen enthalten. *Saxegothaea conspicua* LINDL. ist durch mehrsamige, lederige, weibliche Zapfen gekennzeichnet, die denen der Pinaceae ähnlich sind. *Saxegothaea* LINDL. ist die ursprünglichste Gattung der Podocarpaceae und das Schwestertaxon zu den restlichen Podocarpaceae (CONRAN et al. 2000). Die eigenen Analysen bestätigen diese Position. Ferner kann in den Blättern von *Saxegothaea* LINDL. eine Hypodermis nachgewiesen werden. Die weiblichen Zapfen von *Microcachrys* HOOK. f. sind auch mehrsamig, aber fleischig und farbig. Davon abgesehen ist die Morphologie der Samenschale ähnlich (MELIKYAN & BOBROV 2000). *Microcachrys* HOOK. f. und *Pherosphaera* W. ARCHER bilden in den molekularen Analysen ein Monophylum, welches durch epistomatische Blätter als Synapomorphie charakterisiert ist. *Pherosphaera* W. ARCHER unterscheidet sich von allen anderen Podocarpaceae durch das Fehlen des Epimatiums und aufrechte Samenlagen.

5.2.2 Phylogenie der Merkmale

Anhand der molekularen Analyse der Podocarpaceae und den daraus resultierenden Topologien der Kladogramme können sowohl die morphologischen als auch die bestimmungsrelevanten, blattanatomischen Merkmale im phylogenetischen Kontext diskutiert werden. Insbesondere die blattanatomischen Merkmale wurden bisher nur im differentialdiagnostischen Kontext betrachtet (BUCHHOLZ & GRAY 1984), aber nicht im Sinne einer Merkmalsphylogenie interpretiert. Lediglich der Aufbau der Spaltöffnungsapparate und der angrenzenden epidermalen Zellen wurden eingehend untersucht (FLORIN 1931).

Die Podocarpaceae sind aufgrund ihrer anatomisch/morphologischen Diversität nur schwer durch geeignete Synapomorphien zu definieren. Dies liegt daran, dass viele der üblicherweise genutzten Merkmale bei einigen Taxa sekundär wieder verloren gegangen oder nur Plesiomorphien darstellen.

Eine Synapomorphie der Podocarpaceae ist das Epimatium. Dieses wird während der Morphogenese einschließlich der Samenanlage invertiert und umschließt den reifen Samen mit Ausnahme des Bereiches der Micropyle (RESTEMEYER 2002). Das Epimatium scheint bei *Pherosphaera* W. ARCHER sekundär wieder verloren gegangen zu sein, und der Verlust kann als Synapomorphie dieser Gattung bezeichnet werden. Bei *Halocarpus* QUINN und *Phyllocladus* BESSEY bilden die Samenanlagen am basalen Bereich einen Arillus aus (KENG 1973/74, QUINN 1982). Dies ist innerhalb des prumnopitydioiden Astes wahrscheinlich zweimal unabhängig voneinander erfolgt, da die beiden Gattungen in keinem direkten verwandtschaftlichen Verhältnis stehen. Die Invertierung der Samenanlage bei den Podocarpaceae durch das Epimatium ist nicht mit der Invertierung der Samenanlagen der Araucariaceae zu vergleichen. Dort werden die Samenanlagen durch das einseitige, abaxiale Wachstum des Integuments umgewandelt (KNOPF et al., in Vorb.).

Auffälligstes Merkmal der Podocarpaceae ist das Rezeptakulum. Dies ist zur Reife meist fleischig angeschwollenen und farbig (GAUSSEN 1973, DE LAUBENFELS 1985/88). Es dient der Ausbreitung der Samen durch Vögel oder Kleinsäuger (KRÜSSMANN 1960, DALLIMORE & JACKSON 1966). Gebildet wird das Rezeptakulum aus der Zapfenachse, der fertilen und gelegentlich auch aus einigen sterilen Zapfenschuppen. Diese Struktur ist jedoch nicht als gemeinsames Merkmal der Podocarpaceae zu verstehen, sondern vielmehr als Synapomorphie des Monophylums aus dacrydioidem und podocarpoidem Ast (einschließlich *Acropyle* PILG.). Sekundär verloren wird dieses Merkmal an der Basis des *Dacrydium/Falcatifolium*-Astes und des Polypodiopsis-Astes. Nur die amphistomatischen *Nageia*-Arten sind noch durch ein Rezeptakulum gekennzeichnet.

Die oftmals als Synapomorphie der Podocarpaceae zitierten Wurzelknöllchen sind stattdessen höchstwahrscheinlich ein plesiomorphes Merkmal, da sie auch bei den Araucariaceae nachgewiesen werden können. Die Araucariaceae stehen in einem Schwestergruppenverhältnis zu den Podocarpaceae. In den Wurzelknöllchen beider Familien befinden sich Glomeromyceten. Die genaue Funktion dieser Endosymbionten ist bisher unklar.

Der Nachweis der Wurzelknöllchen bei *Phyllocladus* BESSEY unterstützt die Einordnung dieser ehemals eigenständigen Familie in die Podocarpaceae (MILDENBERGER 2010). Die Phyllokladien dieser Gattung sind als synapomorphes Merkmal zu betrachten.

Eine weitere Synapomorphie der Podocarpaceae sind Keimblätter mit zwei Leitbündeln (KENG 1973/78, TOMLINSON 1989b). Dies konnte im Rahmen der Untersuchungen für alle Gattungen nachgewiesen werden. *Parasitaxus ustus* (VIEILL.) DE LAUB. ist das einzige Taxon, das aufgrund fehlenden Frischmaterials nicht untersucht werden konnte. Die hemiparasitische Lebensweise dieser Art stellt eine Autapomorphie der Gattung dar.

Die Gattung *Nageia* GAERTN. ist durch mehrnervige Blätter gekennzeichnet (DE LAUBENFELS 1969). Dieses Merkmal kann als Synapomorphie gewertet werden, obwohl Blätter mit zahlreichen Leitbündeln auch bei *Agathis* SALISB. (Araucariaceae) nachzuweisen sind. Ein plesiomorpher Zustand ist aber durch die abaxial dem Phloem gelegenen Harzkanäle auszuschließen. Bei *Agathis* SALISB. sind die Harzkanäle immer zwischen zwei Leitbündeln in der Lamina angeordnet (BALNIS 2009).

Die Gattung *Nageia* GAERTN. ist wie die anderen Gattungen des Polypodiopsis-Astes [= *Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE und *Retrophyllum* C. N. PAGE] durch gegenständig angeordnete Blätter an den plagiotrophen Trieben charakterisiert (PAGE 1989). Innerhalb der Podocarpaceae wäre dies eine Synapomorphie dieser Gruppe. Man könnte dies aber auch anders deuten: Da es sich nur um eine annähernd gegenständige Blattstellung handelt. Demnach sind die Blätter dann wechselständig angeordnet und dieser Zustand charakterisiert auch die basalen Podocarpaceae und die Araucariaceae als Schwestergruppe. *Agathis* SALISB. zeigt ebenfalls eine annähernd gegenständige Stellung der Blätter an den plagiotrophen Trieben (BALNIS 2009). Somit wäre die 'gegenständige' Beblätterung als plesiomorphes Merkmal zu betrachten.

Die dacrydioiden Taxa (*Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. und *Falcatifolium* DE LAUB.) sind durch bilateral abgeflachte Blätter gekennzeichnet. Da die Blätter der rezenten Arten mit der funktionell größten Blattoberseite (aus je einer Hälfte der ad- und abaxialen morphologischen Blattseiten bestehend) zur Sonne exponiert werden, erscheint das Leitbündel im Verhältnis zum Palisadengewebe um 90° gedreht (Abb. 49).

Diese Drehung entfällt bei den adulten *Dacrydium*-Arten mit acicularen Nadelblättern

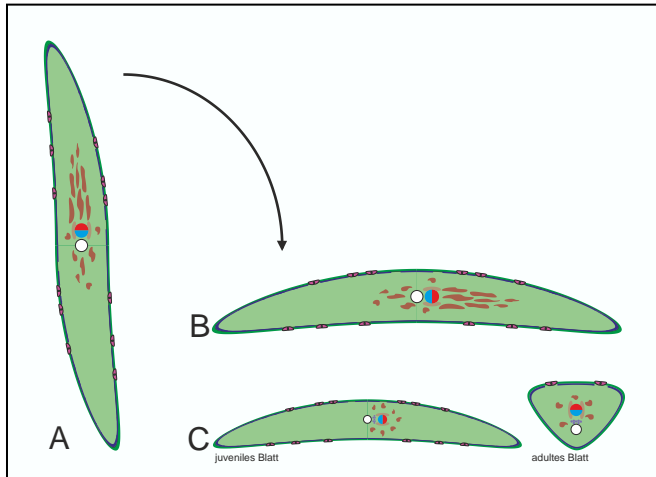


Abb. 49: Morphogenetisch bilateral angelegtes Blatt (A) und die horizontale Exposition durch 90°-Drehung der Blattbasis (B). Juveniles gedrehtes und nicht-gedrehtes, adultes aciculares *Dacrydium*-Blatt (C).

aufgrund der Reduktion der Blattspreite. *Acmopyle* PILG. weist als Schwestergruppe zum darcydioid-/podocarpoiden Ast, ebenfalls bilateral abgeflachte, gedrehte Blätter auf (SAHNI 1920). Somit könnte dieses Merkmal basal von *Acmopyle* PILG. einmal evolviert und an der Basis des podocarpoiden Astes sekundär wieder verloren gegangen sein.

Die *Retrophyllum*-Arten sind durch eine spezielle Blattstellung charakterisiert. Während die Blätter einer Seite eines Kurztriebes mit der adaxialen Seite zur Sonne exponiert werden, sind die Blätter der anderen Kurztriebsseite mit der abaxialen Seite der Sonne zugewandt. Diese eigenartige Blattanordnung ist eine Synapomorphie für *Retrophyllum* C. N. PAGE (PAGE 1988).

Für die Gattung *Retrophyllum* C. N. PAGE und *Podocarpus* L'HÉR. sind sowohl laterale Harzkanäle an den seitlichen Rändern des Blattes als auch zusätzliche Harzkanäle im Mesophyll nachgewiesen. Diese betrifft die Taxa des Südamerikanischen *Retrophyllum*-Subclades und die afrikanisch/madagassischen *Podocarpus*-Arten. Die beiden Merkmale scheinen innerhalb der Podocarpaceae jeweils zweimal unabhängig voneinander evolviert worden zu sein. Die selten beobachteten, zusätzlichen, lateralen Harzkanäle bei *Agathis* SALISB. (BALNIS 2009) lassen sich durch die Reduktion der ursprünglich dazugehörigen Leitbündel erklären. Die Podocarpaceae sind normalerweise durch einen vaskulären Harzkanal abaxial des Phloems gekennzeichnet (BUCHHOLZ & GRAY 1948). Davon weichen drei Gruppen ab: der Südamerikanische *Retrophyllum*-Subclade, der Afrikanische *Podocarpus*-Subclade und der Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. Die Taxa dieser Gruppen weisen immer drei vaskuläre Harzkanäle abaxial des Phloems auf. Da dieses innerhalb der Koniferen Merkmal sonst nicht beobachtet wurde und die genannten Gruppen in keinem direkten Verwandtschaftsverhältnis stehen, ist anzunehmen, dass das Merkmal mehrfach unabhängig evolviert wurde. Der sekundäre Verlust des vaskulären Harzkanals bei *Lepidothamnus* PHIL. ist als Autapomorphie zu verstehen und nicht mit den harzkanallosen Blättern der Taxaceae in Beziehung zu setzen.

Das Vorhandensein eines akzessorischen Transfusionsgewebes ist nur für zwei Gattungen der Podocarpaceae bekannt (WORSDELL 1897, WASSCHER 1941, ORR 1944, BUCHHOLZ & GRAY 1948). Dabei handelt es sich um ein von der Mittelrippe zum Blattrand hin orientiertes Gewebe innerhalb des Mesophylls. Es besteht aus elongierten, stark verholzten Zellen (BUCHHOLZ & GRAY 1948). Es scheint in der Evolution der Steineibengewächse bei *Podocarpus* L'HÉR. und *Prumnopitys* PHIL. zweimal unabhängig voneinander entstanden zu sein. Innerhalb der Gattung *Podocarpus* L'HÉR. ist es dann wiederum zweimal verlorengegangen: bei den Arten des Australis-Subclades und an der Basis des Subgenus *Foliolatus* DE LAUB. bei *Podocarpus drouynianus* F. MUELL. und *Podocarpus spinulosus* (SM.) R. BR. ex MIRB. (CONRAN et al. 2000). Innerhalb *Prumnopitys* PHIL. ist das akzessorische Transfusionsgewebe bisher nur für *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. beschrieben. Im Rahmen dieser Dissertation konnten mithilfe der Fluoreszenzmikroskopie erstmals veränderte Mesophyllzellen, an gleicher Position dieses Gewebes, in den anderen *Prumnopitys*-Arten detektiert werden (Abb. 50)². Dort sind die Zellen des Mesophylls aber noch nicht so stark elongiert und verholzt wie beim 'organisierten' akzessorischen Transfusionsgewebe von *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. Da das 'organisierte' akzessorische Transfusionsgewebe auch bei der abgeleiteten Gattung *Podocarpus* L'HÉR. vorkommt, könnten diese modifizierten Mesophyllzellen somit eine 'evolutive Vorstufe' des akzessorischen Transfusionsgewebes darstellen.

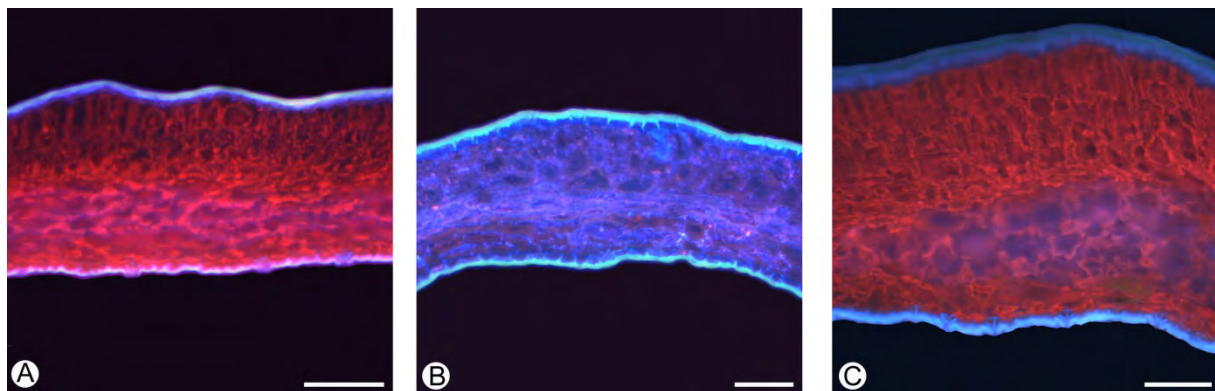


Abb. 50: Veränderte Mesophyllzellen bei **A** *Prumnopitys exigua* de Laub, **B** *Prumnopitys ferruginoides* (R. H. COMPTON) DE LAUB., **C** *Prumnopitys montana* (HUMB. & BONPL. ex WILLD.) DE LAUB. Maßbalken = 100µm.
© Philipp Meyer.

Das Vorkommen von Florinringen (FLORIN 1931) und einer Hypodermis sind als plesiomorphe Merkmale der Podocarpaceae zu verstehen. Beide Merkmale sind für die ursprünglichste Podocarpaceae (*Saxegothaea conspicua* LINDL.) und die Araucariaceae nachgewiesen (BALNIS 2009). Der sekundäre Verlust der Hypodermis im prumnopitydioiden Ast ist als Synapomorphie dieser Gruppe zu deuten.

² Die Detailbilder in Abb. 50 wurden von Philipp Meyer im Rahmen eines von mir betreuten S-Blocks aufgenommen.

Die für die Podocarpaceae differentialdiagnostisch genutzten verschiedenen Sklereide sind gänzlich als plesiomorphe Merkmale zu verstehen, da sowohl vaskuläre als auch auxiliäre Sklereide für die basalen Podocarpaceae und die Araucariaceae nachgewiesen sind. Die dünnwandigen Sklereide der neukaledonischen *Dacrydium*-Arten sind außerhalb der Podocarpaceae nur für einige *Araucaria*-Arten aus Neukaledonien bekannt (BALNIS, münd. Mitt.). Dies könnte dafür sprechen, dass es sich um eine durch die speziellen ultramafischen Substrate bedingte Modifikation der allgemein dickwandigen Sklereide handelt. Lediglich die elongierten, nicht-planaren Sklereide von *Acmopyle* PILG. und den Taxa des dacrydioiden Astes scheinen nur innerhalb dieser Arten bekannt zu sein und könnten als synapomorphes Merkmal interpretiert werden. Die Auslegung dieser Strukturen als 'nichtorganisiertes' akzessorisches Transfusionsgewebe könnte in der phylogenetischen Topologie die Lücke zwischen den Gattungen mit akzessorischen Transfusionsgewebe (*Prumnopitys* PHIL. und *Podocarpus* L'HÉR.) schließen. Innerhalb der Podocarpaceae könnten vereinzelte Sklereide, Sklereid-Verbände und unorganisiertes Transfusionsgewebe unterschiedliche, evolutive Entwicklungsstufen des organisierten akzessorischen Transfusionsgewebes darstellen.

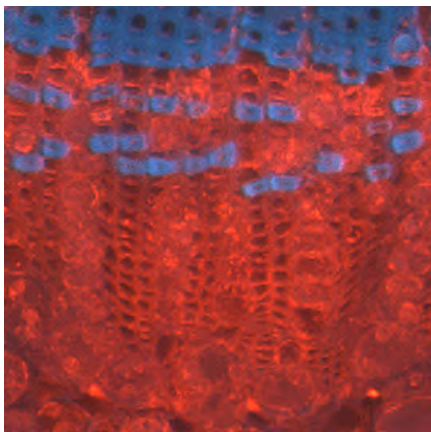


Abb. 51: Bastfasern im Phloem von *Podocarpus oleifolius* D. DON.

In den anatomischen Analysen der vorliegenden Arbeit sind erstmals Bastfasern im Phloem (Abb. 51) von Taxa der Gattung *Podocarpus* L'HÉR. entdeckt worden. Diese im Querschnitt rechteckig abgeflachten Zellen sind mithilfe der Fluoreszenzmikroskopie detektierbar und sind eine Synapomorphie der Gattung *Podocarpus* L'HÉR.

5.2.3 Migration der Podocarpaceae

Die Ergebnisse der phylogenetischen Untersuchungen werden außerdem für die Aufstellung einer Hypothese zur Evolution der Podocarpaceae genutzt. Bisher wird der Ursprung der Podocarpaceae in SO-Asien vermutet (DE LAUBENFELS 1988). Dabei nimmt der Autor auf die hohe Biodiversität in dieser Region Bezug. Da nur sechs der rezenten Gattungen in dieser Region verbreitet sind und diese nach den eigenen Analysen mehrheitlich abgeleitete Monophyla darstellen, wird SO-Asien als Ursprungsgebiet der Podocarpaceae angezweifelt.

Gegen den Ursprung der Podocarpaceae in Südostasien spricht auch die prähistorisch abwechslungsreiche Verteilung der Land- und Wassermassen. Diese widerspricht der Entwicklung einer geographisch-gerichteten Radiation in alle südlichen Erdteile.

Anhand der Ergebnisse aus den eigenen phylogenetischen Analysen wird ein anderer Ansatz verfolgt. Dabei wird der Ursprung der Podocarpaceae im zentralen Bereich Gondwanas, dem heutigen Neuseeland/ Tasmanien/Antarktis/S-Chile während des späten Jura (190-145 Mio. Jahre) vermutet. Diese Annahme basiert auf der rezenten Verbreitung von insgesamt 12 Gattungen der Steineibengewächse in Neuseeland und Tasmanien (FARJON 2001/10). Davon sind wiederum zweidrittel aufgrund der eigenen phylogenetischen Analysen als basale, ursprüngliche Taxa einzustufen. Außerdem sind für die Podocarpaceae zahlreiche Fossilfunde aus Neuseeland, Tasmanien und SO-Australien belegt (MULLER 1968, SMILEY 1970, HILL 1995).

Von diesem Ursprungsgebiet aus konnten dann im späten Jura verschiedene Migrationsrouten nach S-Amerika (nur die Gattung *Podocarpus* L'HÉR.), Afrika [*Afrocarpus* (J. BUCHHOLZ & N. E. GRAY) C. N. PAGE und *Podocarpus* L'HÉR.] und SO-Australien [z.B. *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Prumnopitys* PHIL. und *Podocarpus* L'HÉR.] reichen (Abb. 52 A). Mit fortschreitender Radiation in O-Australien und dem ersten Auftreten neuer Gattungen (z.B. *Acmopyle* PILG., bekannt aus Fossilfunden in Queensland, HILL 1995) kam es wahrscheinlich zu einem weiteren Migrationsereignis (Abb. 52 B) über die malesische Region nach Indochina und Japan [z.B. *Dacrycarpus* (ENDL.) DE LAUB., *Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Nageia* GAERTN. und *Podocarpus* Subgenus *Foliolatus* DE LAUB.]. Dabei waren die temporären Landbrücken im mittleren bis späten Miozän (15-10 Mio. Jahre) zwischen Australien/Neuguinea, Neuguinea/Sulawesi und später zwischen Sulawesi/Borneo/Philippinen und Indochina von herausragender Bedeutung (HALL 2009). Für genauere Aussagen über die Migration der Podocarpaceae im SO-asiatischen Raum sollten jedoch weitere Taxa unter Einsatz von Mikrosatelliten in die phylogenetischen Analysen einbezogen und im paläobotanischen Kontext ausgewertet werden.

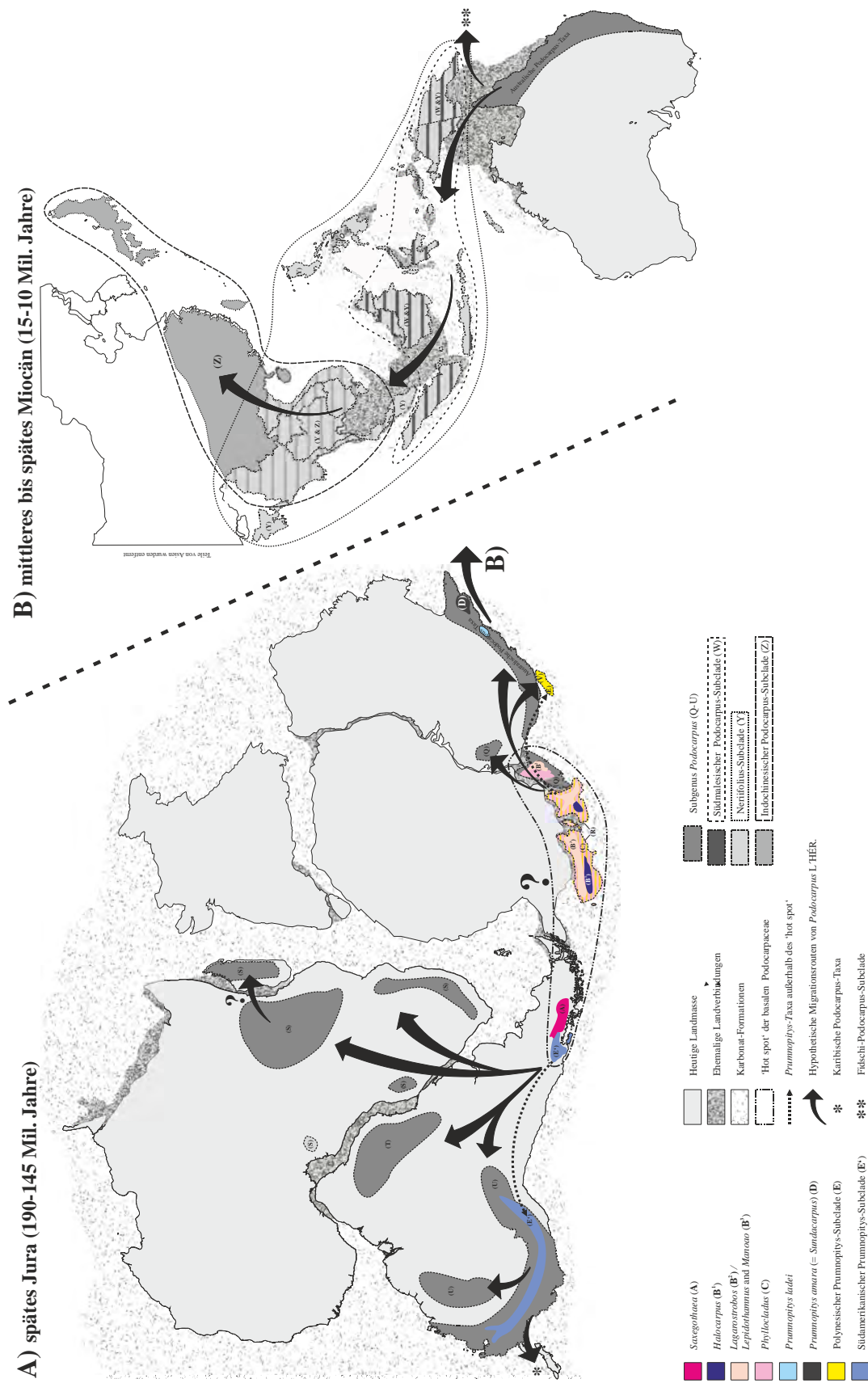


Abb. 52: Hypothetische Migrationsrouten von *Podocarpus* L'HÉR während des späten Jura (A) und des mittleren-späten Miozän (B). Karte A (aus DEWIT et al. 1988, GOŁONKA et al. 1994 & LAWVER et al. 1999, modifiziert), Karte B modifiziert nach HALL (2009). Die Umrisse der Kontinente sind den rezenten Landmassen angepasst. Die Verbreitungen basaler Podocarpaceae-Gattungen der kombinierten Stammbaumanalyse (Abb. 16) sind farbig dargestellt. Die rezente Verbreitung der Gattung *Podocarpus* L'HÉR ist in verschiedenen Grautönen eingezeichnet. Die Verbreitungsgebiete sind nach DE LAUBENFELS (1988) modifiziert. Die Buchstaben sind den entsprechenden Blattquerschnitten in Abb. 16 entnommen.

5 Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Dissertation wurden durch sowohl anatomisch-/morphologische als auch molekulargenetische Untersuchungen wesentliche Erkenntnisse zur Taxonomie, Systematik und Phylogenie der Podocarpaceae gewonnen. Bisher wurden Systematik und Phylogenie der Steineibengewächse kontrovers diskutiert. Die phylogenetischen Analysen wurden fast nie durch morphologisch-/anatomische und biogeographische Daten gestützt und schienen z.T. in deutlichen Gegensatz zu diesen zu stehen. Auch molekulare Phylogenien sind nie zuverlässiger als die Identifikation des zugrunde liegenden Materials. Es war deswegen davon auszugehen, dass die unübersichtliche und teils widersprüchliche Taxonomie wenigstens teilweise auch auf Bestimmungsfehler zurückzuführen ist.

5.1 Taxonomie der Podocarpaceae

Um die Basis für eine der Wirklichkeit möglichst nahekommende Rekonstruktion der Phylogenie zu schaffen, wurden eingehende anatomische Studien an den Blättern durchgeführt. Dazu wurden 193 Taxa in 836 Akzessionen meist fluoreszenzmikroskopisch untersucht. Lediglich *Falcatifolium falciforme* (PARL.) DE LAUB. var. *usan-apuensis* DE LAUB. & SILBA musste aufgrund des einzigen bekannten, aber nicht verfügbaren Beleges ausgelassen werden. Die Einbeziehung von Typusmaterial und selbst gesammelten Proben von Naturstandorten diente zur Absicherung der Ergebnisse. Durch die Auswertung der Ergebnisse zeigte sich, dass das Vorhandensein von z.B. Hypodermis, akzessorischem Transfusionsgewebe oder Sklereiden intragenerisch konstant ist, während die Ausgestaltung und Orientierung dieser Strukturen infragenerisch zur Identifizierung geeignet sind. Außerdem stützen diese Merkmale oftmals auch die monophyletischen Gruppen der rekonstruierten Phylogenie. Dabei wurde zwischen plesio- und apomorphen Merkmalen unterschieden. Die Ausbildung des Epimatiums ist z.B. eine Synapomorphie der Podocarpaceae, auch wenn dieses Merkmal bei einigen Taxa sekundär wieder verloren wurde. Die Präsenz der Hypodermis und der Wurzelknöllchen sind dagegen plesiomorphe Merkmale, da diese auch bei den Araucariaceae, der Schwestergruppe der Podocarpaceae, vorkommen. Der Verlust der Hypodermis bei den Taxa des prumnopitydioiden Astes wurde als Synapomorphie gewertet.

Durch die eigenen Untersuchungen konnte erstmals ein vollständiger Bestimmungsschlüssel für die Gattungen erstellt werden, welcher die Identifizierung anhand anatomischer Merkmale der Blattquerschnitte ermöglicht. Dieser Bestimmungsschlüssel beinhaltet zusätzlich auch „Untergruppen“ bzw. geographische Clades der Gattungen *Dacrydium* SOL. ex G. FORST., *Nageia* GAERTN., *Retrophyllum* C. N. PAGE und insbesondere von *Podocarpus* L'HÉR. Damit wurden 13 der 17 Gattungen zum ersten Mal im anatomischen Kontext untersucht und verglichen. Die Bestimmung der Taxa konnte bisher ausschließlich anhand von Merkmalen der weiblichen Zapfen erfolgen. Aufgrund der Diözie dieser Gattungen konnten sowohl sterile als auch fertile, männliche Belege weder den Arten zugeordnet, noch in wissenschaftlichen Analysen genutzt werden. Durch die Einbeziehung blattanatomischer Merkmale können nun erstmals Bestimmungsschlüssel vorgestellt werden, die es erlauben, auch diese Belege bzw. Individuen sicher zu identifizieren.

Durch die anatomischen Vorarbeiten war die Segregation von neuen Taxa möglich. So konnte z.B. mit *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH eine inzwischen fertile Hybride zwischen *Dacrydium araucarioides* BRONGN. & GRIS. und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ nachgewiesen werden. Merkmale der Blattanatomie und -morphologie, wie z.B. die Ausgestaltung der Hypodermis und die Verteilung der Stomata, verhielten sich im Vergleich zu den parentalen Arten intermediär.

Ferner konnte *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *vitiensis* KNOPF (ined.) von *Dacrycarpus imbricatus* (BLUME) DE LAUB. var. *patulus* DE LAUB. abgetrennt werden. Ausschlaggebend dafür waren sowohl anatomisch-/morphologische als auch molekulare Daten. Da das Verbreitungsgebiet der Varietät 'patulus' vom südlichen China über Indochina und Malesien bis nach Melanesien reicht, sind möglicherweise weitere Varietäten bzw. Arten gegebenenfalls ab zutrennen. Umfangreiche Populationsanalysen mittels Mikrosatelliten scheinen dafür geeignet.

5.2 Phylogenie der Podocarpaceae

Die anatomisch-/morphologischen Untersuchungen machten erstmals eine phylogenetische Analyse auf der Basis sicher identifizierten Materials möglich. Dazu wurden 183 Akzessionen aus 150 Taxa genutzt. Die Anzahl der Arten wurde durch die Verfügbarkeit von Frischmaterial eingeschränkt.

Während die Amplifizierung des Markers *rbcL* auch mit DNA aus Herbarbelegen gelang, funktionierte dies bei nrITS1 und *NEEDLY* intron2 nur auf Silikagel-getrocknetem Frischmaterial. Durch die Nutzung zweier voneinander unabhängigen Rekonstruktionsverfahren (TNT, MrBayes) wurden methodenunabhängige Topologien zur Phylogenie der Podocarpaceae errechnet. Die vorliegenden Ergebnisse repräsentieren die derzeit umfassendste phylogenetische Analyse mit der bisher höchsten Auflösung auf Artebene. Es konnten drei monophyletische 'major clades' nachgewiesen werden: der Prumnopitydioide, dacyrdioide und podocarpoide Ast. Innerhalb dieser konnten weitere Monophyla unterschieden werden. Insbesondere für *Podocarpus* L'HÉR. wurden 10 bisher unbekannte, monophyletische Gruppen entdeckt, jeweils fünf in den Subgenera *Podocarpus* DE LAUB. und *Foliolatus* DE LAUB. Alle Monophyla werden durch anatomische, morphologische und/oder biogeographische Daten gestützt. Dies gilt auch für die kombinierte Analyse unter Nutzung der genetischen Marker *rbcL*, nrITS1 und *NEEDLY* intron2.

Anhand der Erkenntnisse aus der phylogenetischen Analyse und den anatomischen Ergebnissen wurde die systematische Stellung von *Sundacarpus* C.N. PAGE und den *Phyllocladaceae* BESSEY erneut diskutiert. *Sundacarpus amarus* (BLUME) C. N. PAGE, bei der Entdeckung 1827 der Gattung *Podocarpus* L'HÉR. und später *Prumnopitys* PHIL. zugeordnet, wurde aufgrund des akzessorischen Transfusionsgewebes als monotypische Gattung *Sundacarpus* C. N. PAGE (PAGE 1988) segregiert. Aufgrund der eigenen molekularen Analysen würde *Prumnopitys* durch Beibehaltung der Gattung *Sundacarpus* paraphyletisch. Ferner konnte gezeigt werden, dass das als Synapomorphie gedeutete akzessorische Transfusionsgewebe von *Sundacarpus* in abgeänderter Form, evtl. in einer evolutiven Vorstufe, in den Blättern aller *Prumnopitys*-Arten vorkommt. Aufgrund dieser Ergebnisse wurde die Rückbenennung von *Sundacarpus amarus* zu *Prumnopitys amara* (BLUME) DE LAUB. vorgeschlagen.

Auch die Systematik von *Phyllocladus* BESSEY wurde bislang sehr kontrovers diskutiert. Aufgrund der blattartigen Kurztriebe und des im basalen Bereich der atropen Samenanlage gebildeten Arillus wurde die Gattung von einigen Autoren in den Rang einer eigenen, monotypischen Familie erhoben. Die Bildung eines Arillus kennzeichnet aber auch die Gattung *Halocarpus* QUINN und aufrechte Samenanlagen sind bei mehreren basalen Gattungen der Podocarpaceae vorzufinden.

Außerdem stützen Keimblätter mit zwei Leitbündeln, das Vorhandensein von Wurzelknöllchen und die Embryogenese die Einordnung, basierend auf den eigenen phylogenetischen Analysen, von *Pyllocladus* in die Podocarpaceae. Die Ergebnisse der phylogenetischen Untersuchungen konnten außerdem für die Aufstellung einer Hypothese zur Evolution der Podocarpaceae herangezogen werden. Dabei wird der Ursprung der Podocarpaceae im zentralen Bereich Gondwanas, dem heutigen Neuseeland/Tasmanien/Antarktis/S-Chile während des späten Jura (190-145 Mio. Jahre) vermutet. Diese Annahme basiert auf der rezenten Verbreitung von insgesamt 12 Gattungen der Steineibengewächse in Neuseeland und Tasmanien. Davon sind wiederum zweidrittel aufgrund der phylogenetischen Analysen als basale, ursprüngliche Taxa einzustufen. Außerdem sind für die Podocarpaceae zahlreiche Fossilfunde aus Neuseeland, Tasmanien und SO-Australien belegt.

Von diesem Ursprungsgebiet aus führten während des Spät-Jura verschiedene Migrationsrouten nach S-Amerika (nur die Gattung *Podocarpus*), Afrika (*Afrocarpus* und *Podocarpus*) und SO-Australien Australien (z.B. *Dacrycarpus*, *Dacrydium*, *Prumnopitys*, *Podocarpus*). Mit fortschreitender Radiation in O-Australien und dem ersten Auftreten neuer Gattungen (z.B. *Acropyle*, bekannt aus Fossilfunden in Queensland) kam es wahrscheinlich zu einem weiteren Migrationsereignis über Malesien nach Indochina und Japan (z.B. *Dacrycarpus*, *Dacrydium*, *Nageia* und *Podocarpus* Subgenus *Foliolatus*). Dabei waren die temporären Landbrücken im mittleren bis späten Miocän (15-10 Mio. Jahre) zwischen Australien/Neuguinea, Neuguinea/Sulawesi und später zwischen Sulawesi/Borneo/Philippinen und Indochina von herausragender Bedeutung. Für genauere Aussagen über die Migration der Podocarpaceae im SO-asiatischen Raum sollten für phylogenetische Analysen weitere Taxa unter Einsatz von Mikrosatelliten hinzugezogen und im paläobotanischen Kontext ausgewertet werden.

6 Literaturangaben

AYENSU, E.S. 1967. Aerosol OT Solution - An Effective Softener of Herbarium Specimens for Anatomical Study. *Biotechnic and Histochemistry*. 42(3),155-156.

BALNIS, N. 2009. Differentialdiagnose und Evolution innerhalb der Gattung *Agathis* SALISB. (Araucariaceae). Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum.

BAUMANN-BODENHEIM, M.G. 1956: Über die Beziehungender neukaledonischen Flora zu den tropischen und den südhemisphärisch-subtropischen bis -extratropischen Floren und die gürtelmässige Gliederung der Vegetation von Neukaledonien. *Ber. Geobot. Inst. Rübel, Zürich*.

BOBROV, A.V., MELIKYAN, A.P. 1998. Specific structures of seed coat in Podocarpaceae ENDL., 1847 and a possibility of using them in family systematics. *Bjull. Moskovsk. Obsc. Isp. Prir., Otd. Biol.* 103:1, 58.

BOWE, L.M., COAT, G., DE PAMPILIS, C.W. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and gnetales' closest relatives are conifers. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 97, 4097-4097.

BUCHHOLZ, J.T., GRAY, N.E. 1947. A Fijian *Acmopyle*. *J. Arnold Arb.* 28, 141-143.

BUCHHOLZ, J.T., GRAY, N.E. 1948. Taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivisions with special reference to leaf anatomy. *J. Arnold Arbor.* 29, 49-63.

CHAW, S.M., CHAW, H.M., CHAW, S., LONG, H., ZHARKIKH, A., LI, W.H. 1995. The phylogenetic positions of the conifer genera *Amentotaxus*, *Phyllocladus* and *Nageia* inferred from 18S rRNA sequences. *J. Mol. Evol.* 41, 224-230.

CHAW, S.M., ZHARKIKH, A., SUNG, H.M., LI, W.H. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* 14(1), 56-68.

CONRAN, J.G., WOOD, G.M., MARTIN, P.G., DOWD, J.M., QUINN, C.J., GADEK, P.A., PRICE, R.A. 2000. Generic relationships within and between the gymnosperm families and Phyllocladaceae based on an analysis of the chloroplast gene *rbcL*. *Aust. J. Bot.* 48, 715-724.

- CUNNINGHAM, J.L. 1969. Rapid Alkaline Rehydration of Dried Plant Tissues for Histologic Study. Mycology Investigations, Crops Research Division, Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture. Vol. 44 (5), 243-246.
- DALLIMORE, W., JACKSON, A.B. 1966. A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. London, Arnold.
- DALLWITZ, M.J., PAINE, T.A., ZURCHER, E.J. 2000. User's guide to the DELTA Editor Ed. 1.03. Australia, Division of Entomology Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation.
- EDGAR, R.C. 2004a. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res. 32:5, 1792-1797.
- EDGAR, R.C. 2004b. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. BMC Bioinformatics 5:113, 1-19.
- ENDLICHER, S. 1847. Synopsis Coniferarum. Sangalli, Scheitlin and Zollikofer.
- ERBAR, C. 1995. On the floral development of *Sphenoclea zeylandica*. Bot. Jahrb. Syst. 11 (4), 469-483.
- ESAU, K. 1953. Plant anatomy. New York: J. Wiley and Sons.
- FARJON, A. 2001. World checklist and bibliography of conifers, 2nd ed. Kew, Royal Botanical Gardens.
- FARJON, A. 2010. A Handbook of the World's Conifers. Leiden, Netherlands: Brill Academic Publishers.
- FLORIN, R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. K. Sven. Vetenskapsakad. Handl. Ser. 5:10, 1-588.
- FRANK, A.B. 1864. 'Erstbeschreibung des Transfusionsgewebes'. Bot. Z. 167-169.
- FULLING, E.H. 1934. Identification by leaf structure, of the species of *Abies* cultivated in the U.S. Bull. Torrey Bot. Club 61, 497-524.
- GADEK, P.A., ALPERS, D.L., HESLEWOOD, M.M., QUINN, C.J. 2000. Relationships within Cupressaceae sensu lato: A combined morphological and molecular approach. Amer. J. Bot. 87:7, 1044-1057.

- GAUSSEN, H. 1974. Les Gymnospermes actuelles et fossils Podocarpacees. Travailes des Laboratoire Forestiere Toulouse, Tome 2, fasc 13.
- GERLACH, D. 1984. Botanische Mikrotechnik. Stuttgart: Thieme.
- GERSTBERGER, P., LEINS, P. 1978. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphia* (Solanaceae). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 91, 381-378.
- GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S., NIXON, K.C. 2008. TNT: A free program for phylogenetic analysis. Cladistics 5, 774-786.
- GOLONKA, J., ROSS, M.I., SCOTESE, C.R. 1994. Phanerozoic paleogeographic and paleoclimatic modeling maps. In EMBRY, A.F. et al. (eds.), *Pangaea: Global environments and resources*. Canadian Society of Petroleum Geologists. Calgary, 1-47.
- GRAY, N.E., BUCHHOLZ, J. T. 1951. A taxonomic revision of *Podocarpus*. III. J. Arnold Arbor. 32, 82-92; *ibid.* 93-97.
- GRAY, N.E. 1953. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VII. J. Arnold Arbor. 34, 67-76; *ibid.* 163-175.
- GRAY, N.E. 1955. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VIII. J. Arnold Arbor. 36, 199-206.
- GRAY, N.E. 1956. A taxonomic revision of *Podocarpus*. IX. J. Arnold Arbor. 37, 160-172.
- GRAY, N.E. 1958. A taxonomic revision of *Podocarpus*. X. J. Arnold Arbor. 39, 424-477.
- GRIFFITH, M.M. 1957. Foliar Ontogeny in *Podocarpus macrophyllus* with special reference to transfusion tissue. Am. J. Bot. 44(8), 705-715
- HAIR, J.B., BEUZENBERG, E.J. 1958. Chromosomal evolution in the Podocarpaceae. Nature 181, 1584-1586.
- HALL, R. 2009. Southeast Asia's changing paleogeography. Blumea 54, 148--161.
- HART, J.A. 1987. A cladistic analysis of conifers: preliminary results. J. Arnold. Arbor. 68(3), 269-304.
- HILL, R.S., CARPENTER, R.J. 1991. Evolution of *Acropyle* and *Dacrycarpus* (Podocarpaceae) foliage as inferred from macrofossil in Southeastern Australia. Austral. Syst. Bot. 4, 449-479.

- HILL, R.S. 1995. Conifer origin, evolution and diversification in the Southern Hemisphere. In: ENRIGHT, N.J., HILL, R.S. (eds.). Ecology of the Southern conifers. Carlton, Victoria: Melbourne University Press.
- HOLDER, M., LEWIS, P.O. 2003. Phylogeny estimation traditional and Bayesian approaches. Nat. Rev. Genet. 4, 275-284.
- KELCH, D.G. 1997. The phylogeny of the Podocarpaceae based on morphological evidence. Syst. Bot. 22, 113-131.
- KELCH, D.G. 1998. Phylogeny of Podocarpaceae: comparison of evidence from morphology and 18S rDNA. Am. J. Bot. 85:7, 986-996.
- KENG, H. 1963a. Aspects of morphology of *Phyllocladus hypophyllus*. Ann. Bot., N. S. 27, 69-78.
- KENG, H. 1963b. *Phyllocladus hypophyllus* Hook. f. Gardens Bull. (Singapore) 20, 123-126.
- KENG, H. 1973. On the family Phyllocladaceae. Taiwania 18, 142-145.
- KENG, H. 1974. The phylloclade of *Phyllocladus* and its possible bearing on the branch systems of Progymnosperms. Ann. Bot. 38, 757-764.
- KENG, H. 1977. *Phyllocladus* and its bearing on the systematics of conifers. In: Kubitzki, K. (eds.), Flowering plants: Evolution and classifications of higher categories. Springer Verlag, New York, 235-251.
- KENG, H. 1978. The genus *Phyllocladus* (Phyllocladaceae). J. Arnold Arb. 59, 249-273.
- KNOPF, P., STÜTZEL, T. (in prep.). Leaf anatomical revision of the Podocarpaceae.
- KNOPF, P., NIMSCH, H., STÜTZEL, T. 2007. *Dacrydium* × *suprinii*, sp. Nova—a natural hybrid of *Dacrydium araucarioides* × *D. guillauminii*. Feddes Repert. 118 (1–2), 51-59.
- KOEPKE, E., MUSSLEMAN, L.J., DE LAUBENFELS, D.J. 1981: Studies on the anatomy of *Parasitaxus ustus* and its root connections. Phytomorphology 31, 85-92.
- KRÜSSMANN, G., WARDA, H.–D. 1983. Handbuch der Nadelgehölze, 2. Aufl. Berlin, Hamburg, Paul Parey.

- LAWVER, L.A., GAHAGAN, L.M., DALZIEL, I.W.D. 1999. A tight fit – Early Mesozoic Gondwana, a plate reconstruction perspective. Mem. Natl. Ist. Polar Res. Spec. 53, 214-229.
- DE LAUBENFELS, D.J. 1969. A revision of the malesian and pacific rainforest conifers, I. Podocarpaceae, in part. J. Arnold Arbor. 50, 315-369.
- DE LAUBENFELS, D.J. 1972. Podocarpaceae. In: AUBREVILLE, A., LEROY, J. F.: Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 4: Gymnospermes. Paris: Musée national histoire naturelle.
- DE LAUBENFELS, D.J. 1978. The genus *Prumnopitys* (Podocarpaceae) in Malesia. Blumea 24, 189-190.
- DE LAUBENFELS, D.J. 1985. A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*. Blumea 30, 251-278.
- DE LAUBENFELS, D.J. 1987. A taxonomic revision of the genus *Nageia*. Blumea 32, 209-212.
- DE LAUBENFELS, D.J. 1988. Coniferales. In: Flora Malesiana ser. I. 10:3, 337-453.
- LEE, J. 1952. Structure and development of hypodermis in *Dacrydium taxoides* leaves. Am. J. Bot. 40(5), 366-371.
- LITTLE, D.P. 2005. 2xread: a simple indel coding tool. Program distributed by the author. <http://www.nybg.org/files/scientists/2xread.html>
- LITTLE, D.P. 2006. Evolution and circumscription of the True Cupresses (Cupressaceae: *Cupressus*). Syst. Bot. 31:3, 461-480.
- MARTINEZ, M. 1963: Las Pináceas Mexicanas. Mexico: Universidad nacional autonoma de Mexico.
- MELIKYAN, A.P., BOBROV, A.V. 2000. Morphology of the female reproductive structures and an attempt of the construction of phylogenetic systems of orders Podocarpaceae, Cephalotaxales and Taxales. Bot. Zurn. (Moscow and Leningrad) 85:7, 50-67.
- MILDENBERGER, S. 2010. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wurzelknöllchen der Podocarpaceae. Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum.

- MILL, R.R., MÖLLER, M., CHRISTIE, F., GLIDEWELL, S.M., MASSON, D., WILLIAMSON, B. 2001. Morphology, anatomy and ontogeny of female cones in *Acropyle pancheri* (Brongn. and Gris) Pilg. (Podocarpaceae). *Ann. Bot.* 88, 55-67.
- MOLLOY, B.P.J. 1995. *Manoao* (Podocarpaceae), a new monotypic conifer genus endemic to New Zealand. *N. Z. J. Bot.* 33, 183-201.
- MORAT, P., VEILLON, J.-M., MACKEE, H.S. 1984: Floristic relationships of newcaledonian rain forest phanerogams. In: RADKOWSKY, F.J. et al (eds.). *Biogeography of the tropical Pacific*. Kansas.
- MÜLLER, J. 1968. Palynology of the Pedawan and Plateau Sandstone Formation (Cretaceous-Eocene) in Sarawak, Malaysia. *Micropaleontology* 14, 1-37.
- ORR, M.Y. 1944. The leaf anatomy of *Podocarpus*. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 108, 34, Pt. I.
- PAGE, C.N. 1989. New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae. *Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh* 45, 377-396.
- PAGE, C.N. 1990a. Phyllocladaceae. In: KUBITZKY K. (eds.), *The families and genera of vascular plants*, Vol. 1. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 317-319.
- PAGE, C.N. 1990b. Podocarpaceae. In: KUBITZKY K. (eds.), *The families and genera of vascular plants*, Vol. 1. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 332-346
- PAGE, C.N. 1990c. Cupressaceae. In: KUBITZKY K. (eds.), *The families and genera of vascular plants*, Vol. 1. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 302-316.
- PETERSON, R.L., HERSEY, R.E., BRISSON, J.D. 1978. Embedding softened herbarium material in Spurr's resin for histological studies. *Stain Technol.* 53 (1), 1-9.
- POSADA, D., CRANDALL, K.A. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:9, 817-818.
- POSADA, D., BUCKLEY, T.R. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike Information Criterion and Bayesian Approaches over Likelihood ratio tests. *Syst. Bot.* 53:5, 793-808.
- QUINN, C.J., GADEK, P. 1981. Biflavones of *Dacrydium sensu lato*. *Phytochemistry* 20:4, 677-681.

- QUINN, C.J. 1982. Taxonomy of *Dacrydium* SOL. ex LAMB. emend. DE LAUB. (Podocarpaceae). Aust. J. Bot. 30, 211-220.
- QUINN, C.J. 1986. Embryogeny in *Phyllocladus*. New Zealand J. Bot. 24, 575-580.
- QUINN, C.J., PRICE, R.A., GADEK, P.A. 2002. Familial concepts and relationships in the conifers based on *rbcL* and *matK* sequences comparisons. Kew Bull. 57, 513-531.
- RAN, J.-H., WANG, X.-Q. 2010. Fast evolution of the retroprocessed mitochondrial *rps3* gene in conifers II and further evidence for the phylogeny of gymnosperms. Mol. Phyl. Evol. 54 (1), 136-149.
- RESTEMEYER, J. 2000: Morphologische und morphogenetische Untersuchungen zur Phylogenie und Evolution der Podocarpaceae und Phyllocladaceae. Dissertation, Ruhr-Universität Bochum.
- RONQUIST, F., HÜLSENBECK, J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics 19, 1572-1574.
- VAN ROYEN, P. 1979. The alpine flora of New Guinea. Vol. 2. Cupressaceae to Pinaceae. Vaduz: Cramer.
- SACHER, J.A. 1955. Cataphyll ontogeny in *Pinus lambertiana* Am. J. Bot. 42(1), 82-91.
- SAHNI, B. 1920. On the structure and affinities of *Acropyle pancheri* PILG. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B 210: 253-310.
- SCHULZ, C., KNOPF, P., STÜTZEL, T. 2005. Identification key to the Cypress family (Cupressaceae). Feddes Repert. 116 (1-2), 96-146.
- SCHULZ, C., STÜTZEL, T. 2006. Variability of male cones in *Chamaecyparis* as an example of Cupressaceae male cones. Feddes Repert. 117 (1-2), 76-93.
- SCHULZ, C., STÜTZEL, T. 2007. Evolution of taxodioiden Cupressaceae. Org. Divers. Evol. 7, 124-135.
- SINCLAIR, W.T., MILL, R.R., GARDNER, M.F., WOLTZ, P., JAFFRE, T., PRESTON, J., HOLLINGSWORTH, M.L., PONGE, A., MÖLLER, M. 2002. Evolutionary relationships of the New Caledonian heterotrophic conifer, *Parasitaxus usta* (Podocarpaceae), inferred from chloroplast *trnL-F* intron/spacer and nuclear rDNA ITS2 sequences. Plant Syst. Evol. 233, 79-104.

- SMILEY, J.C. 1970. Later Mesozoic Flora from Maran, Pahang, West Malaysia, Part 1: Geologic Considerations. Geol. Soc. of Malaysia Bull. 3, 77-113.
- VAN STEENIS, C.G.G.J. 1971: *Nothofagus*, key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea 19: 65-98.
- STILES, W. 1912. The Podocarpaceae. Ann. Bot. 26, 443-514.
- STOCKEY, R.A., FREVEL, B.J. 1997. Cuticle micromorphology of *Prumnopitys PHILIPPI* (Podocarpaceae). Int. J. Plant Sci. 158:2, 198–221.
- SWOFFORD, D.L. 2002. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony. Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland.
- TOMLINSON, P.B., TAKASO, T. 1989a. Cone and ovule ontogeny in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). Bot. J. Linn. Soc. 99, 209-221.
- TOMLINSON, P.B., TAKASO, T. 1989b. Developmental shoot morphology in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). Bot. J. Linn. Soc. 99, 223-248.
- VIDAKOVIC, M. 1991. Conifers-morphology and variation. Croatia, Graficki Zavod Hrvatske.
- WANG, Y.Q., TANK, D.C., SANG, T. 2000. Phylogeny and divergence times in Pinaceae: Evidence from three genomes. Mol. Biol. Evol. 17:5, 773-781.
- WASSCHER, J. 1941. The genus *Podocarpus* in the Netherland Indies. Blumea 4, 359-481.
- WELLS, P.M., HILL, R.S. 1989. Leaf morphology of the imbricate-leaved Podocarpaceae. Aust. Syst. Bot. 2, 369-386.
- DE WIT, M., JEFFERY, M., BERGH, H., NICOLAYSEN, L. 1988. Geological map of sectors of Gondwana reconstructed to their disposition ~150 Ma. America Association of Petroleum Geologists, Tulsa.
- WORSDELL, W.C. 1897. On 'transfusion tissue': its origin and function in the leaves of gymnospermous plants. Trans. Linn. Soc. (Ser. 2) 5, 301-319.
- YUNCKER, T.G. 1959. Plants of Tonga. Honolulu, Hawaii, Bernice P. Bishop Museum.

7 Anhang

**7.1 *Dacrydium* × *suprinii*, sp. Nova – a natural hybrid
of *Dacrydium araucarioides* × *D. guillauminii***

Feddes Repertorium, 118 (1-2): 51-59

P. Knopf, H. Nimsch & Th. Stützel

published: May 2007

¹Ruhr-Universität Bochum, Lehrstuhl für Evolution und Biodiversität der Pflanzen, Bochum²Bollschweil/St. UlrichP. KNOPF¹; H. NIMSCH² & TH. STÜTZEL¹***Dacrydium* × *suprinii*, sp. nova – a natural hybrid of *Dacrydium araucarioides* × *D. guillauminii***

With 2 Maps, 3 Figures and one Table

Summary

During excursions in New Caledonia in 1994, a hitherto undescribed natural hybrid between *Dacrydium araucarioides* BRONGN. et GRIS. and *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ was found, for which the name *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH **sp. nova** in honor of BERNARD SUPRIN, Noumea, New Caledonia, is proposed. Morphological and site characteristics are presented.

Zusammenfassung

Dacrydium × *suprinii*, sp. nova, eine natürliche Hybride von *Dacrydium araucarioides* × *D. guillauminii*

Bei botanischen Studien im Januar 1994 in Neukaledonien wurde eine bis dahin unbeschriebene Naturhybride zwischen *Dacrydium araucarioides* BRONGN. et GRIS. und *Dacrydium guillauminii* J. BUCHHOLZ gefunden, für die der Name *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH **sp. nova** zu Ehren von BERNARD SUPRIN, Noumea, Neukaledonien, vorgeschlagen wird. Morphologie und Standortbeschreibungen der Hybride werden vorgestellt.

Introduction

The genus *Dacrydium* SOL. ex G.FORST. (Podocarpaceae) contains 21 taxa and is distributed from South China to Indochina, Malesia, Solomon Islands, New Caledonia and Fiji Islands to New Zealand (FARJON 2001; LAUBENFELS 1988). A revision by QUINN (1982) separated *Halocarpus* QUINN, *Lagarostrobos* QUINN, *Lepidothamnus* PHIL. and *Manoao* MOLLOY from *Dacrydium* SOL. ex G.FORST. s.str. Four species of the recent genus *Dacrydium* are endemic in New Caledonia: *D. araucarioides* BRONGN. et GRIS., *D. balansae* BRONGN. et GRIS., *D. guillauminii* J. BUCHHOLZ, and *D. lycopodioides* BRONGN. et GRIS. During fieldwork in 1994, a specimen with intermediate characters of both *Dacrydium araucarioides* and *D. guillauminii* was newly discovered. In December 2005 started a second

excursion for this taxa, the results are presented in the recent study. The comparison of the hybrid with *D. araucarioides* and *D. guillauminii* is based on macroscopic vegetative and generative characters as well as on microscopic leaf characters. The utility of leaf morphology to differentiate between taxa and to identify them is shown by BUCHHOLZ & GRAY (1948) and WELLS & HILL (1989).

Material and methods

Plant specimens of all three taxa were studied and collected during field work in New Caledonia. Needles were fixed immediately in FAA (formalin, acetic acid, ethanol 70%, 5 : 5 : 90). The fixed material was dehydrated in 70% ethanol and immersed in formaldehyde dimethyl acetal (FDA) for at least 24 h (GERSTBERGER & LEINS 1978). After critical point drying, the specimens were examined using a

DSM 950 SEM (ZEISS), and the results documented using Digital Image Processing Software 2.2 (DIPS Leipzig). Cross sections of fixed and fresh leaves were examined using a Zeiss axioplan light microscope with filter set 09 (BP 450–490, FT 510, LP 515), and the results documented using the software AnalySIS (Soft Imaging Systems). The macroscopic results were documented using Coolpix 990 (NIKON) digital camera. Additional data are taken from BRONGNIART & GRISEBACH (1866), BUCHHOLZ (1949), and LAUBENFELS (1972).

Results

Description of *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH, sp. nova (hybr. nova)

Arbor 2–4 m alta; ramuli annotini juvenales regulariter verticillati, ramuli vetusti irregulariter candelabriforimi; folia acerosa, 5–10 mm longa, circa 1 mm lata, erecta et acuta, de partim tegentia, persistentes plus quam novem annos, apices non appressi nec pungenti, media inter parentes (*D. a.* et *D. g.*); strobili masculini terminales, 10–16 mm longi et 4–5 mm lati; microsporophylla spiraliter imposita, 4–5 mm longa ad ca. 1 mm lata; strobili foemini terminales, strobilis *D. g.* similes sed minores; semina 1–2 per strobilum, circa 3,5 mm longa. Habitat in sylvis ripariis terrae ophiolithicae (serpentinae) altitudinis 150–275 m supra marem.

Holotypus: B (Berlin, Germania), isotypus: BOCH (Bochum, Germania).

Description of *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH, sp. nova. (hybr. nova)

Small tree of 2–4 m height, juvenile branchlets with regular whorls, adult branchlets very irregular and with an appearance of a candelabrum, juvenile and adult needles are intermediate between *Dacrydium araucarioides* and *D. guillauminii*, adult needles are 5–10 mm in length and ca. 1 mm wide, the needles grow along the shoot, covering each other partly, the tips of the needles are free and non-pricking, needles persisting nine or more years, the cones grow along short terminal shoots, the male cones are 10–16 mm long and 4–5 mm wide, the spirally arranged sporangiophores are 4–5 mm long and ca. 1 mm wide, the female cone is smaller than of *D. guillauminii*, however very similar in its appearance, the cone

contains generally 1–2 seeds, length of the seed appr. 3.5 mm, *D. × suprinii* grows in similar places as *D. guillauminii* in narrow fringing forests on ultramafic rocks close to or sometimes even in fresh water, between 150 and 275 m above sea level.

Holotypus: B (Berlin, Germany), isotypus: BOCH (Bochum, Germany).

Description de *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH sp. nova. (hybr. nova)

Petit arbre de 2 à 4 m de hauteur, branches avec verticilles réguliers dans la phase juvénile à l'état adulte très irrégulières et en forme candelabre. Les aiguilles juvéniles et adultes sont à classer nettement entre celles des espèces *Dacrydium araucarioides* et *D. guillauminii*. La longueur des aiguilles adultes est de 5 à 10 mm, elles sont groupées régulièrement autour du rejet et se recouvrent partiellement réciproquement, les pointes restant toutefois toujours dégagées et non piquantes. Les cônes se trouvent sur les courtes pousses terminales. Le cône est plus petit que celui de *Dacrydium guillauminii* tout en lui ressemblant fortement. Il contient 1 à 2 graines d'une longueur d'environ 3.5 mm. *Dacrydium* × *suprinii* est localisé dans les mêmes lieux d'implantation que *Dacrydium guillauminii* dans la forêt-galerie près dans cours d'eau et sur des sols constitués de serpentine dans une zone située entre 150 et 275 m NN.

Holotypus: B (Berlin, l'Allemagne), Isotypus: BOCH (Bochum, l'Allemagne).

Beschreibung von *Dacrydium* × *suprinii* NIMSCH, sp. nova (hybr. nova)

Kleiner, 2–4 m hoher Baum, Zweige in der Jugendphase in gleichmäßigen Quirlen, Zweige in der Altersphase sehr unregelmäßig und candelaberförmig angeordnet, die Maße der juvenilen und adulten Nadeln stehen deutlich zwischen denen von *Dacrydium araucarioides* und *D. guillauminii*, adulte Nadeln sind 5–10 mm lang und ca. 1 mm breit, die Nadeln sind regelmäßig dicht spiralig am Trieb angeordnet und überdecken sich zum Teil gegenseitig, die Nadelspitze ist frei stehend und nicht stechend, die weiblichen Zapfen stehen an kurzen Terminaltrieben, der Zapfen ist kleiner als der von *D. guillauminii*, sieht diesem aber sehr ähnlich, im Zapfen wurden 1–2 Samen beobachtet, die

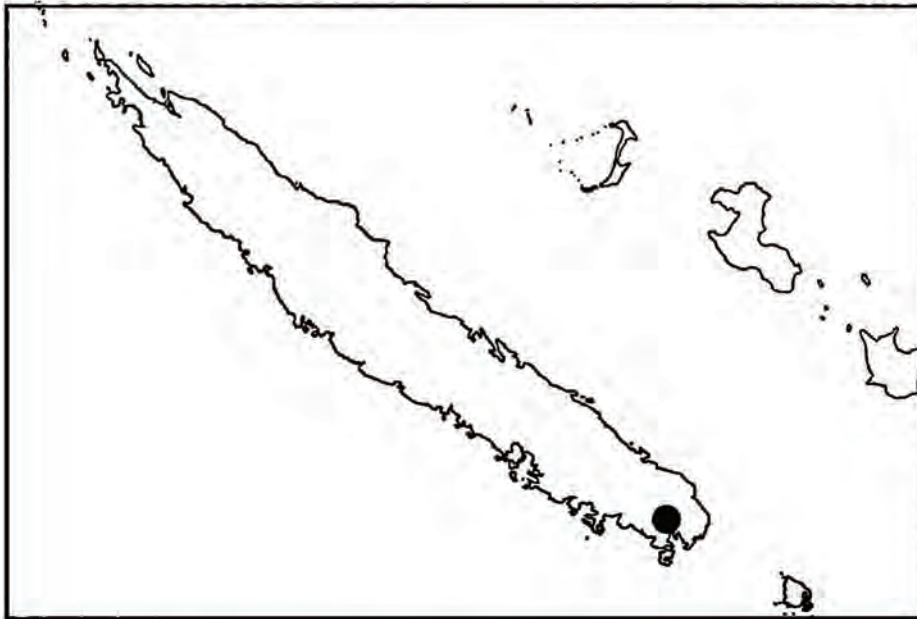
Table 1
Comparison of researched taxa

Characters	<i>D. araucarioides</i> BRONGN. & GRIS.	<i>D. × suprinii</i> NIMSCH	<i>D. guillauminii</i> J.BUCHHOLZ
Height	Small tree up to 6 m high.	Small tree 2–4 m high.	Small tree 2 (–4) m high.
Ramification	Branches of juvenile plants form a uniform crown structure, adult plants resembling a multi-storied candelabra. Fertile shoot tips purple and succulent during maturation.	Branches of juvenile plants form a uniform crown structure, crown of adult plants with a irregular and abstract form. Fertile shoot tips green and not succulent during maturation.	Branches of juvenile plants form a uniform crown structure, crown of adult plants with a irregular and abstract form. Fertile shoot tips green and not succulent during maturation.
Needle leaves	Juvenile needles lineal and upright, different from adult leaves. Adult leaves scale-like, thick, 3–7 mm long and about 2 mm wide, densely arranged, tips free, remaining at least 9 years at the twig, disgusted by stem growing. Arranged regularly in several spirally rows, overlapping, bases stem-clasping.	Juvenile and adult needles characteristic exactly intermediate between the parent species. Adult needles about 5–10 mm long and about 1 mm wide, densely arranged, tips free and not pricking, remaining as long as that of <i>D. guillauminii</i> at the twig. Arranged regularly in several spirally rows, overlapping, bases not stem-clasping.	Juvenile and adult needles leaves are equal, lineal, upright and fine. Adult leaves 13–17 mm long and about 0.8 mm wide, densely brush-like arranged, pointed not 9–12 years or more at the pricking tips, remaining twig. Arranged in several spirally rows, overlapping, appears irregularly, bases not stem-clasping.
Male cones	About 11 mm long and 5 mm wide.	About 16 mm long and 5 mm wide.	About 12 mm long and 4 mm wide.
Female cones	Terminal on short ultimate branchlets, ovoid-oblong, about 10 mm long.	Terminal on short ultimate branchlets, ovoid-oblong, about 6 mm long.	Terminal on short ultimate branchlets, ovoid-oblong, about 10 mm long.
Seeds	About 3 mm long, 1–3 seeds are set inside the cone, coated by a fleshy epimatium.	About 3.5 mm long, 1–2 seeds are set inside the cone, coated by a leathery epimatium.	About 4 mm long, ≤5 seeds are set inside the cone, coated by a leathery epimatium.
Habitat	At dry serpentine soils, varying from layers of great thickness to all types of transition to bare, russet coloured and ultra-alkaline rock.	Same habitats as <i>D. guillauminii</i> at merely 3 sites. Often abrupt transition from narrow gallery forest to higher situated and dry sites with serpentine soil.	At only 9 small and narrow habitats in the form of gallery forests along waters: Rivière des Lacs, Lac en Huit, Lac Intermédiaire and Grand Lac, growing inside/close the water.
Altitude	From sea level up to 1000 m, only at the south-eastern part of the Grande Terre.	Same altitude as <i>D. guillauminii</i> .	From about 150 up to 275 m altitude.

Samen sind ca. 3.5 mm lang. *D. × suprinii* wächst auf dem gleichem Standort wie *D. guillauminii* im schmalen Galeriewald in unmittelbarer Nähe des Wassers auf Serpentinböden,

Höhenlage des Standortes 150–275 m über NN.

Holotypus: B (Berlin, Deutschland), Isotypus: BOCH (Bochum, Deutschland).



Map 1

Distribution of *Dacrydium × suprinii* in New Caledonia (region in detail s. Map 2)

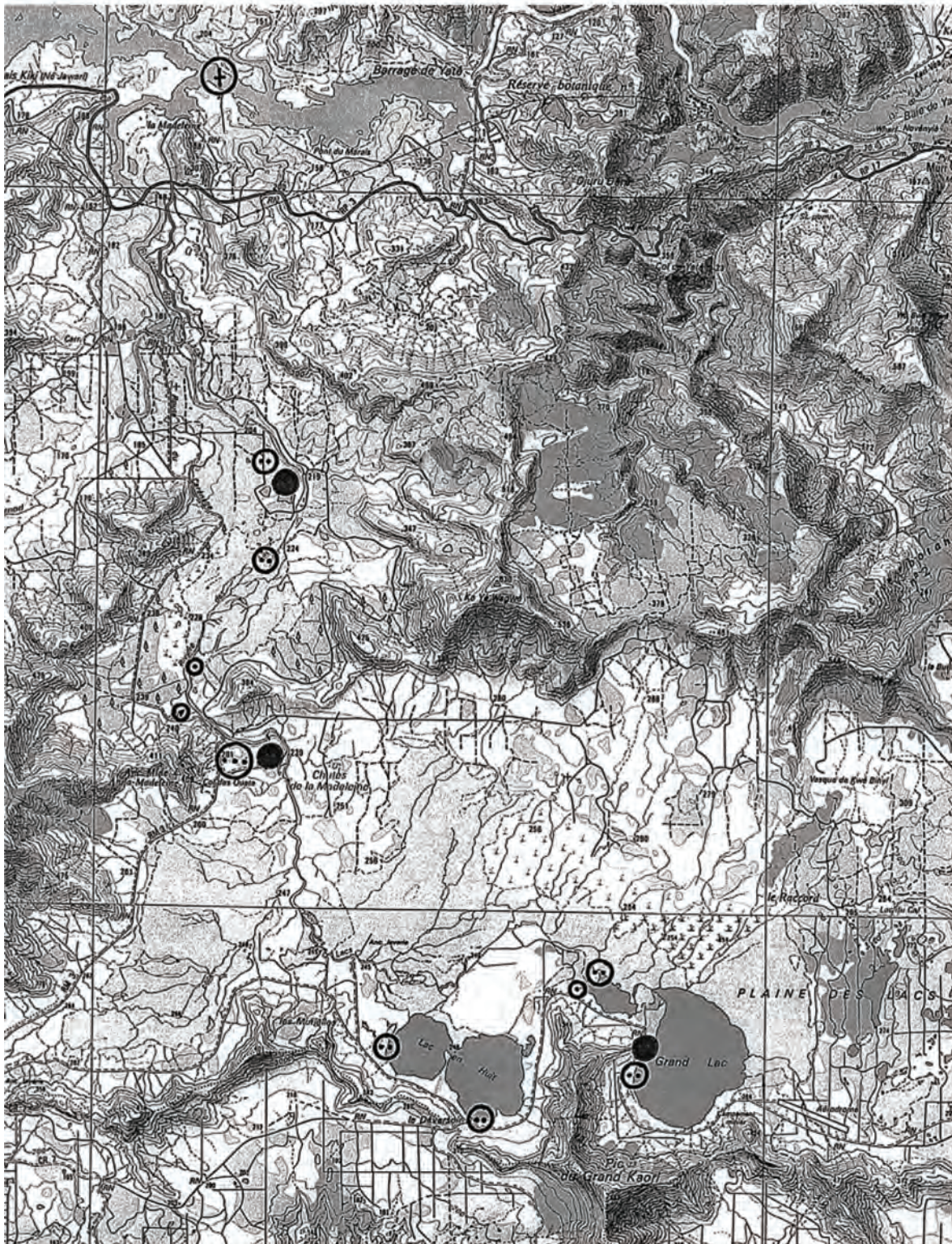
Typus-Exemplar:

Type locality: SE of the Grande Terre, Rivière des Lacs, Chutes de la Madeleine, appr. 100 m downstream, discovered in 1994. Holotyp: H. Nimsch, Freiburg, N° 5122, 29.12.2005, B! Isotype BOCH! Additional Material N°: 5121 Grand Lac and 5123 Rivière des Lacs: 29.12.2005. Internat. Code of Herbars: BOCH!

Discussion

After LAUBENFELS (1969) and QUINN (1982) only *Dacrydium araucarioides* BRONGN. et GRIS. and *D. guillauminii* J.BUCHHOLZ occur in the area studied. The located new taxon (*Dacrydium × suprinii* NIMSCH) shows conspicuous differences to both. For the status of a species, too many vegetative and generative characters are intermediate, for example the length of the needle leaves of both juvenile and adult plants, the seed length and the preferred soil conditions (Table 1). Characters like “non stem-clasping needle leaf basis” and “configuration of the female cones” represent the proximity to *D. guillauminii*. The distribution of *Dacrydium × suprinii* is close to the distribution of *Dacrydium guillauminii* (Map 1, 2). The differences in macroscopic characters like the

size of organs may be also due to intraspecific variability. However *Dacrydium × suprinii* and *D. guillauminii* grow under the same conditions mostly in a distance of only one metre. Intraspecific variability should be expected to be continuous and as the variability in these sites is clearly discontinuous, it is assumed that these is a hybrid with *Dacrydium guillauminii* as the mother species. This is due to the fact that only the latter species occurs together with the intermediate in the same localities. Pollen is however more likely transported longer distances in this wind pollinated group than the rather heavy seeds. The hybrid origin of the newly described taxon is supported by a series of micromorphological and anatomical characters. The stomata (Fig. 1) of *Dacrydium guillauminii* are distributed in two to three rows on each side of the abaxial (Fig. 3C) and adaxial surface. The abaxial surface of *Dacrydium araucarioides* (Fig. 3A) is densely covered with stomata while the adaxial surface shows only on the bases of the needle leaves numerous stomata. *Dacrydium × suprinii* presents characters of both taxa. The abaxial surface (Fig. 3B) is equal to that of *D. guillauminii* and the adaxial surface equal to *D. araucarioides* but the stomata density is not so high. The hypodermis varies in all three taxa. In *Dacry-*



Map 2

Distribution of *Dacrydium guillauminii* and *Dacrydium* × *suprinii* in New Caledonia (after Bernard Suprin):
D. guillauminii: ○ — single location; ⊖ — very small location; ⊗ — small location; ⊕ — extinct
D. x suprinii: ● very small location

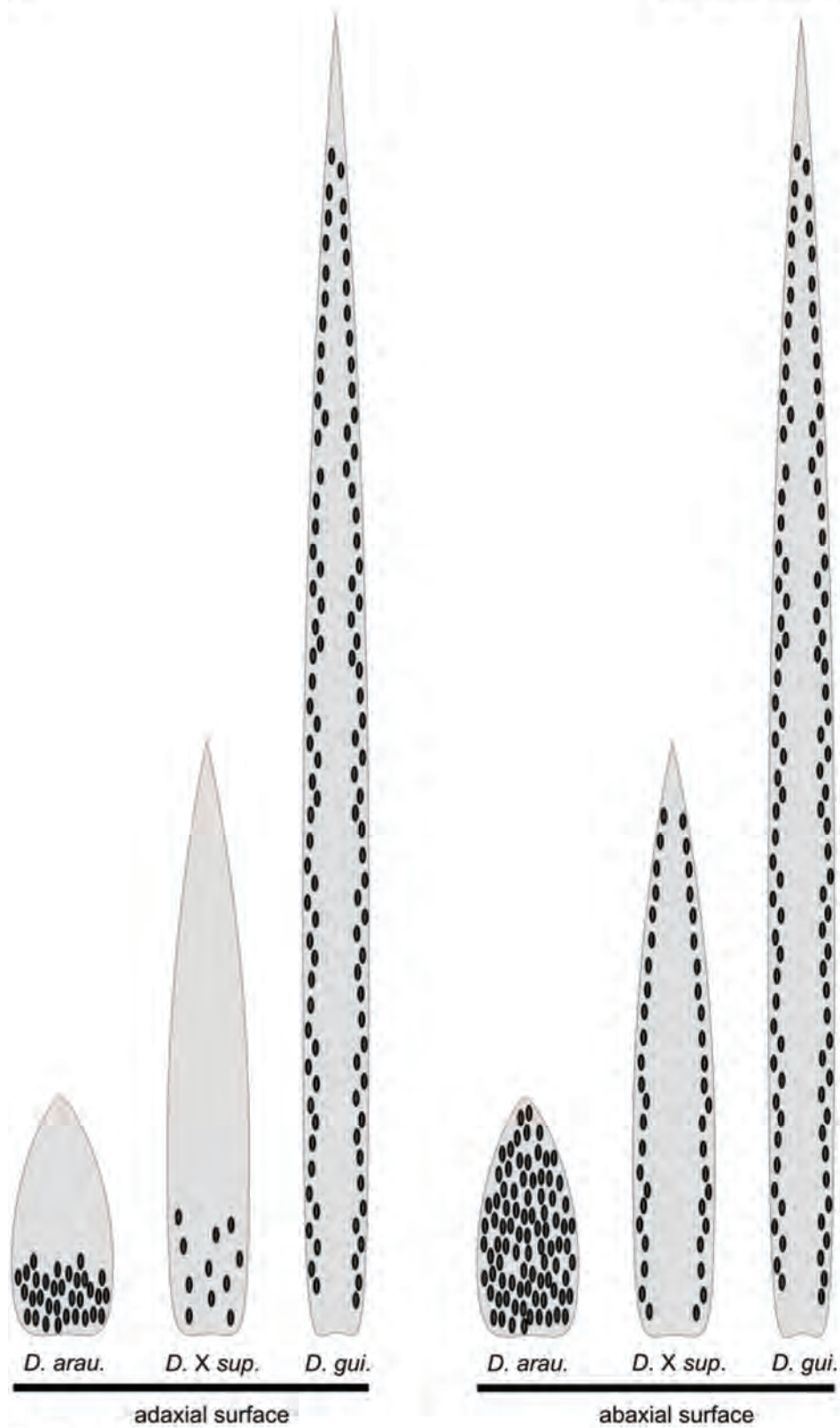


Fig. 1
Stomata arrangement of adult needle leaves (form of leaves in realistic ratio)

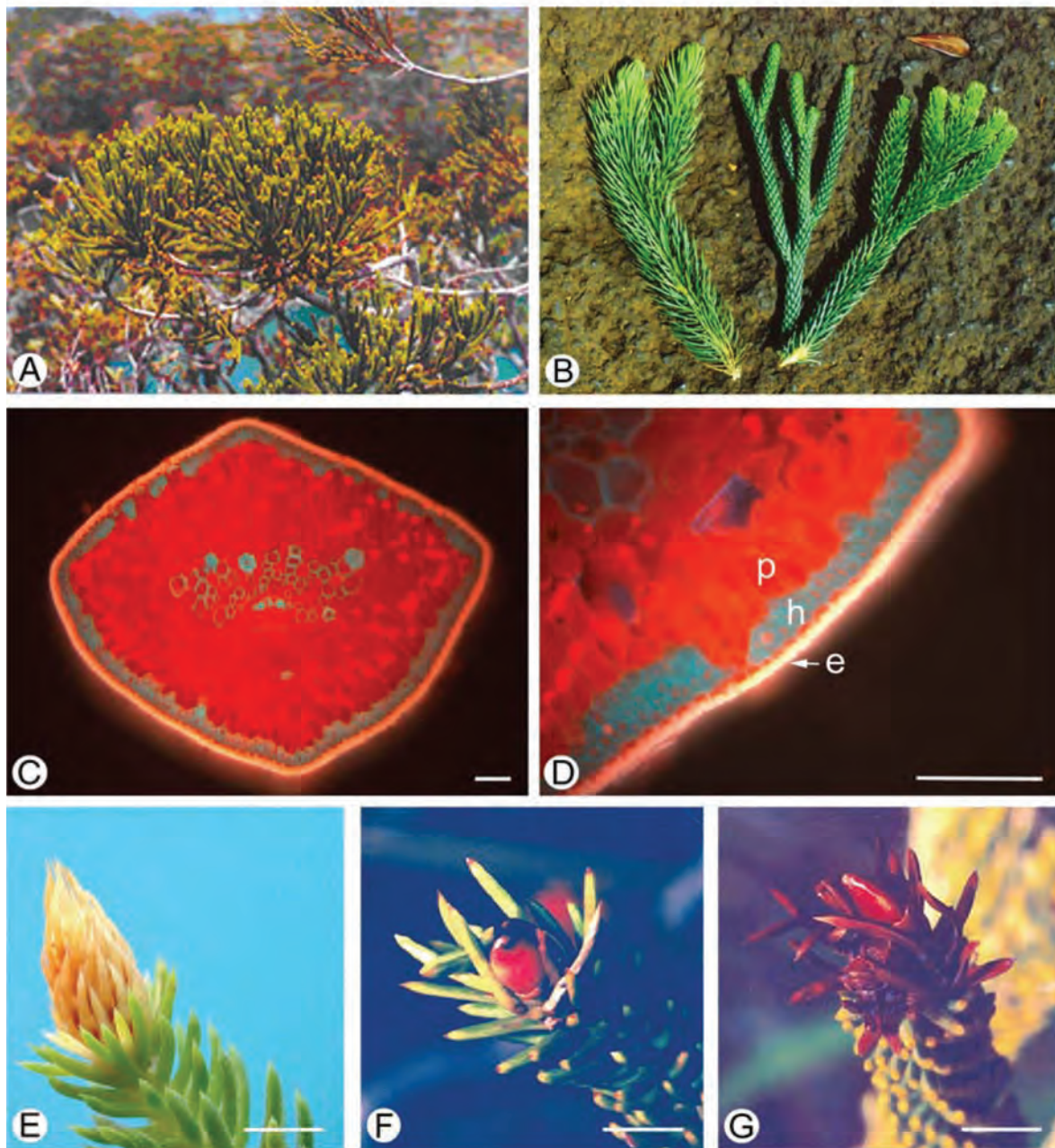


Fig. 2

Images of *Dacrydium* × *suprinii*

A — habitus; B — adult branchlets (left: *Dacrydium guillauminii*, middle: *Dacrydium araucarioides*, right: *Dacrydium* × *suprinii*)

Dacrydium × *suprinii*: C — cross section of adult needle leaf in fluorescent microscopy; D — detail of C (e = epidermis, h = hypodermis, p = palisade parenchyma); E — young male cone before pollination; F — female cone after fertilisation; G — mature female cone. [F, G: © Bernard Suprin; C, D: scale = 100 µm; E–G: scale = 5 mm]

dium araucarioides the hypodermis of the adaxial side (Fig. 3G) consists of numerous (6–12) continuous cell layers while the abaxial side contains only clusters of hypodermal cells

(Fig. 3D) between the stomata. *Dacrydium guillauminii* shows a discontinuous single layer on the adaxial and abaxial side (Fig. 3F, I). *Dacrydium* × *suprinii* represents the intermedi-

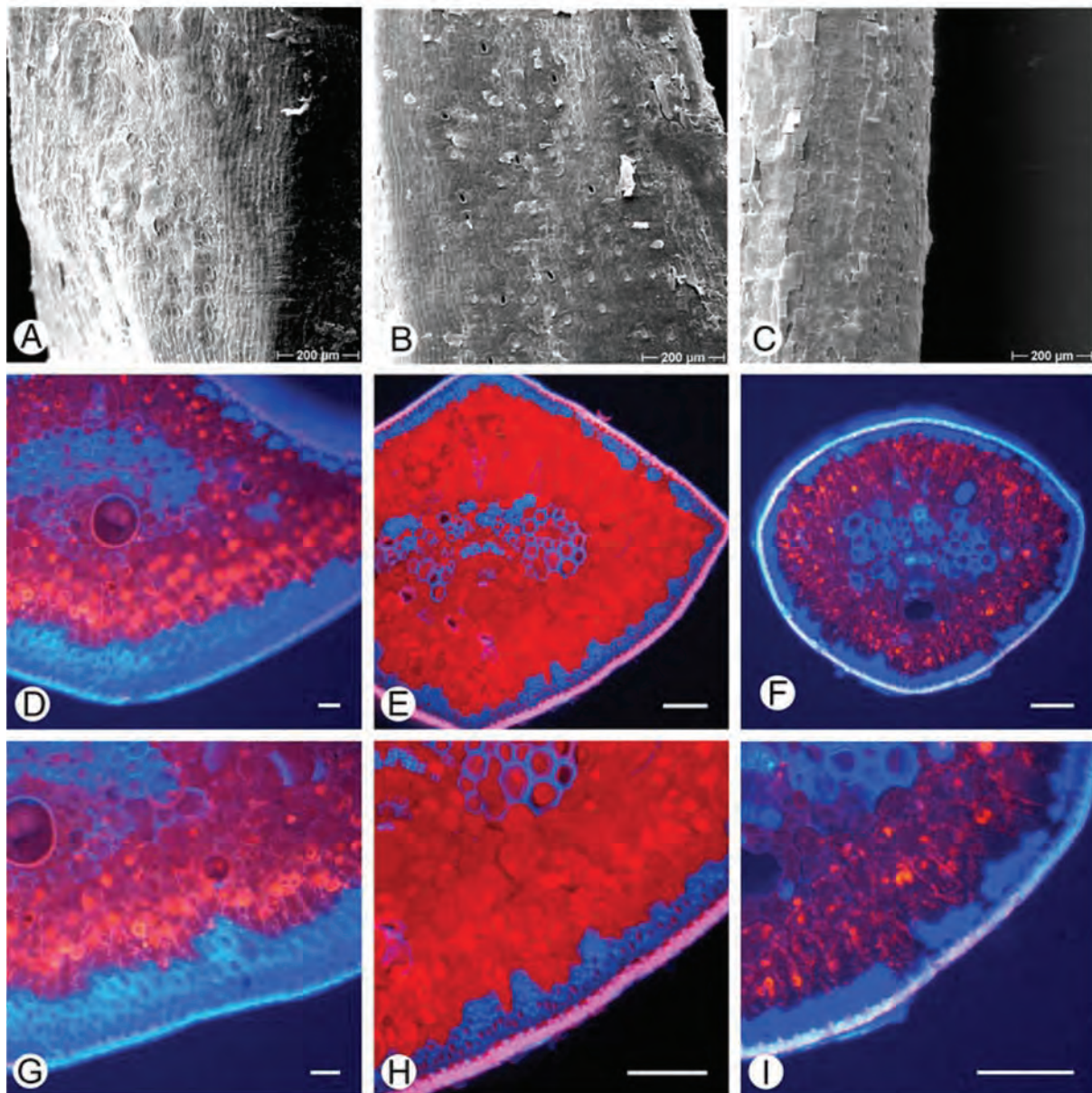


Fig. 3

Comparison of microscopic leaf characters of *Dacrydium araucarioides* (left column), *Dacrydium × suprinii* (middle column) and *Dacrydium guillauminii* (right column)

A–C — SEM images of abaxial side of needle leaves; D–F — vascular bundles and resin channels of adult needle leaves (cross sections in fluorescent microscopy); G–I — details of the hypodermis [E, H: ethanol 70 % as medium; D, F, G, I: oil as medium; D–I: scale = 100 μm]

ate state, the hypodermis is multi-layered, but discontinuous (Fig. 2C, D). Cone like protrusions of the hypodermal tissue, on the adaxial side (Fig. 3H) are often interrupted by stomata and hypostomatal chambers (Fig. 3E) indicating the hybrid. The cross sections of the needle leaves (Fig. 3D–F) are also support the intermediate position of *Dacrydium × suprinii*.

All these characters indicate the hybrid status of *Dacrydium × suprinii* between the parent taxa *Dacrydium araucarioides* and *Dacrydium guillauminii*. This hypothesis should be proved by molecular analyses. Due to its rare occurrence in the location of Plaine des Lac it should be considered as an endangered species. A recommendation of conservation in

accordance with that of *Dacrydium guillauminii* on the same location with classification degree of protection 1 in accordance to IUNC Red Data Book categories is considered appropriate.

Acknowledgements

We wish to thank Bernard Suprin, Noumea, New Caledonia for his kind support in collecting material for the investigations. We also thank Nicole Hille, Markus Deckers and Julia Obermann for the informed advise, Sabine Adler (all Bochum) for linguistic support and Christel Knopf (Dortmund) for cultivation of the plant specimens.

References

- BRONGNIART, A. & GRISEBACH, A. 1866: untitled. – Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 5, 6: 244.
- BUCHHOLZ, J. 1949: Additions to the coniferous flora of New Caledonia. – Bull. Mus. Hist. Nat., sér. 2, 21: 282.
- BUCHHOLZ, J. T. & GRAY, N. E. 1948: A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivisions with special reference to leaf anatomy. – J. Arnold Arbor. 29: 46–63; *ibid.* 64–76; *ibid.* 123–151 (continuation in GRAY, N. E. & BUCHHOLZ, J. T. 1948, 1951 and GRAY, N. E. 1953–1962).
- FARJON, A. 2001: Podocarpaceae. – In: A. FARJON, World checklist and bibliography of conifers, 2 ed. – Kew.
- GERSTBERGER, P. & LEINS, P. 1978: Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphia* (Solanaceae). – Ber. Dt. Bot. Ges. 91: 381–387.
- LAUBENFELS, D. J. D. 1969: A revision of the Malesian and Pacific rainforest conifers, I. Podocarpaceae, in part. – J. Arnold Arbor. 50: 274–314.
- LAUBENFELS, D. J. D. 1972: Podocarpaceae. – In: A. AUBRÉVILLE (ed.), Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances, vol. 4 : Gymnospermes. – Paris.
- LAUBENFELS, D. J. D. 1988: Coniferales: 337–453. – In: Flora Malesiana, Series I, vol. 10. – Dordrecht.
- QUINN, C. J. 1982: Taxonomy of *Dacrydium* SOL. ex LAMB. emend. DE LAUB. (Podocarpaceae). – Aust. J. Bot. 30: 311–320.
- WELLS, P. M. & HILL, R. S. 1989: Leaf morphology of the imbricate-leaved Podocarpaceae. – Aust. Syst. Bot. 2: 369–386.

Addresses of the authors:

¹ Patrick Knopf (corresponding author); Prof. Dr. Thomas Stützel, Ruhr-Universität Bochum, Universitätsstraße 150, D-44801 Bochum, Germany;

² Hubertus Nimsch, Haus Nr. 31, D-79283 Bollschweil/St. Ulrich, Germany.

e-mail: Patrick.Knopf@ruhr-uni-bochum.de (corresponding author);

Thomas.Stuetzel@ ruhr-uni-bochum.de

Hubertus.Nimsch@t-online.de

Manuscript received: February 12th, 2007.

7.2 Relationships within Podocarpaceae based on DNA sequence, anatomical, morphological, and biogeographical data

Cladistics

P. Knopf, C. Schulz, D. P. Little, Th. Stützel &

D. Wm. Stevenson

Title

Relationships within Podocarpaceae based on DNA sequence, anatomical, morphological, and biogeographical data

Authors

Patrick Knopf¹, Christian Schulz¹, Damon P. Little², Thomas Stützel¹, Dennis Wm. Stevenson²

¹Biodiversity and Evolution of Plants, Ruhr-University Bochum, Universitätsstraße 150, Bochum 44780, Germany

²Lewis B. and Dorothy Cullman Program for Molecular Systematics, The New York Botanical Garden, 200TH & Southern Blvd, New York 10458-5126, USA

Patrick Knopf (corresponding author)

Abstract

Despite considerable recent progress in understanding intergeneric relationships, a comprehensive analysis of Podocarpaceae at the species level using molecular data, biogeography, anatomy and morphology has not been previously attempted. Here we present sequence analyses of *rbcL*, nrITS1, and *NEEDLY* intron 2 for two thirds (183 accessions of 145 taxa) of all Podocarpaceae species representing all genera except *Parasitaxus*. These analyses include many more species and accessions than previous studies and results in a more resolved phylogeny. The comprehensive anatomical and morphological study ensures that the identification of taxa is correct and also provides clade support. Bayesian and parsimony analyses were used to resolve 20 well-supported monophyletic groups including 11 groups of the formerly poorly resolved subgenera *Podocarpus* and *Foliolatus*. The well resolved topology is supported by anatomical and morphological features and is highly congruent with geographic distribution.

Key words

Phyllocladus, conifers, morphology, leaf anatomy, evolution, *Podocarpus*, Bayesian analysis, parsimony

Introduction

The conifers are comprised of six families—Araucariaceae, Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae, and Taxaceae (Quinn *et al.*, 2002; Ran and Wang, 2010). Extensive investigations of species level phylogeny have been conducted in Cupressaceae (e.g. Page, 1990c; Gadek *et al.*, 2000; Little, 2006; Schulz and Stützel, 2007) and Pinaceae (e.g. Wang *et al.*, 2000), but the species level phylogeny of Podocarpaceae is still poorly known.

Podocarpaceae is the second largest family within the conifers. The family consists of 19 genera, 194 species, and 9 varieties (Farjon, 2001). The species are predominantly distributed in tropical and subtropical mountain habitats ranging from central to South America, Africa (including Madagascar), Indochina through Malesia to Australia and Oceania. The family, including *Phyllocladus*, is monophyletic within extant conifers (Conran *et al.*, 2000). Originally, all Podocarpaceae were classified in two genera: *Podocarpus* (with needle or broad leaves and conspicuous receptacles) and *Dacrydium* (mostly with scale leaves and inconspicuous or absent receptacles) based on leaf type and testa structure (Endlicher, 1847; Table 1). The results from detailed investigation (Page, 1988; 1990a; b) of embryogenesis and cytology (Quinn, 1986); biochemistry (Quinn and Gadek, 1981); anatomy (Buchholz and Gray, 1948; Gray and Buchholz, 1951; Gray, 1955; 1956; 1958; Gaussen, 1974); and morphology (Tomlinson, 1989) have been used to define additional genera (Table 1).

Phylogenetic investigations have greatly increased our understanding of relationships within and among Podocarpaceae. Early cladistic analyses included only a small number of species (Chaw *et al.*, 1995; Kelch, 1997; 1998; Hart, 1987), but recent analyses have substantially increased sampling. Most recently, Conran *et al.* (2000) tested intergeneric relationships using *rbcL* sequences. Unfortunately, the intrageneric phylogenetic hypothesis derived from these sequences conflict with both morphological features and geographical distribution—there were many weakly supported groups and groups of uncertain position (e.g. the species within subgenera *Podocarpus* and *Foliolatus*).

We intend to (1) construct a resolved topology at the species level using three markers (*rbcL*, nrITS1, and *NEEDLY* intron 2) and two analysis techniques (parsimony, and Bayesian inference); (2) to detect anatomical and morphological (syn-)apomorphies that support the monophyletic groups; and (3) to test correlation between the monophyletic groups and their geographical distribution.

Table 1: Historical and present taxonomy of Podocarpaceae including *Phyllocladus*. - = group not investigated by the author.

Endlicher 1847	Pilger 1926	Florin 1931	Buchholz & Gray 1948, Gray & Buchholz 1951, Gray 1953-58	de Laubentfels 1969	de Laubentfels 1988	Quinn 1982	Page 1989	Molloy 1995	Farjon 2001	present study
Podocarpus, section <i>Eupodocarpus</i>	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Eupodocarpus</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Eupodocarpus</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Eupodocarpus</i>	Podocarpus L. Hér. ex Pers.	Podocarpus L. Hér. ex Pers.	-	-	-	Podocarpus L. Hér. ex Pers.	Podocarpus L. Hér. ex Pers.
Podocarpus, section <i>Stachycarpus</i>	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Stachycarpus</i> , section B	-	Podocarpus, subgenus <i>Stachycarpus</i> , section <i>Afrocarpus</i>	Decussocarpus de Laub.	-	-	Afrocarpus (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page [1989]	-	Afrocarpus (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page	Afrocarpus (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page
Podocarpus, section <i>Nageia</i>	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Nageia</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Nageia</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Nageia</i>	Decussocarpus de Laub.	Nageia, section <i>Nageia</i>	-	Nageia Gaertn.	-	Nageia Gaertn.	Nageia Gaertn.
-	-	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Polydopsis</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Polydopsis</i>	Decussocarpus de Laub.	Nageia, section <i>Polydopsis</i>	-	Retrophylum C. N. Page [1989]	-	Retrophylum C. N. Page	Retrophylum C. N. Page
Podocarpus, section <i>Dacrydium</i>	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Dacrydium</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Dacrydium</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Dacrydium</i>	Dacrydium (Endl.) de Laub. [1969]	Dacrydium (Endl.) de Laub.	-	-	-	Dacrydium (Endl.) de Laub.	Dacrydium (Endl.) de Laub.
-	subfamily Podocarpoideae, Saxegothaea	subfamily Podocarpoideae, Saxegothaea	subfamily Podocarpoideae, Saxegothaea	Saxegothaea Lindl.	-	-	-	-	Saxegothaea Lindl.	Saxegothaea Lindl.
Microcachys Hook. f.	subfamily Podocarpoideae, Pterosphaera	subfamily Podocarpoideae, Microcachys	subfamily Podocarpoideae, Microcachys	Microcachys Hook. f.	-	-	-	-	Microcachys Hook. f.	Microcachys Hook. f.
-	subfamily Podocarpoideae, Pterosphaera	-	subfamily Podocarpoideae, Pterosphaera	Microstrobilus J. Garden & L. A. S. Johnson	-	-	-	-	Microstrobilus J. Garden & L. A. S. Johnson	Pterosphaera W. Archer
-	subfamily Podocarpoideae, Acropyte	subfamily Podocarpoideae, Acropyte	subfamily Podocarpoideae, Acropyte	Acropyte Pilg.	-	-	-	-	Acropyte Pilg.	Acropyte Pilg.
-	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i>	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group A	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group A	Falcatifolium de Laub. [1969]	Falcatifolium de Laub.	-	-	-	Falcatifolium de Laub.	Falcatifolium de Laub.
<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i>	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group B	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group B	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	-	-	-	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst
-	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i>	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	-	-	-	-	<i>Halocarpus</i> Quinn	<i>Halocarpus</i> Quinn
-	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i>	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	-	-	-	-	<i>Lepidothamnium</i> Phil.	<i>Lepidothamnium</i> Phil.
-	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i>	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	-	-	-	-	<i>Lagarostrobos</i> Quinn	<i>Lagarostrobos</i> Quinn
<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i>	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	subfamily Podocarpoideae, <i>Dacrydium</i> group C	<i>Dacrydium</i> Sol. ex G. Forst	-	-	-	-	<i>Menceo</i> Molloy	<i>Menceo</i> Molloy
Podocarpus, section <i>Stachycarpus</i>	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Stachycarpus</i> , section A	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Stachycarpus</i>	Podocarpus, subgenus <i>Stachycarpus</i> , section <i>Stachycarpus</i>	<i>Prumnopitys</i> Phil.	-	-	-	-	<i>Prumnopitys</i> Phil.	<i>Prumnopitys</i> Phil.
-	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Stachycarpus</i> , section A	-	Podocarpus, subgenus <i>Stachycarpus</i> , section <i>Sundacarpus</i>	<i>Prumnopitys</i> Phil.	<i>Prumnopitys</i> , section <i>Sundacarpus</i>	-	<i>Sundacarpus</i> (Blume) C. N. Page [1989]	-	<i>Sundacarpus</i> (Blume) C. N. Page	<i>Prumnopitys</i> Phil.
-	subfamily Podocarpoideae, Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Microcarpus</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Microcarpus</i>	Podocarpus, subgenus <i>Protodocarpus</i> , section <i>Microcarpus</i>	Podocarpus, section <i>Microcarpus</i>	-	-	-	-	<i>Parastaxus</i> de Laub.	-
Taxaceae, <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.	Podocarpaceae, subfamily Phyllocladoideae, <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.	Podocarpaceae, subfamily Phyllocladoideae, <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.	Podocarpaceae, subfamily Phyllocladoideae, <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.	Podocarpaceae, <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.	Podocarpaceae, <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.	-	-	-	Phyllocladaceae <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.	Podocarpaceae <i>Phyllocladus</i> Rich. ex Miq.

Materials & Methods

Taxon sampling

150 taxa (77.3% of the extant Podocarpaceae) represented by 183 accessions were used in the present study. 125 taxa from the Bochum Botanical Garden living collection were used—complemented by 25 taxa from herbarium specimens (Table 2). Taxon names follow Farjon (2001). However, seven taxa of interest, that are considered synonyms in Farjon (2001) were included: *Dacrydium pierrei* Hickel, *Phyllocladus glaucus* hort. ex Carrière, *Podocarpus decipiens* N. E. Gray, *Po. forrestii* Craib and W. W. Sm., *Po. hallii* Kirk, *Po. oleifolius* D. Don var. *costaricensis* J. Buchholz and N. E. Gray., and *Po. philippinensis* Foxw. (Table 2). Both fresh material and herbarium specimens were used for *rbcL* amplification while only fresh material could be used for nrITS1 and *NEEDLY* intron 2 amplification (Table 3). In each analysis five *Agathis* species were used to root the inferred phylogenetic tree because Araucariaceae including *Agathis* Salisb. is the sister group to the Podocarpaceae (Bove *et al.*, 2000; Conran *et al.*, 2000; Chaw *et al.*, 1997).

Table 2: Sources of study sequences. Sources, kind of material, provenance, voucher number, and GenBank information for 150 taxa and 183 accessions. Abbreviations used for provenances: BG = Botanical Garden; **=holotype; the vouchers of Knopf (pak) are deposited at the Bochum Herbarium (BOCH).

Taxon	Material	Provenance (country)	Voucher	rbcL	nrITS1	NEEDLY intron 2
<i>Acmopyle pancheri</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak158	JF969621	—	—
<i>Acmopyle sahniana</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak159	—	—	JF969468
	L	wild collected (Fiji)	Knopf pak160	JF969622	—	—
<i>Afrocarpus dawei</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak161	JF969623	JF969614	JF969485
<i>Afrocarpus falcatus</i>	L	BG Münster	Knopf pak162	JF969624	JF969615	JF969488
<i>Afrocarpus gracilior</i>	L	wild collected (South Africa)	Knopf pak163	JF969625	—	JF969489
	L	Palmengarten Frankfurt	Knopf pak164	—	JF969616	—
<i>Afrocarpus mannii</i>	L	Belgium National BG	Knopf pak165	—	—	JF969487
	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak166	JF969626	JF969613	—
<i>Afrocarpus usambarensis</i>	L	Montgomery Botanical Center	Knopf pak167	—	—	JF969486
	H	National Herbarium Leiden	Ishikawa 8226	JF969627	—	—
<i>Agathis australis</i>	L	wild collected (New Zealand)	Knopf pak295	JN021511	JN021509	JN021506
<i>Agathis macrophylla</i>	L	Montgomery Botanical Center	Knopf pak296	JN021512	JN021510	JN021505
<i>Agathis microstachya</i>	L	Gondwana Nursery	Knopf pak169	JN021515	JN021508	JF969463
<i>Agathis philippinensis</i>	L	wild collected (Philippines)	Knopf pak170	JN021514	JF969567	JN021503
<i>Agathis robusta</i>	L	BG Bochum	Knopf pak297	JN021513	JN021507	JN021504
<i>Dacrycarpus compactus</i>	L	Otway Ridge Arboretum	Knopf pak182	JF969636	—	JF969483
<i>Dacrycarpus cumingii</i>	—	Conran et al. (2000)		13548763	—	—
<i>Dacrycarpus dacrydioides</i>	L	private collection P. Knopf	Knopf pak171	JF969628	—	JF969484
<i>Dacrycarpus expansus</i>	L	Otway Ridge Arboretum	Knopf pak187	JF969641	—	JF969482
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>imbricatus</i>	L	Belgium National BG	Knopf pak172	—	—	JF969479
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>	L	wild collected (Fiji)	Knopf pak173	JF969630	—	JF969478
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>robustus</i>	H	National Herbarium Leiden	Wade 7686	JF969631	—	—
<i>Dacrycarpus kinabaluensis</i>	L	Otway Ridge Arboretum	Knopf pak174	—	—	JF969478
<i>Dacrycarpus kinabaluensis</i>	H	National Herbarium Leiden	Beaman 8305	JF969629	—	—
<i>Dacrycarpus vieillardii</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak175	JF969632	—	JF969481

continue Tab. 2:

Taxon	Material	Provenance (country)	Voucher	rbcL	nrITS1	NEEDLY intron 2
<i>Dacrydium araucarioides</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak176	—	—	JF969471
	—	Conran et al. (2000)		13548835	—	—
<i>Dacrydium balansae</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak177	—	—	JF969473
	L	Gondwana Nursery	Knopf pak178	—	—	JF969475
<i>Dacrydium beccarii</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak179	JF969633	—	JF969469
<i>Dacrydium cupressinum</i>	L	wild collected (New Zealand)	Knopf pak180	JF969634	—	—
	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak181	—	—	JF969470
<i>Dacrydium elatum</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak183	JF969635	—	—
<i>Dacrydium gibbsiae</i>	H	Steere Herbarium New York	de Laub. P629	JF969637	—	—
<i>Dacrydium guillauminii</i>	L	wild collected (New Caledonia)	Knopf pak184	JF969638	—	JF969474
	L	Atlanta BG	Knopf pak185	JF969639	—	—
<i>Dacrydium nausoriense</i>	H	National Herbarium Leiden	de Laub. P512	JF969640	—	—
<i>Dacrydium pierrei</i>	—	Conran et al. (2000)		38532334	—	—
<i>Dacrydium × suprinii</i>	L	BG Darmstadt	Knopf pak188	JF969642	—	JF969472
<i>Falcatifolium falciforme</i> var. <i>falciforme</i>	H	National Herbarium Leiden	Whitmore 12266	JF969643	—	—
<i>Falcatifolium papuanum</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak189	JF969644	—	JF969476
<i>Falcatifolium taxioides</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak190	JF969645	—	JF969477
<i>Halocarpus bidwillii</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak191	—	—	JF969555
<i>Halocarpus biformis</i>	H	National Herbarium Leiden	Gardner 1515	JF969646	—	—
<i>Halocarpus kirkii</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak192	JF969647	—	JF969556
<i>Lagarostrobos franklinii</i>	L	BG Bochum	Knopf pak193	—	—	JF969464
	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak194	JF969648	—	—
<i>Lepidothamnus fonkii</i>	—	Conran et al. (2000)		13548855	—	—
<i>Lepidothamnus intermedius</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak186	—	—	JF969557
	H	National Herbarium Leiden	Gardner 1568	JF969649	—	—
<i>Lepidothamnus laxifolius</i>	H	National Herbarium Leiden	van Lauten 1572	JF969650	—	—
<i>Manoa colensoi</i>	L	wild collected (New Zealand)	Knopf pak195	JF969651	—	JF969554
<i>Microcachrys tetragona</i>	L	BG Bochum	Knopf pak196	JF969653	—	JF969467
	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak197	—	JF969568	—
<i>Nageia fleuryi</i>	L	BG of the Smith College	Knopf pak199	JF969654	JF969617	JF969491
<i>Nageia formosensis</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak200	JF969655	—	JF969492
<i>Nageia motleyi</i>	H	National Herbarium Leiden	Boesch P. Station bb17229	JF969656	—	—
<i>Nageia cf. motleyi</i>	L	wild collected (Vietnam)	NT Heip 5891	JF969658	—	—
<i>Nageia nankoensis</i>	—	Conran et al. (2000)		13548869	—	—
<i>Nageia nagi</i>	L	New York BG	Knopf pak200	JF969657	—	JF969493
	L	wild collected (Japan)	Knopf pak201	—	JF969618	—
<i>Nageia wallichiana</i>	L	wild collected (Philippines)	Knopf pak202	JF969659	—	JF969490
	L	wild collected (Philippines)	Knopf pak203	—	JF969619	—
<i>Pherosphaera niphophilus</i>	—	Conran et al. (2000)		13548865	—	—
<i>Pherosphaera fitzgeraldii</i>	L	BG Düsseldorf	Knopf pak198	JF969652	—	JF969466
<i>Phyllocladus asplenifolius</i>	L	BG Düsseldorf	Knopf pak204	JF969661	—	JF969559
<i>Phyllocladus glaucus</i>	—	Conran et al. (2000)		13548875	—	—
<i>Phyllocladus hypophyllum</i>	—	Conran et al. (2000)		38488965	—	—
<i>Phyllocladus toatoa</i>	—	Conran et al. (2000)		38488963	—	—
<i>Phyllocladus trichom. var. alpinus</i>	L	BG Düsseldorf	Knopf pak205	JF969660	—	JF969558
<i>Phyllocladus trichomanoides</i>	L	BG Bochum	Knopf pak206	—	—	JF969560
<i>Phyllocladus trichomanoides</i>	—	Conran et al. (2000)		38488967	—	—
<i>Podocarpus acutifolius</i>	L	BG Düsseldorf	Knopf pak207	JF969663	JF969571	JF969531
<i>Podocarpus affinis</i>	L	wild collected (Fiji)	Knopf pak208	JF969664	—	JF9695211
<i>Podocarpus alpinus</i>	L	cultivar'	Knopf pak209	JF969665	JF969576	JF969534
	L	BG Bonn	Knopf pak210	—	—	JF969535
<i>Podocarpus angustifolius</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak211	JF969666	JF969570	JF969497
<i>Podocarpus annamiensis</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak212	JF969662	JF969590	JF969518
<i>Podocarpus archboldii</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak213	JF969667	JF969607	JF969527
<i>Podocarpus assamica</i>	L	BG of the Smith College	Knopf pak214	JF969668	—	JF969509
<i>Podocarpus barretoi</i>	H	Steere Herbarium New York	Erwin & Gear 12432	JF969669	—	—
<i>Podocarpus bracteatus</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak215	JF969671	—	JF969522
<i>Podocarpus brasiliensis</i>	H	Steere Herbarium New York	Anderson 6493	JF969672	—	—
<i>Podocarpus brassii</i> var. <i>brassii</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak216	JF969670	—	JF969525
	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak217	—	JF969606	JF969526
<i>Podocarpus capuronini</i>	H	de Laubenfels private collection	Capuron 11566**	JF969677	—	—
<i>Podocarpus celatus</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak218	JF969673	JF969582	JF969549
<i>Podocarpus chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	L	BG of the Smith College	Knopf pak219	JF969675	JF969593	JF969516
<i>Podocarpus chingianus</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak220	JF969674	JF969592	JF969520
<i>Podocarpus coriaceus</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak221	JF969676	—	JF969551
	L	BG of the Smith College	Knopf pak222	—	JF969584	—
<i>Podocarpus costalis</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak223	JF969679	JF969594	JF969515
<i>Podocarpus crassigemmis</i>	H	National Herbarium Leiden	de Laub. P743**	JF969678	—	—
<i>Podocarpus cunninghamii</i>	L	private collection P. Knopf	Knopf pak224	JF969680	JF969573	JF969530

continue Tab. 2:

Taxon	Material	Provenance (country)	Voucher	rhcL	nrTS1	NEDLY intron 2
<i>Podocarpus decumbens</i>	H	National Herbarium Leiden	McKee 9570	JF969681	—	—
<i>Podocarpus deflexus</i>	H	National Herbarium Leiden	Wilde 13778	JF969683	—	—
<i>Podocarpus degeneri</i>	L	wild collected (Fiji)	Knopf pak225	JF969682	—	JF969523
	H	Steere Herbarium New York	Smith 5665	JF969684	—	—
<i>Podocarpus dispermus</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak226	JF969685	JF969597	JF969499
	H	National Herbarium Leiden	Smith & Pebley 10408	JF969686	—	—
<i>Podocarpus drouynianus</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak227	JF969687	JF969602	—
<i>Podocarpus elatus</i>	L	BG Bochum	Knopf pak228	JF969688	—	—
<i>Podocarpus elongatus</i>	L	wild collected (South Africa)	Knopf pak229	JF969689	JF969598	JF969540
<i>Podocarpus fasciculus</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak230	JF969690	JF969589	JF969513
<i>Podocarpus forrestii</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak231	JF969691	—	JF 969519
<i>Podocarpus gibbsiae</i>	H	National Herbarium Leiden	Chew & Corner 4369	JF969692	—	—
<i>Podocarpus glaucus</i>	H	National Herbarium Leiden	Kereng Lae77513	JF969693	—	—
<i>Podocarpus grayae</i>	L	Montgomery Botanical Center	Knopf pak232	JF969695	—	—
<i>Podocarpus gnidioides</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak233	JF969694	—	JF969532
<i>Podocarpus guatemalensis</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak234	JF969696	—	JF969552
	L	wild collected (Mexico)	DWS12-2007	—	JF969587	—
<i>Podocarpus hallii</i>	L	private collection P. Knopf	Knopf pak235	—	JF969572	JF969529
	H	National Herbarium Leiden	Bucke 22	JF969697	—	—
<i>Podocarpus henkelii</i>	L	BG Bochum	Knopf pak236	JF969698	—	JF969539
	L	BG of the Smith College	Knopf pak249	—	JF969600	—
<i>Podocarpus insularis</i>	H	Steere Herbarium New York	Askin 13158	JF969699	—	—
<i>Podocarpus lambertii</i>	L	wild collected (Brazil)	Knopf pak237	JF969700	JF969579	JF969544
	L	wild collected (Brazil)	Knopf pak238	—	JF969580	—
<i>Podocarpus latifolius</i>	L	BG Bonn	Knopf pak239	JF969703	—	JF969538
	L	Belgium National BG	Knopf pak240	—	JF969601	—
<i>Podocarpus lawrencii</i>	L	private collection P. Knopf	Knopf pak241	—	JF969577	JF969533
<i>Podocarpus ledermannii</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak242	JF969701	JF969605	JF969511
<i>Podocarpus longifoliolatus</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak243	JF969702	—	JF969510
<i>Podocarpus lucienii</i>	L	wild collected (NC)	Knopf pak244	JF969704	—	—
	L	Atlanta BG	Knopf pak245	—	—	JF969503
<i>P. macrophyllus</i> var. <i>macrophyllus</i>	L	private collection P. Knopf	Knopf pak246	JF969705	—	J969512
	L	Palmengarten Frankfurt	Knopf pak247	—	JF969595	—
<i>P. madagascariensis</i> var. <i>madag.</i>	H	Steere Herbarium New York	Zarucchi 7544	JF969706	—	—
<i>Podocarpus magnifolius</i>	H	National Herbarium Leiden	Sullivan 501	JF969707	—	—
<i>Podocarpus matudae</i>	L	New York BG	Knopf pak248	JF969709	JF969588	JF969547
<i>Podocarpus milanjanus</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak250	JF969708	JF969599	JF969537
<i>Podocarpus nakaii</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak251	JF969710	JF969591	JF969514
<i>Podocarpus nerifolius</i>	L	wild collected (Philippines)	Knopf pak252	JF969711	—	—
	L	Palmengarten Frankfurt	Knopf pak253	JF969712	—	JF969506
<i>Podocarpus nivalis</i>	L	BG Marburg	Knopf pak254	—	—	JF969536
	L	Arboretum Ellertrop	Knopf pak255	JF969752	JF969574	—
<i>Podocarpus novae-caledoniae</i>	L	wild collected (New Caledonia)	Knopf pak256	JF969713	—	JF969501
	L	BG of the Smith College	Knopf pak257	—	JF969603	—
<i>Podocarpus nubigenus</i>	L	wild collected (Chile)	Knopf pak258	JF969714	—	JF969541
<i>Podocarpus oleifolius</i>	L	wild collected (Columbia)	Knopf pak259	JF969716	JF969583	JF969546
<i>Podocarpus oleifolius</i> var. <i>costaricensis</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak260	JF969715	JF969585	JF969553
<i>Podocarpus pallidus</i>	H	Steere Herbarium New York	Yunker 16-099**	JF969720	—	—
<i>Podocarpus parlatorei</i>	L	Palmengarten Frankfurt	Knopf pak261	JF969717	JF969578	JF969542
<i>Podocarpus philippinensis</i>	H	Steere Herbarium New York	Foxworthy 5174**	JF969718	—	—
<i>Podocarpus pilgeri</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak262	JF969719	JF969596	JF969517
<i>Podocarpus polyspermus</i>	—	Conran et al. (2000)		13548821	—	—
<i>Podocarpus polystachyus</i>	L	BG Bayreuth	Knopf pak263	JF969721	—	—
<i>Podocarpus pseudobracteatus</i>	H	Steere Herbarium New York	Brass 13381	JF969722	—	—
<i>Podocarpus purdieanus</i>	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak264	JF969723	—	JF969550
<i>Podocarpus ramosii</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak265	JF969726	JF969609	—
<i>Podocarpus rubens</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak266	JF969724	—	—
	L	Royal BG Edinburgh	Knopf pak267	JF969725	JF969608	JF969524
<i>Podocarpus rumphii</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak268	JF969727	JF969610	—
<i>Podocarpus rusbyi</i>	H	National Herbarium Leiden	Medea 1963	JF969728	—	—
<i>Podocarpus salignus</i>	L	wild collected (Chile)	Knopf pak269	JF969729	JF969569	JF969498
<i>Podocarpus sellowii</i>	L	wild collected (Brazil)	Knopf pak270	JF969730	JF969586	JF969545
<i>Podocarpus smithii</i>	L	BG of the Smith College	Knopf pak271	JF969732	—	—
<i>Podocarpus spec. 2005 023B (unnamed)</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak272	—	—	JF969505
<i>Podocarpus spinulosus</i>	L	BG of the Smith College	Knopf pak273	JF969733	—	JF969504
<i>Podocarpus sprucei</i>	L	wild collected (Ecuador)	Knopf pak274	JF969734	—	JF969543
<i>Podocarpus subtropicalis</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak275	JF969735	—	JF969508
<i>Podocarpus sylvestris</i>	L	wild collected (New Caledonia)	Knopf pak276	JF969736	—	—
	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak277	—	—	JF969502
<i>Podocarpus sylvestris</i> var. <i>insularis</i>	L	wild collected (New Caledonia)	Knopf pak278	JF969731	JF969604	JF969500

continue Tab. 2:

Taxon	Material	Provenance (country)	Voucher	rbcL	nrITS1	NEEDLY intron 2
<i>Podocarpus thailandensis</i>	L	BG of the Smith College	Knopf pak279	JF969737	—	JF969507
<i>Podocarpus totara</i>	L	BG Münster	Knopf pak280	JF969738	JF969575	JF969528
<i>Podocarpus trinitensis</i>	H	Steere Herbarium New York	Morean Ca-209	JF969739	—	—
<i>Podocarpus urbanii</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak281	JF969740	JF969581	JF969548
<i>Prumnopitys andina</i>	L	Arboretum Günterstal	Knopf pak282	JF969741	—	JF969566
<i>Prumnopitys exigua</i>	H	Steere Herbarium New York	Nee & Junwen 53857	JF969742	—	—
<i>Prumnopitys ferruginea</i>	L	wild collected (New Zealand)	Knopf pak283	JF969743	—	JF969561
<i>Prumnopitys ferruginoides</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak284	JF969744	—	JF969562
<i>Prumnopitys ladei</i>	L	wild collected (Australia)	Knopf pak285	JF969745	—	—
<i>Prumnopitys montana</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak286	JF969746	—	JF969565
<i>Prumnopitys taxifolia</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak287	—	—	JF969564
—	—	Conran et al. (2000)	—	1354887	—	—
<i>Retrophyllum comptonii</i>	L	Atlanta BG	Knopf pak288	JF969747	JF969611	JF969495
<i>Retrophyllum minus</i>	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak289	JF969748	JF969612	JF969496
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	L	wild collected (Columbia)	Knopf pak290	JF969749	—	JF969494
<i>Saxegothaea conspicua</i>	L	BG Münster	Knopf pak291	—	—	JF969465
—	L	Pinetum Blijdenstein	Knopf pak292	JF969750	—	—
<i>Sundacarpus amarus</i>	L	Ottway Ridge Arboretum	Knopf pak293	JF969751	—	—
—	L	Gondwana Nursery	Knopf pak294	—	—	JF969563

Organismal matrix

Careful anatomical examination of leaves from 193 taxa (all Podocarpaceae except *Falcatifolium falciforme* de Laub. var. *usan-apuensis* de Laub. & Silba) represented by 836 accessions was conducted using fluorescence microscopy and SEM (Knopf and Stuetzel, in prep.). Some of the leaf anatomical characters examined were described by Buchholz and Gray (1948); Gray and Buchholz (1951); and Gray (1953–1958), but have never been examined for the entire family. Characters and associated states were verified, modified, or newly collected for the first time. Morphological data were checked against herbarium specimens as well as on numerous field trips to natural populations.

The final matrix consists of the same 108 taxa (the same as those in the *NEEDLY* matrix) and 34, mostly leaf, anatomical characters. The matrix was constructed with the DELTA system (Dallwitz *et al.*, 2000). Characters are non-additive (unordered).

1. HYPODERMIS I. The existence, shape, and composition of this tissue are constant within juvenile and adult leaves of Podocarpaceae (Knopf and Stuetzel, in prep.). Character states are present (0) or absent (1).

2. HYPODERMIS II. If a hypodermis is present it could be differentiated in an interrupted (0) or continuous (1) hypodermis.

3. FLORIN RING. Visible canal-like breaks between the subsidiary cells of the stomata and the epidermal cells were coded as present (0) or absent (1). This character is mainly useful for differentiating genera and subgenera. These ring-like depressions are covered by cuticle and/or epicuticular waxes, but easily distinguished by fluorescence microscopy.

4. BASAL LEAVES OF OVULATE CONES. The presence of two needle-like leaves below the receptacle of the ovulate cone was used by de Laubenfels (1985) to circumscribe *Podocarpus* subgenus *Foliolatus*. These leaves were scored as present (0) or absent (1). The subtending leaves never occur in *Podocarpus* subgenus *Podocarpus* and are not equivalent to the numerous acicular leaves below the ovulate cones of *Dacrycarpus* and *Dacrydium*.

5. RECEPTACLE I. The ovulate cone receptacle is formed by the cone peduncle and sterile bracts. It can be either a conspicuous fleshy structure or inconspicuous to absent. Presence of a receptacle was coded as (0), absence as (1).

6. RECEPTACLE II. Receptacle size varies widely among Podocarpaceae genera. *Acmopyle* has a large plum-like receptacle while the receptacles of most *Dacrydium* species are small and inconspicuous. A large and conspicuous receptacle is defined as being larger than the seed covered by the epimatium (0). A small and inconspicuous receptacle is smaller than the seed including the epimatium (1).

7. RECEPTACLE III. The texture of the receptacle was coded as smooth (0) or warty (1).

8. PHYLLOCLADES. Modified coadunate short-shoot systems were coded as present (0) or absent (1).

9. ORGANIZED ACCESSORY TRANSFUSION TISSUE I. Described by Buchholz and Gray (1948), the accessory transfusion tissue is formed by elongated cells within the mesophyll of the leaf lamina that are orientated perpendicular to the midrib. Presence (0) or absence (1) of elongated cells in the median mesophyll layer was scored.

10. ORGANIZED ACCESSORY TRANSFUSION TISSUE II. The elongated cells within the median mesophyll layer of the leaf lamina can be either thick-walled (0) or thin-walled (1).

11. THICK-WALLED, PITTED MESOPHYLL CELLS. These cells can be present (0) or absent (1).
12. LEAF TYPE. The adult leaves on ultimate segment branchlets were scored as (0) scale leaves, (1) needle leaves, (2) acicular leaves, or (3) broad leaves.
13. LEAF DEVELOPMENT. In early stages of leaf organogenesis the primordia can either bilaterally (0) or bifacially (1) flattened. Bilateral flattened leaves occur in *Acmopyle*, *Dacrycarpus*, *Dacrydium*, and *Falcatifolium*.
14. LEAF VASCULATURE. The multiple leaf vascular bundles (0) of *Nageia* were contrasted with the single veined leaves (1) of all other genera.
15. STOMATA DISTRIBUTION I. Stomata on the adaxial side of the leave were scored as present (0) or absent (1).
16. STOMATA DISTRIBUTION I. Stomata on the abaxial side of the leave were scored as present (0) or absent (1).
17. VASCULAR RESIN CANALS I. Resin canals below the vascular bundles were scored as present (0) or absent (1).
18. VASCULAR RESIN CANALS II. Usually leaves of Podocarpaceae have a single resin canal below the phloem (0). In some taxa, this median resin canal is flanked by two additional vascular resin canals close to the transfusion tissue (1).
19. LATERAL RESIN CANALS. Presence of resin canals near the leaf margin of African *Podocarpus* and South American *Retrophyllum* species were coded as present (0) or absent in all other taxa (1).
20. PHYLLOTAXY. Leaves on plagiotropic shoots can be arranged nearly opposite (0) or spirally (1).

21. SHOOT SYSTEM. The differentiation of long-shoots and short-shoots is usually accompanied by changes in leaf form. This character is highly conspicuous within *Dacrycarpus*, but sometimes difficult to identify in *Dacrydium*. The presence of the long-shoot/short-shoot differentiation (0) was distinguished from the absence of differentiation (1).
22. AUXILIARY SCLERIDS I. Specialized conspicuously shaped mesophyll cells are called auxiliary sclerids. They are found in the lamina of leaves—frequently above and rarely below the accessory transfusion tissue. In the acicular leaves of *Dacrydium* these cells surround the vascular bundle. Presence (0) or absence (1) of auxiliary sclerids scored.
23. AUXILIARY SCLERIDS II. Thick-walled (0) auxiliary sclerids were differentiated from thin-walled (1) auxiliary sclerids of the New Caledonian *Dacrydium* species.
24. VASCULAR SCLERIDS. The fusiform vascular sclerids above and/or below the vascular bundle can be present (0) or absent (2). They are thick-walled and without lumina. They are thought to provide mechanical reinforcement to the vascular bundle.
25. OVULATE CONES I. Some Podocarpaceae, such as *Halocarpus* and *Phyllocladus*, have an aril-like structure which surrounds the seed from the base to the middle. Presence of an aril (0) was distinguished from the absence (2).
26. OVULATE CONES II. In most Podocarpaceae the seeds, except the micropyle, are completely covered by an epimatium. Presence (0) and absence (1) of an epimatium was scored.
27. ORIENTATION OF THE OVULATE CONE. Orientation of the micropyle can be erect (0) or inverted (1).
28. MODE OF NUTRITION. All Podocarpaceae are autotrophic (0) except *Parasitaxus*, the only (hemi-) parasitic gymnosperm (1).
29. NUMBER OF SEEDS PER CONE. Typically single-seeded (0) cones were differentiated from multi-seeded cones (1).

30. BAST FIBRES. Highly sclerified bast fibres (0) within the phloem are reported for the first time. The absence of such fibres was also noted (1).

31. HYPODERMAL FIBRES. Some *Podocarpus* taxa have mostly single, rarely doubled, hypodermal fibres between the stomata rows on the abaxial side (0). The absence of such fibres was also noted (1).

32. CHROMOSOMES. Median to submedian chromosomes are present in all Podocarpaceae. Presence (0) of subterminal to subtelocentric connected chromosomes was distinguished from the absence of such chromosomes (1). Data from Hair and Beuzenberg (1958).

33. COTYLEDONS. A single vascular bundle within the cotyledon (0) was distinguished from two vascular bundles per cotyledon (1).

34. SEED DISPERSAL. Disintegration of ovulate cones upon seed maturity (0) was distinguished from cones that do not disintegrate at maturity (1).

Molecular Techniques

DNA was isolated from 50 mg of silica or air dried tissue (mainly leaves) using the DNeasy Plant Mini kit 96 (Qiagen Inc., Valencia, California) following the supplier's instructions. Air dried material (herbarium specimens) was processed followed a modified procedure: disrupted tissue was incubated in 431 μL of AP1 mixture (400 μL AP1, 1 μL DX reagent, 30 μL of 20 mg/mL proteinase K) for 24h at 42°C with mixing at 50–60 rotations per minute. The Polymerase Chain Reaction (PCR) was used to amplify *rbcL*, nrITS1, and *NEEDLY* intron 2 in a reaction volume of 15 or 20 μL .

For the *rbcL* amplification, each reaction (15 μL) contained 1 \times PCR buffer (20 mM Tris-HCl pH 8.8, 10 mM KCl, 10 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 2 mM MgSO_4 , 1% [v/v] Triton X-100, 5% [w/v] sucrose, 0.025% [w/v] cresol red), 0.2 μM dNTPs, 0.5 $\mu\text{M}/\text{mL}$ of each amplification primer (Table 4), 0.25 units of *Taq* polymerase, 0.025 mg/mL BSA, and 2 μL DNA. The *rbcL* reaction mixture was incubated for 150 sec at 95°C and then cycled 35 times (30 sec at 95°C, 30 sec at 58°C, 30 sec at 72°C). The final elongation was 10 min at 72°C.

A similar procedure was used for nrITS1 amplification, except each reaction (20 μ L) contained 0.5 units of *Taq* polymerase and 0.36 M betain. The nrITS1 reaction was incubated for 150 sec at 95°C and then cycled 35 times (30 sec at 95°C, 30 sec at 60°C, 60 sec at 72°C). The final elongation was 10 min at 72°C. Amplification of *NEEDLY* intron 2 was similar to *rbcL* except each reaction (15 μ L) contained 1.6 μ M/mL of each amplification primer (Table 4) and 2.5 μ L DNA. The *NEEDLY* intron 2 reaction mixture was incubated for 150 sec at 95°C and then cycled 35 times (30 sec at 95°C, 30 sec at 53°C, 120 sec at 72°C). The final elongation was 10 min at 72°C.

PCR products were purified using ExoSAP-IT (USB Inc., Cleveland, Ohio) and sequenced using amplification primers and BigDye v3.1 cycle sequencing chemistry (Applied Biosystems, Foster City, California) at the High-Throughput Genomics Unit, Department of Genome Sciences, University of Washington.

Table 3: Primers used.

Primer name	Primer sequence (5'-3')	Direction	Region	source
aF (NY1151)	ATGTCACCACAAACAGAACTAAAGC	F	<i>rbcL</i>	Kress and Erickson (2007)
aR (NY1152)	TCACAAGCAGCAGCTAGTTCAGGACT	R	<i>rbcL</i>	Fazekas <i>et al.</i> (2008)
F (NDY-F)	GGGAAATTCTTATTAGAAGTCCAAAG	F	<i>NEEDLY</i> intron 2	Little (2004)
R (LFY/NDY-R)	CTGCACCAGWGTRCTTTGCATG	R	<i>NEEDLY</i> intron 2	Little (2004)
ITSA (NY513)	GGAAGGAGAAGTCGTAACAAGG	F	nrITS	Adams <i>et al.</i> (2003)
NY762	TTCGGGCGCAACTTGCGTTC	R	nrITS	Huang unpl.

Data Analysis

SEQUENCE MANIPULATION

The sequences were edited using SEQUENCHER 4.9 (Gene Codes Cooperation). Sequences were aligned using similarity, calculated at the nucleotide level with MUSCLE 3.6 (Edgar, 2004a; b).

Table 4: Number and provenance of taxa.

	<i>rbcL</i>	nrITS1	<i>NEEDLY</i> intron 2	organismal
taxa	149	57	108	108
living material	109	57	108	108
herbarium specimens	28	—	—	—
GenBank sequences	12	—	—	—
indel size	0 nucleotids	465 nucleotids	1968 nucleotids	—
missing data	0%	20.9 %	25.2%	—
A	26,5%	18,3%	28,4%	—
C	22,4%	33,2%	17,6%	—
G	22,6%	33,5%	17,5%	—
T	28,4%	15,0%	36,4%	—

TNT

Data matrices were analyzed with TNT 1.1 for Windows (Goloboff *et al.*, 2008). Sequence indels were treated as informative data using 2xread (Little 2005). Uninformative features were deactivated (“xi”). The system time was used as the random seed (“rs0”). Branches were collapsed if supported ambiguously (“col3”). One thousand random addition sequence replicates holding 20 trees per replicate were conducted (“mult=rep1000hold20rat”). Each replicate was first exhaustively swapped with TBR and then subjected to a 200 iteration ratchet perturbing 10% of the informative characters using a probability of 5 for up-weighting and a probability of 5 for down-weighting (“ho20000; rat: iter200upf5down5”). Other parameters were set to default. Analyses were performed individually for *rbcL*, *NEEDLY* intron 2, nrITS1. The combined analysis included all three markers and the morphological data. Branch support was assessed with 1000 jackknife resamplings. The strict consensus trees derived from each of the 1000 jackknife resamplings were used to calculate support for each clade in the strict consensus tree of the original data using WINCLADA 1.00.08 (Nixon, 2002).

MRBAYES

We used Bayesian inference to estimate phylogenetic relationships. The models for nucleotide substitution used in the analyses were selected for each marker individually by applying the Bayesian Information Criterion as implemented by MODELTEST 3.7 (Posada and Buckley, 2004) in conjunction with PAUP*4.0b10 (Swofford, 2002). Two simultaneous, completely independent analyses starting from different random trees ($N_{\text{runs}}=2$; default) were used. Three heated chains and one “cold” chain were used. Posterior probabilities of trees and parameters in the substitution models were approximated with MCMC and Metropolis coupling using the program MRBAYES 3.1.2 (Ronquist and Hülsebeck, 2003). Search settings used the default parameters. As above, analyses were conducted separately and combined. All chains were run for 10 million generations, with trees sampled every 100 generations from the cold chain. The sampling frequency is every 1000th generation and 25% of the samples were summarized (sumt burnin=1250). The results of the Bayesian inference analyses are presented as a 50% majority rule consensus trees.

Results

The data sets (*rbcL*, nrITS1, *NEEDLY* intron 2) were analysed separately and combined. To root the phylogenetic trees we included five *Agathis* species, as representatives of the sister clade Araucariaceae (Bove *et al.*, 2000; Conran *et al.*, 2000; Chaw *et al.*, 1997). Alignment size; number and size of indels; nucleotide variation; and amount of missing data in each matrix is shown in Table 3.

Bayesian analysis of *rbcL* yielded a well-supported topology ($-\ln L = -3225.22$; Fig. 1). The parsimony analysis of the *rbcL* data set resulted in 980 most parsimonious trees [$L = 453$ (informative characters only); $CI = 0.55$ (informative characters only); $RI = 0.92$; the tree is not shown, but the jackknife values are given below the branches; Fig. 1]. The two trees are similar with only minor topological differences.

The parsimony analysis of *NEEDLY* intron 2 resulted in 265 most parsimonious trees [$L = 603$ (informative characters only); $CI = 0.69$ (informative characters only); $RI = 0.91$; Fig. 2]. The Bayesian analysis, yielded a well-supported topology ($-\ln L = -9202.34$; tree not shown). The two trees are similar with only minor topological differences.

The Bayesian analysis of nrITS1, yielded a well-supported topology ($-\ln L = -5055.61$; the tree is not shown but the jackknife values are shown below the branches; Fig. 3). The parsimony analysis of nrITS1 resulted in 10 most parsimonious trees [$L = 452$ (informative characters only); $CI = 0.77$ (informative characters only); $RI = 0.93$; Fig. 3]. The two trees are similar with minor only topological differences.

The Bayesian analysis of the combined data set including *rbcL*, nrITS1, *NEEDLY* intron 2, and the morphological matrix yielded a well-supported topology ($-\ln L = -18126.02$; Fig. 4). The parsimony analysis of the combined data set resulted in 8223 most parsimonious trees [$L = 1522$ (informative characters only); $CI = 0.68$ (informative characters only); $RI = 0.91$; the tree is not shown, but the jackknife values are given below the branches; Fig. 4]. The two trees are similar with only minor topological differences.

Table 5: Typical morphological and anatomical features of clades within Podocarpaceae. ○* or ×* = plants are usually hypostomatic but rarely single stomata occur basally near the midrip on the adaxial side; 1 = the feature is presented in all species of subgenus *Foliolatus* except *Po. spinulosus* and *Po. drouynianus*; 2 = hypodermis interrupted in areas without stomata; 3 = juvenile leaves of *Dacrydium* are bilaterally flattened. Data from Knopf and Stützel (in prep.) and chromosome numbers after Hair and Beuzenberg (1958).

	continuous (x), interrupted (○), no hypodermis (○)	Fleuri rings	receptacle with two basal needle leaves	fleshy warty (x), fleshy smooth (○), no receptacle (○)	phyllodes	(organized) accessory transfusion tissue	thick-walled fitted mesophyll cells instead of accessory transfusion tissue	bilateral (x), bilaterally flattened leaves (○)	secular leaves	multivulvate leaves	amphistomatic (x); hypostomatic (○); hypostomatic leaves (○)	number of vascular resin canal in leaves1	lateral resin canals in leaves	decussately (x), spirally arranged leaves (○)	long shoots/short-shoot differentiation	auxiliary sclerids	thin-walled auxiliary sclerids	vascular sclerids	epimatium (x); areli (○); neither nor (○)	anacrop ovules (x); atrop ovules (○) at the mature stage	parasitic	multiseeded cones	basal fibres within the phloem	hypodermal fibers between abaxial stomata rows	90°-related vascular bundles in adult leaves	chromosome numbers (2n)
Prumnopityoid clade	○	x/	○	○	○	○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x/	○	○	○	○	○
<i>Manoa</i> + <i>Halocarpus</i>	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	○	○	○	○	○	x/	○	○	○	○	○
<i>Manoa</i> + <i>Lagarostrobos</i>	○	x/	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	○	○	○	○	○	○	x/	○	○	○	○	○
<i>Manoa</i> + <i>Lag.</i> + <i>Sundacarpus</i> + <i>Prumnopitys</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	○	○	○	○	○	x/	○	○	○	○	○
<i>Manoa</i> + <i>Phyllocladus</i> + <i>Lepidothamnus</i> + <i>Lag.</i>	○	x/	○	○	x/	○	○	○	○	○	x/○	0/1	○	○	○	○	○	○	○	○	x/	○	○	○	○	○
<i>Manoa colensoi</i>	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20
<i>Lagarostrobos franklinii</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	30
<i>Halocarpus</i>	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	○	○	○	○	○	○	○	:	x	○	○	○	18/22/2
<i>Phyllocladus</i> + <i>Lepidothamnus</i>	○	x	○	○	x/	○	○	○	○	○	x/○	0/1	○	○	○	x/	○	○	○	○	x	○	○	○	○	4
<i>Phyllocladus</i> + <i>Prumnopitys</i> + <i>Sundacarpus</i>	○	x	○	○	x/	○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x/	○	○	○	○	○
<i>Phyllocladus</i>	○	x	○	○	x	○	○	○	○	○	○	1	○	○	x	x	○	○	○	○	:	○	○	○	○	18
<i>Prumnopitys</i> + <i>Sundacarpus</i>	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	36/38
<i>Sundacarpus amarus</i>	○	x	○	○	x	○	○	○	○	○	○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	38
<i>Prumnopitys</i>	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	36/38
Polynesian <i>Prumnopitys</i> subclade	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	36/38
South American <i>Prumnopitys</i> subclade	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	38
<i>Lagarostrobos</i> + <i>Parasitaxus</i> + <i>Prumnopitys</i>	○	x/	○	○	○	○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
<i>Parasitaxus</i> + <i>Lagarostrobos</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
<i>Parasitaxus ustus</i>	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	36
<i>Lepidothamnus</i>	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	x	0	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	30
New Zealand <i>Lepidothamnus</i> subclade	○	x	○	○	○	○	○	○	○	○	x	0	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	30
<i>Microcachrys</i> + <i>Saxegothaea</i>	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	○	x/	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
<i>Saxegothaea conspicua</i>	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	24
<i>Microstrobis</i> + <i>Microcachrys</i>	x	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	○	x/	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
<i>Microcachrys tetragona</i>	x	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	x	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	30
<i>Microstrobis</i>	x	x	○	○	○	○	○	○	○	○	:	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	26
<i>Acmopyle</i>	:	○	○	○	○	○	x	○	○	○	x	1	○	○	x	x	○	○	○	○	x	○	○	○	○	x
<i>Acmopyle</i> + <i>Dacrydioid</i> + <i>Podocarpoid</i> clade	x/	○	○	○	○	x/○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	x/	x/	x/	x/	x/	x/	x/	○	○	○	○	○
<i>Dacrydioid</i> + <i>Podocarpoid</i> clade	x/	○	○	○	○	x/○	○	○	○	○	x/○	1	○	○	x/	x/	x/	x/	x/	x/	x/	○	○	○	○	○
Dacrydioid clade	x/	x	○	x/○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	○	x	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Dacrycarpus</i>	x/	○	○	x	○	○	x	○	○	○	x	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20
<i>Falcatifolium</i> + <i>Dacrydium</i>	x/	x	○	○	○	○	x	○	○	○	x/	:	1	○	○	x/	x/	x/	x/	x/	○	○	○	○	○	○
<i>Dacrydium</i>	x/	x	○	○	○	○	x	x	○	○	x/○	1	○	○	○	x	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20
New Caledonian <i>Dacrydium</i> subclade	x/	x	○	○	○	○	x	x	○	○	x	1	○	○	○	x	x	x	x	○	○	○	○	○	○	20
Malesian <i>Dacrydium</i> subclade	x/	x	○	○	○	○	x	x	○	○	x/	1	○	○	○	x	x	x	x	○	○	○	○	○	○	20
<i>Falcatifolium</i>	:	x	○	○	○	○	x	○	○	○	○	1	○	○	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20
Podocarpoid clade	x/	○	○	○	○	x/○	○	○	○	○	x/○	1/3	○	○	○	x/	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
Polydopodiopsis clade	x/	x	○	○	○	x/○	○	○	○	○	x/○	3	○	x	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
<i>Nageia</i> + <i>Afrocarpus</i>	x/	○	○	○	○	x/○	○	○	○	○	x/○	1/3	○	x	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
<i>Retrophyllum</i>	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	3	○	x	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20
New Caledonian <i>Retrophyllum</i> subclade	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x	1	○	x	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20
South American <i>Retrophyllum</i> subclade	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	x	3	x	x	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	—
<i>Nageia</i>	x/	x	○	○	○	○	○	○	○	○	x/○	1	○	x	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20/26
amphistomatic <i>Nageia</i> subclade	:	x	○	:	○	○	○	○	○	○	x	1	○	x	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	20
hypostomatic <i>Nageia</i> subclade	x	x	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	○	x	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	26
<i>Afrocarpus</i>	x	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	1	○	x	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	24
Eupodocarpus clade (= Podocarpus)	x/	○	○	:	○	x/	○	○	○	○	x/○	1/3	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
subgenus Podocarpus	x/	x	○	:	○	x/○	○	○	○	○	○	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	○
African <i>Podocarpus</i> subclade	x	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○	3	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	22
Australis <i>Podocarpus</i> subclade	x/	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○*	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	34/38
Australis I <i>Podocarpus</i> subclade	x	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○*	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	34
Australis II <i>Podocarpus</i> subclade	:	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○*	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	38
American <i>Podocarpus</i> subclade	x/	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	—
subtropical American <i>Podocarpus</i> subclade	:	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	—
tropical American <i>Podocarpus</i> subclade	x	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	—
<i>Salignus</i> subclade	:	x	○	:	○	x	○	○	○	○	○	1	○	○	○	○	○	○	○	○	x	○	○	○	○	38
subgenus Foliolatus	:	○	x	:	○																					

Both reconstruction methods resolve three major groups—the prumnopityoid clade, the dacrydioid clade, and the podocarpoid clade. The prumnopityoid clade is strongly supported in the combined analyses (Fig. 4). In the *NEEDLY* intron 2 analyses, this clade has a basal position and consists of the genera *Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Lepidothamnus*, *Manoao*, *Phyllocladus*, and *Prumnopitys*. *Phyllocladus* is a member of the Prumnopityoid clade in all analyses, therefore, also Podocarpaceae. *Prumnopitys* (including species formerly classified as *Sundacarpus*) is a monophyletic group, and strongly supported (Fig. 4). The genus *Prumnopitys* can be broken up into two strongly supported groups: the Polynesian *Prumnopitys* subclade and the South American *Prumnopitys* subclade. In the *rbcL* analyses, we detected strong support for the New Zealand *Lepidothamnus* subclade (Fig. 1).

Support for *Acmopyle* is strong. In the *rbcL* analyses, it is sister to the dacrydioid and podocarpoid clade (Fig. 1). The podocarpoid clade is, in turn, sister to the dacrydioid clade. The dacrydioid clade—comprised of *Dacrycarpus*, *Dacrydium*, and *Falcatifolium*—is always found in our analyses, and strongly supported in the combined analyses (Fig. 4). The *Falcatifolium* species are resolved together, as a well-supported monophyletic group, for the first time, and sister to *Dacrydium* (Fig. 4). In the combined analysis, *Dacrydium* can be divided into two strongly supported subgroups: the New Caledonian *Dacrydium* subclade and the Malesian *Dacrydium* subclade (Fig. 4).

The podocarpoid clade is strongly supported (Figs. 1–4). In the combined analyses the podocarpoid clade comprises the strongly supported *Eupodocarpus* clade and the strongly supported *Polypodiopsis* clade. The *Polypodiopsis* clade comprises the genera *Afrocarpus*, *Nageia*, and *Retrophyllum*. Within the combined and *NEEDLY* intron 2 analyses, *Afrocarpus* is sister to *Nageia*. Within *Nageia*, the strongly supported hypostomatic *Nageia* subclade [*N. fleuryi* (Hickel) de Laub., *N. formosensis* (Dummer) C. N. Page, *N. nagi* (Thunb.) Kuntze and *N. nankoensis* (Hayata) R. R. Mill] can be found in the Bayesian analyses (Figs. 2–4). Within the genus *Retrophyllum*, a strongly supported New Caledonian *Retrophyllum* subclade [*R. comptonii* (J. Buchholz) C. N. Page and *R. minor* (Carrière) C. N. Page] is present in all analyses (Figs. 1–4).

The mostly strongly supported *Eupodocarpus* clade (= *Podocarpus*) is comprised of the well supported subgenus *Podocarpus* and the mostly well-supported subgenus *Foliolatus*. In the combined analysis, the subgenus *Podocarpus* comprises four strongly supported subclades—the African, Australis, American, and salignus subclades. The Australis *Podocarpus* subclade comprises the mostly strongly supported Australis I and Australis II *Podocarpus* subclade. The American *Podocarpus* subclade is separated into the strongly supported subtropical and the strongly supported tropical American *Podocarpus* subclade (Fig. 4).

In the combined analysis, the subgenus *Foliolatus* is comprised of five, mostly well-supported, subclades—New Caledonian, Indochinese, New Guinean, Fijian *Podocarpus* subclade, and Neriifolius subclade (Fig. 4).

Discussion

Podocarpaceae features

The morphological features generally used to define Podocarpaceae include an epimatium, inverse ovules, and a fleshy receptacle (Dallimore and Jackson, 1966; Florin, 1931; Krüssmann and Warda, 1983; Vidakovic, 1991). However, these features are not present in all extant Podocarpaceae. The epimatium is present in most genera but not in *Microstrobos* and it has been replaced by an aril in *Phyllocladus* and *Halocarpus* (Table 5). Many Podocarpaceae have partly inverse ovules, but not *Acmopyle*, *Dacrydium*, *Falcatifolium*, *Lagarostrobos*, *Lepidothamnus*, *Manoao*, *Pherosphaera*, or *Phyllocladus* (Quinn, 1982; Table 5). The eponymous and typical feature of Podocarpaceae is the fleshy receptacle. It appears that the fleshy receptacle arose after Podocarpaceae began to diversify (Table 5). The conspicuous fleshy receptacle is present in *Podocarpus*, *Dacrycarpus*, *Acmopyle*, and the amphistomatic *Nageia* species—collectively representing most species of Podocarpaceae. These species do not form a monophyletic group (Table 5; Figs. 1–4). The fleshy receptacle, therefore, evolved independently several times, or evolved once and was independently lost several times. Cotyledons with two vascular bundles are a synapomorphy for all extant Podocarpaceae including *Phyllocladus* (Knopf and Stützel, in prep.). Root nodules containing endosymbiotic microorganisms (fungi and sometimes additionally bacteria) are reported from all genera of Podocarpaceae as well as for *Araucaria* (Mildenberger, 2010).

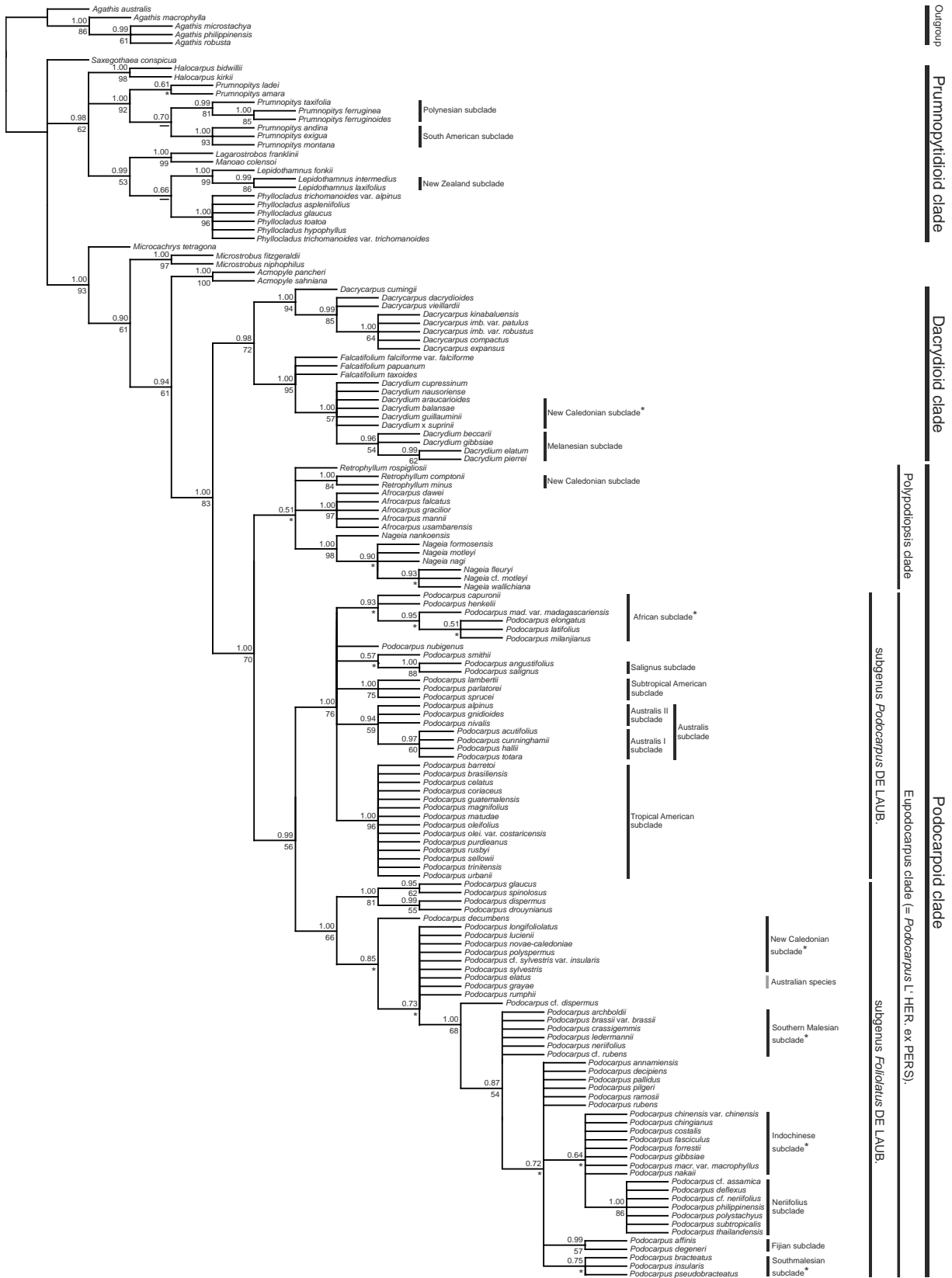


Fig. 1: 50% majority rule consensus tree of *rbcL* sequence data of 144 Podocarpaceae (including six *Phyllocladus*) and five outgroup species using Bayesian inference. Posterior probabilities greater than 0.50 are indicated above branches. Strict consensus jackknife frequencies greater than 50% are indicated below branches (results from a parsimony analysis for the same dataset: L = 453, CI = 0.55, RI = 0.92). * = monophyletic groups only in the Bayesian analyses; - = jackknife frequencies lower than 50%, grey bar = non-monophyletic groups.

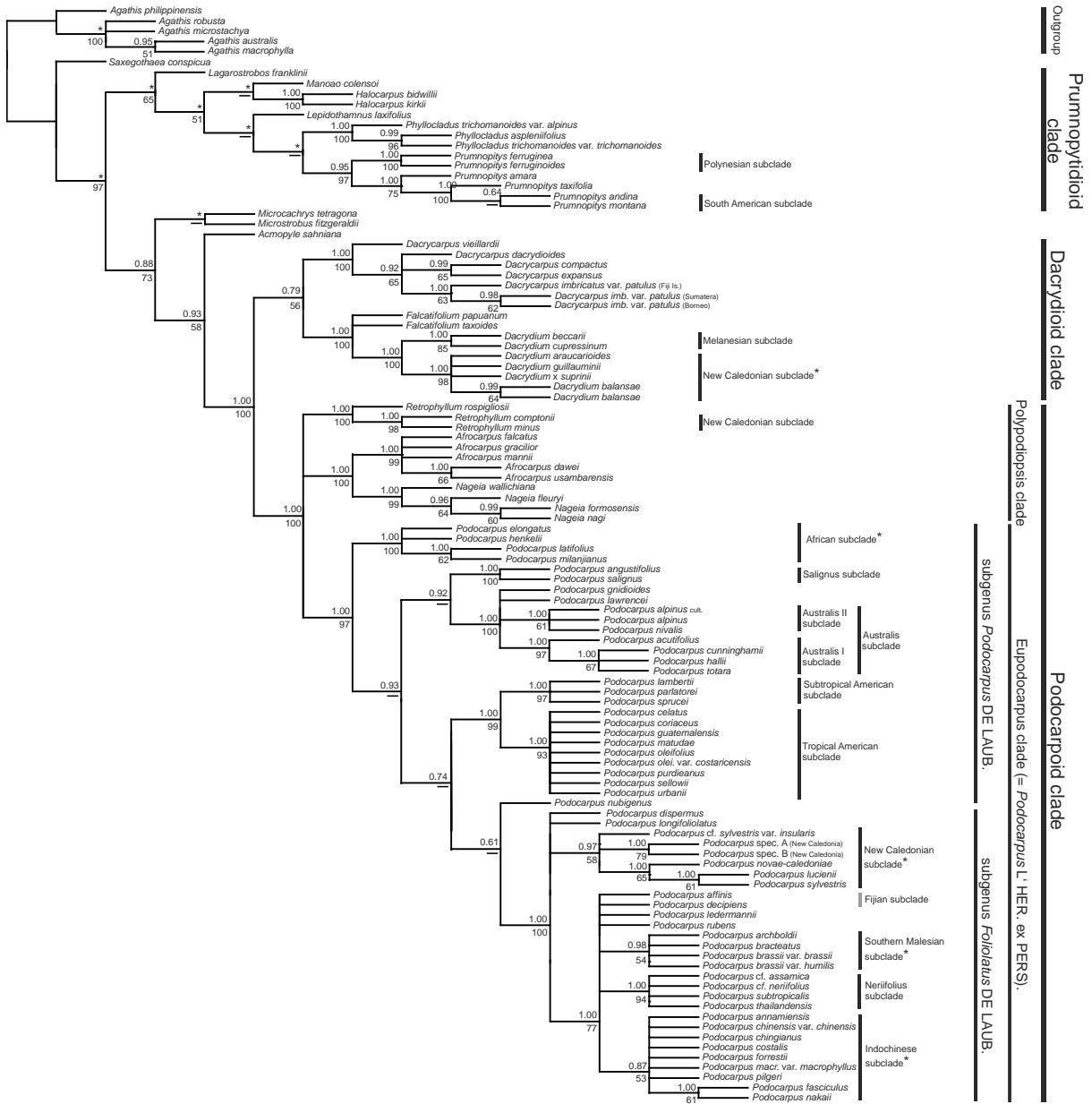


Fig. 2: Strict consensus tree of 265 trees most parsimonious trees from the analysis of *NEEDLY* intron 2 sequence data of 103 Podocarpaceae (including three *Phyllocladus*) and five outgroup species using parsimony. L = 603, CI = 0.69, RI = 0.91. Strict consensus jackknife frequencies greater than 50% are indicated below branches. Posterior probabilities greater than 0.50 are indicated above branches (results from a 50% majority rule analysis using Bayesian inference for the same dataset). * = monophyletic groups only in the Bayesian analyses; – = jackknife frequencies lower than 50%; grey bar = non-monophyletic groups.

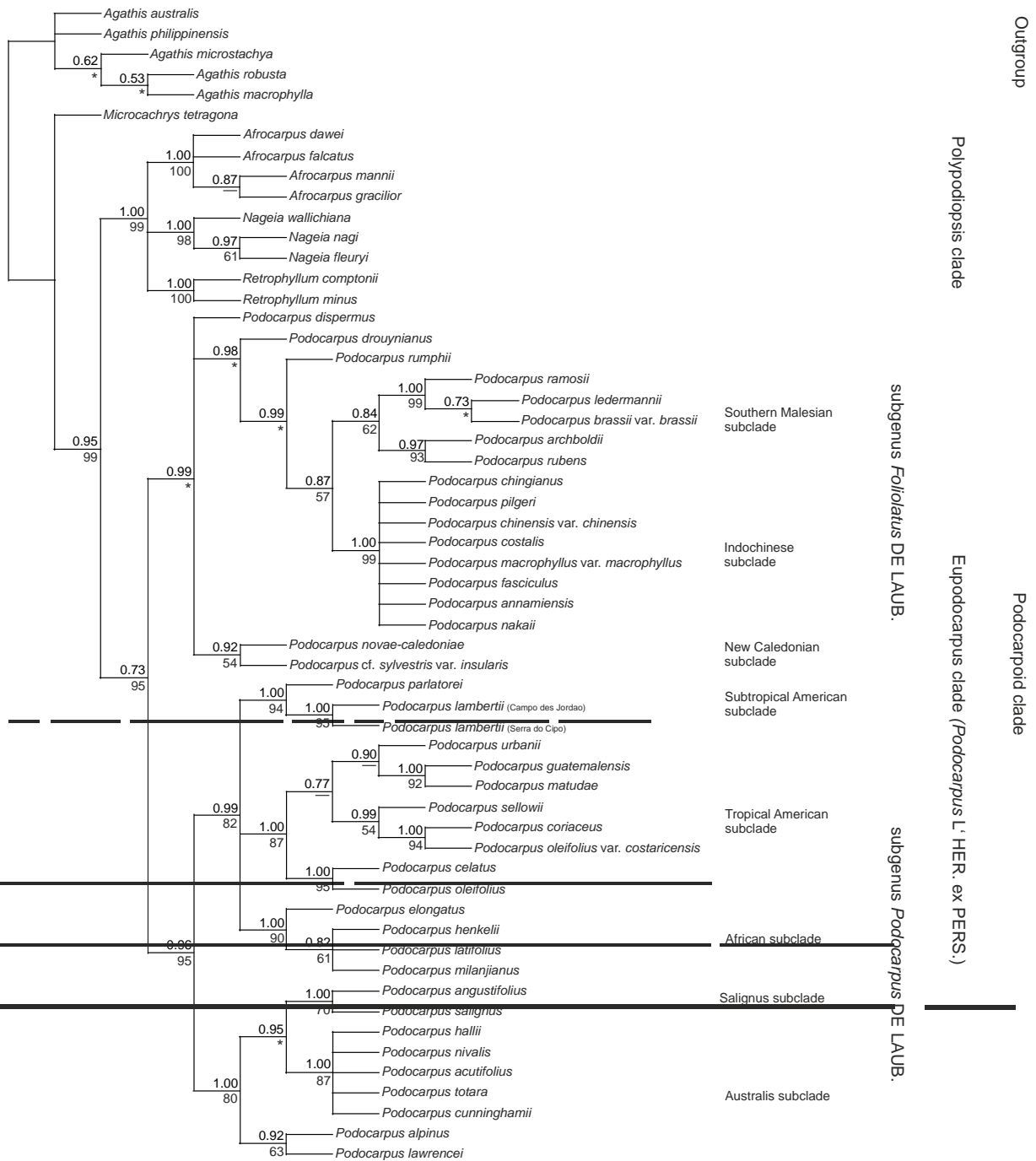


Fig. 3: 50% majority rule consensus tree of nrITS1 sequence data of 52 Podocarpaceae and five outgroup species using Bayesian inference. Posterior probabilities greater than 0.50 are indicated above branches. Strict consensus jackknife frequencies greater than 50% are indicated below branches (results from a parsimony analysis for the same dataset: L = 452, CI = 0.77, RI = 0.93). * = monophyletic groups only in the Bayesian analyses; – = jackknife frequencies lower than 50%.

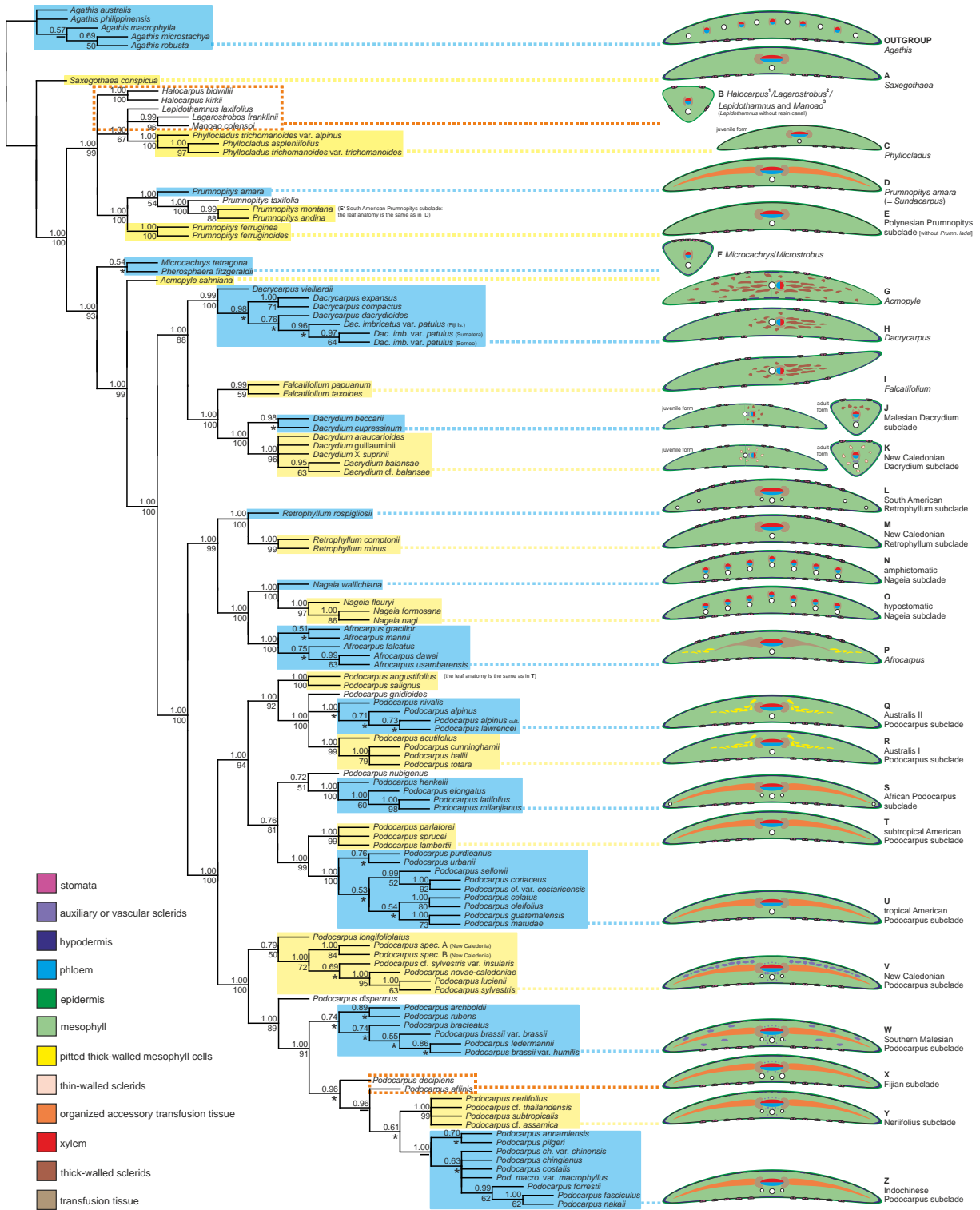


Fig. 4: 50% majority rule consensus tree of a combined analysis of nrITS1, *NEEDLY* intron 2 and *rbcL* sequence data as well as anatomical and morphological data of 103 Podocarpaceae (including three *Phyllocladus*) and five outgroup species using Bayesian inference. Posterior probabilities greater than 0.50 are indicated above branches. Strict consensus jackknife frequencies greater than 50% are indicated below branches (results from a parsimony analysis for the same dataset: L = 603, CI = 0.72, RI = 0.91.). * = monophyletic groups only in the Bayesian analyses. – = jackknife frequencies lower than 50%.

Prumnopityoid clade

There are three major clades in all analyses: the prumnopityoid clade, the dacrydioid clade, and the podocarpoid clade (Figs. 1–3). The major clades, their genera, and subclades will be discussed in order of cladogram topology.

The prumnopityoid clade of Conran *et al.* (2000) consists of six genera (*Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Manoao*, *Phyllocladus*, *Prumnopitys*, and *Sundacarpus*; Table 1) united with poor (<50%) bootstrap support. In our analyses, the prumnopityoid clade is extended to include seven additional species (Figs. 1, 2, 4). In the Conran *et al.* (2000) analysis, *Lepidothamnus* is not included within the prumnopityoid clade, it is in a polytomy together with *Saxegothaea* and the rest of the Podocarpaceae. In our *rbcL* analyses, *Lepidothamnus* is strongly supported and always part of the usually strongly supported prumnopityoid clade (Fig. 1). Additionally, the genus may be supported by the presence of cupressoflavonoid derivats only found in *Lepidothamnus* (Quinn and Gadek, 1981). The genera *Manoao* and *Lagarostrobos* are sister genera and strongly supported in our *rbcL* and combined analyses (Fig. 1, 4). This close relationship was first postulated by Molloy (1995) who segregated *Manoao* from *Lagarostrobos*. The monotypic *Parasitaxus* was not included in our study, but Sinclair *et al.* (2002) have shown that *Parasitaxus ustus* (Vieill.) de Laub. forms a monophyletic group with *Manoao* and *Lagarostrobos* using the plastid spacer *trnL–F* and nuclear spacer nrITS2. The inclusion of *Parasitaxus* within the prumnopityoid clade is further supported by the absence of hypodermal cells (Table 5)—a consistent characteristic of this clade (Knopf and Stützel, in prep.).

The genus *Prumnopitys* grows in the Andes (American *Prumnopitys* subclade); New Zealand and New Caledonia (Polynesian *Prumnopitys* subclades); and Australia [*Pr. ladei* (F. M. Bailey) de Laub.; Fig. 5I: E, E'] while *Sundacarpus* is found in Malesia and one locality in Queensland (Australia). Our *rbcL* analysis shows that *Pr. ladei*, *S. amarus* (Blume) C. N. Page, and all other *Prumnopitys* species form a monophyletic group (Figs. 4), which is in turn subdivided into two monophyletic groups—the American *Prumnopitys* subclade and the Polynesian *Prumnopitys* subclade (Figs. 1, 3). Both subclades are strongly supported and can be separated by Florin rings that are either highly sclerified (Polynesian *Prumnopitys* subclade) or not sclerified (American *Prumnopitys* subclade; Table 5). Both *Pr. ladei* and *S. amarus* have sclerified Florin rings (Table 5).

However, *Pr. ladei* is separate by amphistomatic leaves (all other *Prumnopitys/Sundacarpus* species have hypostomatic leaves; Table 5).

Podocarpus amarus Blume was first described 1827, and later transferred to *Prumnopitys* on the basis of ovulate cone morphology (de Laubenfels, 1978). The leaf anatomy of *Po. amarus* is very similar to that of *Prumnopitys* except for the presence of accessory transfusion tissue in *Po. amarus* (Fig. 4D). *Prumnopitys amara* (Blume) de Laub. was then segregated into a monotypic genus, *Sundacarpus* (Page, 1989), on the basis of pronounced leaf abscission zones. Later, Stockey and Frevel (1997) placed *Pr. amara* in the monotypic section *Sundacarpus* using three cuticular characters as defining features. Generally, cuticular characters are highly variable and species specific in Podocarpaceae. Thus, cuticular characters are commonly used for identification at the species level, but are not useful at higher taxonomic levels because the same character states appear independently in different genera. Therefore, these features seem inappropriate for the separation on higher taxa. The analysis of Conran *et al.* (2000) placed *Sundacarpus* within *Prumnopitys*, but the clade was poorly supported (<50% bootstrap). Our analyses produced similar results, but with much better support (Figs. 1–4). In sum, phylogenetic trees, morphology, and leaf anatomy support de Laubenfels (1978) treatment of *Prumnopitys amara*.

Many morphological and anatomical investigations (Keng, 1973; 1974; 1977; 1978; Tomlinson, 1989a; 1989b; Page, 1990a; Bobrov and Melikyan 1999) have highlighted differences among *Phyllocladus* and other genera of Podocarpaceae. Keng (1963a; b) considered the phylloclades and aril-like structures to be so unusual that he segregated *Phyllocladus* from Podocarpaceae and raised the genus back to family level—Phyllocladaceae like Bessey (1907). Molecular analyses, however, show that *Phyllocladus* is nested within Podocarpaceae (Kelch, 1998; Conran *et al.*, 2000; Figs. 1, 2, 4). *Phyllocladus* has cotyledons with two vascular bundles—typical for Podocarpaceae (Knopf and Stützel, in prep.). Phylloclades are a synapomorphy of *Phyllocladus* within Podocarpaceae. In addition, the aril-like structure of *Phyllocladus* is found in *Halocarpus* (Table 5). The position of *Phyllocladus* within the prumnopityoid clade is also supported by absence of hypodermis in the needle leaves of juvenile plants (Fig. 4C, Table 5).

Dacrydioid clade

The data presented here strongly support the dacrydioid clade as sister to the podocarpoid clade—a finding that was poorly supported in previous studies (Conran *et al.*, 2000). As in previous studies, our analyses placed the small genus *Acmopyle* sister to the dacrydioid/podocarpoid clade (Figs. 1, 2, 4). The dacrydioid clade (Hill and Carpenter, 1991; Wells and Hill, 1989; Buchholz and Gray, 1947) is usually defined as having long–shoot/short–shoot differentiation and bilaterally flattened leaves that are rotated 90° (compared to the typical leaves of Podocarpaceae), except for adult acicular *Dacrydium* needles which are not rotated (Fig. 4J, K; Table 5). *Acmopyle*, sister to the dacrydioid clade, also has long–shoot/short–shoot differentiation (Mill *et al.*, 2001). It appears that long–shoot/short–shoot differentiation independently evolved twice within Podocarpaceae—within *Prumnopitys* and in the common ancestor of *Acmopyle* and the dacrydioid/podocarpoid clade. Long–shoot/short–shoot differentiation was probably lost in the ancestor of the *Eupodocarpus* clade (= *Podocarpus*).

The three genera of the dacrydioid clade (*Dacrydium*, *Dacrycarpus*, and *Falcatifolium*) range from Malesia to New Zealand, New Caledonia and Fiji (Fig. 5II). The distribution patterns of *Acmopyle*—with one species in New Caledonia and one species in Fiji—matches the distribution of the dacrydioid clade (Fig. 5II: G).

The monophyly of both *Dacrycarpus* and *Acmopyle* is strongly supported (Figs. 1–4). These genera are characterized by having a fleshy, warty receptacle (Table 5) that is formed by the swollen leaves subtending the seed. This receptacle type is found only in *Dacrycarpus* and *Acmopyle*—whereas in contrast the receptacle is typically fleshy and smooth in *Podocarpus* (Knopf and Stützel, in prep.; Table 5). Within the dacrydioid clade, a well–developed receptacle is absent from *Dacrydium* and *Falcatifolium* (Table 5). In our analyses *Dacrydium* and *Falcatifolium* are sister to *Dacrycarpus* with strong support (Figs. 4). The genus *Dacrydium* is characterized by acicular leaves (Fig. 4J, K) with occasional transitions to scale leaves. Acicular leaves in combination with bilateral flattened leaves (only in juvenile plants) can also be found in three New Guinea species of *Dacrycarpus* (Knopf and Stützel, in prep.).

The combined analyses strongly support the *Dacrydium* clade (Fig. 4). This clade consists of two strongly supported groups—the New Caledonian *Dacrydium* subclade and its sister the Malesian *Dacrydium* subclade (Fig. 4). The New Caledonian subclade is characterized by thin-walled auxiliary sclerids both in the adaxial and abaxial mesophyll of leaves (Knopf and Stützel, in prep.; Fig. 4K, Table 5) and by the presence of hypodermal cells in the exotesta of seeds (Melikyan and Bobrov, 2000; Table 5). The natural hybrid *D. × suprinii* Nimsch (Knopf *et al.*, 2007) is part of the New Caledonian *Dacrydium* subclade in both *rbcL* and *NEEDLY* intron 2 analyses. The Malesian *Dacrydium* subclade shows, in contrast, thick-walled auxiliary sclerids in the adaxial mesophyll of the leaves (Fig. 4J, Table 5). *Falcatifolium* is characterized by bilaterally flattened leaves without vascular sclerids compared to acicular leaves of *Dacrydium* with vascular sclerids (Knopf and Stützel, in prep.; Fig. 4J, Table 5). In addition, the ovulate cone has a curved peduncle in *Falcatifolium* but not in *Dacrydium* (Table 5). In our study, *Falcatifolium* is monophyletic and sister to *Dacrydium* for the first time (Fig. 4). In contrast, the Conran *et al.* (2000) found a paraphyletic *Falcatifolium*, but with low support values.

Podocarpoid clade

The podocarpoid clade—comprised of *Afrocarpus*, *Nageia*, *Retrophyllum*, and *Podocarpus*—is mostly strongly supported in our study (Figs. 1–4). The clade is characterized by bifacially flattened leaves with hypodermal cells (Fig. 4L–Z). The podocarpoid clade contains two large monophyletic groups—the *Polypodiopsis* clade and the *Eupodocarpus* clade (= genus *Podocarpus*; Figs. 1–4).

The *Polypodiopsis* clade is strongly supported by *rbcL* and nrITS1 and is comprised of *Afrocarpus*, *Nageia*, and *Retrophyllum* (Fig. 1, 3). These genera were once included within *Podocarpus* (Endlicher, 1847; Table 1) and later treated by de Laubenfels (1969) as *Decussocarpus* de Laub. because of the oppositely arranged leaves. Page (1989) recognized them as three genera due to distinct morphological features and chromosome number (*Retrophyllum* $n=10$, *Afrocarpus* $n=12$, and *Nageia* $n=13$; Hair and Beuzenberg, 1958). The synapomorphies of the *Polypodiopsis* clade are decussate leaves on plagiotrophic shoots, twisted petioles, mostly amphistomatic leaves (Fig. 4L–M, P), and the absence of a fleshy receptacle (Fig. 4; Table 5). The *Polypodiopsis* clade has a disjunct distribution (Fig. 5III).

Retrophyllum is sister to the *Afrocarpus* and *Nageia* clade (Fig. 4). *Retrophyllum* is characterized by two rows of leaves along plagiotropic shoots in which one row exposes its adaxial surface to the sun while the other row exposes its abaxial surface. This is unique among conifers. In the podocarpid clade, *Retrophyllum* is characterized by scale leaves on orthotropic leader shoots and needle leaves on plagiotrophic shoots. In our study, the New Caledonian subclade [*R. minus* (Carrière) C. N. Page and *R. comptonii* (J. Buchholz) C. N. Page] is strongly supported (Figs. 1–4). It is anatomically characterized by a single vascular resin canal (Fig. 4M, Table 5) compared to the South American subclade that has three vascular resin canals below the vascular bundle (Fig. 4L; Table 5).

Both individually and as a group *Afrocarpus* and *Nageia* are strongly supported (Figs. 2, 4). A synapomorphy for *Nageia* is broad multiveined leaves (Fig. 4N, O; Table 5). In the present study, the hypostomatic *Nageia* species (four species) without a fleshy receptacle are defined as a new group that is mostly strongly supported (Fig. 4O; Table 5). The sister species, *Na. wallichiana* (C. Presl) Kuntze, is characterized by amphistomatic leaves and a smooth fleshy receptacle (Fig. 4N, Table 5). *Nageia maxima* (de Laub.) de Laub. and *Na. motleyi* (Parl.) de Laub. have the same anatomical features. *Afrocarpus* is characterized as having transfusion tissue in more than one third of the cross sectional area. The transfusion tissue is expanded by thick-walled, pitted mesophyll cells into the leaf lamina (Knopf and Stützel, in prep.; Buchholz and Gray, 1948; Gray, 1953; Fig. 4P; Table 5).

The genus *Podocarpus* (Eupodocarpus clade)

Podocarpus is the largest and best-known genus in the family. Synapomorphies include: bast fibres within the phloem (Knopf and Stützel, in prep.), organized accessory transfusion tissue (absent from the Australis *Podocarpus* subclade but present in *Prumnopitys amara*), and hypostomatic leaves (Fig. 4Q–Z; Table 5). Previous studies lacked support for infrageneric relationships and *Podocarpus* monophyly (Conran *et al.*, 2000; Kelch, 1997; 1998). Our results support the division, based on morphological and anatomical data (Buchholz and Gray, 1948; de Laubenfels, 1985), of *Podocarpus* into two subgenera (*Podocarpus* and *Foliolatus*; Figs. 1, 3, 4).

The phylogenetic hypotheses presented here do not precisely coincide with subsections A–F (Buchholz and Gray, 1948; Gray and Buchholz, 1951; Gray, 1955; 1956; 1958), the macro-morphological sections proposed by de Laubenfels (1985), or the *rbcL* analysis of Conran *et al.* (2000). In the present study using *rbcL*, *NEEDLY* intron 2, and nrITS1, we describe many new monophyletic groups within the two subgenera (Figs. 1–4).

The subgenus *Podocarpus* is strongly supported in our study (Figs. 1, 3, 4). It is characterized by the presence of Florin rings. (Buchholz and Gray, 1948), the absence of foliar leaves at the base of ovulate cones (de Laubenfels, 1985), and a single vascular resin canal below the vascular bundle (absent in the African subclade; Fig. 4Q–V; Table 5; Knopf and Stützel, in prep.). Subgenus *Podocarpus* consists of four subclades: the African, American, Australis *Podocarpus* subclade (Fig. 5IV: Q–U), and the Salignus subclade (Fig. 1–4, 5IV).

The Australis subclade (= Section *Australis* de Laub.; de Laubenfels, 1985), corresponding to subsections C and D (Buchholz and Gray, 1948; Gray, 1956), is strongly supported (Figs. 1, 2, 4). This subclade is characterized by pitted thick-walled mesophyll cells (Fig. 4Q, R; Table 5) instead of the organized accessory transfusion tissue that is found in all other *Podocarpus* species (Fig. 4S–Z; Table 5). Thick-walled mesophyll cells are also found in *Afrocarpus*. It appears that pitted thick-walled mesophyll cells evolved independently two times—in *Afrocarpus* and in *Podocarpus*. Another conspicuous feature of the Australis subclade is the presence of isolated stomata on either side of the midrib—mostly on the proximal portion of the adaxial leaf surface.

Australis I (Figs. 1, 2, 4) is a strongly supported group within subclade Australis. It contains *Podocarpus acutifolius* Kirk, *Po. cunninghamii* Colenso, *Po. hallii* Kirk (not accepted by Farjon, 2001), and *Po. totara* G. Benn ex D. Don. These species—all endemic in New Zealand—are characterized by leaves with a continuous hypodermis (Fig. 4R, Table 5). In contrast, the Australian species *Po. alpinus* R. Br. ex Hook. f., *Po. lawrencei* Hook. f., and *Po. nivalis* Hook. have a discontinuous hypodermis. A cultivar of *Po. alpinus* R. Br. ex Hook. f. was resolved with the wildtype (Fig. 2). The New Caledonian *Po. gnidioides* Carrière differs from all other subclade Australis species by a double layered hypodermis (Gray, 1955) and absence of hypodermal fibres between the abaxial stomata rows.

Although *Po. nubigenus* Lindl., from southern Chile, has the anatomical features of Australis I subclade, the exact placement at the base of the African Podocarpus subclade (Fig. 4) is uncertain. The analysis of Conran *et al.* (2000) mixed the species of the African and Australis subclades into a monophyletic, but poorly supported, group [e.g. *Po. nubigenus* Lindl. (South Chile) and *Po. henkelii* Stapf ex Dallim. and A. B. Jacks. (Africa)].

The American *Podocarpus* subclade (Figs. 2, 4) consists of two groups—the subtropical and tropical *Podocarpus* subclade. Both are strongly supported in the combined analyses (Figs. 4). The American subclade is not resolved in the *rbcL* or nrITS1 analyses (Figs. 1, 3), but it is strongly supported by the *NEEDLY* intron 2 (Fig. 2) and the combined (Fig. 4) analyses. The species are found from Mexico and the Caribbean through Central America to South Brazil and Argentina (Fig. 5IV). The American *Podocarpus* and the salignus subclade (*Po. angustifolius* Griseb. and *Po. salignus* D. Don.) are characterized by a single resin canal below the vascular bundle (like the Australis subclade) in combination with well-developed accessory transfusion tissue (absent from the Australis subclade; Fig. 4; Table 5). The tropical American subclade is further characterized by a continuous hypodermis in the adaxial side of the leaf (Fig. 4; Table 5). Relationships within the tropical American subclade are resolved by nrITS1 (Fig. 3) and the combined analyses (Fig. 4).

The subtropical American *Podocarpus* subclade is strongly supported in all analysis (Figs. 1–4) and sister to the tropical American *Podocarpus* subclade in the *NEEDLY* intron 2 (Fig. 2) and the combined analyses (Fig. 4). The absence of vascular sclerids in leaf cross sections (Knopf and Stützel, in prep.; Fig. 4T) and clusters of more than three pollen cones on a peduncle (de Laubenfels, 1985) are synapomorphies. Within this subclade, the distribution of *Po. sprucei* Parl.—in western Ecuador and northern Peru (Farjon, 2001; Fig. 5IV)—is exceptional.

Podocarpus salignus, from Chile, and *Po. angustifolium*, from Cuba, form the strongly supported salignus subclade (Figs. 1–4). It is surprising that subclade salignus is closely allied to the Australis species and not to the American species as expected. Both species are characterized by an interrupted adaxial hypodermis (Fig. 4; Table 5).

Buchholz and Gray (1948) indicate that an interrupted adaxial hypodermis also occurs in *Po. sprucei* Parl. (subtropical American subclade), but Knopf and Stützel (in prep) could not confirm this.

The African *Podocarpus* subclade is strongly supported (Figs. 1–4). Its range is from central to southern Africa and the mountains of Madagascar (Fig. 5IV: S). The occurrence of lateral resin canals at the margin of the leaves is a synapomorphy (Fig. 4S). Three resin canals below the vascular bundle found in this clade is a unique feature within subgenus *Podocarpus* de Laub. In addition, the crown-like structure of the vegetative buds appears to characterize the African subclade. The position of the Madagascan species, *Po. capuronii* de Laub. and *Po. madagascariensis* Baker var. *madagascariensis*, is still unclear (Fig. 1).

The subgenus *Foliolatus* de Laub. is strongly supported (Figs. 1–4) and distributed from Japan and southern China through Indochina and Malesia to NE Australia and eastern Polynesia (Tonga Island; Fig. 5IV). Two basal needle leaves below the smooth fleshy receptacle, absence of the Florin rings (de Laubenfels, 1969; 1985; Table 5), and three resin canals below the vascular bundle [Fig. 4V–Z; Table 5; absent from *Po. drouynianus* F. Muell. and *Po. spinulosus* (Sm.) R. Br. ex Mirb.] are characteristic of this subgenus. The present study resolves five new subclades within the subgenus *Foliolatus*: Fijian, Indochinese, New Caledonian, Southern Malesian, and Neriifolius subclades (Fig. 5IV: V, W, Y, Z). These subclades are well-supported in the combined analyses.

The Indochinese *Podocarpus* subclade is strongly supported (Fig. 2, 3, 4Z) and distributed from Burma, Vietnam, southern China, Taiwan, to Japan (Fig. 5IV: Z). This subclade is characterized by the absence of auxiliary sclerids, an interrupted hypodermis and the absence of hypodermal fibres between the stomata rows of leaves (Knopf and Stützel, in prep.; Fig. 4Z; Table 5). The absence of hypodermal fibres between the stomata rows of the leaves seem to be characteristic for this group, but not all species have been investigated. In the *NEEDLY* intron 2 and the combined analyses, the two Taiwanese species *Po. fasciculus* de Laub. and *Po. nakaii* Hayata form a monophyletic group (Fig. 2, 4), but they do not in the *rbcL* tree (Fig. 1).

The Southern Malesian subclade is well supported (Fig. 3, 4) and contains species from New Guinea as well as Java (*Po. bracteatus* Blume and *Po. ramosii* R. R. Mill). The presence of auxiliary sclerids and an interrupted hypodermis seem to be typical features of this group (Fig. 4W; Table 5), but more studies are needed.

The New Caledonian species were historically classified in the sections *Foliolatus*, *Globulus* de Laub., and *Longefoliolatus* de Laub. because of very different macromorphological features (ovulate cones and vegetative buds; de Laubenfels, 1985). Thus, it was an unexpected result to resolve the New Caledonian subclade as a well-supported monophyletic group in the combined analysis (Fig. 4V).

Gray (1955, 1958) segregated *Po. decipiens* N. E. Gray (Fiji Island), *Po. decumbens* N. E. Gray (New Caledonia), and *Po. longifoliolatus* Pilg. (New Caledonia) into subsection F—away from the other New Caledonian *Podocarpus* species (subsection B) due to the presence of additional resin canals above the vascular bundle. Yuncker (1959) described the same feature for *Po. pallidus* N. E. Gray from Eua (Tonga Island). This group appears to be natural, supported by the conspicuous leaf anatomy and the Gondwana distribution pattern. A distinct layer of auxiliary sclerids characterize the species of the New Caledonian subclade (Fig. 4V).

The Neriifolius clade within subgenus *Foliolatus* is strongly supported (Figs. 1, 2, 4). This group consists of *Po. spec.* (Assam) ined., *Po. neriifolius* D. Don, *Po. subtropicalis* de Laub., and *Po. thailandensis* Silba. *Po. thailandensis* and *Po. spec.* (Assam) ined. are similar to *Po. neriifolius* s. l. in all macromorphological features, but there is slight variation in some anatomical features (e.g. size and arrangement of hypodermal fibres). *Podocarpus subtropicalis* differs from the other three species with deflexed leaves and thin hypodermal fibres. *Podocarpus neriifolius* is distributed from Burma and Indochina through Malesia to Fiji (Fig. 5IV: Y) and 13 varieties (Stiles, 1912; Wasscher, 1941; Orr, 1944; Gray 1958) have been described, some of which have been elevated to the species level (Gray, 1958; de Laubenfels 1969; 1985), while others are now generally considered synonymous with *Po. neriifolius*. The entire neriifolius clade remains poorly investigated and more anatomical and molecular research is needed.

The endemic Fijian species *Po. affinis* Seem. and *Po. degeneri* (N. E. Gray) de Laub form a subclade (Fig. 1). *Podocarpus degeneri* was first described as a variety of *Po. neriifolius*. However, our *rbcL* data show a closer relationship to *Po. affinis* than to the *neriifolius* subclade. Furthermore, *Po. degeneri* has two large lateral and one small median vascular resin canal while *Po. neriifolius* has three vascular resin, all canals of the same size.

Microcachrys, Pherosphaera, and Saxegothaea

Microcachrys, *Pherosphaera* (both from South East Australia and Tasmania), and *Saxegothaea* (endemic to Chile) are not included within the three major clades. *Saxegothaea conspicua* Lindl. is characterized by multiseeded leathery ovulate cones—resembling those of Pinaceae. *Saxegothaea* has been considered the sister taxon to the rest of Podocarpaceae (Conran *et al.*, 2000). Our analyses confirm this position (Figs. 1, 2, 4). The ovulate cone of *Microcachrys* is also multiseeded, but fleshy and colourful. Additionally, the morphology of the seeds are similar (Melikyan and Bobrov, 2000). *Saxegothaea* is the most basal genus with a hypodermis within the Podocarpaceae.

Conclusions

In this study, two different reconstruction methods and three markers were used to detect method-independent monophyletic groups. The tree topology and most clades are supported by additional anatomical and morphological features as well as biogeographical data.

The topology of the combined analysis (Fig. 4) is closely correlated with the current geographic distributions of Podocarpaceae (Fig. 5). The majority of the basal genera naturally occur in New Zealand, Tasmania, New Caledonia, Chile, and along the Andes. The basal genera are mostly species-poor or monotypic. In contrast, the derived genera (such as *Dacrydium*, *Podocarpus*, and others) are species-rich. This could indicate that the basal genera did not radiate or that they are composed of surviving remnants. The Podocarpaceae probably first evolved in an area that was connected in the late Triassic or early Jurassic—what is now New Zealand, Tasmania, New Caledonia, and Chile. Several northward migration routes probably started from there towards northern South America, Africa, and northeastern Australia (Fig. 6).

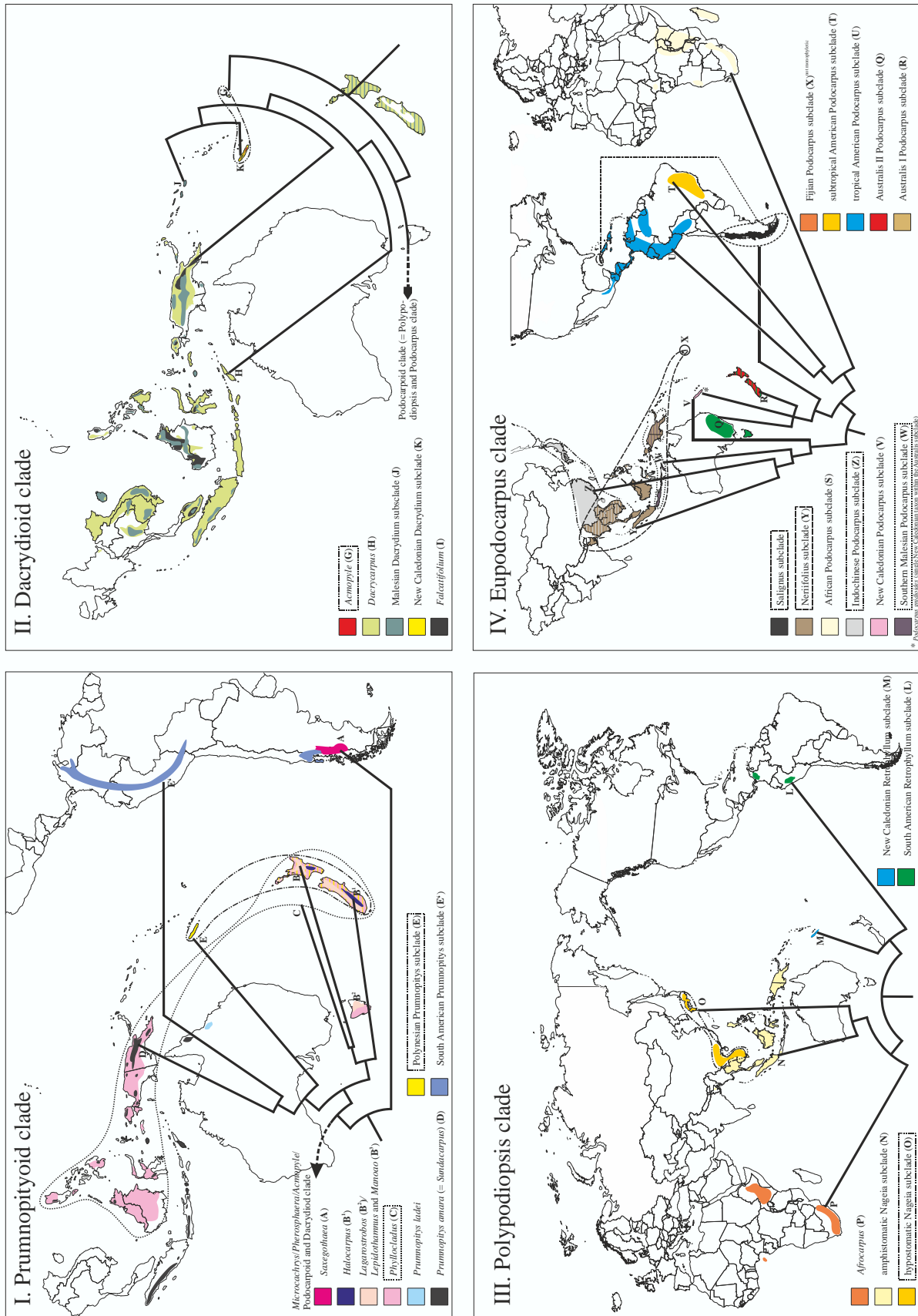


Fig. 5: Distribution patterns of monophyletic groups within Podocarpaceae. The clades of the combined phylogenetic tree using of nrITS1, *NEEDLY* intron 2 and *rbcL* sequence data as well as anatomical and morphological data of 103 Podocarpaceae are displayed on the distribution patterns. Distribution areas modified after de Laubenfels (1988). Letters correspond to leaf cross sections in Fig. 4.

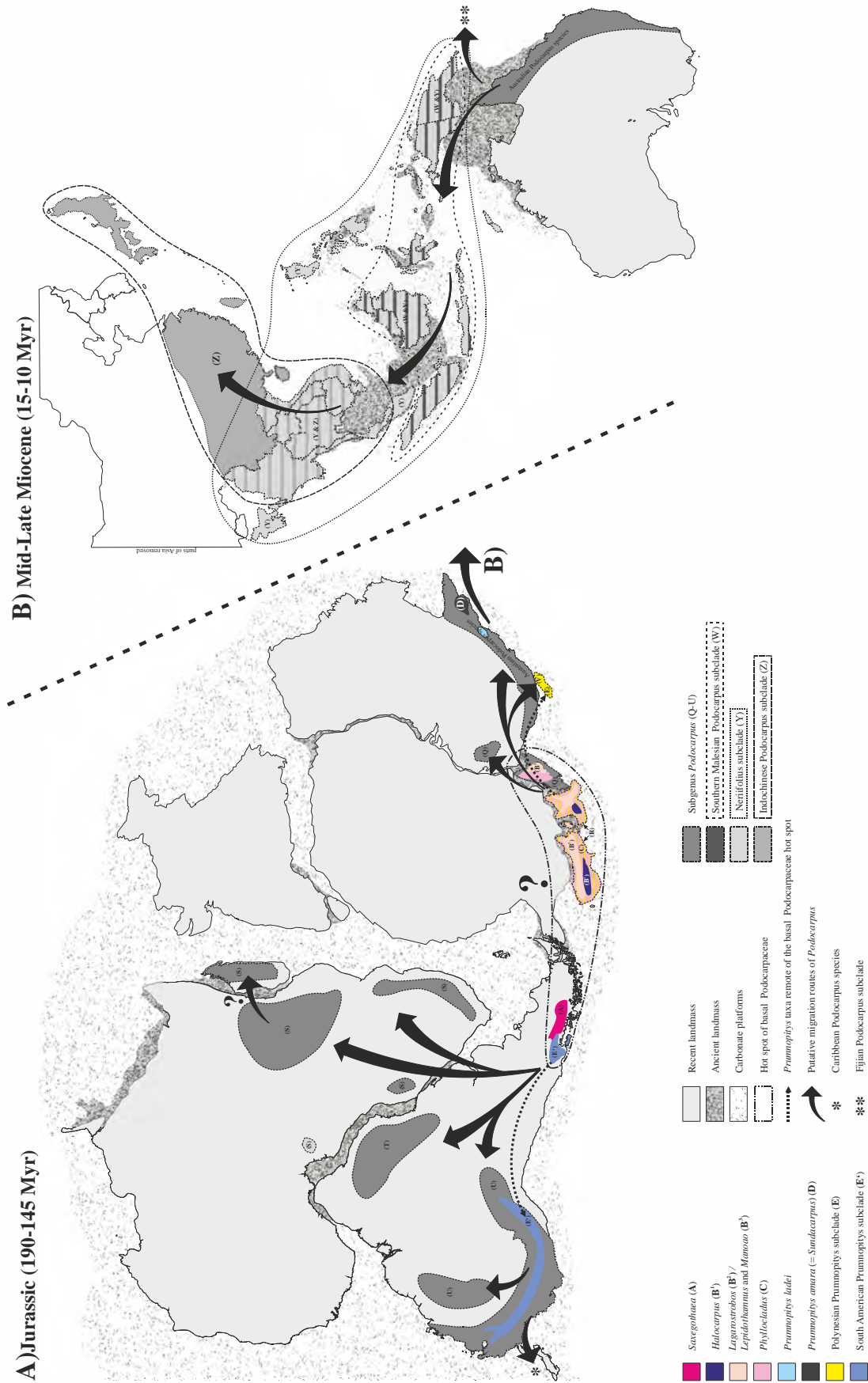


Fig. 6: Putative migration routes of *Podocarpus* during late Jura (A) and mid to late Miocene (B). Map A modified after Golonka *et al.* (1994), Lawver *et al.* (1999) and deWit *et al.* (1988), map B modified after Hall (2009). The outline of the continents is conform to recent landmasses. The distribution patterns of the basal Podocarpaceae genera in the combined phylogenetic tree (Fig. 5) are displayed in colours. The distribution patterns of genus *Podocarpus* are highlighted in varied grey. The distribution areas modified after de Laubenfels (1988). The letters correspond to the leaf cross sections in Fig. 4.

Acknowledgements

This research was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG STU132/8-1) and the NSF grants (EF 0629817, IOS 0421604) to DWS. License for TNT was provided by the Willi Hennig Society. We thank the staff of the Botanical Garden Bochum for taking good care of the plants. We also thank Nina Minkley and Sabine Adler for their well-informed advice and for linguistic support. We also wish to thank the directors and staff of the Atlanta BG, Australian National BG, BG Bayreuth, Pinetum Blijdenstein, Belgium National BG, BG Bonn, BG Darmstadt, David J. de Laubenfels' private Herbarium, BG Düsseldorf, RBG Edinburgh, Arboretum Ellertrop, Palmengarten Frankfurt, Gondwana Nursery, National Herbarium Leiden, Arboretum Günterstal, BG Marburg, Montgomery Botanical Center, BG Münster, New York BG, Ottway Ridge Arboretum, Philippine Endemic Species Conservation Project, BG of the Smith College, and Steere Herbarium New York. Special thanks also to Alistair Watts, Aljos Farjon, Brett Hall, Chad Husby, David Deutsch, David J. de Laubenfels, Holly Forbes, Hubertus Nimsch, Martin Grantham, Martin Gardner, Nico Schellevis, Philip Thomas, Robert Mill, Rob Nichelson, Ron Determann, and Serena Lee.

Literature Cited

- Bobrov, A. V., Melikyan, A. P. 1998. Specific structures of seed coat in Podocarpaceae Endl., 1847 and a possibility of using them in family systematics. Bjull. Moskovsk. Obsc. Isp. Prir., Otd. Biol. 103:1, 58.
- Bowe, L. M., Coat, G., dePamphilis, C. W. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and gnetales' closest relatives are conifers. Proceedings of the National Academy of Science, USA 97, 4097–4097.
- Buchholz, J. T., Gray, N. E. 1947. A Fijian *Acmopyle*. J. Arnold Arb. 28, 141–143.
- Buchholz, J. T., Gray, N. E. 1948. Taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivisions with special reference to leaf anatomy. J. Arnold Arbor. 29, 49–63.
- Chaw, S. M., Chaw, H. M., Chaw, S., Long, H., Zharkikh, A., Li, W. H. 1995. The phylogenetic positions of the conifer genera *Amentotaxus*, *Phyllocladus* and *Nageia* inferred from 18S rRNA sequences. J. Mol. Evol. 41, 224–230.

- Chaw, S. M., Zharkikh, A., Sung, H. M., Li, W. H. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* 14(1), 56–68.
- Conran, J. G., Wood, G. M., Martin, P. G., Dowd, J. M., Quinn, C. J., Gadek, P. A., Price, R. A. 2000. Generic relationships within and between the gymnosperm families and Phyllocladaceae based on an analysis of the chloroplast gene *rbcL*. *Aust. J. Bot.* 48, 715–724.
- Dallimore, W., Jackson, B. A. 1966. *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*. London, Arnold.
- Dallwitz, M. J., Paine, T. A., Zurcher, E. J. 2000. *User's guide to the DELTA Editor* Ed. 1.03. Australia, Division of Entomology Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation.
- de Laubenfels, D. J. 1985. A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*. *Blumea* 30, 251–278.
- Edgar, R. C. 2004a. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32:5, 1792–1797.
- Edgar, R. C. 2004b. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics* 5:113, 1–19.
- Endlicher, S. 1847. *Synopsis Coniferarum*. Sangalli, Scheitlin and Zollikofer.
- Farjon, A. 2001. *World checklist and bibliography of conifers*, 2nd ed. Kew, Royal Botanical Gardens.
- Florin, R. 1931. *Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales*. K. Sven. Vetenskapsakad. Handl. Ser. 5:10, 1–588.
- Gadek, P. A., Alpers, D. L., Heslewood, M. M., Quinn, C. J. 2000. Relationships within Cupressaceae sensu lato: A combined morphological and molecular approach. *Amer. J. Bot.* 87:7, 1044–1057.
- Gaussen, H. 1974. *Les Gymnospermes actuelles et fossiles Podocarpacees*. Travailes des Laboratoire Forestiere Toulouse, Tome 2, fasc 13.

- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Nixon, K. C. 2008. TNT: A free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 5, 774–786.
- Golonka, J., Ross, M. I., Scotese, C. R. 1994. Phanerozoic paleogeographic and paleoclimatic modeling maps. In A. F. Embry, et al. (Eds.), *Pangaea: Global environments and resources*. Canadian Society of Petroleum Geologists. Calgary, 1–47.
- Gray, N. E., Buchholz, J. T. 1951. A taxonomic revision of *Podocarpus*. III. *J. Arnold Arbor.* 32, 82–92; *ibid.* 93–97.
- Gray, N. E. 1953. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VII. *J. Arnold Arbor.* 34, 67–76, 163–175.
- Gray, A. M. 1955. A taxonomic revision of *Podocarpus*. VIII. *J. Arnold Arbor.* 36, 199–206.
- Gray, A. M. 1956. A taxonomic revision of *Podocarpus*. IX. *J. Arnold Arbor.* 37, 160–172.
- Gray, A. M. 1958. A taxonomic revision of *Podocarpus*. X. *J. Arnold Arbor.* 39, 424–477.
- Hair, J. B., Beuzenberg, E. J. 1958. Chromosomal evolution in the Podocarpaceae. *Nature* 181, 1584–1586.
- Hall, R. 2009. Southeast Asia's changing paleogeography. *Blumea* 54, 148–161.
- Hart, J. A. 1987. A cladistic analysis of conifers: preliminary results. *J. Arnold. Arbor.* 68(3), 269–304.
- Hill, R. S., Carpenter, R. J. 1991. Evolution of *Acropyle* and *Dacrycarpus* (Podocarpaceae) foliage as inferred from macrofossil in South-eastern Australia. *Austral. Syst. Bot.* 4, 449–479.
- Holder, M., Lewis, P. O. 2003. Phylogeny estimation traditional and bayesian approaches. *Nat. Rev. Genet.* 4, 275–284.
- Kelch, D. G. 1997. The phylogeny of the Podocarpaceae based on morphological evidence. *Syst. Bot.* 22, 113–131.
- Kelch, D. G. 1998. Phylogeny of Podocarpaceae: comparison of evidence from morphology and 18S rDNA. *Am. J. Bot.* 85:7, 986–996.

- Keng, H. 1963a. Aspects of morphology of *Phyllocladus hypophyllus*. Ann. Bot., N. S. 27, 69–78.
- Keng, H. 1963b. *Phyllocladus hypophyllus* Hook. f. Gardens Bull. (Singapore) 20, 123–126.
- Keng, H. 1973. On the family Phyllocladaceae. Taiwania 18, 142–145.
- Keng, H. 1974. The phylloclade of *Phyllocladus* and its possible bearing on the branch systems of Progymnosperms. Ann. Bot. 38, 757–764.
- Keng, H. 1977. *Phyllocladus* and its bearing on the systematics of conifers. In: K. Kubitzki (Eds.), Flowering plants: Evolution and classifications of higher categories. Springer Verlag, New York, pp. 235–251.
- Keng, H. 1978. The genus *Phyllocladus* (Phyllocladaceae). J. Arnold Arb. 59, 249–273.
- Knopf, P., Stützel, T. (in prep.). Leaf anatomical revision of the Podocarpaceae.
- Knopf, P., Nimsch, H., Stützel, T. 2007. *Dacrydium* × *suprinii*, sp. nova—a natural hybrid of *Dacrydium araucarioides* × *D. guillauminii*. Feddes Repert. 118:1–2, 51–59.
- Krüssmann, G., Warda, H.–D. 1983. Handbuch der Nadelgehölze, 2. Aufl. Berlin, Hamburg, Paul Parey.
- Lawver, L. A., Gahagan, L. M., Dalziel, I. W. D. 1999. A tight fit – Early Mesozoic Gondwana, a plate reconstruction perspective. Mem. Natl. Inst. Polar Res. Spec. 53, 214–229.
- de Laubenfels, D. J. 1969. A revision of the malesian and pacific rainforest conifers, I. Podocarpaceae, in part. J. Arnold Arbor. 50, 315–369.
- de Laubenfels, D. J. 1978. The genus *Prumnopitys* (Podocarpaceae) in Malesia. Blumea 24, 189–190.
- de Laubenfels, D. J. 1985. A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*. Blumea 32, 209–212.
- de Laubenfels, D. J. 1988. Coniferales. In: Flora Malesiana ser. I. 10:3, 337–453.
- Little, D. P. 2005. 2xread: a simple indel coding tool. Program distributed by the author. <http://www.nybg.org/files/scientists/2xread.html>

- Little, D. P. 2006. Evolution and circumscription of the True Cypresses (Cupressaceae: *Cupressus*). Syst. Bot. 31:3, 461–480.
- Melikyan, A. P., Bobrov, A. V. 2000. Morphology of the female reproductive structures and an attempt of the construction of phylogenetic systems of orders Podocarpaceae, Cephalotaxales and Taxales. Bot. Zurn. (Moscow and Leningrad) 85:7, 50–67.
- Mildenberger, S. 2010. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wurzelknöllchen der Podocarpaceae. Diplomathesis, Ruhr University Bochum, Germany.
- Mill, R. R., Möller, M., Christie, F., Glidewell, S. M., Masson, D., Williamson, B. 2001. Morphology, anatomy and ontogeny of female cones in *Acropyle pancheri* (Brongn. and Gris) Pilg. (Podocarpaceae). Ann. Bot. 88, 55–67.
- Molloy, B. P. J. 1995. *Manoao* (Podocarpaceae), a new monotypic conifer genus endemic to New Zealand. N. Z. J. Bot. 33, 183–201.
- Nixon, K. C. 2002. WINCLADA ver. 1.00.08 Published by the author. <http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm>
- Orr, M. Y. 1944. The leaf anatomy of *Podocarpus*. Trans. Roy. Soc. Edinb. 108, 34, Pt. I.
- Page, C. N. 1988. New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae. Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh 45, 377–396.
- Page, C. N. 1990a. Phyllocladaceae. In: K. Kubitzky (Eds.), The families and genera of vascular plants, Vol. 1. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 317–319.
- Page, C. N. 1990b. Podocarpaceae. In: K. Kubitzky (Eds.), The families and genera of vascular plants, Vol. 1. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 332–346
- Page, C. N. 1990c. Cupressaceae. In: K. Kubitzky (Eds.), The families and genera of vascular plants, Vol. 1. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 302–316.
- Posada, D., Crandall, K. A. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. Bioinformatics 14:9, 817–818.
- Posada, D., Buckley, T. R. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike Information Criterion and Bayesian Approaches over Likelihood ratio tests. Syst. Bot. 53:5, 793–808.

- Quinn, C. J., Gadek, P. 1981. Biflavones of *Dacrydium* sensu lato. *Phytochemistry* 20:4, 677–681.
- Quinn, C. J. 1982. Taxonomy of *Dacrydium* Sol. ex Lamb. emend. de Laub. (Podocarpaceae). *Aust. J. Bot.* 30, 211–220.
- Quinn, C. J. 1986. Embryogeny in *Phyllocladus*. *New Zealand J. Bot.* 24, 575–580.
- Quinn, C. J., Price, R. A., Gadek, P. A. 2002. Familial concepts and relationships in the conifers based on *rbcL* and *matK* sequences comparisons. *Kew Bull.* 57, 513–531.
- Ran, J.–H., Wang, X.–Q. 2010. Fast evolution of the retroprocessed mitochondrial *rps3* gene in conifers II and further evidence for the phylogeny of gymnosperms. *Mol. Phyl. Evol.* 54:1, 136–149.
- Ronquist, F., Hülsenbeck, J. P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572–1574.
- Schulz, C., Stützel, T. 2007. Evolution of taxodioiden Cupressaceae. *Org. Divers. Evol.* 7, 124–135.
- Sinclair, W. T., Mill, R. R., Gardner, M. F., Woltz, P., Jaffre, T., Preston, J., Hollingsworth, M. L., Ponge, A., Möller, M. 2002. Evolutionary relationships of the New Caledonian heterotrophic conifer, *Parasitaxus usta* (Podocarpaceae), inferred from chloroplast *trnL–F* intron/spacer and nuclear rDNA ITS2 sequences. *Plant Syst. Evol.* 233, 79–104.
- Stiles, W. 1912. The Podocarpaceae. *Ann. Bot.* 26, 443–514.
- Stockey, R. A., Frevel, B. J. 1997. Cuticle micromorphology of *Prumnopitys* Philippi (Podocarpaceae). *Int. J. Plant Sci.* 158:2, 198–221.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony. Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland.
- Tomlinson, P. B., Takaso, T. 1989a. Cone and ovule ontogeny in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 99, 209–221.
- Tomlinson, P. B., Takaso, T. 1989b. Developmental shoot morphology in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 99, 223–248.

- Vidakovic, M. 1991. Conifers—morphology and variation. Croatia, Graficki Zavod Hrvatske.
- Wang, Y. Q., Tank, D. C., Sang, T. 2000. Phylogeny and divergence times in Pinaceae: Evidence from three genomes. *Mol. Biol. Evol.* 17:5, 773–781.
- Wasscher, J. 1941. The genus *Podocarpus* in the Netherland Indies. *Blumea* 4, 359–481.
- Wells, P. M. H., R. S. 1989. Leaf morphology of the imbricate-leaved Podocarpaceae. *Aust. Syst. Bot.* 2, 369–386.
- De Wit, M., Jeffery, M., Bergh, H., Nicolaysen, L. 1988. Geological map of sectors of Gondwana reconstructed to their disposition ~150 Ma. America Association of Petroleum Geologists, Tulsa.
- Yuncker, T. G. 1959. Plants of Tonga. Honolulu, Hawaii, Bernice P. Bishop Museum.

7.3 Ergänzung der Materialherkünfte

Tab.1: Materialherkünfte für Taxa außerhalb der Podocarpaceae. Das Taxon, die Familie, Herkunft und Art des Materials, der zugehörige Herbariencode und die eigene Sammlungsnummer sind aufgeführt. (BG = Botanischer Garten, H = Herbarmaterial, L = Lebendmaterial, Mt. = Mount, NHL = Nationaal Herbarium Leiden, PAK = Patrick Knopf, subsp. = subspecies, var. = Varietät, wc = wild collected, ** = Holotype, * = Isotype).

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Agathis atropurpurea</i>	Araucariaceae	Montgomery Botanical Center	L		P001
<i>Agathis atropurpurea</i>	Araucariaceae	DE LAUB P469	H	NHL	P002
<i>Agathis australis</i>	Araucariaceae	PAK (wc: New Zealand)	L		P004
<i>Agathis australis</i>	Araucariaceae	PAK (wc: New Zealand)	L		P005
<i>Agathis australis</i>	Araucariaceae	BOOM 22478	H	NHL	P006
<i>Agathis australis</i>	Araucariaceae	BG Bonn 00420	L		P974
<i>Agathis borneensis</i>	Araucariaceae	Atlanta BG	L		P744
<i>Agathis borneensis</i>	Araucariaceae	Netherl. Indies Forest Servive 33072	H	NHL	P751
<i>Agathis borneensis</i>	Araucariaceae	Bosch Proef Station bb 14937	H	NHL	P754
<i>Agathis celebica</i>	Araucariaceae	Exp. Herb. Hort. Bot. Bog. 52 (A. obtusifolia**)	H	NHL	P007
<i>Agathis celebica</i>	Araucariaceae	Bosch Proef Station Buitenzorg 21494	H	NHL	P008
<i>Agathis celebica</i>	Araucariaceae	Bosch Proef Station Buitenzorg 30153	H	NHL	P009
<i>Agathis corbassonii</i>	Araucariaceae	Montgomery Botanical Center	L		P010
<i>Agathis corbassonii</i>	Araucariaceae	SCHODDE 5219	H	NHL	P011
<i>Agathis dammara</i>	Araucariaceae	BG Bochum	L		P013
<i>Agathis dammara</i>	Araucariaceae	Bosch Proef Station Buitenzorg 13632	H	NHL	P014
<i>Agathis dammara</i>	Araucariaceae	SIDIYASA & WHITMORE 3668	H	NHL	P015
<i>Agathis dammara</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P952
<i>Agathis dammara</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P953
<i>Agathis endertii</i>	Araucariaceae	Bosch Proef Station Buitenzorg 21694	H	NHL	P016
<i>Agathis flavescens</i>	Araucariaceae	WHITMORE 20671	H	NHL	P019
<i>Agathis flavescens</i>	Araucariaceae	WHITMORE 20672	H	NHL	P020
<i>Agathis kinabaluensis</i>	Araucariaceae	DE LAUB. P625	H	NHL	P022
<i>Agathis kinabaluensis</i>	Araucariaceae	DE LAUB. P644	H	NHL	P841
<i>Agathis labillardieri</i>	Araucariaceae	Belgium National BG	L		P745
<i>Agathis labillardieri</i>	Araucariaceae	LUGTMEYER 2367	H	NHL	P024
<i>Agathis lanceolata</i>	Araucariaceae	Atlanta BG	L		P025
<i>Agathis lanceolata</i>	Araucariaceae	BAMPS 6071	H	NHL	P026
<i>Agathis lenticula</i>	Araucariaceae	DE LAUB. P619	H	NHL	P028
<i>Agathis lenticula</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P949
<i>Agathis lenticula</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P950
<i>Agathis lenticula</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Mt. Kinabalu, Sabah, Malesia)	L		P951
<i>Agathis macrophylla</i>	Araucariaceae	Belgium National BG	L		P031
<i>Agathis macrophylla</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Fiji)	L		P032
<i>Agathis macrophylla</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Fiji)	L		P033
<i>Agathis microstachya</i>	Araucariaceae	Gondwana Nursery (D. Deutsch)	L		P034
<i>Agathis microstachya</i>	Araucariaceae	DE LAUB. P475	H	NHL	P035
<i>Agathis montana</i>	Araucariaceae	DE LAUB. P585	H	NHL	P037
<i>Agathis moorei</i>	Araucariaceae	Montgomery Botanical Center	L		P040
<i>Agathis moorei</i>	Araucariaceae	BERNARDI 10236	H	NHL	P041
<i>Agathis obtusa</i>	Araucariaceae	BERNARDI 13207	H	NHL	P753
<i>Agathis orbicula</i>	Araucariaceae	DE LAUB. P614	H	NHL	P043
<i>Agathis ovata</i>	Araucariaceae	Palmengarten Frankfurt	L		P046
<i>Agathis palmerstonii</i>	Araucariaceae	V. F. 60	H	NHL	P750
<i>Agathis philippinensis</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Panay, Philippines)	L		P049
<i>Agathis philippinensis</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Panay, Philippines)	L		P050
<i>Agathis philippinensis</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Panay, Philippines)	L		P051
<i>Agathis philippinensis</i>	Araucariaceae	CUMING 906	H	NHL	P755
<i>Agathis robusta</i>	Araucariaceae	BG Bochum (pot)	L		P052
<i>Agathis robusta</i>	Araucariaceae	BG Bochum (greenhouse)	L		P053
<i>Agathis robusta</i> subsp. <i>nesophila</i>	Araucariaceae	Archbold Exp. 1959	H	NHL	P752
<i>Agathis silbae</i>	Araucariaceae	Montgomery Botanical Center	L		P055
<i>Agathis silbae</i>	Araucariaceae	BOURDY 375	H	NHL	P056
<i>Agathis spathulata</i>	Araucariaceae	DE LAUB. P741	H	NHL	P058
<i>Agathis spathulata</i>	Araucariaceae	D. FRODIN NGF26906	H	NHL	P842
<i>Agathis spec.</i>	Araucariaceae	Palmengarten Frankfurt (Philippines?)	L		P749
<i>Agathis vitiense</i>	Araucariaceae	Pak (wc: Viti Levu, Fiji)	L		P955
<i>Agathis vitiense</i>	Araucariaceae	Pak (wc: Viti Levu, Fiji)	L		P956
<i>Agathis vitiense</i>	Araucariaceae	Pak (wc: Viti Levu, Fiji)	L		P957
<i>Araucaria araucana</i>	Araucariaceae	PAK	L		P920
<i>Araucaria araucana</i>	Araucariaceae	BG Bochum	L		P975
<i>Araucaria araucana</i>	Araucariaceae	BG Bochum	L		P976
<i>Araucaria bernieri</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16977-3-2000	L		P977
<i>Araucaria bidwillii</i>	Araucariaceae	PAK (seedling of cult. plant from Sao Paulo, Brasilien)	L		P923
<i>Araucaria bidwillii</i>	Araucariaceae	PAK (seedling of cult. plant from Sao Paulo, Brasilien)	L		P924
<i>Araucaria bidwillii</i>	Araucariaceae	PAK (seedling of cult. plant from Sao Paulo, Brasilien)	L		P925
<i>Araucaria bidwillii</i>	Araucariaceae	BG Bonn 8912-9-1991	L		P978
<i>Araucaria biramulata</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16980	L		P979
<i>Araucaria columnaris</i>	Araucariaceae	PAK (wc: New Caledonia)	L		P926

Fortsetzung Tab.1:

Taxon	Familie	Herkunft	Material	Herbarium	Sammlungsnummer
<i>Araucaria columnaris</i>	Araucariaceae	PAK (wc: New Caledonia)	L		P927
<i>Araucaria columnaris</i>	Araucariaceae	Nimsch (wc: New Caledonia)	L		P928
<i>Araucaria columnaris</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16975-2-2000	L		P980
<i>Araucaria columnaris</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16975	L		P981
<i>Araucaria columnaris</i>	Araucariaceae	BG Bonn 24-7-2007	L		P982
<i>Araucaria cunninghamii</i>	Araucariaceae	BG Bonn 03972	L		P983
<i>Araucaria cunninghamii</i>	Araucariaceae	BG Bochum (via Zwajenburg, Netherlands)	L		P1005
<i>Araucaria cunninghamii</i>	Araucariaceae	PAK (wc: Queensland, Australia)	L		P1006
<i>Araucaria heterophylla</i>	Araucariaceae	Montgomery Botanical Center 080939	L		P922
<i>Araucaria cf. Heterophylla</i>	Araucariaceae	BG Bonn T.P.	L		P984
<i>Araucaria humboldtensis</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16981	L		P985
<i>Araucaria hunsteinii</i>	Araucariaceae	Montgomery Botanical Center 080940	L		P921
<i>Araucaria hunsteinii</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16982	L		P986
<i>Araucaria laubenfelsii</i>	Araucariaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P917
<i>Araucaria laubenfelsii</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16979	L		P987
<i>Araucaria luxurians</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16976	L		P988
<i>Araucaria montana</i>	Araucariaceae	Frankfurt Palmengarten	L		P964
<i>Araucaria montana</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16972-3-2001	L		P989
<i>Araucaria montana</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16973	L		P990
<i>Araucaria muelleri</i>	Araucariaceae	Bleidenstein	L		P918
<i>Araucaria muelleri</i>	Araucariaceae	BG Bonn 2473-3-2007	L		P991
<i>Araucaria nemorosa</i>	Araucariaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P916
<i>Araucaria nemorosa</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16973-3-2000	L		P992
<i>Araucaria rulei</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16978-3-2000	L		P993
<i>Araucaria rulei</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16978 2000	L		P994
<i>Araucaria rulei</i> var. <i>excelsa</i>	Araucariaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P919
<i>Araucaria schmidtii</i>	Araucariaceae	BG Bonn 23982 a	L		P995
<i>Araucaria schmidtii</i>	Araucariaceae	BG Bonn 23983 b	L		P996
<i>Araucaria scopulorum</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16970	L		P997
<i>Araucaria scopulorum</i>	Araucariaceae	BG Bonn 00422	L		P998
<i>Araucaria subulata</i>	Araucariaceae	BG Bonn 16971-5-2000	L		P999
<i>Wollemia nobilis</i>	Araucariaceae	BG Bonn 29152-7-2008	L		P1000
<i>Wollemia nobilis</i>	Araucariaceae	BG Bonn 25692-7-2006	L		P1001
<i>Wollemia nobilis</i>	Araucariaceae	BG Bochum, plagiotroph plant	L		P1002
<i>Amentotaxus argotaenia</i> var. <i>argotaenia</i>	Taxaceae	PAK (via Esveld, Netherlands)	L		P642
<i>Amentotaxus formosana</i>	Taxaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P651
<i>Amentotaxus hateyensis</i>	Taxaceae	Pfizer Lab. DAMON cc206	L		P786
<i>Amentotaxus spec.</i>	Taxaceae	Pfizer Lab. DAMON cc416	L		P787
<i>Amentotaxus spec.</i>	Taxaceae	Pfizer Lab. DAMON cc418	L		P788
<i>Amentotaxus yunnanensis</i>	Taxaceae	Pinetum Blijdenstein (as var. <i>tonkingensis</i>)	L		P660
<i>Austrotaxus spicata</i>	Taxaceae	PAK (wc: New Caledonia)	L		P663
<i>Austrotaxus spicata</i>	Taxaceae	PAK (wc: New Caledonia)	L		P664
<i>Austrotaxus spicata</i>	Taxaceae	NIMSCH 2006	H	privat	P665
<i>Cephalotaxus mannii</i>	Taxaceae	Pfizer Laboratorium DAMON cc303	L		P791
<i>Cephalotaxus mannii</i>	Taxaceae	Pfizer Laboratorium DAMON cc305	L		P792
<i>Cephalotaxus spec.</i>	Taxaceae	Pfizer Laoratorium. DAMON cc213	L		P790
<i>Pseudotaxus chienii</i>	Taxaceae	PAK	L		P666
<i>Pseudotaxus chienii</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P667
<i>Taxus baccata</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P669
<i>Taxus baccata</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P670
<i>Taxus baccata</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P671
<i>Taxus brevifolia</i>	Taxaceae	PAK	L		P674
<i>Taxus brevifolia</i>	Taxaceae	SANGBERG & LEIBERG 699	H	NHL	P672
<i>Taxus brevifolia</i>	Taxaceae	Rochester Nursery, NY	H	NHL	P673
<i>Taxus canadensis</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P676
<i>Taxus canadensis</i>	Taxaceae	SCHELLEVIS	H	NHL	P675
<i>Taxus chinensis</i>	Taxaceae	Pfizer Laboratorium DAMON cc201	L		P793
<i>Taxus chinensis</i>	Taxaceae	Pfizer Laboratorium DAMON cc433	L		P789
<i>Taxus chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	Taxaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P678
<i>Taxus chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	Taxaceae	STEWART, CHIAO & CHEO 328	H	NHL	P679
<i>Taxus chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	Taxaceae	FAN & LI 644	H	NHL	P680
<i>Taxus cuspidata</i> var. <i>cuspidata</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P686
<i>Taxus cuspidata</i> var. <i>cuspidata</i>	Taxaceae	TAODA 3887	H	NHL	P684
<i>Taxus cuspidata</i> var. <i>cuspidata</i>	Taxaceae	PALCZEWSKI 1750	H	NHL	P685
<i>Taxus floridana</i>	Taxaceae	GODFREY 82981	H	NHL	P690
<i>Taxus globosa</i>	Taxaceae	Pinetum Blijdenstein	L		P696
<i>Taxus globosa</i>	Taxaceae	SCLECHTER ?	H	NHL	P697
<i>Taxus sumatrana</i>	Taxaceae	DRANSFIELD 2692	H	NHL	P699
<i>Torreya californica</i>	Taxaceae	PAK	L		P705
<i>Torreya californica</i>	Taxaceae	BG Bochum (male)	L		P706
<i>Torreya californica</i>	Taxaceae	BG Bochum (female)	L		P707
<i>Torreya grandis</i> var. <i>grandis</i>	Taxaceae	PAK	L		P711
<i>Torreya nucifera</i>	Taxaceae	PAK	L		P723
<i>Torreya nucifera</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P724
<i>Torreya nucifera</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P725
<i>Torreya taxifolia</i>	Taxaceae	BG Bochum	L		P726

Mein Dank gilt

Herrn Prof. Dr. Thomas Stützel, für die Überlassung des Themas sowie für die Freiheit, eigenständig zu forschen. Des Weiteren für die fachliche Unterstützung und die wertvollen Anregungen.

Frau PD Dr. Claudia Distler-Hoffmann, für die freundliche Übernahme des Korreferats.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, für die Finanzierung des Forschungsprojektes und der Sammlungsreisen.

Dr. Christian Schulz, für die sehr gute Zusammenarbeit und insbesondere für die Hilfe bei den molekularen Analysen. Außerdem danke ich ihm für seine stetige Diskussionsbereitschaft, die selbstlose Hilfe und dafür, dass er ein Freund ist, der immer ein offenes Ohr für mich hat. Damon Little und Dennis Wm. Stevenson danke ich für die Möglichkeit der Zusammenarbeit in Pfizer Lab. in New York

Nadja Balnis muss ich in erster Linie dafür gratulieren, dass Sie es geschafft hat, mit mir in einem Büro zu überleben. Ich danke ihr für die gute Zusammenarbeit, Hilfsbereitschaft und die Übernahme des Korrekturlesens, genauso wie ich es Sabine 'ich-bin-ein' Adler danke. Ein linguistisches Wrack wie ich sollte in Seenot immer Menschen wie euch an Bord haben.

Petra Lerch danke ich für die Hilfe in allen organisatorischen, verwaltungstechnischen und logistischen Dingen... und für die vielen, vielen Kaffeefilter.

Hanno 'was-soll-man-da-noch-sagen-man-muss-ihn-einfach-lieb-haben' Boeddinghaus danke ich für die Unterstützung im Kampf gegen die Tücken der Technik und das ich mir nie einen Virus eingefangen habe.

Mein ganz besonderer Dank gilt allen meinen 'Stubenkameraden' und denen, die es mal waren. Ohne Sie wäre die Zeit der Dissertation nicht so abwechslungsreich, spannend, unterhaltsam, einzigartig, besonders und speziell gewesen. Danke! Ebenso danke ich den 'adoptierten Stubenkameraden' der zoologischen Fraktion. Also Danke an Alessa, Elli, Jan, Kristina, Müllhosen-Johnny, Phil, Sebastian, Strecki und den Striewski-Sepp u.v.m.

Mein Dank gilt ferner Linda Weiss, für die vielen gemeinsamen Kilometer an ein Ufer aus Kaffee und Focacchio.

Eine Liste der Menschen, die in den diversen Botanischen Gärten, Nationalparks, Instituten oder den abgelegensten 'Ecken' des Planeten zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, aufzuführen, würde den Rahmen dieser Danksagung um mehrere Seiten sprengen. Ihnen allen sei an dieser Stelle für Ihre oft selbstlose Hilfe, das Interesse an meiner Arbeit und die schönen gemeinsamen Erinnerungen gedankt. DANKE!

Mein besonderer Dank gilt Dipl. Ing. Hubertus Nimsch und Prof. Dr. David J. de Laubenfels. Ihre Begeisterung für die Podocarpaceae hat mich angesteckt und vorangetrieben.

Meiner Mutter danke ich dafür, dass Sie so viele verrückte Sachen in Ihrem Zuhause zugelassen hat. Es gibt nicht viele Mütter, die die ca. 700 Töpfe mit Koniferen des Sohnes einmal am Tag von Hand bewässern. Außerdem möchte ich mich für den Rückhalt und die finanzielle Unterstützung durch Sie bedanken. Dafür und für die vielen Gassigänge mit Nico danke ich meinem Bruder Klaus.

Ich entschuldige mich bei meinem Partner Levent für die viele Zeit, die ich in der Ferne oder im Büro verbracht habe und danke ihm, dass er immer zu mir steht und mich unterstützt.

Und zu guter Letzt danke ich den Podocarpaceae...für Ihr Dasein. Was hätte ich wohl sonst die letzten Jahre machen sollen?

9 Lebenslauf

Persönliche Daten

Name	Dipl.-Biol. Patrick Knopf
Anschrift	Allerstraße 43 44287 Dortmund
Telefon (privat)	0231 452331
Telefon (dienstl.)	0234 32 28064
Fax (dienstl.)	0234 32 14284
E-Mail	Patrick.Knopf@ruhr-uni-bochum.de
Geburtsdatum	03.04.1974
Geburtsort	Dortmund-Hörde
Staatsangehörigkeit	Deutsch
Familienstand	ledig, keine Kinder

Schulische Ausbildung

1980-1984	Grdsch. Aplerbeck, Dortmund
1984-1990	Albrecht-Dürer-Realschule, Dortmund
1990-1993	Max-Planck-Gymnasium, Dortmund
Abschluss	Abitur (3,1)

Grundwehrdienst/Zivildienst

06/1993-07/1994	Zivildienst: Westfälische Klinik für Psychiatrie, Dortmund Tätigkeiten in der dortigen Gärtnerei, Therapeutisches Arbeiten mit entwicklungsverzögerten Menschen und psychisch Kranken.
-----------------	---

Berufliche Ausbildung

08/1994-01/1997	Ausbildung zum Gärtner:
8/1994-4/1995	Gärtnerei Zeisig in Dortmund-Brambauer (Zierpflanzenbau)
5/1995-1/1997	Gärtnerei Neuhoff in Dortmund-Wellinghofen (Friedhofsbau und Garten- & Landschaftsbau)
	Abschluss: Gärtnergeselle (1,7)

Studium

10/1997-09/1999	Grundstudium Biologie an der Ruhr-Universität Bochum
10/1999-11/2004	Hauptstudium Biologie an der Ruhr-Universität Bochum Schwerpunkt: Spezielle Botanik, Evolutionsbiologie Abschluss: Diplom (1,2) Titel der Diplomarbeit: „Differentialdiagnose und Evolution in <i>Cupressus</i> L. und <i>Juniperus</i> L.“
Seit 05/2005	Beginn des Promotionsstudiums Titel der Dissertation: „Differentialdiagnose und Evolution innerhalb der Araucariaceae und Podocarpaceae“

Beruflicher Werdegang

01/1997-03/2003	Voll- und spätere Teilzeitbeschäftigung als Gärtnergeselle bei der Gärtnerei Neuhoff
04/2003-08/2003	Studentische Hilfskraft am LS Spezielle Botanik an der RUB
04/2004-08/2004	s.o.
04/2005-10/2005	Wissenschaftliche Hilfskraft am o.g. Institut
11/2005-05/2006	Wissenschaftlicher Mitarbeiter am o.g. Institut
06/2006-08/2006	Wissenschaftliche Hilfskraft am o.g. Institut
09/2006-12/2006	Teilzeitbeschäftigung als Geselle bei der Gärtnerei Neuhoff
02/2007-12/2007	Wissenschaftliche Hilfskraft am o.g. Institut
Seit 01/2008	Wissenschaftlicher Mitarbeiter am o.g. Institut

Auslandsaufenthalte

	Seit 12/2004 div. Aufenthalte zur Kooperation in Botanischen Gärten und Zentren der Biodiversitätsforschung in Europa (z.B. Royal Botanic Gardens Edinburgh, Kew Gardens, London)
12/2006-01/2007	Feldforschung und wiss. Austausch mit div. Instituten in Brasilien (Mato Grosso, Minas Gerais, Rio de Janeiro, Sao Paulo)
09/2007-10/2007	Besuch und wiss. Austausch mit div. Instituten in den USA (z. B. Atlanta Botanical Garden, Berkeley University, Harvard University, Pfizer Lab, New York Botanical Garden, Smith College)
05/2009-06/2009	Feldforschung am Mt. Sibaliw, Panay (Philippinen)
01/2010-02/2010	Molekulare Arbeiten und Fortbildung in den USA (Pfizer Lab, New York Botanical Garden)
03/2010-04/2010	Feldforschung und wiss. Austausch in Polynesien (Fidschi, Tonga)
07/2010-08/2010	Feldforschung und wiss. Austausch in Malaysia und Sabah
08/2010-09/2010	Kongressteilnahme und Feldforschung in Singapur
07/2011-08/2011 (geplant)	Ferner Feldforschung und wiss. Austausch in Java (Bogor, Cibodas) Kongressteilnahme und Feldforschung in Australien (Victoria, Queensland), Feldforschung und wiss. Austausch in Neukaledonien

Kongressteilnahmen

KNOPF, P., SCHULZ, C. & STÜTZEL, TH.: Phylogeny within *Cupressus* L. with morphological data. XVII International Botanical Congress in Vienna, 17.-23.7.2005. (Posterpräsentation).

SCHULZ, C., KNOPF, P. & STÜTZEL, TH.: Identification key for the cypress family (Cupressaceae). XVII International Botanical Congress in Vienna, 17.-23.7.2005. (Posterpräsentation).

KNOPF, P., BONGART, C. & STÜTZEL, TH.: The female cone development of *Araucaria araucana* (MOLINA) K. KOCH. 17th Internat. Symp. Biodiversity and Evolutionary Biology (of the DBG) in Bonn, 24.-28.9.2006. (Posterpräsentation).

KNOPE, P. & STÜTZEL, TH.: Phylogeny and anatomy within the genus *Dacrydium* SOL. ex G. FORST. (Podocarpaceae). 8th Flora malesiana Symposium in Singapore, 23.-27.8.2010. (Posterpräsentation).

KNOPE, P., SCHULZ, C., LITTLE, D., STÜTZEL, TH. & STEVENSON, D.: A combined phylogenetic reconstruction of the Podocarpaceae based on *rbcL*, nrITS1 And *NEEDLY* intron2 Sequence as well as anatomical, morphological and biogeographical data. 8th Flora malesiana Symposium in Singapore, 23.-27.8.2010. (Vortrag)

Vortrag am Montgomery Botanical Center, Miami (7.2.2009): Differential diagnosis within Podocarpaceae using leaf anatomical characters.

Vortrag am Jordrell Lab.-Kew Gardens, London (27.1.2011): Phylogeny and anatomy within of the Podocarpaceae.

Lehrveranstaltungen:

G-Block: Systematik und Evolution der Gefäßpflanzen

G-Block: Anatomie und Evolution der Spermatophyten

G-Block: Floristische Exkursion nach Russland (Kursk)

A-Modul: Flora und Vegetation von Mitteleuropa

A-Modul: Biodiversität des Pflanzenreiches

Optionalbereich: Biodiversität des Bot. Garten der Ruhr-Universität Bochum

Optionalbereich: Botanik im Alltag

Grundstudium: 2. Sem. „Floristische und Faunistische Exkursionen“

Grundstudium: 2. Sem. „Bestimmungsübungen“

Exkursion zum Niederrhein (Grietherbusch)

Betreuung von: 14 S-Block Kandidaten

1 Bachelorarbeit

5 Diplomarbeiten

10 Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die Arbeit selbstständig verfasst und bei keiner anderen Fakultät eingereicht und dass ich keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet habe. Es handelt sich bei der heute von mir eingereichten Dissertation um sechs in Wort und Bild völlig übereinstimmende Exemplare.

Weiterhin erkläre ich, dass digitale Abbildungen nur die originalen Daten enthalten und in keinem Fall inhaltsverändernde Bildbearbeitung vorgenommen wurde.

Bochum, den 1. Juli 2011

Patrick Knopf

as	auxiliärer Sklereid
atg	akzessorisches Transfusionsgewebe
c	Cuticula
°C	Grad Celsius
e	Epidermis
EGMME	Ethylenglycolmonomethylether
g	Gramm
h	Stunde
HCl	Salzsäure
hk	Harzkanal
µl	Mikroliter
mg	Milligramm
µm	Mikrometer
min	Minute
Mio.	Millionen
ml	Milliliter
NN	Normalnull
p	Phloem
sec	Sekunde
smz	sklerenchymatische Mesophyllzelle
spec.	Spezies
st	Stomata
tg	Transfusionsgewebe
var.	Varietät
x	Xylem