

VORE HVIDTJØRNE – EN HYBRIDSVÆRM?

af

KNUD IB CHRISTENSEN

Københavns Universitet, Institut for Systematisk Botanik,
Gothersgade 140, 1123 København K.

Introduktion

Arter af slægten *Crataegus* betragtes ofte som kritiske og vanskelige at bestemme. Dette skyldes især, at de morfologiske forskelle ofte er små eller delvist overlappende bl.a. som følge af:

1. Dannelse af polyploider under slægtens udvikling (Byatt, 1975 b).
Polyploidi virker som en buffer, der nedsætter graden af divergens mellem arterne (Stebbins, 1971). Det skyldes, at kromosomfordobling nedsætter effekten af mutationer, genetisk udspaltnings og selektion. En mutation, der opstår i et bestemt kromosom, vil have vanskeligere ved at komme til udtryk i en tetraploid med fire næsten ens repræsentanter for hvert kromosom end i en diploid med kun to repræsentanter for det samme kromosom. Man kan sige, at mutationen er bedre gemt for selektionen hos den tetraploide, der derfor ændres langsommere end den diploide.
2. Sterilitetsbarriererne mellem arterne er i reglen kun økologiske og/eller bestøvningsbiologiske (Byatt, 1975 b). Hybrider dannes let, hvor disse barrierer nedbrydes. Flerartshybrider kan også dannes og komplificere billedet yderligere (Lippert, 1978).
3. Agamospermi, dvs. dannelsen af frø ad kønsløs vej, kendes hos amerikanske *Crataegi*, især de triploide (Palmer, 1932) og visse forskere (Rothmaler, 1963) har antaget, at de europæiske *Crataegi* store variabilitet ligeledes skyldes agamospermi, men bevis herfor mangler og ifølge Bradshaw (1975) er *C. monogyna* og *C. laevigata* selvsterile.
4. Mange beskrevne arter. I begyndelsen af dette århundrede beskrev de tre amerikanske *Crataegus*-specialister Ashe, Beadle og Sargent tilsammen over 1.000 nye *Crataegus*-arter. Ashe beskrev ca. 177 arter, Beadle 143 og Sargent ikke mindre end ca. 700 arter. Selv om disse mange taxa næsten alle er baseret på faktiske forskelle, når man ser bort fra taxa opstillet på samme type eller på forskellige kollektører fra det samme træ, er det et spørgsmål, om forskellene er store nok til at opretholde disse taxa som morfospecies. En mere rimelig artsopfattelse indenfor de amerikanske *Crataegi* præsenteres af Palmer (1925, 1932, 1946, 1961) og

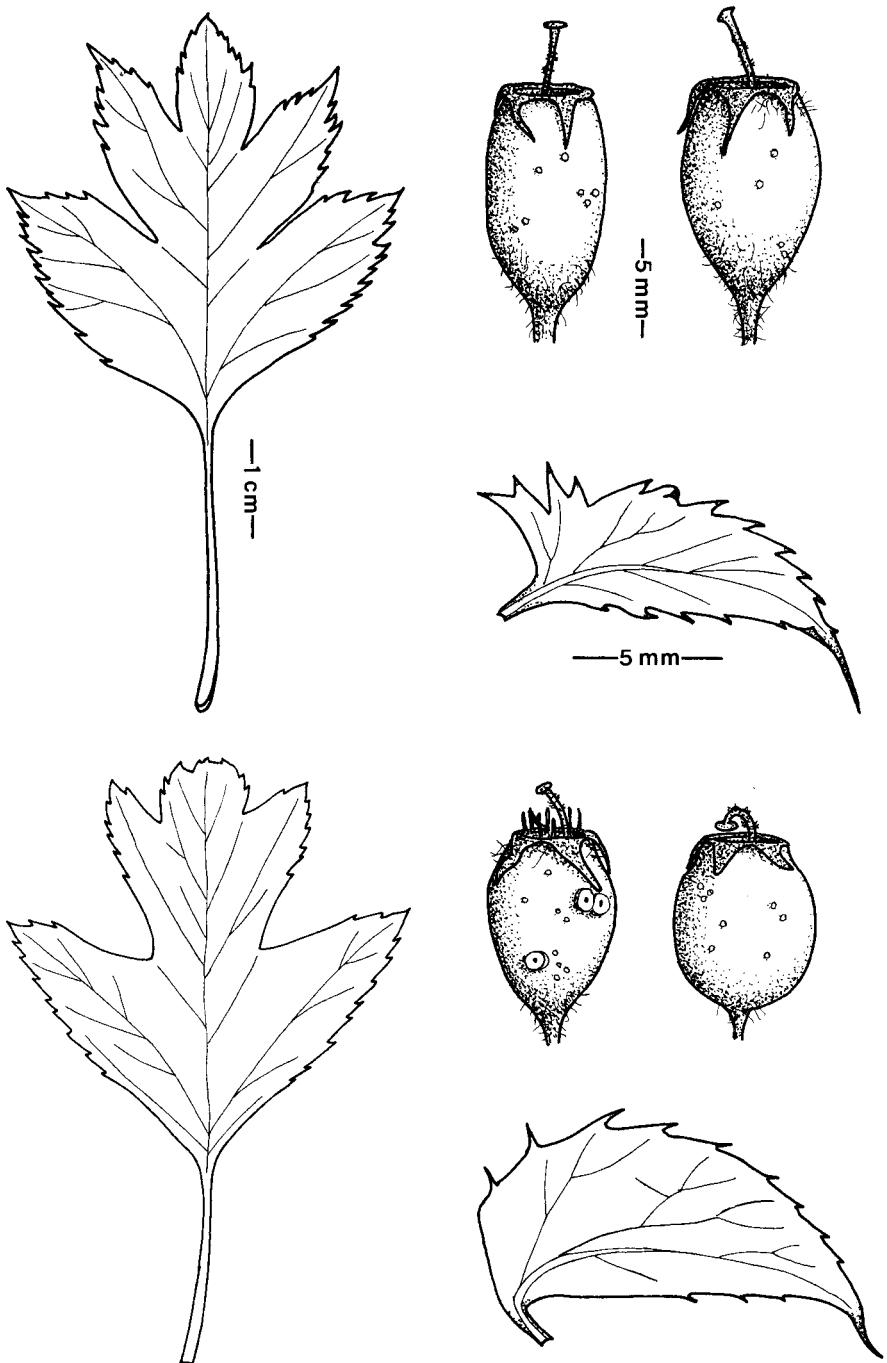


Fig. 1. *Crataegus curvisepala* Lindman ssp. *curvisepala* (foroven, above) og *C. curvisepala* Lindman × *monogyna* Jacq. (forneden, below).

Kruschke (1955, 1965), således at artsantallet nu angives til ca. 300. I Eurasien regner man med ca. 100 arter.

Siden Loudons første forsøg på en sektionsinddeling af *Crataegus* i 1838 har en række andre forfattere arbejdet med slægtens inddeling, men da en moderne revision af hele slægten stadig mangler og mange af sektionerne er dårligt definerede og næppe naturlige, tjener sektionsinddelingen især et bestemmelsesteknisk formål og afspejler i mindre grad den evolutionære udvikling indenfor slægten. Det første bidrag i nyere tid til en naturlig inddeling af slægten kom i 1977 fra El-Gazzar and Badawi, som delte slægten i to grupper med forskelligt kromosomtal og udbredelse: Gruppe A, nordamerikanske arter med grundtal $x = 8$ og gruppe B, især eurasiske arter med grundtal $x = 17$. I 1980 gav El-Gazzar efter uddybende undersøgelser disse to grupper formel systematisk rang af subgenus og definerede dem således:

1. *Crataegus* subg. *Americanae* El-Gazzar (se fig. 4)

Blade hele eller svagt indskårne, uden intermediær-nerver (*C. phaenopyrum* undtaget), nordamerikanske arter, grundtal $x = 16$.
Type: *C. crus-galli* L.

2. *Crataegus* subg. *Crataegus* (se fig. 1-4)

Blade tydeligt indskårne eller delte, intermediær-nerver tilstede (dvs. primære sidenerver, der ender i bladindskæringen), eurasiske arter, grundtal altid $x = 17$.

Type: *C. oxyacantha* L.

Slægten udgør en tidlig fraspaltet udviklingslinie fra Pomoideae-gruppens forfædre, selv om den principielle udvikling af slægten først synes at have fundet sted umiddelbart efter istiderne i Kvartær. Slægten stammer sandsynligvis fra det nordlige Eurasien, hvorfra den spredte sig mod vest og syd i Tertiær (Palmer, 1932).

Slægten som sådan er dårligt tilpasset til spredning i skovområder og de fleste arter findes i skovkanter, græsland, overdrev, enge, sumpe og flodlejer. De omfattende skovrydninger, der i nyere tid er blevet foretaget på den nordlige halvkugle, ikke mindst i Nordamerika, har sikkert været stærkt medvirkende til arternes spredning og udvikling og dannelsen af stabiliserede hybrider og hybridsværme (Palmer, 1932).

De danske tjørnes videnskabelige navne

De senere års taxoniske og nomenklatoriske forskning indenfor de europæiske Crataegi har ført til en række ændringer i de videnskabelige navne. Af hensyn til synonymikken er det derfor nødvendigt at

bringe en liste over de nu mest anvendte latinske navne på vore tjørne.

C. curvisepala Lindm. (1918) = Koral-Hvidtjørn.

Syn.: *C. × dunensis* Cinov. (1971)

'ssp. *curvisepala'*

Syn.: *C. calycina* Peterm. ssp. *curvisepala* (Lindm.) Franco (1968)

'ssp. *lindmanii*' (Hrab.-Uhr.) Byatt (1974)

Basionym: *C. lindmanii* Hrab.-Uhr. (1968)

Syn.: *C. calycina* auct. non Peterm.

C. curvisepala Lindm. × *monogyna* Jacq.

Syn.: *C. × kyrtostyla* Fingerh. (1829)

C. × heterodonta Pojark. (1965)

C. × latvica Cinov. (1971)

C. × krima Doll (1974)

C. × monoli Doll (1974)

C. monogyna Jacq. (1775) = Engriflet Hvidtjørn.

Syn.: *C. subborealis* Cinov. (1971)

'ssp. *nordica*' Franco (1968)

C. laevigata (Poir.) DC. (1825) = Almindelig Hvidtjørn.

Basionym: *Mespilus laevigata* Poir. in Lam. (1778)

Syn.: *C. oxyacantha* L p. p., nom. ambig. (1753)

C. oxyacantoides Thuill. (1799)

'ssp. *laevigata'*

var. *integrifolia* (Wallr.) K.I. Christ. comb. nov.

Syn.: *Mespilus oxyacantha* Gaerth. var. *integrifolia* Wallr. (1822)

C. oxyacantha L. var. *microphylla* Lange (1897)

'ssp. *palmstruchii*' (Lindm.) Franco (1966)

Basionym: *C. palmstruchii* Lindm. (1918)

Syn.: *C. oxyacantha* L. var. *palmstruchii* (Lindm.) Hegi (1923)

C. oxyacantha L. ssp. *palmstruchii* (Lindm.) Hrab.-Uhr. (1964)

C. laevigata (Poir.) DC. × *monogyna* Jacq.

Syn.: *C. × ovalis* Kit. (1863)

C. × intermixta Beck (1892)

C. × curonica Cinov. (1971)

C. × media auct. non Beckst. fide Lippert (1978)

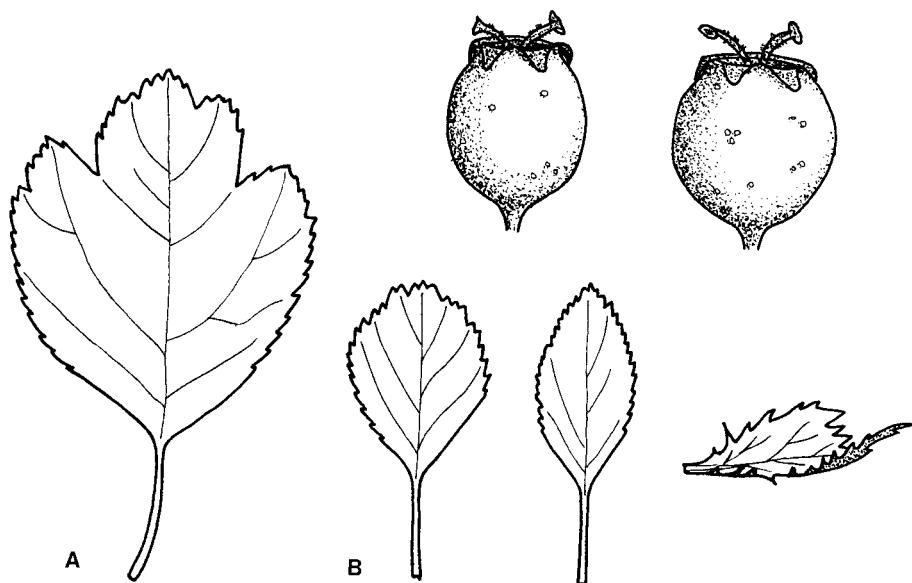
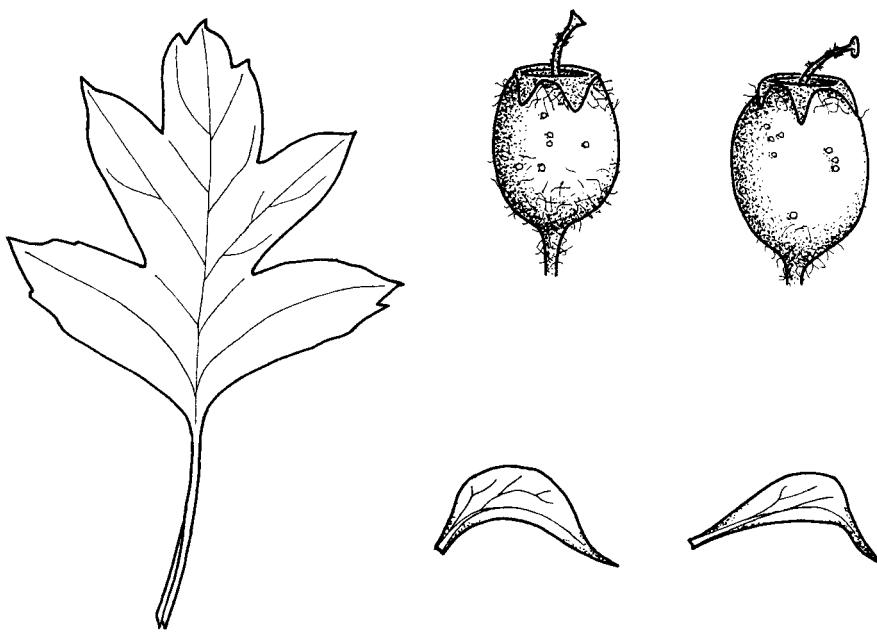


Fig. 2. *Crataegus monogyna* Jacq. ssp. *nordica* Franco (foroven, above), og *C. laevigata* (Poir.) DC. (forneden, below), A. ssp. *laevigata*, B. var. *integrifolia* (Wallr.) K.I. Christ.

C. laevigata (Poir.) DC. \times *curviseplala* Lindm.

- Syn.: *C. media* Beckst. (1797) fide Lippert (1978)
C. macrocarpa Hegetschw. (1840)
C. calycina Peterm. (1849)
C. schumacheri Raunk. (1925)
C. eremitagensis Raunk. (1925)
C. raavadensis Raunk. (1925)
C. calciphila Hrab.-Uhr. (1956)
C. pseudoxyacantha Cinov. (1971)
C. kupfferi Cinov. (1971)
C. pyricarpa Doll (1974)
C. curcina Doll (1974).

Tjørnenes økologi og bestøvningsforhold

C. curviseplala og *C. laevigata* er begge skyggetålende og trives godt i skove og skovkanter (Byatt, 1975 b, 1976 og Lippert, 1978). I England mangler *C. laevigata* som ren art på de lettere jorde (Byatt, 1975 a). *C. monogyna* stiller mindre krav til jordbunden (Byatt, 1975 b), til gengæld trives den dårligt på skyggede steder og findes den i skove, er den som regel steril (Lippert, 1978). *C. monogyna* synes at være den af arterne, som begünstiges mest af menneskets aktiviteter (Byatt, 1976 og Lippert, 1978).

C. laevigata angives at blomstre ca. 8 dage før *C. monogyna*, men der er dog ca. 40% overlap i blomstringsperiode (Bradshaw, 1975).

C. curviseplala angives at have $2n=4x=68$ (Gladkova, 1968), *C. monogyna* $2n=2x=34$ (Bradshaw, 1975) eller $2n=3x=51$ (Gladkova, 1968) og *C. laevigata* $2n=2x=34$ (Bradshaw, 1975). Til trods for de store kromosomale forskelle forældrene har hybriden *C. curviseplala* ssp. lindmanii \times *laevigata* ofte en pollenkertilitet på 90% (Byatt, 1976). Heller ikke hos *C. laevigata* \times *monogyna* synes der at være tale om nogen hybridsterilitet. Pollenkertilitten er høj og frøsætningen god (Bradshaw, 1975). Den eneste barriere mod hybridisering mellem vores tre hjemhørende tjørne er således tilsyneladende kun af økologisk-bestøvningsbiologisk art (Bradshaw, 1975 og Byatt, 1975 b).

Nogle danske tjørne-populationer

Siden Raunkiær's omfattende undersøgelser over »Eremitageslettens Tjørne« (1925) og »De danske Crataegus-Arter« (1933), er der ikke foretaget egentlige populationsstudier over *Crataegus*-arternes variationsmønstre i Danmark. Samtidig er arts- og hybridopfattelsen indenfor slægten noget ændret siden Raunkiær, bl.a. fordi griffelan-

tal, bægerbladenes længde, hypanthiets behåring og de nedre sidenervers krumning i bladet ikke er tilstrækkeligt til afgrænsning af vore tre arter og deres hybrider. Dette var medvirkende til, at jeg i eftersommeren 1979 påbegyndte mine *Crataegus*-populationstudier på foreløbig 6 sjællandske lokaliteter, nemlig Jægersborgs Dyrehave, Amager Fælled, Dragør Sydstrand, Enø, Asnæs og en sydskrænt ved Lumsås (se fig. 5). Blandt disse indgik Jægersborg Dyrehave og Asnæs også i Raunkjærers undersøgelser (1925, 1933).

A. Jægersborg Dyrehave

Jægersborg Dyrehave (lok. 1 på fig. 5) er rent vegetationsmæssigt en meget varieret lokalitet med blandede, mere eller mindre åbne løvskovspartier og større eller mindre træløse græslandspartier. Denne lokalitet giver derfor gode betingelser for en rig og varieret tjørnevegetation. Samtlige taxa findes blandt mine indsamlinger, der domineres af de mere eller mindre lyskrævende *C. laevigata* × *monogyna*, *C. monogyna* og *C. curvisepala* × *monogyna*. Blandt mine indsamlinger af *C. laevigata* × *curvisepala* fra Dyrehaven findes to eksemplarer af *C. × curcina* Doll. Til trods for den meget specielle bladform (se fig. 4) er der næppe tvivl om, at *C. × curcina* blot er en nothomorph af *C. laevigata* × *curvisepala*. For denne opfattelse taler de stærkt takkede blade, den aflangt ægformede frugt med relativt lange, spidse bægerblade og de 1-2 grifler pr. blomst. *C. × curcina* har hidtil kun været kendt fra typelokaliteten i DDR (Doll, 1974), men forekommer sikkert også andre steder i Nordeuropa og er således nu påvist i Danmark. Blandt indsamlingerne af *C. laevigata* findes et par eksemplarer af henholdsvis ssp. *laevigata* var. *integrifolia*, der har små, hele blade, men ellers ikke afviger fra ssp. *laevigata*, og ssp. *palmstruchii*. Ssp. *palmstruchii* er et stærkt om-diskuteret taxon, der ifølge Byatt (1975 a) næppe fortjener formel taxonomisk status, da det kun vanskeligt, om overhovedet, kan adskilles fra ssp. *laevigata*. Ssp. *palmstruchii* udgøres sandsynligvis af tilbagekrydsninger af *C. laevigata* × *curvisepala* til *C. laevigata* (Byatt, 1975 a) og ligner *C. curvisepala* ved at have store, hårede frugter med relativt lange, oprette-udstående bægerblade og større blade end hos ssp. *laevigata*.

Baggrunden for dannelsen af et taxon som ssp. *palmstruchii* kan resumeres således:

1. Nedbrydning af barriererne mod hybridisering mellem forældrearterne og dannelse af en række intermediære, »hybridiserede« habitater ved menneskets mellemkomst eller naturskabte ændringer i miljøet.

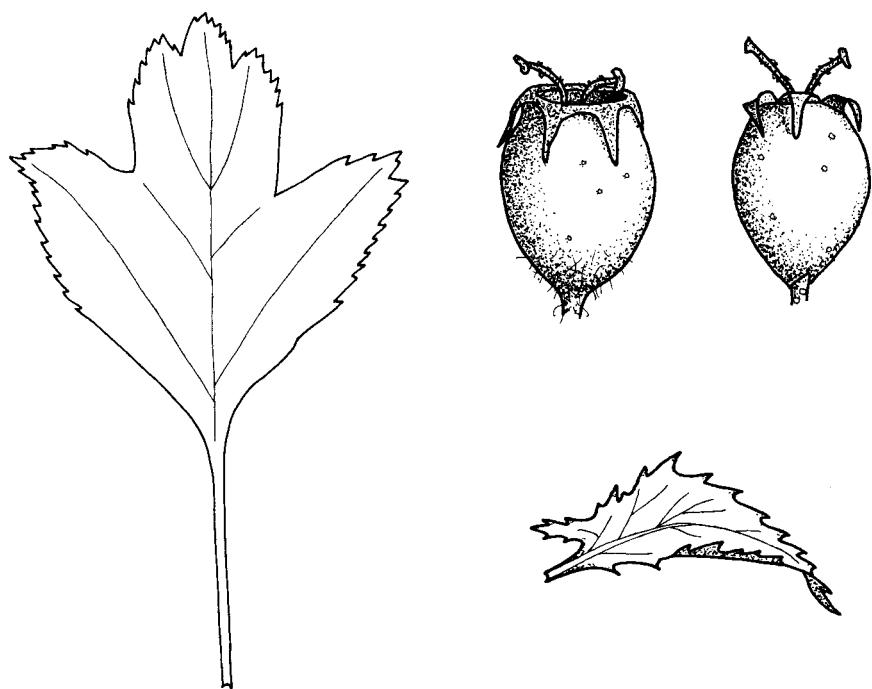
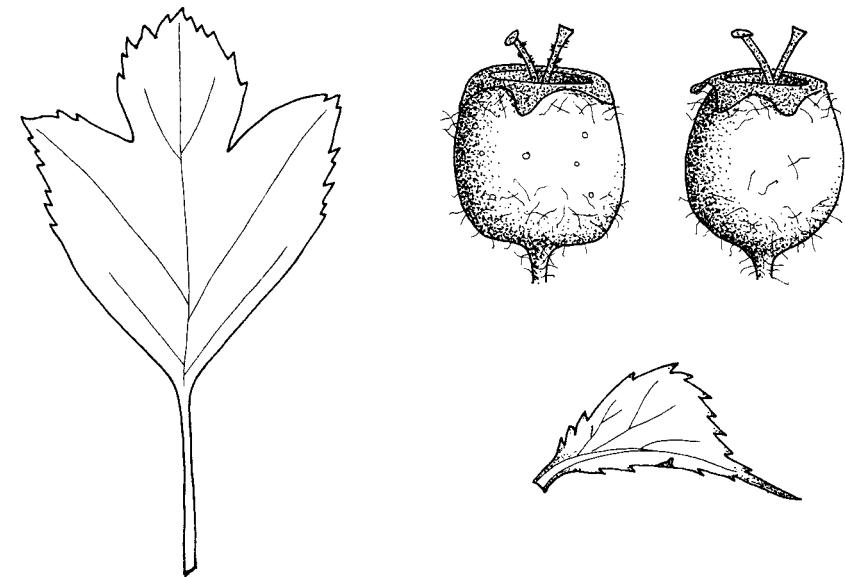


Fig. 3. *Crataegus laevigata* (Poir) DC. × *C. monogyna* Jacq. (foroven, above) og *C. laevigata* (Poir.) DC. × *C. curvisepala* Lindman (forneden, below).

2. Dannelsel af hybrider og tilbagekrydsninger til den ene eller begge forældre.
3. Naturlig selektion af visse rekombinanttyper blandt tilbagekrydsningerne (Anderson, 1949, 1953 og Heiser, 1949, 1973).

Resultatet af denne introgressionsproces bliver en overførsel af genmateriale og dermed egenskaber fra en art til en anden, som derved øger sin genetiske variabilitet og heraf følgende evne til at tilpasse sig ændrede forhold (Anderson, 1949). Slægter med eksterne barrierer mod hybridisering som *Salvia* – og *Crataegus* – har under forhold, hvor miljøet undergår hurtige ændringer, en adaptiv fordel fremfor slægter med stærke interne barrierer mod hybridisering, idet de enkelte arter hos sådanne slægter via introgression kan »låne« gener fra hinanden og således hurtigere tilpasse sig de ændrede forhold (Anderson, 1954) (se fig. 6).

Raunkiær synes ikke at have valgt noget typeksemplar for sine tre nye arter fra Eremitagesletten: *C. eremitagensis*, *C. schumacheri* og *C. raavadensis* (Lippert, 1978), men efter den beskrivelse, han giver af dem (Raunkiær, 1925, 1933), falder de indenfor det, som man i dag opfatter som *C. laevigata × curvisepala*:

C. eremitagensis: 1-2 grifler pr. blomst, bladenes nedre sidenerver rette eller næsten rette, bægerblade alle eller nogle mere eller mindre forlængede, hypanthiet håret. Denne »art« opfattes af Franco (1968 b) som *C. laevigata × monogyna*.

C. schumacheri: afviger fra *C. eremitagensis* ved at have glat hypanthium.

C. raavadensis: 1, sjældnere 2 grifler pr. blomst, bladenes nedre sidenerver divergerende, bægerblade mere eller mindre forlængede, hypanthiet glat. Denne »art« opfattes af Franco (1968 b) som *C. curvisepala* ssp. *lindmanii*, men *C. raavadensis* er snarere en tilbagekrydsning af *C. laevigata × curvisepala* til *C. curvisepala*.

B. Amager Fælled og Dragør Sydstrand

Amager Fælled og Dragør Sydstrand (lok. 2 og 3 på fig. 5) udgør de sidste rester af det oprindelige overdrev langs Amagers kyst. Begge overdrev karakteriseres af spredte tjørnekrat og enkeltstående - buske. *C. curvisepala × monogyna* er dominerende sammen med *C. monogyna*. På Amager Fælled findes ligeledes *C. laevigata × monogyna* og *C. laevigata × curvisepala*. Begge lokaliteter præges således af mere eller mindre lyskrævende Crataegi.

C. Enø overdrev

Sydøstspidsen af Enø (lok. 4 på fig. 5) har i dag karakter af et græsset

overdrev, hvor tjørne og slåen er karakteristiske elementer. Den almindeligste tjørn er den skyggetålende *C. laevigata* × *curviseppala*, der udgør over 75% af det indsamlede materiale, mens de mere lyselskende *C. laevigata* × *monogyna*, *C. monogyna* og *C. curviseppala* × *monogyna* tilsammen udgør mindre end 25%. Hvorvidt Enø tidligere har været mere skovklædt end i dag eller om dominansen af *C. laevigata* × *curviseppala* skyldes langdistancespredning af frø, skal jeg undlade at tage stilling til for nærværende.

D. Asnæs

Asnæs (lok. 5 på fig. 5) bærer yderst på spidsen et krat af tjørn, benved, vrietorn, slåen, hunderose, hyld m.fl.. Længere inde i land findes en blandet løv- og nåleskov. Dele af næsset er opdyrket siden Raunkiærs tid, men den tilbageværende uopdyrkede del bærer en varieret tjørnevegetation. Kun *C. monogyna* mangler i mine indsamlinger og at dømme efter antallet af indsamlede *C. curviseppala* × *monogyna* og *C. laevigata* × *monogyna* har den næppe førhen været særlig talrig på lokaliteten. Ifølge Raunkiær (1933) skulle 24% af Asnæs tjørne udgøres af *C. monogyna*, men da han tilsyneladende har regnet *C. curviseppala* som en del af *C. monogyna*, er rigtigheden heraf usikker. I »Eremitageslettens Tjørne« afbiller Raunkiær (1925) i fig. 12 et *C. monogyna*-blad, der har spidse, tæt savtakkede flige og ret smalle indskæringer, hvorved det nærmest ligner et *C. curviseppala*-blad og det er derfor nærliggende at antage, at *C. monogyna* Jacq. emend. Raunk. (1925) inkluderer *C. curviseppala* Lindm..

E. Sydskrænt ved Lumsås

Sydskrænten ca. 2 km vest for Lumsås (lok. 6 på fig. 5) bærer dels et skovparti med bl.a. ahorn, ask og kirsebær, dels et mere eller mindre åbent krat af tjørn og slåen. Tjørnebevoksningen rummer samtlige arter og hybrider kendt fra Danmark med *C. laevigata* × *curviseppala* som den almindeligste.

F. Sammenfatning

Sammenfattende kan det konkluderes, at de lokaliteter, der har det største antal niches og habitater, også har den mest varierede tjørneflora (Dyrehaven, Asnæs og Lumsås). Det er ligeledes påfaldende, at på de fleste lokaliteter udgør hybriderne mere end 50% af det indsamlede materiale, som må anses for at være repræsentativt for de enkelte lokaliteter, måske med undtagelse af Amager Fælled.

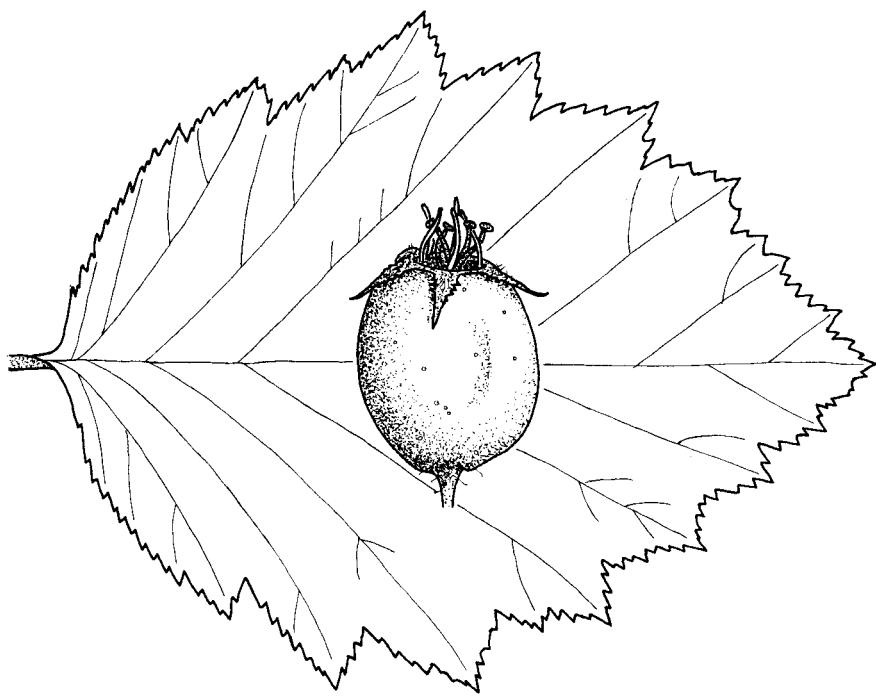
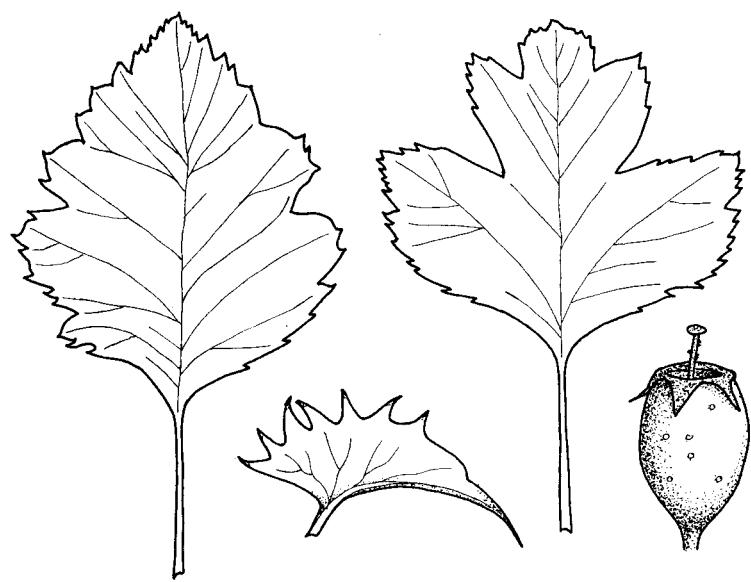


Fig. 4. *Crataegus × curcina* Doll (foroven, above) og *C. submollis* Sarg. (forneden, below), et eksempel på en art tilhørende subg. *Americanae* El-Gazzar.

KONKLUSION

I Danmark findes tjørnepopulationer af *C. curvisepala*, *C. monogyna*, *C. laevigata* samt hybrider og tilbagekrydsninger mellem disse arter. *C. curvisepala* synes at være mindre almindelig end *C. monogyna*, der er stærkt begunstiget af plantning i haver og hegner. Franco (1968 a) mener endog, at *C. monogyna* oprindeligt er indført i Danmark og Sverige. Den hyppigste form af *C. curvisepala* i Danmark er ssp. *curvisepala*, ssp. *lindmanii* findes også, f.eks. ved Korshavn på Fyns Hoved, men er sjældnere end ssp. *curvisepala*. *C. monogyna* findes som ssp. *nordica*, *C. laevigata* findes især som 'ssp. *laevigata*', mens var. *integrifolia* og 'ssp. *palmstruchii*' begge er sjældne. Hybriderne mellem arterne er almindelige og på mange lokaliteter hyppigere end de rene arter. Det kan derfor være naturligt at stille spørgsmålet, om *C. curvisepala*, *C. monogyna* og *C.*

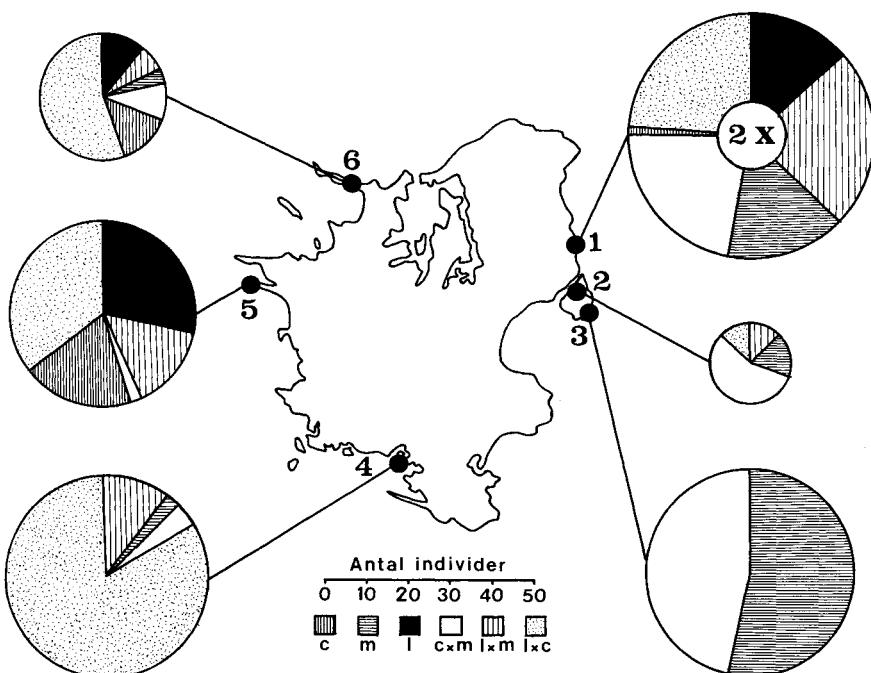


Fig. 5. Besøgte lokaliteter og fordelingen af arter og hybrider i de foretagne indsamlinger. 1 = Jægersborg Dyrehave, 2 = Amager Fælled, 3 = Dragør Sydstrand, 4 = Enø, 5 = Asnæs, 6 = Sydkrænt vest for Lumsås, c = *C. curvisepala*, m = *C. monogyna*, l = *C. laevigata*, c × m = *C. curvisepala* × *monogyna*, 1 × m = *C. laevigata* × *monogyna*, 1 × c = *C. laevigata* × *curvisepala*.

Visited localities and the distribution of species and hybrids in the collections.

laevigata overhovedet er arter og ikke bare former af én meget variabel samleart.

Svaret på dette spørgsmål afhænger af hvilket artsbegreb, der anvendes. Anvendes det biologiske artsbegreb, der kræver reproduktiv isolering og manglende hybriddannelse eller dannelse af sterile hybrider, kan vore tjørne ikke betragtes som arter, da barriererne mod hybridisering udelukkende er økologisk-bestøvningsbiologiske. Anvendes det morfologiske eller evolutionære artsbegreb (Grant, 1971), kan *C. curvisepala*, *C. monogyna* og *C. laevigata* betragtes som gode arter, idet det ved anvendelsen af disse artsbegreber ikke er afgørende, om arterne danner hybrider, men om de forbliver morfologisk distinkte eller bevarer deres evolutionære rolle, i alt fald over dele af deres udbredelsesområde. Man kan derfor konkludere med Palmer (1943), at et betydeligt eksperimentelt arbejde er nødvendigt i mange plantegrupper, før artsproblemet kan løses, og specielt *Crataegus* er lovende i denne henseende. En kløgtig, ung mand burde tidligt i sit liv starte på studiet af denne slægt og man kan kun håbe, at han vil få al den støtte, han behøver.

De morfologiske variationsmønstre hos vore *Crataegus*-arter er efterhånden velundersøgte, men der mangler stadig mange oplysninger om deres økologi, især *C. curvisepala* er dårligt studeret i så henseende, om deres bestøvningsbiologi, graden af selvsterilitet og agamospermi og om deres kromosomale forhold, også eksperimentelle hybridiserings- og tilbagekrydsningsforsøg mangler.

SUMMARY

Danish hawthorns – A hybrid-complex?

The genus *Crataegus* is known as a difficult genus due to ancient and more recent polyploidy, slight external barriers against hybridization, agamospermy and a great number of described »species« especially in North America.

The variability of six populations of *Crataegus* on the island of Zealand has been studied by the author since 1979 (see fig. 5). The study has shown the existence of extensive hybridization and introgression between *C. curvisepala*, *C. monogyna* and *C. laevigata*. The following taxa were found on one or more of the localities: *C. curvisepala* ssp. *curvisepala*, *C. curvisepala* × *monogyna*, *C. monogyna* ssp. *nordica*, *C. laevigata* 'ssp. *laevigata*', *C. laevigata* ssp.

laevigata var. *integrifolia*, *C. laevigata* 'ssp. *palmstruchii*', which is interpreted as a backcross of *C. laevigata* × *curvisepala* to *C. laevigata*, *C. laevigata* × *monogyna*, *C. laevigata* × *curvisepala* and *C. × curcina* (see fig. 1-4). *C. × curcina* is probably best interpreted as a nothomorph of *C. laevigata* × *curvisepala*. The taxon is new for Denmark.

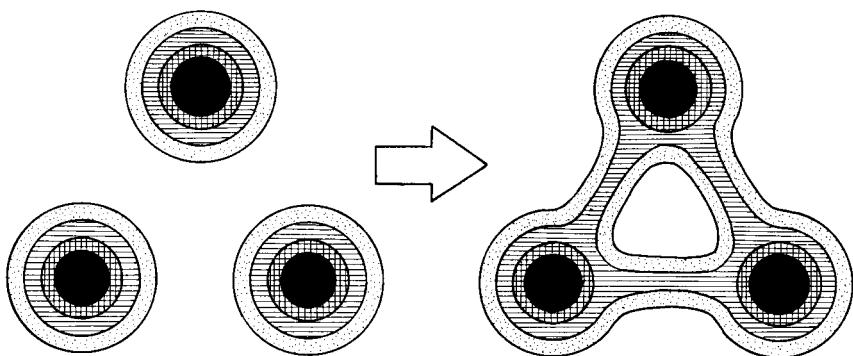


Fig. 6. Effekten af en delvis nedbrydning af barriererne mod hybridisering mellem tre nærtstående arter. Hvert »bjerg« repræsenterer en arts samlede variation. Udveksling af genetisk materiale er mulig via de dannede »broer« = hybrider og tilbagekrydsninger.

The effect of a partial break down of the barriers against hybridization between three closely related species.

NØGLE TIL DE DANSKE CRATAEGUS-ARTER

1. Nedre bladsinus i den nedre halvdel af bladet og de nedre sidenerver tydeligt divergerende. (NB. Brug kun blomstrende skud), 1 griffel pr. blomst 2.
1. Nedre bladsinus i den øvre halvdel af bladet og de nedre sidenerver konvergerende og (1) 2-3 (5) grifler pr. blomst eller de nedre sidenerver svagt divergerende-rette-svagt konvergerende og 1-2 eller sjældnere overvejende 1 eller 2 grifler pr. blomst 4.
2. Akselblade på blomstrende skud med mere eller mindre veludviklede takker. Bladbasis mere eller mindre takket af fine savtakker. Frugt aflangt ægformet til smalt cylindrisk 3.
2. Akselblade på blomstrende skud helrandede. Bladbasis helrandet eller med enkelte store, uens tænder. Bægerblade normalt ikke meget længere end brede, kort tilspidsede eller buttede. Frugt næsten kugleformet *C. monogyna*.
3. Akselblade med små, mere eller mindre dårligt udviklede takker, ofte kun ved basis. Bladbasis ofte kun takket i den øvre halvdel. Bægerblade længere end brede, mere eller mindre tilspidsede *C. curvisepala × monogyna*.
3. Akselblade med veludviklede takker. Bladbasis savtakket i næsten hele sin længde. Bægerblade tydeligt længere end brede, langt tilspidsede, tilbageslæde hos *ssp. curvisepala*, oprette hos *ssp. lindmanii* *C. curvisepala*.
4. Nedre sidenerver svagt divergerende-rette-svagt konvergerende og 1-2 eller sjældnere overvejende 1 eller 2 grifler pr. blomst 5.
4. Nedre sidenerver konvergerende og (1) 2-3 (5) grifler pr. blomst. Bægerblade højest så lange som brede, hos *ssp. palmstruchii* dog længere end brede og udstående-oprette. Bladflige butte, hos var. *integrifolia* mangler bladindskæringer og bladene er ret små *C. laevigata*.
5. Bægerblade ca. så lange som brede, bredt trekantede, tilbageslæde. Frugt næsten kugleformet. Bladflige mere eller mindre butte. Bladbasis mere eller mindre takket i den øvre halvdel *C. laevigata × monogyna*.
5. Bægerblade længere end brede, ofte langt tilspidsede, oprette-udstående-tilbage-slæde. Frugt aflangt ægformet. Bladflige mere eller mindre tilspidsede. Bladbasis mere takket *C. laevigata × curvisepala*.

LITTERATUR

- ANDERSON, E., 1949: Introgressive hybridization. 109 pp.
- ANDERSON, E., 1953: Introgressive hybridization. Biol. Rev. 28: 280-307.
- ANDERSON, E., 1954: Introgession of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera*. Ann. Mo. Bot. Gard. 41: 329-338.
- BRADSHAW, A. D., 1975: 229. *Crataegus* i C. A. Stace: Hybridization and the Flora of the British Isles, p. 230.
- BYATT, J., 1974: Application of the names *Crataegus calycina* Peterm. and *C. oxyacantha* L.. Bot. J. Linn. Soc. 69: 15-21.
- BYATT, J., 1975 a: A critical reappraisal of the status of *Crataegus palmstruchii* Lindman (Rosaceae). Bot. J. Linn. Soc. 71: 127-139.
- BYATT, J., 1975 b: Hybridization between *Crataegus monogyna* Jacq. and *C. laevigata* (Poiret) DC. in South-Eastern England. Watsonia 10: 253-264.
- BYATT, J., 1976: The structure of some *Crataegus* populations in North-Eastern France and South-Eastern Belgium. Watsonia 11: 105-115.
- CINOVSKIS, R., 1971: *Crataegi Baltici*.
- DOLL, R., 1974: Zur Kenntnis der Gattung *Crataegus*. Gleditschia 2: 9-16.
- EL-GAZZAR, A., 1980: The taxonomic significance of leaf morphology in *Crataegus* (Rosaceae). Bot. Jahrb. 101: 457-469.
- EL-GAZZAR, A. and BADAWI, A. A., 1977: The taxonomic significance of chromosome numbers and geography in *Crataegus* L. Phytologia 35,4: 271-275.
- FINGERHUTH, C. A., 1829: Einiges zur deutschen Flora. Linnaea 4: 372-380.
- FRANCO, J., 1966: 115. *Crataegus* i V. H. Heywood: Flora Europaea, Notulae Systematicae No. 6. Feddes Repert. 74: 25.
- FRANCO, J., 1968 a: 135. *Crataegus monogyna* Jacq. og 136. *Crataegus calycina* Peterm. and *C. curvisepala* Lindman i V. H. Heywood: Flora Europaea, Notulae Systematicae No. 7, Feddes Repert. 79: 37-39.
- FRANCO, J., 1968 b: 34. *Crataegus* i T. G. Tutin et al.: Flora Europaea 2: 73-77.
- GLADKOVA, V. N., 1968: Karyological studies on the genera *Crataegus* L. and *Cotoneaster* Medik. (Maloideae) as related to their taxonomy. Bot. Jour. 53: 1263-1272.
- GOSTYŃSKA-JAKUSZEWSKA, M., 1975: The use of numerical methods in the systematics of hawthorns occurring in Poland. Arboretum Kórnickie 20: 113-129.
- GOSTYŃSKA-JAKUSZEWSKA, M., 1978: Studia nad systematyka, rozmieszczeniem i zmiennością głogów występujących w Polsce (I). Rocznik Dendrologiczny 31: 5-20.
- GRANT, V., 1971: Plant Speciation. 435 pp.
- HEGI, G., 1923: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. IV. Band, 2. Hälfte. CCCLXXXVI. *Crataegus* L. p. 725-739.
- HEISER, C. B., 1949: Natural hybridization with particular reference to introgression. Bot. Rev. 15: 645-687.
- HEISER, C. B., 1973: Introgression re-examined. Bot. Rev. 39: 347-366.
- HRABÉTOVÁ-UHROVÁ, A., 1968 a: Einige Bemerkungen zur *Crataegus*-Taxonomie. Spisy Přírodověd. Fak. Univ. ser. L 33: 97-100.
- HRABÉTOVÁ-UHROVÁ, A., 1968 b: *Crataegus helvetica* Walo Koch. Preslia 40: 198-199.
- HRABÉTOVÁ-UHROVÁ, A., 1969: Hloh (*Crataegus* L.) v Československu. Preslia 41: 162-182.

- HRABÉTOVÁ-UHROVÁ, A., 1973: Ergänzungsbeitrag zur Taxonomie der Weissdorne (Crataegus L.) in der Tschechoslowakei. *Preslia* 45: 108-111.
- HRABÉTOVÁ-UHROVÁ, A., 1976: Bemerkungen zu den schlesischen Weissdornen (Crataegus). *Preslia* 48: 81-82.
- HRABÉTOVÁ-UHROVÁ, A., 1980: Příspěvek k poznání jednoperstkových hlohů (Crataegus) na Moravě. *Preslia* 52: 55-59.
- JACQUIN, N. J., 1775: Flora austriaca. Vol. 3.
- KRUSCHKE, E. P., 1955: The hawthorns of Wisconsin. Milwaukee Public Mus. Publ. Bot. 2: 1-124.
- KRUSCHKE, E. P., 1965: Contributions to the taxonomy of Crataegus. Milwaukee Public Mus. Publ. Bot. 3: 1-273.
- LANGE, J., 1897: Revisio specierum generis Crataegi.
- LINDMAN, C. A. M., 1904: Crataegus calycina i Sveriges flora. Bot. Not. 1904: 135-137.
- LINDMAN, C. A. M., 1918: Svensk fanerogamflora, p. 330-332.
- LIPPERT, W., 1978: Zur Gliederung und Verbreitung der Gattung Crataegus in Bayern. Ber. Bayer. Bot. Ges. 49: 165-198.
- LOUDON, J. C., 1838: Arboretum et fruticetum britannicum, vol. 2: 813-867.
- PALMER, E. J., 1925: Synopsis of North American Crataegi. J. Arnold Arbor. 6: 5-128.
- PALMER, E. J., 1932: The Crataegus problem. J. Arnold Arbor. 13: 342-362.
- PALMER, E. J., 1943: The species concept in Crataegus. Chron. Bot. 7: 373-375.
- PALMER, E. J., 1946: Crataegus in the Northeastern and Central United States and adjacent Canada. Brittonia 5: 471-490.
- PALMER, E. J., 1961: Crataegus i E. L. Braun: The woody plants of Ohio, p. 172-199.
- PÉNZES, A., 1954: Galagonya (Crataegus) Tanulmanyok. Ann. Acad. Hortet Viciult. 18.2.1: 107-137.
- POJARKOVA, A., 1939: Crataegus i V. Komarov: Flora URSS, vol. 9: 421-467, addenda 498-510.
- POJARKOVA, A., 1965: Generis Crataegus L. duae species novae e Polonia. Nov. Syst. Pl. Vasc. 1965: 130-140.
- RAUNKIÆR, C., 1925: Eremitageslettens Tjørne. Biol. Medd. 5,1: 1-76.
- RAUNKIÆR, C., 1933: De danske Crataegus-Arter. Bot. Tidsskr. 42: 232-250.
- RIEGL, H., 1960: Crataegus i K. H. Reichinger: Flora Iranica 66: 49-65.
- ROTHMALER, W., 1963: Exkursionsflora von Deutschland, Kritischer Ergänzungsband, Gefäßpflanzen.
- SARGENT, C. S., 1905-1913: Trees and shrubs. 2 vols.
- SCHNEIDER, C. K., 1906: Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. 1. vol.
- STEBBINS, G.L., 1971: Chromosomal evolution in higher plants. 149 pp.