

DE SKANDINAVISKE BIRKE  
af  
KNUD IB CHRISTENSEN,  
Københavns Universitet, Institut for Systematisk Botanik,  
Gothersgade 140, 1123 København K.

De skandinaviske birke synes let at kunne danne hybrid-komplekser, hvor to eller flere arter lever i samme område. Sådanne komplekser medfører stærkt forøget morfologisk variabilitet hos arterne. Artsgrænserne er mere eller mindre flydende, og en rimelig sikker bestemmelse vil ofte kun kunne nås efter et nærmere studium af såvel arts- som populationsvariationen.

Dette erfarede jeg ved selvstudium i eftersommeren 1980, hvor jeg under en ekskursion til Varanger halvøen og det nordlige Finland indsamlede 80 specimens af diverse birke på 14 forskellige lokaliteter (se fig. 1.). Disse specimens analyserede jeg efter hjemkomsten i samarbejde med stud. scient. Søren Hoff Johansen. Nogle af de væsentligste resultater af vores analyse er sammenfattet i fig. 1 og 2; se også Christensen og Johansen (1982).

### Birke-taxa i Skandinavien

I denne artikel benyttes en artsopfattelse, der i alt væsentlig følger Walters (1964). Artsopfattelsen fremgår af fig. 3 og nedenstående liste:

#### ARTER:

*Betula callosa* Notø (1901) = Islandsk birk

*B. nana* L. (1753) = Dværg-birk

*B. pendula* Roth (1788) = Vorte-birk

(*B. alba* L. p. p., *B. verrucosa* Ehrh.)

var. *lapponica* Lindquist (1947)

var. *saxatilis* Lindquist (1947)

*B. pubescens* Ehrh. (1791) = Dun-birk

(*B. alba* L. p. p.)

ssp. *pubescens*

(inclusive *B. concinna* Gunnarsson)

ssp. *carpatica* (Willd.) Ascherson & Graebner (1898)

(inclusive *B. coriacea* Gunnarsson, *B. murithii* Gaudin og *B. odorata* Bechst.)

ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman (1881) = Fjeld-birk

(inclusive *B. kusmisscheffii* (Regel) Suk.)

#### HYBRIDER:

*B. callosa* × *nana* (Lindquist, 1945)

*B. callosa* × *pendula* (Lindquist, 1945)

*B. callosa* × *pubescens* ssp. *carpatica* (Lindquist, 1945)

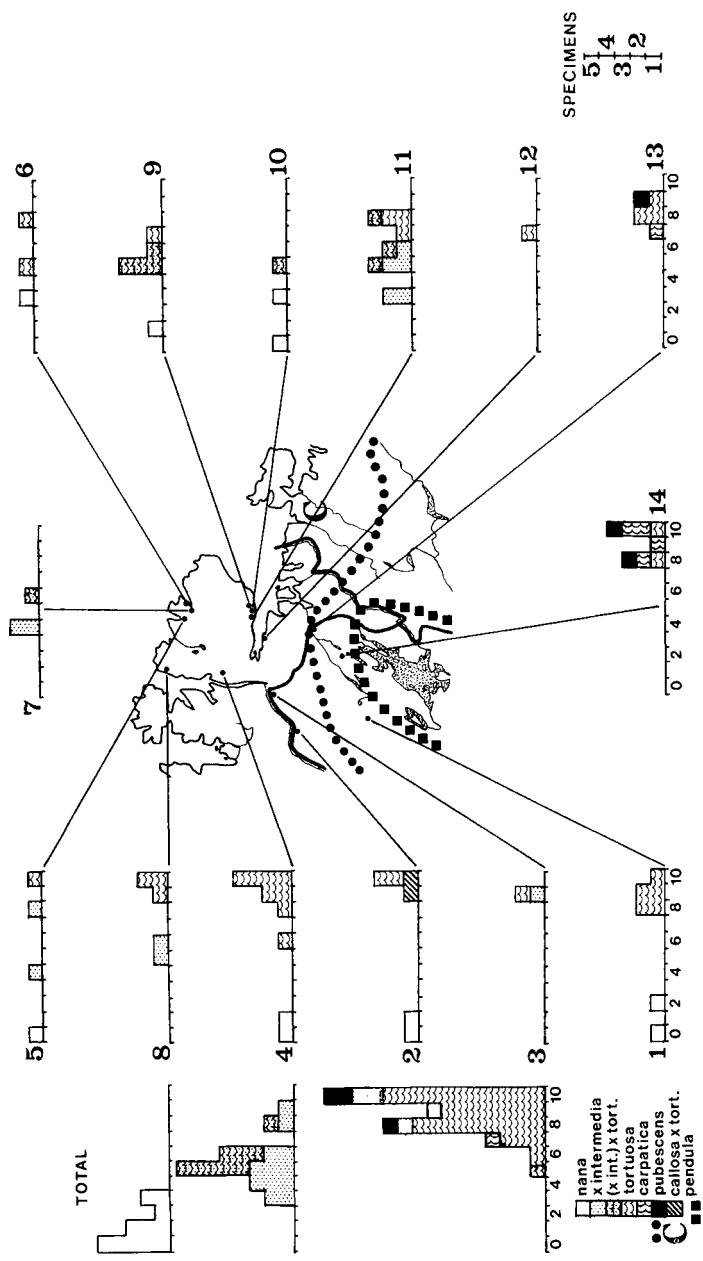


Fig. 1. Indsamlingslokaliteter og hybrid indices for de indsamlede specimenes. 1 = 50 km N. for Inari, 2 = Utsjoki, 3 = Nuogam, 4 = Hana Dal, 5 = Strømsnesaksla ved Båtsfjord, 6 = Veines ved Syltefjord, 7 = Hursi ved Syltefjord, 8 = Store Molvik, 9 = Kiby Myra, 10 = Vadsø, 11 = Paddeby, 12 = Kroknes, 13 = Jääjärvi, 14 = 20 km S. for Sevettijärvi.

Localities and hybrid indices of the collected specimens.

*B. callosa* × *pubescens* spp. *tortuosa* (Lindquist, 1945)

*B. nana* × *pendula* = *B. × fennica* Doerfler (1902)

*B. nana* × *pubescens* = *B. × intermedia* Thomas in Gaudin (1830)

*B. pendula* × *pubescens* = *B. × aurata* Borkh. (1800)

En mere snæver artsopfattelse præsenteres af f.eks. Gunnarsson (1925) og Natho (1959).

### De nordskandinaviske birke

#### ANDERSONS HYBRID INDEX OG GAYS HYBRID TREKANT

I denne præsentering af vores *Betula*-undersøgelse har jeg valgt at benytte Andersons hybrid index, Anderson (1949) og Gays hybrid trekant, Gay (1960). Dette skyldes, at Andersons hybrid index er nemt både at udregne og forstå i modsætning til mange af de mere avancerede statistiske analysemetoder, der ofte anvendes i dag ved studiet af hybridpopulationer.

Ved konstruktionen af Andersons hybrid index gives en række karakterer, som er forskellige hos de to involverede forældrearter, forskellige talværdier f.eks.

Karakter:	A	B	C	D	E	Hybrid Index (H. I.)
<i>B. nana</i> =	0	+ 0	+ 0	+ 0	+ 0	= 0
<i>B. × intermedia</i> =	1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	= 5
<i>B. pubescens</i> =	2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	= 10

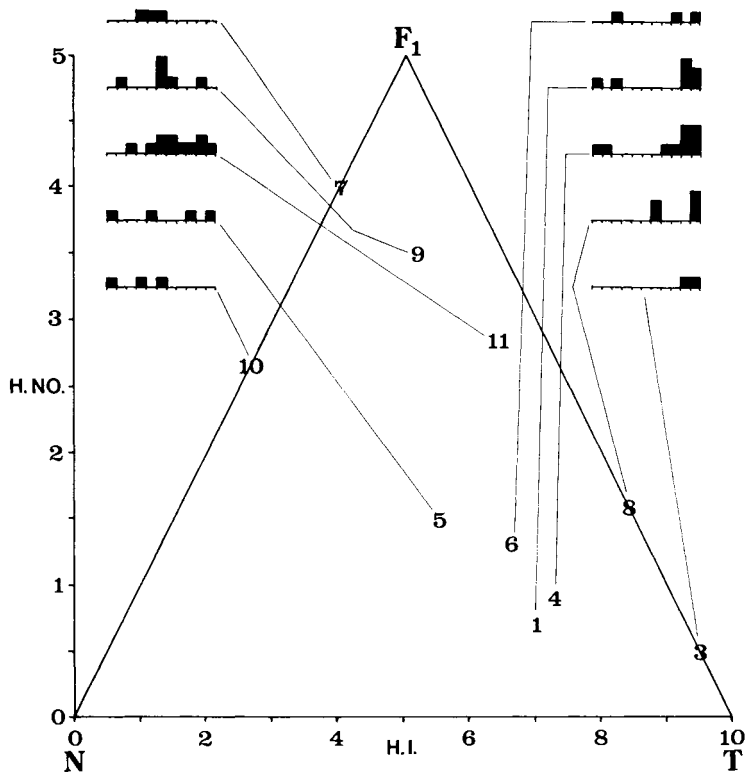


Fig. 2. Gays hybrid trekant for *Betula nana*, *B. pubescens* ssp. *tortuosa* og intermediære former.

Gays hybrid triangle for *Betula nana*, *B. pubescens* ssp. *tortuosa* and intermediates. (N = *B. nana*, T = *B. pubescens* ssp. *tortuosa*, F1 = F1-hybrid. H. No. = Hybrid number, Hybrid number, H. I. = Hybrid index).

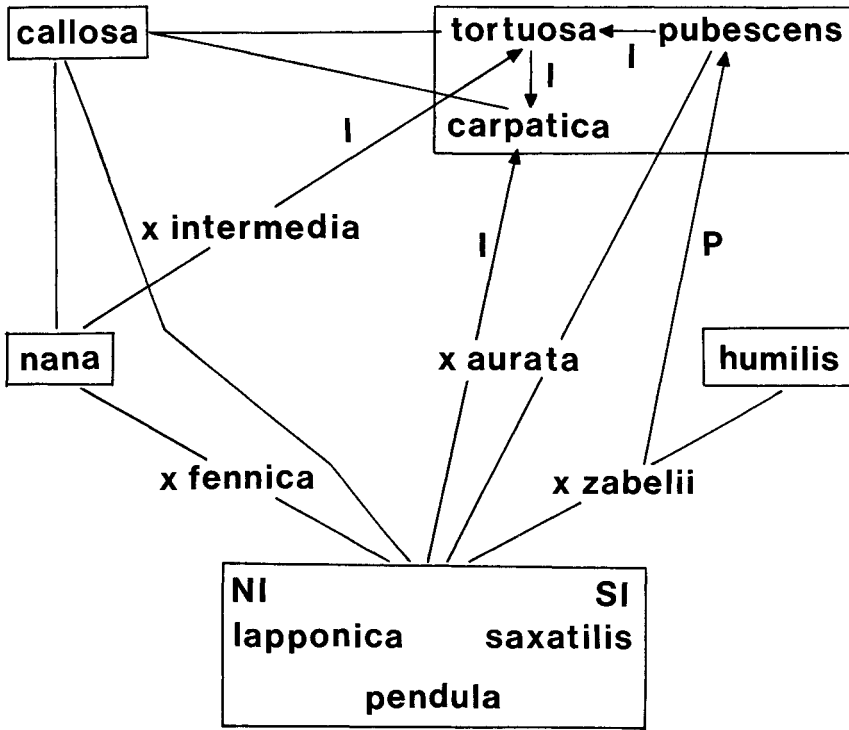


Fig. 3. Formodede relationer mellem de skandinaviske birke.

Presumed relations between the Scandinavian birches.

I = Introgression, P = Polyploidisering, Polyploidization, NI = Nordlig indvandrer, immigrant from the north, SI = Sydlig indvandrer, immigrant from the south.

De fundne talværdier for alle karaktererne lægges sammen for hvert specimen og for hver population konstrueres et histogram eller søjlediagram som i fig. 1 og 2, hvor søjlerne er antal specimens og basislinien angiver de mulige hybrid index værdier.

Gays hybrid trekant er baseret på Andersons hybrid index. I hybrid trekanten anvendes populationens middel hybrid index og det såkaldte middel hybrid nummer. Hybrid nummeret udregnes således, at første-generations-hybrider (F<sub>1</sub>-hybrider) får det højest mulige hybrid

H. I.	blade/leaves (mm)			vinge index* wing-index*	hunrakle (mm) pistillate catkin
	længde length	bredde width	stilk petiole		
0: nana	≤ 13.0	≤ 14.0	≤ 3.5	≤ 0.40	≤ 11.0
1: interm.	interm.	interm.	interm.	interm.	interm.
2: pube.	> 24.0	> 24.0	> 9.0	> 0.90	> 18.0

\* Vingebredde/nødbredde, wing-width/nut-width.

H. I.	blade/leaves (mm)			vinge index* wing-index*	hunrakle (mm) pistillate catkin
	længde length	bredde width	stilk petiole		
0: nana	≤ 14.0	≤ 14.0	≤ 4.0	≤ 0.40	≤ 12.0
1: interm.	interm.	interm.	interm.	interm.	interm.
2: tort.	> 22.0	> 22.0	> 7.0	> 0.70	> 17.0

\* Vingebredde/nødbredde, wing-width/nut-width.

nummer (her 5, da den højeste hybrid index værdi er 10 (= *B. pubescens*)), da de antages at være direkte intermediære mellem forældrearterne. Begge forældrearter får det laveste hybrid nummer (0), mens tilbagekrydsninger afhængig af deres hybrid index får hybrid nummer værdier mellem de to yderværdier (her 1-4), eller illustreret ved et eksempel (lokalitet 4), hvor middel hybrid index og middel hybrid nummer for populationen også er udregnet:

Hybrid index	Hybrid nummer
0	0
1	1
7	3
8	2
9	1
9	1
9	1
10	0
10	0
10	0

Middel:  $73:10=7,30$        $9:10=0,90$

Populationer bestående udelukkende af den ene eller begge de »rene« arter vil have middel hybrid nummer 0 og derfor blive afbildet på hybrid trekantens grundlinie, mens populationer bestående udelukkende af F<sub>1</sub>-hybrider vil have det maximale middel hybrid nummer (her 5) og derfor blive afbildet i trekantens spids. Populationer med vekslende antal hybrider, tilbagekrydsninger og »rene« arter vil have middel hybrid numre mellem det minimale og maximale hybrid nummer og derfor blive afbildet inden for trekanten eller på dens ben (se fig. 2).

En mere udførlig gennemgang af hybrid trekanten findes i Gay (1960).

## De nordskandinaviske birke – en hybridsværm?

### INTRODUKTION TIL INTROGRESSION

Da arter af slægten *Betula* ligesom arter af slægten *Crataegus* (se Christensen 1982 a, b) danner hybrid-komplekser som følge af introgression, skal der her gives en kortfattet gennemgang af introgression som evolutionær proces.

Introgressionsprocessen kan deles i tre trin:

1. Nedbrydning af barriererne mod hybridisering mellem forældrearterne og dannelse af en række intermediære, »hybridiserede« habitater ved menneskets mellemkomst eller naturskabte ændringer i miljøet.
2. Dannelse af hybrider og tilbagekrydsninger til den ene eller begge forældre.

3. Naturlig selektion af visse rekombinanttyper blandt tilbagekrydsningerne, Anderson (1949), Heiser (1949).

Graden af genoverførsel via dannelsen af tilbagekrydsninger er dog ofte stærkt vekslende og især afhængig af hvilke plantearter, der er involverede i introgressionsprocessen. Man kan skelne mellem følgende typer af introgression:

1. **Sympatrisk introgression**

Introgression mellem taxa med overlappende geografisk udbredelse.

2. **Allopatrisk introgression**

Introgression mellem taxa, der forekommer i forskellige geografiske områder.

3. Introgression, hvor genoverførslen er så begrænset, at effekten af den oprindelige hybridisering ikke kan spores uden for hybridiseringsområdet.

4. Introgression, hvor genoverførsel kan spores et stykke borte fra hybridiseringsområdet, d.v.s. andre populationer end den oprindelige hybridiserende population påvirkes.

5. Unidirektionel introgression, hvor kun den ene forældreart modtager gener.

6. Reciprok introgression, hvor begge forældrearter modtager gener, Helser (1949).

En af de væsentligste adaptive fordele ved introgression mellem arter, der kun har ydre barrierer mod hybridisering, er, at sådanne arter i modsætning til arter med stærke indre barrierer mod hybridisering via introgression kan »låne« gener hos hinanden og således hurtigt tilpasse sig pludselige ændringer i miljøet, Anderson (1954).

**Introgression mellem *Betula nana* og *B. pubescens***

Som det fremgår af fig. 1, 2, 4 og 5 synes *Betula nana* og *B. pubescens* at være forbundet via en række mellemformer i det nordlige Skandinavien. Variationen er mere eller mindre kontinuer, et indicium på introgression mellem de to arter. Tilsyneladende er *B. pubescens* mest influeret af introgressionen, og der er formentlig i hovedsagen tale om unidirektionel introgression med genoverførsel fra *B. nana* til *B. pubescens*. Forklaringen herpå kan søges i de store kromosomale forskelle arterne imellem.

*B. nana* har  $2n = 28$ , Knaben and Engelskjön (1966), mens *B. pubescens* ssp. *tortuosa* har  $2n = 56$ , Knaben and Engelskjön (1966), og *B. × intermedia* har  $2n = 42$  eller 56, Kallio and Mäkinen (1978). Eksperimentelt dannede *B. × intermedia* har vist sig at have god frøsætning og høj spiringsprocent, Sulkinoja unpubl. in Vaarama and Valanne (1973), til trods for deres triploide kromosomtallet på  $2n = 42$ , og da afkommet af mere eller mindre fertile triploide hybrider ofte er tetraploidt eller har et kromosomtallet, der nærmer sig det tetraploide, vil der lettere ske tilbagekrydsning til den tetraploide forældreart, i dette tilfælde *B. pubescens* ssp. *tortuosa*, Stebbins (1971).

Selv om der tilsyneladende overvejende er tale om unidirektionel introgression til *B. pubescens*, har det dog været muligt for Kenworthy, Aston and Bucknall (1972) at finde spor af introgression fra *B. pubescens* til *B. nana* i det skotske højland. De fandt bl.a. hybrider med  $2n = 37-42$ , d.v.s. hybrider, der kromosomtalt konvergerede mod *B. nana*.

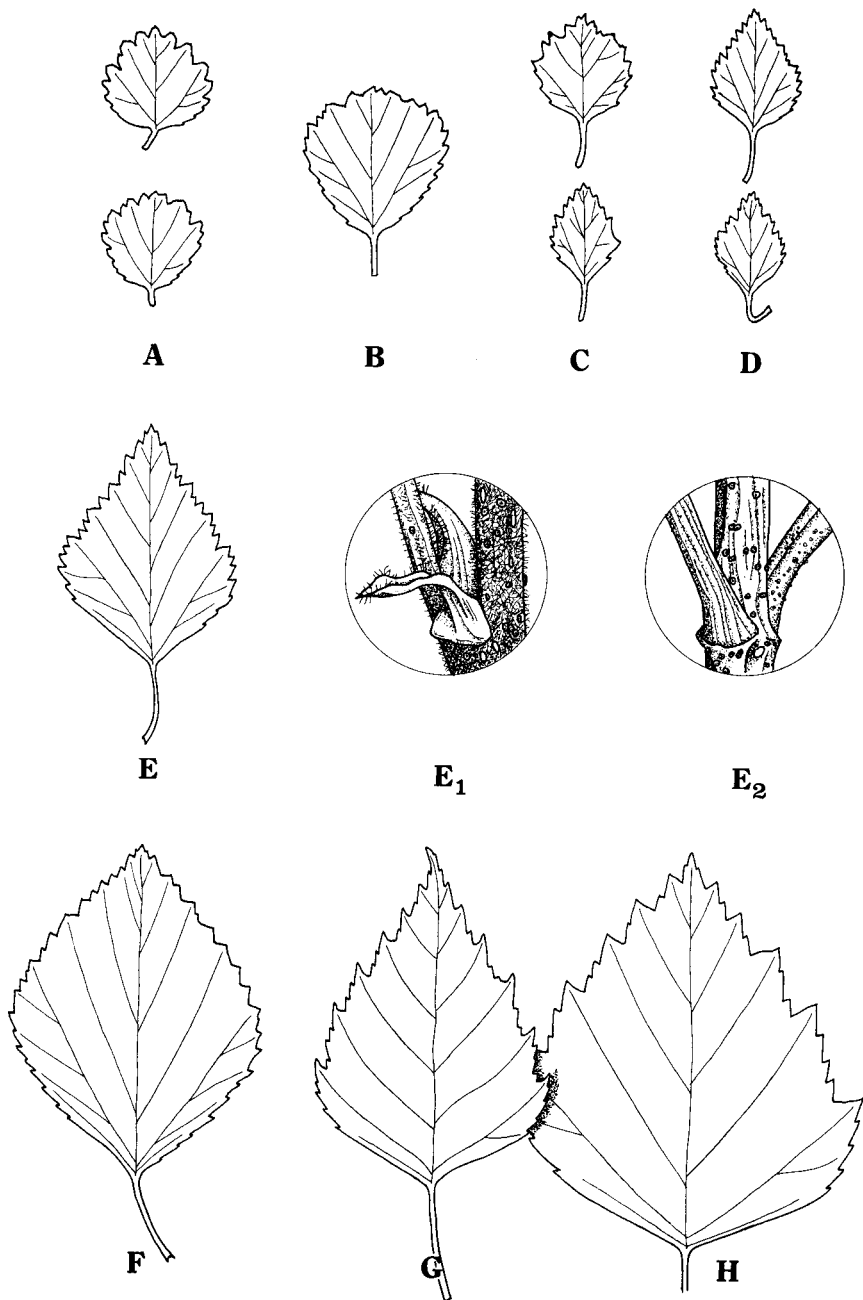


Fig. 4. A. *Betula nana*. B. *B. x intermedia*. C., D. *B. (x intermedia) x pubescens* ssp. *tortuosa*. E., E<sub>1</sub>. *B. pubescens* ssp. *tortuosa*. E<sub>2</sub>. *B. pubescens* ssp. *carpatica*. F. *B. pubescens* ssp. *pubescens*. G. *B. pendula* var. *saxatilis* (Franske Pyrenæer). H. *B. pendula* var. *lapponica* (efter Lindquist, 1947).

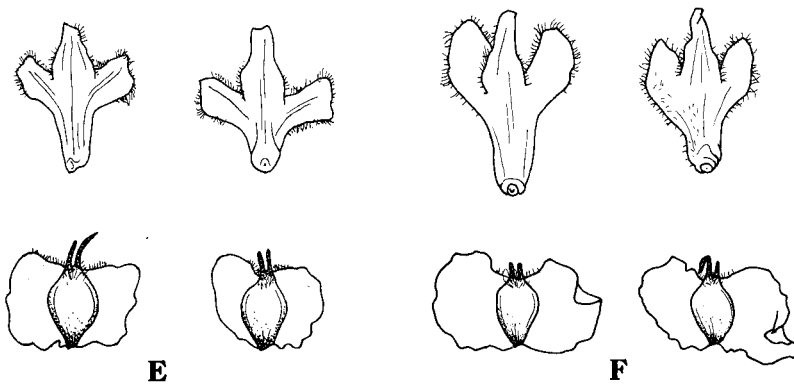
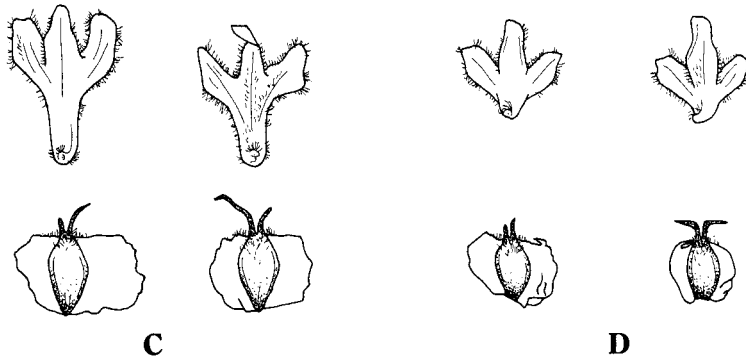
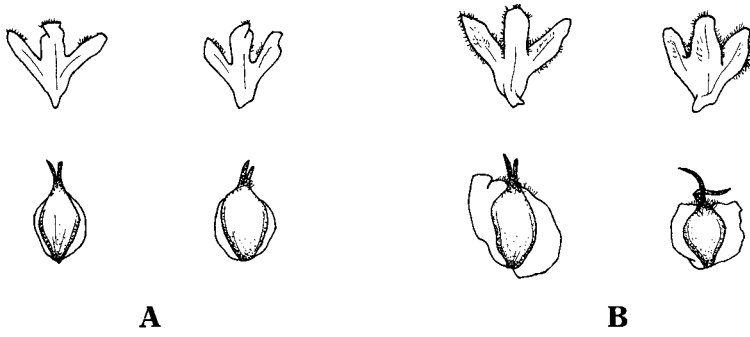


Fig. 5. A. *Betula nana*. B. *B. x intermedia*. C., D. *B. (x intermedia) x pubescens* ssp. *tortuosa*. E. *B. pubescens* ssp. *tortuosa*. F. *B. pubescens* ssp. *pubescens*. G. *B. pendula* var. *saxatilis* (Franske Pyrenæer). H. *B. pendula* var. *lapponica* (after Lindquist, 1947).



### Oprindelsen af *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*

*Betula pubescens* ssp. *tortuosa* konvergerer i en række karakterer mod *B. nana* (se fig. 1, 2, 4 og 5) og Vaarama and Valanne (1973), der har foretaget omfattende undersøgelser af denne subspecies, formoder, at ssp. *tortuosa* er opstået som følge af hybridisering og introgression mellem *B. nana* og *B. pubescens* ssp. *pubescens* (se også Elkington 1968). Walters (1968) mener endog, at *B. pubescens* ssp. *pubescens* oprindelig opstod som en polyploidiseret hybrid mellem *B. pendula* og *B. humilis* (se fig. 3, 4, 5 og 6). De tre to-arts-hybrider og tre-arts-hybriden *B. humilis* × *pendula* × *pubescens* er i alt fald kendte i dag, Natho (1959), så muligheden kan ikke udelukkes.

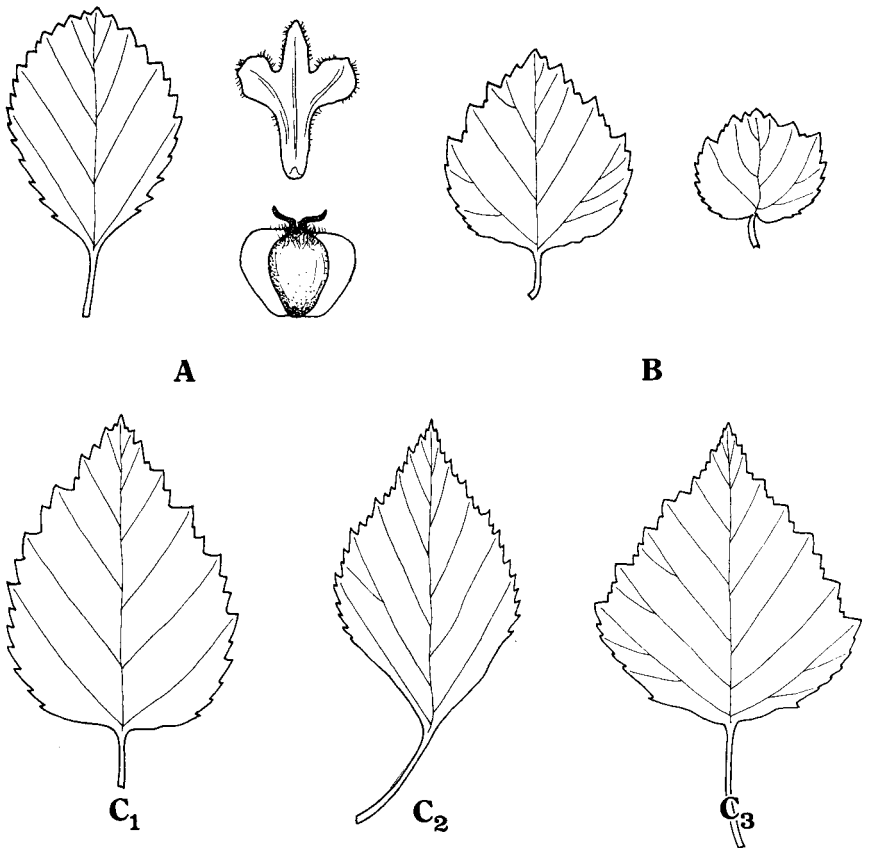


Fig. 6. A. *Betula humilis*. B. *B. × fennica*. C<sub>1-3</sub>. *B. × aurata* (alle efter Schneider, 1906).

**Hybridiseringszoner for *Betula nana* og *B. pubescens* ssp. *tortuosa***  
Hybrider og tilbagekrydsninger mellem *Betula nana* og *B. pubescens* ssp. *tortuosa* findes især nær trægrænsen, eller rettere krummholzgrænsen, idet *B. pubescens* ssp. *tortuosa* ved sin højdegrænse bliver buskformet. Her ved grænsen mellem den lavalpine zone og den subalpine zone er hverken den lavalpine *B. nana* eller den højmontane-subalpine *B. pubescens* ssp. *tortuosa* specielt begunstiget, og det kan derfor med rimelighed antages, at en blanding af de to arters gener vil give en adaptiv fordel, således at hybrider og tilbagekrydsninger kan klare sig i konkurrencen med de »rene« arter. Hybrider og tilbagekrydsninger findes også i kanten af myrområder, hvor *B. nana* og *B. pubescens* ssp. *tortuosa* mødes.

### ***Betula pubescens* ssp. *pubescens* og ssp. *carpatica***

*Betula pubescens* ssp. *pubescens* og ssp. *carpatica* blev kun iagttaget og indsamlet på lokalitet 13 og 14 i det nordlige Finland. *B. pubescens* ssp. *carpatica* ligner i mange karakterer ssp. *tortuosa* (se fig. 1), men afviger bl.a. i visse bladkarakterer, ved glatte eller næsten glatte skud (se fig. 4) og stærkt klæbrige knopper. Disse afvigende karakterer tyder på influens fra *B. pendula* og ssp. *carpatica* er formentlig opstået som et introgressionsprodukt mellem *B. pendula* og *B. pubescens* ssp. *tortuosa*, Jentys-Szaferowa (1950), Natho (1959 og 1967).

### ***Betula callosa* – en overset birk i Skandinaviens fjelde**

Notø (1901) beskrev oprindelig *Betula callosa* fra egnen omkring Tromsø, men til trods for sine karakteristiske siddende, ægformede hunrakler og uregelmæssigt, svagt dobbelt savtakkede blade, forblev denne birkeart upåagtet helt frem til 1945, hvor Lindquist offentliggjorde en omfattende undersøgelse af dens taxonomiske stilling og udbredelse i Skandinavien og tilgrænsende områder.

Lindquist (1945) behandler *B. callosa* som en morfologisk velafgrænset art og henfører den endog til en ny sektion, Sect. *Nivales* Lindquist (*B. callosa* og *B. raddeana* Trautv.), der er klart afgrænset fra bl.a. Sect. *Albae* (*B. pendula*, *B. pubescens* m.fl.) ved de siddende, ægformede til næsten kugleformede hunrakler og de smalt kileformede rakleskæl med smalt lancetformet midtflig (se fig. 7). *B. callosas* taxonomiske rang er dog stadig noget usikker.

*B. callosa* findes som enstammet træ i den subalpine-subarktiske skovzone i de skandinaviske fjelde, den vestsibiriske tundra og Island. Arten forekommer undertiden som »ren«, men hyppigere findes den som hybrider med *B. pubescens* ssp. *tortuosa*, *B. pubes-*

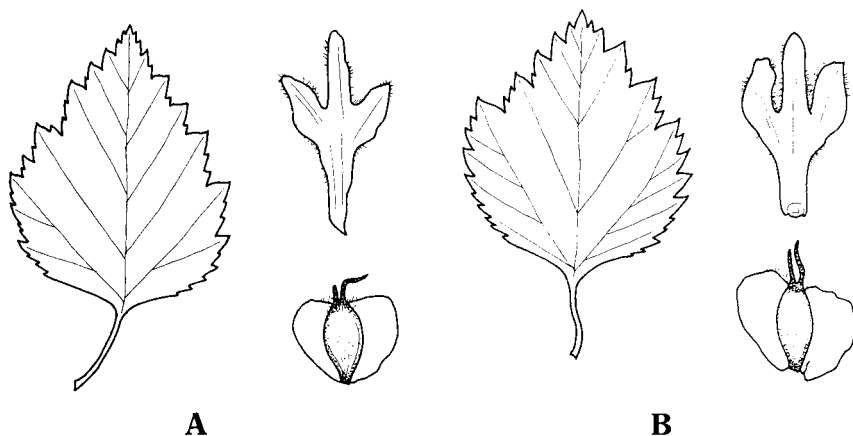


Fig. 7. A. *Betula callosa* (efter Lindquist, 1945). B. *B. callosa* × *pubescens* ssp. *tortuosa* (U3).

*cens* ssp. *carpatica* og *B. nana*. *B. callosa* har  $2n = 56$  ligesom *B. pubescens* s. lat., Lindquist (1945).

Ingen af mine indsamlinger fra Varanger halvøen og det nordlige Finland kan henføres til *B. callosa*, men blandt mine indsamlinger fra Utsjoki findes et par specimens (U2, U3), som kan henføres til *B. callosa* × *pubescens* ssp. *tortuosa* (se fig. 7). Denne hybrid, der især adskiller sig fra *B. pubescens* ssp. *tortuosa* ved de svagt uregelmæssigt, dobbelt savtakkede blade og rakleskælstype, er tilsyneladende ny for lokaliteten. Lindquist (1945) angiver kun *B. callosa* × *pubescens* ssp. *tortuosa* og *B. callosa* × *pubescens* ssp. *carpatica* fra en finsk lokalitet, Enontekis Lappmark, og Hultén (1971) har ikke tilføjet yderligere lokaliteter for Finland. Den nærmeste sikre angivelse af hybridogen *B. callosa* er angivet på fig. 1.

## Birkene i det øvrige Skandinavien

### *Betula pendula*.

*Betula pendulas* omtrentlige nordgrænse i Skandinavien er markeret på fig. 1. *B. pendula* findes således syd for det område, som jeg besøgte i eftersommeren 1980.

Lindquist (1947) delte, efter nærmere undersøgelse af *Betula* ser. *Verrucosae* Sukacz., den europæiske del af *B. pendula* (under synonymet *B. verrucosa*) i to varieteter, var. *saxatilis* Lindquist og var. *lapponica* Lindquist, som efter Walters' (1964) opfattelse muligvis fortjener rang af subspecies. *B. pendula* var. *lapponica* afviger fra var. *saxatilis* ved at have glat bark på den nedre del af stammen, selv hos ældre træer; svagere tendens til hængende grene; større og grovere dobbelt savtakkede blade; butte, ikke tilspidsede, knopper; større og tykkere hunrakler, og større rakleskæl og frugter (se fig. 5).

*B. pendula* var. *lapponica* findes hovedsagelig i den boreale, kontinentale del af det nordlige Eurasien (i Skandinavien nord for ca. 60°N bredde), mens var. *saxatilis* især forekommer i det centrale Europa (til ca. 60°N bredde) og i det centrale og sydlige USSR. De to varieteter er dog ikke helt geografisk adskilte, men forekommer på mange lokaliteter som ekstreme former i fælles populationer.

De to *B. pendula* varieteter har sandsynligvis fulgt forskellige indvandringsveje til Skandinavien. *B. pendula* var. *lapponica* indvandrede fra nordøst via Kola halvøen og det nordlige Finland. *B. pendula* var. *saxatilis* fulgte derimod en sydlig eller sydøstlig indvandringsrute. En sådan todelt indvandring er også kendt hos andre skandinaviske planter f.eks. *Pinus sylvestris* L., Lindquist (1947) med ssp. *lapponica* (Fries) Sylvén som den nordlige immigrant og ssp. *sylvestris* som den sydlige, Pravdin (1969).

#### *Betula nana* × *pendula* (*B.* × *fennica*)

*Betula nana* og *B. pendula* danner hybrid-komplekser, hvor de mødes, især langs kanten af myrområder, Kallio and Mäkinen (1978). *B. nana* × *pendula* har ligesom forældrene  $2n = 28$  (Sulkinoja unpubl. in Kallio and Mäkinen 1978) (se fig. 6).

#### *Betula pendula* × *pubescens* (*B.* × *aurata*)

En af de første grundigere undersøgelser af hybridiseringen mellem *Betula pendula* og *B. pubescens* ud fra moderne principper blev foretaget af Helms og Jørgensen (1925) på Maglemose i Grib skov, Nordsjælland. Blandt birkene på denne højmosse fandt disse to danske botanikere et enkelt individ, der med  $2n = 42$  var kromosomalt intermediær mellem forældrearterne, men som morfologisk stort set kun kunne kendes fra *B. pendula* ved stærkt varierende størrelser pollenkorn.

Desuden fandt Helms og Jørgensen enkelte individer, der mest lignede *B. pubescens*, men havde varierende kromosomtallet,  $2n = 42, 46, 48, 50, 52$  og  $54$ . Helms og Jørgensen konkluderede, at *B. pendula* kunne klassificeres som »ren« ud fra ensartet pollenstørrelse og kromosomtallet, mens *B. pubescens* med deres artsafgrænsning formodentlig indeholdt mange afledede hybrider, der kun kunne erkendes cytologisk. De fandt dog en stærkt nedsat fertilitet hos  $F_1$ -hybriden, der i perioden 1922-24 ikke satte spiringsdygtige frø. Muligheden for bestøvning af *B. pubescens* med  $F_1$ -pollen må dog ikke overses og f.eks. Gardiner and Pearces (1979) undersøgelse af *Betula*-populationer i England tyder på unidirektionel introgression fra den diploide *B. pendula* til den tetraploide *B. pubescens*. Både

Natho (1959) og Brown and Tuley (1971) har dog fundet en næsten kontinuert variation mellem *B. pendula* og *B. pubescens*, hvor de to arter hybridiserer i henholdsvis Mellemeuropa og Glen Gairn, England (se fig. 6).

Ifølge Lindquist (1947) og Walters (1964) er *B. pendula* × *pubescens* sjælden i naturlige samfund, i alt fald som F<sub>1</sub>-hybrid, og tilbagekrydsninger findes næsten kun, hvor den naturlige vegetation er blevet ødelagt eller forstyrret. I Inari i det nordlige Finland er hybrider mellem *B. pendula* og *B. pubescens* tilsyneladende hyppige, hvilket kan skyldes, at det subarktiske miljø nedsætter graden af krydsnings-inkompabilitet mellem de to arter, i hvert fald har frø af hybridoprindelse vist sig at være spiringsdygtigt (Sulkinoja unpubl. in Kallio and Mäkinen 1978). Visse af *B. pendula* var. *lapponicas* karakterer skyldes måske den hyppigere hybridisering og introgression i subarktis, Kallio and Mäkinen (1978).

### Konklusion

Som det fremgår af det foranstående, synes de europæiske birke at kunne hybridisere med hinanden uden større vanskelighed og, hvor de vokser sammen, danner de hybridkomplekser som følge af introgressiv hybridisering (se fig. 3). Lignende forhold er også kendt fra mange amerikanske birke, Dugle (1966), Hultén (1968), Guerriero, Grant and Brittain (1970).

## SUMMARY

### The Scandinavian Birches

The birches of Northern Scandinavia were studied by the author during an excursion to the Varanger Peninsula and Northern Finland in 1980. Some of the results are presented in fig. 1 and 2. Evidence of hybridization and introgression between *Betula nana* and *B. pubescens* ssp. *tortuosa* was observed where the two species meet in the krummholz-zone of mountains and in moors (see fig. 1, 2, 4 and 5). *B. pubescens* ssp. *carpatica* (*B. coriacea* Gunnarsson), a probable introgressant between *B. pendula* and *B. pubescens* ssp. *tortuosa*, was collected at locality 13 and 14, where also *B. pubescens* ssp. *pubescens* was collected. The hybrid *B. callosa* × *pubescens* ssp. *tortuosa* was found at Utsjoki (loc. 2). The hybrid which apparently is new for the locality is illustrated in fig. 7.

The presumed relations between the Scandinavian birches are shown in fig 3.

## LITTERATUR

- ANDERSON, E., 1949: Introgressive Hybridization, 149 pp.
- ANDERSON, E., 1954: Introgression of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 41: 329-338.
- BROWN, I.R. and G. TULEY, 1971: A Study of a Population of Birches in Glen Gairn. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 41: 231-245.
- CHRISTENSEN, K.I., 1982a: Vore Hvidtjørne – En hybridsværm? *Dansk Dendr. Årsskr.* 5 (5): 131-147.
- CHRISTENSEN, K.I., 1982b: A biometric study of some hybridizing *Crataegus* populations in Denmark. *Nord. J. Bot.* 2: 537-548.
- CHRISTENSEN, K.I. og S.H. JOHANSEN, 1982: Nordskandinaviens Birke, i S.N. Christensen og H. Gøtzsche: *Varanger 1980*, 119-129.
- DUGLE, J.R., 1966: A Taxonomic Study of Western Canadian Species in the Genus *Betula*. *Can. J. Bot.* 44: 929-1007.
- ELKINGTON, T.T., 1968: Introgressive Hybridization between *Betula nana* L. and *B. pubescens* Ehrh. in Northwest Iceland. *New Phytol.* 67: 109-118.
- GARDINER, A.S. and N.J. PEARCE, 1979: Leaf-shape as an Indicator of Introgression between *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 43: 91-103.
- GAY, P.A., 1960: A New Method for the Comparison of Populations that contain Hybrids. *New Phytol.* 59: 218-226.
- GUERRIERO, A.G., W.F. GRANT and W.H. BRITAIN, 1970: Interspecific Hybridization between *Betula cordifolia* and *B. populifolia* at Valcartier, Quebec. *Can. J. Bot.* 48: 2241-2247.
- GUNNARSSON, J.G., 1925: *Monografi över Skandinaviens Betulae*, 136 pp.
- HEISER, C.B., 1949: Natural Hybridization with particular Reference to Introgression. *Bot. Rev.* 15: 645-687.
- HELMS, A. og C.A. JØRGENSEN, 1925: *Birkene paa Maglemose*. *Dansk Bot. Tidsskr.* 39: 57-133.
- HULTÉN, E., 1968: *Flora of Alaska and Neighboring Territories*, 364-367.
- HULTÉN, E., 1971: *Atlas över växternes utbredning i Norden*, 151-152.
- JENTYS-SZAFEROWA, J., 1950: Analysis of the Collective Species *Betula alba* L. on the Basis of the Leaf Measurements. Part II. *B. pubescens* Ehrh., *B. tortuosa* Ledeb., *B. carpatica* Waldst. & Kit. *Bull. Int. Acad. Pol. Sci. Math. Nat. Ser. B* 1950: 1-63.
- KALLIO, P. and Y. MÄKINEN, 1978: Vascular Flora of Inari Lapland. 4. *Betulaceae*. *Rep. Kevo subarctic Res. Stat.* 14: 38-63.
- KENWORTHY, J.B., D. ASTON and S.A. BUCKNALL, 1972: A Study of Hybrids between *Betula pubescens* Ehrh. and *Betula nana* L. from Sutherland – An Integrated Approach. *Trans. Soc. Bot. Edinb.* 41: 517-539.
- KNABEN, G. and T. ENGELSKJØN, 1966: Chromosome Numbers of Scandinavian Arctic-Alpine Plant Species II. *Acta Borealia. A. Scientia* 21: 3-57.
- LINDQUIST, B., 1945: *Betula callosa* Notø, a Neglected Species in the Scandinavian Supalpine Forests. *Svensk Bot. Tidsskr.* 39: 161-186.
- LINDQUIST, B., 1947: On the Variation in Scandinavian *Betula verrucosa* Ehrh. with some Notes on the *Betula* Series *Verrucosae* Sukacz. *Svensk Bot. Tidsskr.* 41: 45-80.
- NATHO, G., 1959: Variationsbreite und Bastardbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen. *Feddes Repert.* 61: 211-273.

- NATHO, G., 1967: Zum Problem der Introgressiven Hybridisation. Feddes Repert. 75: 55-60.
- NATHO, G., 1976: Zu Fruchtmorphologie und Gliederung der Gattung *Betula* L. Gleditschia 4: 9-21.
- NOTØ, A., 1901: Flora Tromsøensis. Ed. Nova. Tromsø Mus. Aarshefter 23: 154-161.
- PRAVDIN, L.F., 1969: Scots Pine. Variation, Intraspecific Taxonomy and Selection, 208 pp.
- SCHNEIDER, C.K., 1906: Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Band 1.
- STEBBINS, G.L., 1971: Chromosomal Evolution in Higher Plants, 149 pp.
- VAARAMA, A. and T. VALANNE, 1973: On the Taxonomy, Biology and Origin of *Betula tortuosa* Ledeb. Rep. Kevo subarctic Res. Stat. 10: 70-84.
- WALTERS, S.M., 1964: *Betula*, in T.G. Tutin et al.: Flora Europaea 1: 57-58.
- WALTERS, S.M., 1968: *Betula* L. in Britain. Proc. bot. Soc. Brit. Isl. 7: 179-180.
- WINKLER, H., 1904: Betulaceae, in A. Engler: Das Pflanzenreich IV.