

**BJERGFYR (PINUS MUGO)
I CENTRAL- OG SYDEUROPA –
SYSTEMATIK, VARIATION OG EVOLUTION**

af

KNUD IB CHRISTENSEN, lic. scient., seniorstipendiat
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, Arboretet,
2970 Hørsholm

**MOUNTAIN-PINE (PINUS MUGO)
IN CENTRAL AND SOUTHERN EUROPE –
TAXONOMY, VARIATION AND EVOLUTION**

Key words: *Pinus mugo*, systematics, variation, ecology, distribution, evolution.

Introduktion

Under forarbejdet til „Danske nåletræer – en bestemmelsesnøgle til kogler og skud“ (Christensen 1978) blev jeg opmærksom på den meget store variation i det materiale af Bjergfyr (*Pinus mugo*), som anvendes i dansk skov- og havebrug, og dette inspirerede mig til at foretage et studium af den naturlige, lokale og geografiske variation i Bjergfyr-komplekset (Christensen 1987a,b,c). Dette studium er baseret dels på egne indsamlinger fra Pyrenæerne og Alperne, dels på et stort herbariemateriale indlånt fra en række, især europæiske, botaniske museer.

Bjergfyr-kompleksets naturlige udbredelsesområde omfatter det centrale og sydlige Europa (Fig. 1,2). Indenfor dette område møder komplekset Skovfyr (*Pinus sylvestris*) i bjergområdernes subalpine-montane vegetationszone og i colline-montane tørvemoser. Den østlige, buskformede underart af Bjergfyr (Alm. Bjergfyr; *P. mugo* subsp. *mugo*) møder den vestlige, enstammede underart (Fransk eller Enstammet Bjergfyr; *P. mugo* subsp. *uncinata*) i den centrale og nordlige del af kompleksets udbredelsesområde, dvs. Alperne, det centraleuropæiske lavland og de nordvestlige dele af Karpaterne. Sådanne områder, hvor 2 eller flere arter/underarter mødes, giver gode muligheder for at vurdere ligheder og forskelle mellem arterne/underarterne, da effekten af modifikationer forårsaget af det omgivende miljø er lille og effekten af hybridisering og introgression (dvs. tilbagekrydsning til de „rene“ arter/underarter, se Anderson 1949; Heiser 1949, 1973) kan studeres i en langt større skala end under eksperimentelle forhold – i det mindste hos vedplanter. En væsentlig del af mine feltstudier og

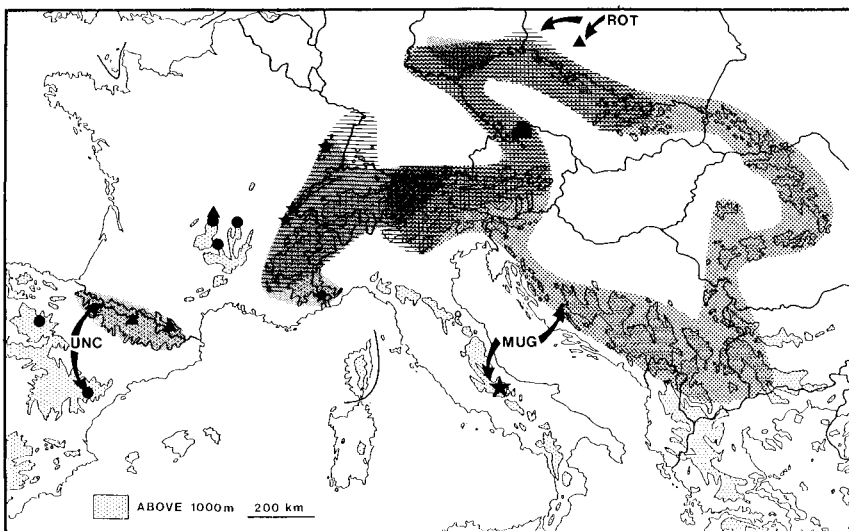


Fig. 1. Den naturlige udbredelse af Bjergfyr-komplekset i Central- og Sydeuropa. Modifieret efter Christensen (1987b: Figs. 3-7). – Distribution of the mountain-pine complex.

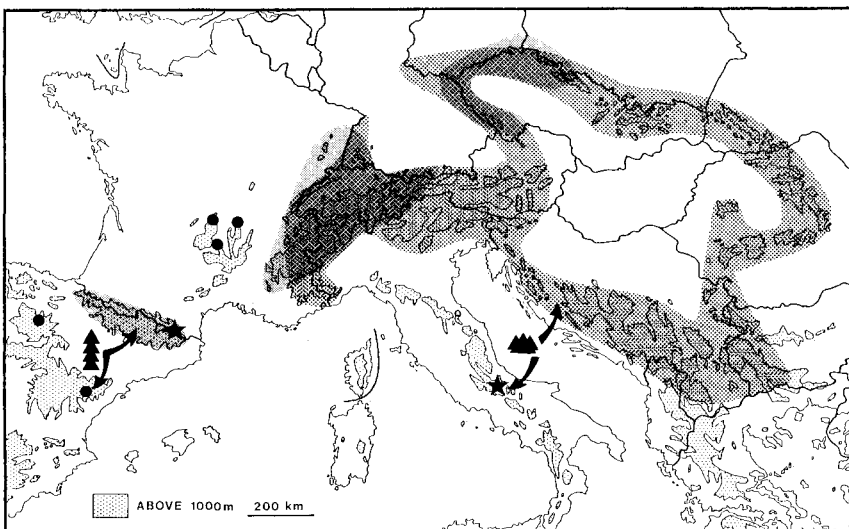


Fig. 2. Den naturlige udbredelse af enstammede og flerstammede Bjergfyr. Modifieret efter Christensen (1987b: Figs. 8,9). – Distribution of monocormic and polycormic mountain-pine.

indsamlinger af herbariemateriale blev derfor foretaget i sådanne blandede populationer.

Bjergfyr-kompleksets taxonomiske historie

Bjergfyr-komplekset er meget variabelt, hvilket har resulteret i beskrivelsen af 16 arter, 91 varieteter og 19 former. Der er dog ikke beskrevet nye underarter indenfor komplekset. En liste over samtlige anvendte latinske navne indenfor Bjergfyr-komplekset findes i Christensen (1987b).

De systematiske behandlinger af Bjergfyr-komplekset gennem tiderne kan sammenfattes således:

Nogle forskere behandler Bjergfyr-komplekset som 1 eller flere varieteter indenfor Skovfyr (Aiton 1789; Schrank 1789; Link 1841).

Andre forskere behandler Bjergfyr-komplekset som en meget variabel art uden varieteter/underarter (Schlechtendal 1857; Christ 1863; Göppert 1864; Shaw 1914), men langt de fleste forskere inddeler komplekset i 2 eller flere varieteter/underarter eller arter baseret på koglemorfologi, vækstform eller økologi.

Forskere, der anvender koglemorfologi anerkender: – **A.** 3 eller flere arter (Link 1830; Willkomm 1861; Janchen & Neumayer 1942; Gausen 1960; Holubičková 1965). – **B.** 2 arter, nemlig Fransk Bjergfyr i den brede betydning (*P. uncinata* s. lat., incl. *P. rotundata* m.fl.) og Alm. Bjergfyr (*P. mugo*) (Antoine 1840; Grisebach 1861; Gausen & al. 1964). – **C.** 2 arter, nemlig Fransk Bjergfyr i den snævre betydning (*P. uncinata* s. str.) og Alm. Bjergfyr (*P. mugo*, incl. *P. rotundata* m.fl.) (Koch 1873; Rothmaler 1963a,b), eller – **D.** 1 art inddelt i former/varieteter/underarter (Koch 1840; Heer 1862; Christ 1865; Willkomm 1872, 1887; Zenari 1921; Schwarz 1949; Schmidt 1982, 1984; Christensen 1987b).

Forskere, som benytter vækstform som grundlag for klassifikationen af Bjergfyr-komplekset, accepterer 2, 3 eller 4 varieteter (Heer 1862; Tubeuf 1912; Hegi 1935; Merxmüller 1954).

Bjergfyr fra Bayern i det sydlige Tyskland inddeles af Sendtner (1854) i 2 arter på basis af forskelle i økologi, nemlig *P. mughus* (incl. den enstammede var. *obliqua* = *P. rotundata* p.p.), der forekommer på kalk, og *P. pumilio* (incl. den enstammede var. *uliginosa* = *P. rotundata* p.p.), der findes på sure bjergarter og tørvejerde. Rothmaler (1963a,b) accepterer denne hypotese, men behandler Sendtners arter som henholdsvis *P. mugo* subsp. *mugo* og *P. mugo* subsp. *pumilo*.

Den lokale variation i Bjergfyr-komplekset er blevet studeret af talrige botanikere og forstfolk gennem de sidste 200 år, mens den geografiske variation kun er blevet studeret af ganske få. Grundige

monografier over Bjergfyr-komplekset er publiceret af Willkomm (1861, revideret 1872, 1887) og Müller (1887). Uheldigvis er Müllers monografi publiceret på dansk og er derfor kun blevet læst af ganske få forskere.

Indenfor de senere år har Holubičková (1965), Szweykowski (1969), Staskiewicz & Tyskiewicz (1972, 1976), Szweykowski & al. (1976a,b) og Musil (1977) publiceret detaljerede studier af den lokale variation i Bjergfyr fra Tjekkoslaviet og Polen.

Bjergfyr-kompleksets systematiske inddeling

De foretagne felt- og herbariestudier af Bjergfyr-komplekset har afsløret, at Alm. Bjergfyr (*P. mugo*) og Fransk Bjergfyr (*P. uncinata*) morfologisk/anatomisk flyder sammen, hvor deres udbredelsesområder overlapper, og at Alm. og Fransk Bjergfyr kun kan kendes fra hinanden på vækstform og nogle få koglekarakterer (Tab. 1) (Christensen 1987b,c). Komplekset foreslås derfor behandlet som én art inddelt i 3 underarter: – A. den østlige subsp. *mugo*, – B. den vestlige subsp. *uncinata*, og – C. den intermedieære, formodede hybrid nothosubsp. *rotundata*, der kan bestemmes v.h.j.a. nedenstående nøgle og Fig. 3.

Nøgle til Bjergfyr-kompleksets underarter

1. Kogle symmetrisk; navlen i centrum eller øvre halvdel af skjoldet (f. *mugo*) eller i skjoldets nedre halvdel (f. *applanata*)
 A. Alm. Bjergfyr (*P. mugo* subsp. *mugo*)
- Kogle skæv (ensymmetrisk), i alt fald ved basis 2.
2. I det mindste den basale del af koglens udadvendte side med høje, skævt pyramideformede eller krogagtige forlængede, nedadbøjede, eller sjældnere ± opadbøjede, skjold; navlen i skjoldets nedre halvdel
 B. Fransk Bjergfyr (*P. mugo* subsp. *uncinata*)
- Skjold ± lave, afrundede og ± hætteagtige; navlen i skjoldets centrum (f. *mughoides*) eller i skjoldets nedre halvdel (f. *rotundata*)
 C. Alpe-Bjergfyr (*P. mugo* nothosubsp. *rotundata*)

Bjergfyr-kompleksets underarter og former

Bjergfyr – *Pinus mugo* Turra

Syn.: *P. montana* Miller var. *arborea* Tubeuf; *P. montana* var. *frutescens-erecta* Tubeuf; *P. montana* var. *prostrata* Tubeuf.

A. Alm. Bjergfyr – *P. mugo* subsp. *mugo*

Syn.: *P. mugho* Laicharding, non Poiret.

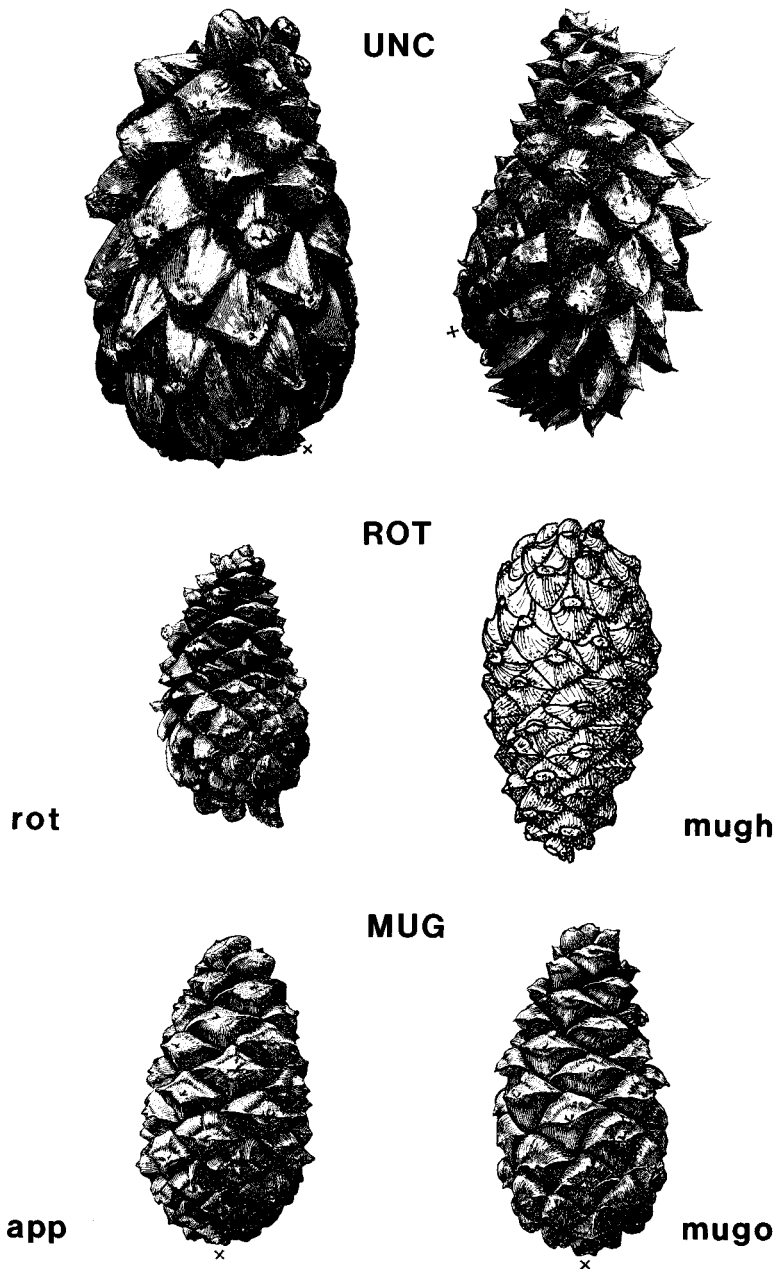


Fig. 3. Kogler af underarter og former indenfor Bjergfyr-komplekset. Efter Müller (1887: Fig. 10,12,13) og Christensen (1987b: Fig. 2). – Cones of infraspecific taxa in the mountain-pine complex.

Busk, sjældent et træ. Kogle symmetrisk, (17-)18-49(-50) × (13-)14-32 (-33) mm; skjold flade med skarp, tværgående køl eller afrundede med konveks øvre del og konkav nedre del, sjældent pyramideformede.

Voksested: Alm. Bjergfyr forekommer i sin typiske lave buskform på steder med lang tids snedække, i og på kanten af lavine- og stenskredsbaner, på stejle klippevægge og i tørvemoser. Trægagte og oprette buskformer af Alm. Bjergfyr forekommer stort set kun i områder, hvor Alm. Bjergfyr vokser sammen med Fransk Bjergfyr og Alpe-Bjergfyr.

Udbredelse: Dette er den østlige underart af Bjergfyr, der forekommer på Balkan Halvøen, Abruzzerne i det centrale Italien, Karpaterne, Polen, Tjekkoslaviet, DDR, de østlige og centrale Alper, og nogle få steder i de vestlige Alper, Jura og Vosges (Fig. 1). De to nedennævnte former forekommer begge indenfor det meste af underartens udbredelsesområde.

A1. *P. mugo* subsp. *mugo* f. *mugo*

Syn.: *P. montana* Miller; *P. mughus* Scopoli; *P. pumilio* Haenke, *P. magellensis* Schouw.

Navle i skjoldets centrum, sjældent i skjoldets øvre halvdel.

A2. *P. mugo* subsp. *mugo* f. *applanata* (Willkomm) K. I. Christensen

Syn.: *P. pumilio* auct. plur., non Haenke.

Navle i skjoldets nedre halvdel.

B. Fransk Bjergfyr (Enstammet Bjergfyr) – *P. mugo* subsp. *uncinata* (Ramond) Domin

Syn.: *P. uncinata* Ramond; *P. mugho* Poiret, non Laicharding; *P. sanguinea* Lapeyrouse; *P. uncinata* var. *rostrata* Antoine.

Træ, sjældent en busk. Kogle (24-)30-61(-67) × 19-39(-42) mm, skæv (ensymmetrisk), undertiden kun i den basale del, men som regel til midten eller næsten til spidsen; skjold på koglens udadvendte side høje, skævt pyramideformede eller krogagtigt forlængede og nedadbøjede, sjældnere ± opadbøjede; skjold på koglens indadvendte side undertiden næsten identiske med skjoldene på den udadvendte side; navlen i skjoldets nedre halvdel.

Voksested: Fransk Bjergfyr forekommer i sin typiske enstammede form på bjergskråninger beskyttede mod laviner og stensked og i tørvemoser. Buskformede Franske Bjergfyr forekommer både i områ-

der, hvor Fransk Bjergfyr møder Alm. Bjergfyr, og i områder, hvor Alm. Bjergfyr ikke findes og i disse sidste områder synes den buskformede vækstform at være en modifikation forårsaget af omgivelserne.

Udbredelse: Fransk Bjergfyr er den vestlige underart af Bjergfyr, som forekommer i Sierra Cebollera og Sierra de Gúdar i det nordøstlige Spanien, Pyrenæerne, Massif Central, Jura, Vosges, de vestlige og centrale Alper, Bøhmen, det nordvestlige Tjekkoslaviet og det sydlige DDR (Fig. 1).

C. Alpe-Bjergfyr – *P. mugo* nothosubsp. *rotundata* (Link) Janchen & Neumayer (*P. mugo* subsp. *mugo* × subsp. *uncinata*)
Syn.: *P. rotundata* Link; *P. humilis* Link.

Busk eller træ. Kogle (21-)26-53(-57) × (15-)17-32(-36) mm, ±skæv, i det mindste ved basis; skjold ±lave, afrundede og ±hætteformede.

Voksested: Alpe-Bjergfyr forekommer sammen med Alm. Bjergfyr og/eller Fransk Bjergfyr på bjergskrånninger og i tørvemoser.

Udbredelse: De vestlige Karpater, Polen, Tjekkoslaviet, DDR, Bøhmen, Alperne og spredte lokaliteter i Massif Central og Pyrenæerne (Fig. 1). De to former beskrevet nedenfor forekommer mere eller mindre udbredte indenfor det meste af underartens udbredelsesområde.

Dansk navn: Link (1827) beskrev oprindeligt *P. rotundata* fra Tirol i de centrale Alper og derfor foreslås her det danske navn Alpe-Bjergfyr.

C1. *P. mugo* nothosubsp. *rotundata* f. *rotundata*
Syn.: *P. uncinata* var. *pseudopumilio* Willkomm; *P. pseudopumilio* (Willkomm) Beck.

Navle i skjoldets nedre halvdel.

C2. *P. mugo* nothosubsp. *rotundata* f. *mughoides* (Willkomm) K. I. Christensen
Syn.: *P. uncinata* var. *rotundata* f. *mughoides* Willkomm; *P. obliqua* Sauter; *P. uliginosa* Neumann ex Wimmer.

Navle i skjoldets centrum.

Variation og evolution i bjergfyr-komplekset

Baseret på en biometrisk-taxonomisk analyse af den iagttagne lokale og geografiske variation i Bjergfyr-komplekset postulerer nærværende

forfatter (Christensen 1987b,c), at Alm. og Fransk Bjergfyr danner udbredte hybridkomplekser som følge af introgressiv hybridisering, hvor de mødes, og at den introgressive hybridisering har resulteret i en topoclinal (geografisk) øst-vest variation indenfor arten med et østligt ekstrem (Alm. Bjergfyr), et vestligt ekstrem (Fransk Bjergfyr) og et centralt intermediært hybridprodukt (Alpe-Bjergfyr) (Fig. 4). I overensstemmelse med denne hypotese forekommer hybrididen Alpe-Bjergfyr næsten kun i blandede bestande sammen med Alm. Bjergfyr og/eller Fransk Bjergfyr, mens både Alm. og Fransk Bjergfyr danner „rene“ populationer over store dele af deres udbredelsesområde (Fig. 1). Hypotesen støttes også af det faktum, at individer af Alm. Bjergfyr med den enstammede vækstform typisk for Fransk Bjergfyr og individer af Fransk Bjergfyr med den flerstammede buskform typisk for Alm. Bjergfyr især forekommer, hvor de to underarters udbredelsesområde overlapper (Fig. 1,2). Bemærk dog, at buskagtige Franske Bjergfyr undertiden forekommer langt udenfor Alm. Bjergfyrs udbredelsesområde (se ovenfor)! På den anden side er udbredelsen af Fransk Bjergfyr og Bjergfyr med den enstammede vækstform næsten identisk (Fig. 1,2). Hypotesen om hybridoprindelse for Alpe-Bjergfyr støttes yderligere af en statistisk test, som viser, at der er en stærk association imellem koglemorfologi og vækstform hos både Alm. Bjergfyr og

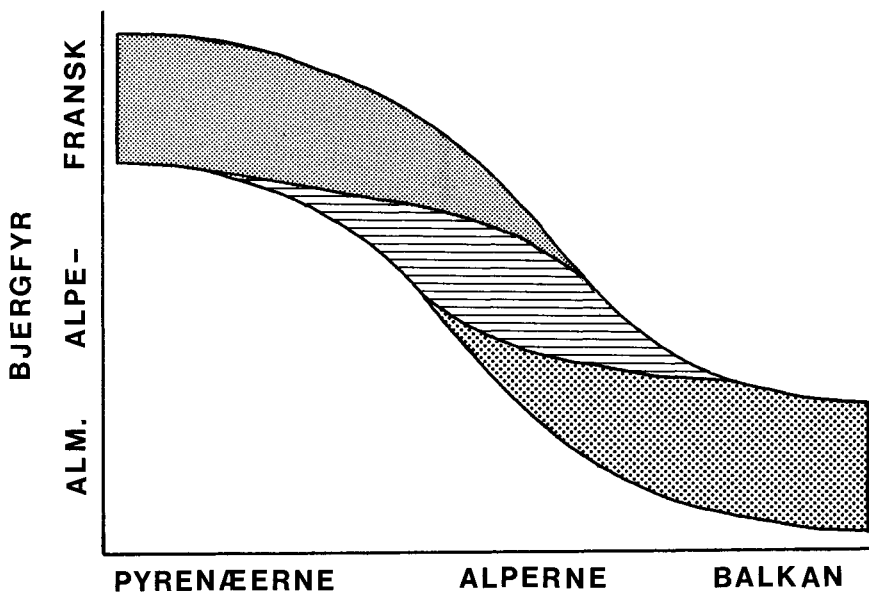


Fig. 4. En skematisk fremstilling af den geografiske (topoclinale) variation i Bjergfyr-komplekset. – Topoclinal variation in the mountain-pine complex.

Fransk Bjergfyr, men ikke hos hybriden Alpe-Bjergfyr (Christensen 1987b: Tab. 1).

Lüdi (1930), Gaussen & al. (1964) og Holubičková (1965) har publiceret lignende fortolkninger af variationen og evolutionen i Bjergfyr-komplekset, mens Szweykowski (1969) og Staszkie-wicz & Tyszkiewicz (1972) anser Alpe-Bjergfyr (kaldet henholdsvis *P. uliginosa* og *P. rotundata*) for at være hybrider mellem Bjergfyr og Skovfyr. Uheldigvis har det været umuligt at spore typemateriale af både *P. uliginosa* Wimmer (1837) og *P. rotundata* Link (1827). Imidlertid anser Wimmer (1841) *P. uliginosa* for et senere synonym for *P. obliqua* Sauter in Reichenbach (1831, 1849) og materiale af *P. obliqua* bestemt af Reichenbach tilhører Alpe-Bjergfyr. Tilhørsforholdene af *P. rotundata* er mere usikre, men her følges den traditionelle fortolkning af arten (Willkomm 1867; Janchen & Neumayer 1942; Gaussen & al. 1964, m.fl.)

Ifølge Gams (Lüdi 1930) og Schmid (1951) opstod Fransk Bjergfyr som et resultat af introgressiv hybridisering mellem Alm. Bjergfyr og Skovfyr. Denne hypotese baseres på pollenstørrelse (Gams citeret af Lüdi 1930), samt tidligere og nutidige kontaktzoner og udbredelse af Fransk Bjergfyr og Skovfyr, foruden Fransk Bjergfyrs økologiske krav (Schmid 1951). Studier af pollen og forskellige morfologisk/anatomiske karakterer hos Skov- og Bjergfyr foretaget af Lüdi (1930), Marcet (1967) og Christensen (1987b,c.) giver imidlertid ingen evidens for, at Fransk Bjergfyr skulle være opstået som et tilbagekrydsningsprodukt til Alm. Bjergfyr af hybridene imellem Alm. Bjergfyr og Skovfyr (se også Tab. 1).

Ligesom Alpe-Bjergfyr (*P. mugo* nothosubsp. *rotundata*) repræsenterer den oprette, flerstammede buskform kaldet *P. montana* var. *frutescens-erecta* Tubeuf (1912) tilsyneladende en intermediær vækstform eller hybrid mellem den lave, flerstammede buskform og den enstammede træform af Bjergfyr (Fig. 5,6). Individuer med denne vækstform synes dog at være begrænset til tørvemoserne i det centrale Europa (Tubeuf 1912, Christensen 1987b). Den intermediære eller „hybridiserede“ habitat (Anderson 1949, Heiser 1949), der er nødvendig for etableringen af Bjergfyr med den oprette, flerstammede buskform er åbenbart så sjælden på bjergskråninger, at individer med denne vækstform ikke eller kun sjældent forekommer her. I modsætning hertil er Alpe-Bjergfyr lige så almindelig på bjergskråninger som i tørvemoser og derfor giver koglemorfologien en væsentlig bedre illustration af variation og evolution i Bjergfyr-komplekset end vækstformen.

Clausen (1965) påviste i et studium af subalpine, enstammede og alpine, buskformede arvelige racer af *Pinus albicaulis* og Klitfyr (*P. contorta*), at en kraftig naturlig selektion hurtigt bortselektorer interme-

	Alm. Bjergfyr	Fransk Bjergfyr	Skovfyr
Vækstform	typisk en busk	typisk et træ	træ
Bark på stammens øvre del og større grene	mørkt grå, opsplittende i kantede, skælklædte plader	mørkt grå, opsplittende i kantede, skælklædte plader	rødlig, orange eller rødligt grå, afskallende i tynde, papiragtige flager
2-3 år gamle skud	grå-sort, mørkt rød-brune eller brune	grå-sort, mørkt rød-brune eller brune	strå- eller okkerfarvede
Friske nåle	mørkegrønne eller grønne	mørkegrønne eller grønne	grågrønne
Nålenes epidermisceller i tværsnit	rektangulære, højere end end brede med længdegående, ±stregformet cellehulrum	rektangulære, højere end end brede med længdegående, ±stregformet cellehulrum	± kvadratiske, omtrent så høje som brede med ± cirkulært cellehulrum
1 år gammel kogle	opret	opret	tilbagebøjet
Moden kogle	symmetrisk, med ±blanke, sort-, rød- eller gul-brune skjold, navler som regel omgivet af en mørk ring	ensymmetrisk, med ±blanke sort-, rød- eller gul-brune skjold, navler som regel omgivet af en mørk ring	symmetrisk eller ensymmetrisk, med ±matte, strå- eller okkerfarvede skjold, navler uden mørk ring
Koglestilk	normalt mindre end 5 mm	normalt mindre end 5 mm	normalt mere end 5 mm

Tab. 1. En oversigt over nogle væsentlige karakterer, som adskiller Alm. Bjergfyr, Fransk Bjergfyr og Skovfyr. – Some important characters of *Pinus mugo* subsp. *mugo* (Alm. Bjergfyr), *P. mugo* subsp. *uncinata* (Fransk Bjergfyr) and *P. sylvestris* (Skovfyr).



Fig. 5. Flerstammede, nedliggende buske af Bjergfyr og træer af Rødgran (*Picea abies*) fra Boden, Lechtaler Alpen, Tirol, Østrig. Foto: K. I. Christensen. – Polycormic, prostrate mountain-pines and *Picea abies* from Boden, Lechtaler Alpen, Tirol, Austria.

diære vækstformer udenfor den overgangszone, hvor vækstformerne mødes. Dette kan sandsynligvis også forklare, hvorfor oprette, flerstammede buskformer af Bjergfyr er sjældne eller mangler på bjergskråninger.

Den mere eller mindre cykliske vekslen af istider og mellemistider i Kvartær har uden tvivl spillet en væsentlig rolle for dannelsen af det nuværende variations- og udbredelsesmønster i Bjergfyr-komplekset som påpeget af Lüdi (1930). I perioder med maksimal nedisning, i hvert fald under den sidste istid, kan det antages, at Alm. Bjergfyr (og tilbagekrydsninger til denne underart) forekom i refugier i det nordlige Italien, det nordvestlige Jugoslavien og den østlige del af Balkan Halvøen, mens Fransk Bjergfyr (og tilbagekrydsninger til denne underart) forekom i refugier i det sydvestlige Frankrig og på Den Iberiske Halvø (Ellenberg 1963; Horvat & al. 1974). I perioder, hvor isen atter trak sig tilbage, invaderede både Alm. Bjergfyr og Fransk Bjergfyr det centraleuropæiske lavland og udbredt hybridisering og introgression foregik mellem de to underarter. Efterhånden blev klimaet varmere og Bjergfyr-komplekset invaderede bjergene og blev samtidig udkonkurreret i det centraleuropæiske lavland af mere konkurrencedygtige



Fig. 6. Enstammede træer af Bjergfyr fra Monetiers-les-Bains, Hautes Alpes, Frankrig. Foto: K. I. Christensen. – Monocormic mountain-pines from Monetiers-les-Bains, Hautes Alpes, France.

skovdannende træarter. Kun i de centraleuropæiske tørvemoser forhindrede de dårlige jordbundsforhold dannelsen af skov og bestande af Bjergfyr-komplekset blev tilbage som relikter efter tidligere mere udbredte bestande af komplekset. Klimaet begyndte atter at blive koldere ved begyndelsen af en ny istid og den modsatte succession indledtes, – osv.

Det er fristende at antage, at evolutionen af „Snefyr“, den lave, buskformede Alm. Bjergfyr, foregik i begyndelsen af Pliocæn i den østlige del af Alperne (Sandoz 1983b) eller på Balkan Halvøen, og at evolutionen af den store, ensymmetriske, skæve kogle hos Fransk Bjergfyr foregik på den Iberiske Halvø eller i det sydvestlige Frankrig. Imidlertid kendes fossilt materiale meget lig både Alm. og Fransk Bjergfyr helt tilbage til henholdsvis Oligocæn og Miocæn i Tertiær. Fossilt „Alm. Bjergfyr“-materiale fra Oligocæn og Miocæn kendes fra det sydøstlige Frankrig og fossilt „Fransk Bjergfyr“ – materiale fra Miocæn og Pleistocæn kendes fra den Baltiske Region, Bøhmen, Italien, De Franske Alper og Irland (Gaussen 1960; Sandoz 1983a). Gaussen (1960) antager derfor, at Fransk Bjergfyr sandsynligvis udvikledes i det nordlige Europa, og at recente bestande af Fransk Bjergfyr fra tørvemoserne i Vosges er reliktbestande. På den anden side har dannelsen af Pyrenæerne i Eocæn (Nedre Tertiær) og Alperne i Miocæn (Øvre Tertiær) uden tvivl spillet en stor rolle for opsplitningen af Bjergfyr-komplekset i geografiske racer.

Den ensymmetriske (og serotine, dvs. en kogle, hvis frø ikke straks smides ved modenhed) kogle, der kun kendes hos arter tilhørende *Pinus* subgen. *Pinus (Diploxylon)*, antages ofte at være udviklet som en tilpasning til tørke, hyppige skovbrande eller prædation fra frøædende småpattedyr (Shaw 1914, 1924; Smith 1970; Axelrod 1980). Forskellige faktorer har utvivlsomt spillet en rolle for udviklingen af den skæve kogle, men den meget høje alder af denne kogletype gør det næsten umuligt at klarlægge, hvilke faktorer, der har været involveret (Gaussen 1960; Axelrod 1980). Samtidig varierer kogleformen ofte indenfor recente arter. Individuer med skæve og symmetriske kogler kan forekomme indenfor den samme population som hos Skovfyr, eller den skæve kogle kan være karakteristisk for en varietet eller underart indenfor en variabel art som hos Bjergfyr og Klitfyr (*Pinus contorta*) (Critchfield 1957).

LITTERATUR

- Aiton, W. 1789. Hortus Kewensis 3. – London.
- Anderson, E. 1949. Introgressive hybridization. – New York.
- Antoine, F. 1840. Die Coniferen nach Lambert, Loudon und Anderen frei bearbeitet. – Wien.
- Axelrod, D. I. 1980. History of maritime closed-cone pines, Alta and Baja California – Geol. Sciences 120: 1-143.
- Christ, H. 1863. Übersicht der europäischen Abietineen (*Pinus* L.) – Verh. Naturf. Ges. Basel 3: 1-19.
- Christ, H. 1865. Die Formenkreise der europäischen *Pinus*-Arten. – Bot. Zeitung Berlin 23: 229-234.
- Christensen, K. I. 1978. Danske nåletræer – en bestemmelsesnøgle til kogler og skud. – Natur & Ungdoms Feltskrifter 1: 1-40 (med ændringer 1980 og 1984).
- Christensen, K. I. 1987a. Atypical cone and leaf character states in *Pinus mugo* Turra, *P. sylvestris* L. and *P. x rhaetica* Brügger (Pinaceae). – Gleditschia 15: 1-5.
- Christensen, K. I. 1987b. Taxonomic revision of the *Pinus mugo* complex and *P. x rhaetica* (*P. mugo* x *P. sylvestris*) (Pinaceae). – Nord. J. Bot. 7: 383-408.
- Christensen, K. I. 1987c. A morphometric study of the *Pinus mugo* Turra complex and its natural hybridization with *P. sylvestris* L. (Pinaceae). – Feddes Repert. 98: 623-635.
- Clausen, J. 1965. Population studies of alpine and subalpine races of conifers and willows in the California high Sierra Nevada. – Evolution 19: 56-68.
- Critchfield, W. B. 1957. Geographic variation in *Pinus contorta*. – Publ. Maria Moors Cabot Found. Bot. 3: 1-118.
- Ellenberg, H. 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – In Walter, H. (ed.). Einführung in die Phytologie IV.2. Stuttgart.
- Gaussen, H. 1960. Les gymnospermes actuelles et fossiles 6(11). Généralités, Genre *Pinus*. – Toulouse.
- Gaussen, H., Heywood, V. H., & Chater, A. O. 1964. 7. *Pinus* L. – In: Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Valentine, D. H., Walters, S. M., & Webb, D. A. (eds.), Flora Europaea 1: 32-35. Cambridge.
- Grisebach, A. 1861. Bemerkungen zu Willkomm's Monographie der europäischen Krummholzkiefern. – Flora 19: 593-598.
- Göppert, H. R. 1864. Bemerkungen über Formen der *Pinus montana* Mill. – Bot. Zeitung Berlin 22: 41-43.
- Heer, O. 1862. Vortrag über die Föhren-Arten der Schweiz. – In: Section der Botanik und Zoologi. Sitzung den 24. September 1862, Morgens 8 Uhr, im neuen Schulhause. – Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Luzern 1860-63: 177-194.
- Hegi, G. 1935. Illustrierte Flora von Mittel-Europa 1. Ed. 2. – München.
- Heiser, C. B. 1949. Natural hybridization with particular reference to introgression. – Bot. Rev. (Lancaster) 15: 645-687.

- Heiser, C. B. 1973. Introgression re-examined. – Bot. Rev. (Lancaster) 39: 347-366.
- Holubičková, B. 1965. A study of the *Pinus mugo* complex. – Preslia 37: 276-288.
- Horvat, I., Glavac, V., & Ellenberg, H. 1974. Vegetation Südosteuropas. – Stuttgart.
- Janchen, E., & Neumayer, H. 1942. Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Österr. Bot. Z. 91: 209-298.
- Koch, C. 1840. Zweite Sitzung, den 21. September – 4: In Fürnrohr, A. E., Sitzungs-Protokolle der botanischen Section bei der achtzenteu Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Erlangen in September 1840. – Flora 23: 668-670.
- Koch, C. 1873. Dendrologie. – Erlangen.
- Link, J. H. F. 1827. Correspondenz. – Flora 10: 217-220.
- Link, J. H. F. 1830. Über die Familie *Pinus* und die europäischen Arten derselben. – Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1827: 157-191.
- Link, J. H. F. 1841. Abietinae horti Regii botanici Berolinensis cultas recensitas. – Linnaea 15: 481-545.
- Lüdi, W. 1930. Ist unsere Bergföhre ein Bastard? – Mitth. Naturf. Ges. Bern 1929: 29-32.
- Marcet, E. 1967. Über den Nachweis spontaner Hybriden von *Pinus mugo* Turra und *Pinus silvestris* L. aufgrund von Nadelmerkmalen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 77: 314-361.
- Merxmüller, H. 1954. Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen 3. – Jahrb. Vereins Schutze Alpenpfl. Alpentiere 19: 97-139.
- Müller, P. E. 1887. Om Bjergfyrrer (*Pinus montana* Mill.). Et Forsøg i anvendt Plantegeografi. – Copenhagen.
- Musil, I. 1977. Variability of needle characters in the *Pinus mugo* complex and in *Pinus sylvestris*. – Preslia 49: 23-32.
- Reichenbach, L. 1831. Flora germanica excursoria. – Leipzig.
- Reichenbach, L. 1849. Icones florae germanicae et helveticae 11. – Leipzig.
- Rothmaler, W. 1963a. In floram Germaniae animadversiones 1. – Feddes Rothmaler, W. 1963b. Exkursionsflora von Deutschland. 4. Kritischer Ergänzungsband. Gefäßpflanzen. – Berlin.
- Sandoz, H. 1983a. Sur la plausibilité de l'installation de refuges pléistocenes de Pin mugho ou Pin pumilio (*Pinus mughus* Scopoli = *P. pumilio* Haenke) dans la basse vallée de la Durance (Provence occidentale – France). – Rev. Gén. Bot. 90: 23-41.
- Sandoz, H. 1983b. Considérations sur la genese du Pin mugho (*Pinus mughus* Scopoli), son berceau probable, sa répartition ancienne et actuelle. – Rev. Gén. Bot. 90: 131-151.
- Schlechtendal, D. F. L. 1857. De pinastris germaniae et helvetiae. – Linnaea 29: 357-384.

- Schmid, E. 1951. Die aufrechten Bergföhren in der Schweiz. – Schweiz. Beitr. Dendrol. 3: 9-13.
- Schmidt, P. 1982. *Pinus mugo* Turra s.l. – Berg-Kiefer, Latschen-Kiefer. – Sammelblätter-Gebirgspflanzen (Karls-Marx-Stadt) 1982: 1-4.
- Schmidt, P. 1984. *Pinus mugo* Turra s.l. – Berg-Kiefer, Latschen-Kiefer. – Gärtn.-Bot. Briefe 77: 34-39.
- Schrank, F. v. Paula 1789. Baierische Flora 10. – München.
- Schwarz, O. 1949. Beiträge zur Nomenklatur und Systematik der mitteleuropäischen Flora. – Mitt. Thüring. Bot. Ges. 1: 82-119.
- Sendtner, O. 1854. Die Vegetations-verhältnisse Südbayerns. – München.
- Shaw, G. R. 1914. The genus *Pinus*. – Publ. Arnold Arbor. 5: 1-96.
- Shaw, G. R. 1924. Notes on the genus *Pinus*. The oblique cone. – J. Arnold Arbor. 5: 225-227.
- Smith, C. C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. – Ecol. Monogr. 40: 349-371.
- Szaszkiewicz, J., & Tyszkiewicz, M. 1972. Variability of the natural hybrids of *Pinus sylvestris* L. x *Pinus mugo* Turra (= *P. x rotundata* Link) in southwestern Poland and in some selected localities of Bohemia and Moravia. – Fragm. Florist. Geobot. 18: 173-191.
- Szaszkiewicz, J., & Tyszkiewicz, M. 1976. Population and individual variability of cones of Dwarf Mountain Pine (*Pinus mugo* Turra) with special regard to material from Carpathians. – Fragm. Florist. Geobot. 22: 19-29.
- Szweykowski, J. 1969. The variability of *Pinus mugo* Turra in Poland. – Bull. Soc. Amis Sci. Lett. Poznań, Sér. D, 10: 39-54.
- Szweykowski, J., Bobowicz, M. A., & Koźlicka, M. 1976a. The variability of *Pinus mugo* Turra in Poland: 3. A natural population from Borowina in Góry Izerskie Mts. (SW Poland). – Bull. Soc. Amis Sci. Lett. Poznań, Sér. D, 16: 17-28.
- Szweykowski, J., Mendelak, M., & Bobowicz, M. A. 1976b. The variability of *Pinus mugo* Turra in Poland: 2. An artificial seashore population. – Bull. Soc. Amis Sci. Lett. Poznań, Sér. D, 16: 3-16.
- Tubeuf, F. von 1912. Die Wuchsformen der Bergkiefer, *Pinus montana*. – Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 1912: 141-148.
- Willkomm, M. 1861. Beiträge zur Forstbotanik. 1. Versuch einer Monographie der europäischen Krummholzkiefer. – Jahrb. Königl. Sächs. Akad. Forst-Landwirte Tharandt 40 (neue Folge 17): 166-258.
- Willkomm, M. 1872. Forstliche Flora von Deutschland und Österreich. – Leipzig & Heidelberg.
- Willkomm, M. 1887. Forstliche Flora von Deutschland und Österreich. Ed. 2. – Leipzig.
- Wimmer, F. 1837. Verhandlungen der botanischen Section. – Übers. Arbeit. Veränd. Schles. Naturhist. Ges. 1837-1840: 93-98.
- Wimmer, F. 1841. Flora von Schlesien preussischen und österreichischen Antheils. – Breslau.
- Zenari, S. 1921. Intorno ad alcune conifere della Alpi Venete e specialmente del Friuli occidentale. – Boll. Soc. Bot. Ital. 1921: 61-69.

Summary

A brief introduction to the taxonomic history of the mountain-pine complex (vernacular German names: Krummholz-, Moor-, Sumpf-Kiefer; Berg-, Moos-, Leg-, Zwerg-, Alpen-Föhre; Knieholz; Latsche; Spirke) is given. 16 species, 91 varieties and 19 forms have been described within the complex. No taxa have been described originally at the rank of subspecies. The mountain-pine complex is here treated as one species with 3 subspecies, viz.: the eastern *P. mugo* subsp. *mugo* (incl. f. *mugo* and f. *applanata*), the western *P. mugo* subsp. *uncinata*, and the intermediate, putative hybrid *P. mugo* nothosubsp. *rotundata* (incl. f. *rotundata* and f. *mughoides*). A key to taxa accepted is given. According to the author extensive reciprocal introgressive hybridization has resulted in a topoclinal east-west variation in the mountain-pine complex and the \pm cyclic pattern of glacial and interglacial periods during the Quaternary played a major role in creating the present patterns of variation and distribution in the complex.