

Kjell Ivar Flatberg

Variasjonen hos vårmure *Potentilla tabernaemontani* i Midt-Norge: en morfologisk tilnærming





Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet
Vitenskapsmuseet
Botanisk notat 2010-5

**Variasjonen hos vårmure *Potentilla
tabernaemontani* i Midt-Norge: en morfologisk
tilnærming**

Kjell Ivar Flatberg

Trondheim, mai 2010

Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, Vitenskapsmuseet, Botanisk Notat presenterer botaniske rapporter for oppdrag o.l. og som trykkes i små opplag. Serien er uperiodisk, og antall numre varierer per år.

De fleste numrene blir lagt ut i pdf-format på Internettet, se http://www.ntnu.no/nathist/bot_notat

Forsideillustrasjon: Skatvalmorfen av vårmure *Potentilla tabernaemontani*/ Lokaltet: NT Inderøy, Rotvollbukta. Foto: K.I. Flatberg 17.5.2009.

Notatet er trykt i 40 eksemplarer
ISBN 978-82-7126-846-6
ISSN 0804-0079

Referat

Flatberg, K.I. 2010. Variasjonen hos vårmure *Potentilla tabernaemontani* i Midt-Norge: en morfologisk tilnærming. – NTNU, Vitensk.mus. Bot. Notat 2010-5: 1-34.

Et sørøstlig, varmekjært floraelement av karplanter i Midt-Norge er omtalt. Dette omfatter en rekke karplanter med sin kjente norske nordgrense i landsdelen. En typisk representant for dette floraelementet er vårmure *Potentilla tabernaemontani* Asch. Det har lenge vært kjent at denne arten er morfologisk heterogen i sitt midtnorske utbredelsesområde.

Med grunnlag i feltobservasjoner med fotodokumentasjon og gjennomgang av materialet av vårmure og flekkmure ved Vitenskapsmuseets herbarium (TRH) er det midtnorske materialet revidert. Tre morfer av vårmure er skilt ut som typisk vårmure, Bjugnmorfen og Skatvalmorfen. De viktigste morfologiske skillekarakterene er knyttet til kronbladenes utforming, begerbladenes synlighet mellomkronbladene, bibegerbladenes utforming, rosettbladenes utforming og tanning, og utformingen av rosettbladenes øreblad.

De tre morfene er morfologisk karakterisert, men ikke gitt formell taksonomisk status. Den kjente midtnorske utbredelsen er kartlagt. Typisk vårmure og Skatvalmorfen er funnet på østsiden av Trondheimsfjorden fra Trondheim til Inderøy/Steinkjer, mens Bjugnmorfen er funnet fra Smøla til Åfjord på ytterkysten. Det er påvist hybrider mellom typisk vårmure og flekkmure, og mellom Bjugnmorfen og flekkmure.

Vårmure har fakultativ pseudogam, apomiktisk formering, og frøavkommet er derfor nesten i sin helhet blåkopier av morplanten. Det er postulert at de tre vårmuremorfene kan være tidlig postglasiale innvandrere til Midt-Norge, og at de ved innvandringen og etableringen i all hovedsak hadde sin nåværende morfologi. Men muligheten er også holdt åpen for at Skatvalmorfen kan være dannet på østsiden av Trondheimsfjorden i postglasial tid gjennom hybridisering mellom flekkmure og typisk vårmure.

Vårmure er innenfor sitt europeiske utbredelsesområde dokumentert å være polyploid med forekomst av en rekke cytotyper og morfer (topodemer). Naturen og opprinnelsen til de tre midtnorske morfene av arten må undersøkes i mer detalj der en tar i bruk cytologiske og DNA-baserte molekylære metoder.

Forord

Midt-Norge har en spennende flora med møte av mange plantegeografiske elementer, og der evolusjonære og innvandringshistoriske problemstillinger etter siste istid er interessante og viktig å få belyst. I denne sammenheng er det ofte fornuftig å ta utgangspunkt i enkeltarter i ulike floraelementer og klarlegge den morfologiske status og variasjon en finner lokalt og regionalt, og sammenligne dette med forholdene en finner i et videre geografisk perspektiv innenfor artens utbredelse. Dette er et godt utgangspunkt for fylogeografiske problemstillinger belyst ved hjelp av moderne, DNA-baserte molekylære metoder.

Midt-Norge har et plantegeografisk element av sørøstlige, varmekjære arter der både den norske og europeiske nordgrensen for dagens kjente utbredelse ligger her. Men en har manglende kunnskap om de innvandringsmessige forholdene etter siste istid og kildepopulasjonenes genetiske identitet og opprinnelige geografiske beliggenhet, og eventuell postglasial differensiering og morfologisk og genetisk tilpasning.

Vårmure *Potentilla tabernaemontani* er en slik sørøstlig art med kjent nordgrense i Midt-Norge. Formålet med denne publikasjonen er å belyse den intraspesifikke morfologiske variasjonen en finner hos denne arten i landsdelen, som et utgangspunkt for videre forskning, primært evolusjonære og fylogeografiske studier. Et viktig formål er også i utgangspunktet å stimulere botanisk interesserte til å fremskaffe mer og bedre kunnskap omkring den morfologiske variasjonen en finner hos vårmure og midtnorske utbredelsesmønstre knyttet til denne.

Trondheim, april 2010

Kjell Ivar Flatberg

Innhold

Referat	1
Forord	2
1 Innledning	4
2 Taksonomi, utbredelse	6
3 Pollinering, befruktning og frøsetting	7
4 Polyploidisering, hybridisering	8
5 Habitat, generelt	9
6 Morfologisk omtale av artene/ morfene og skillekarakterer	10
6.1 Flekkmure	10
6.2 Typisk vårmure	12
6.3 Bjugnморfen	12
6.4 Skatvalморfen	12
6.5 Hybridmateriale	14
6.6 Bjugnморfen x flekkmure	14
6.7 Typisk vårmure x flekkmure	15
7 Utbredelse	20
7.1 Typisk vårmure	26
7.2 Bjugnморfen	26
7.3 Skatvalморfen	26
8 Opprinnelsen til vårmuremorfene	30
8.1 Typisk vårmure	30
8.2 Bjugnморfen	30
8.3 Skatvalморfen	31
9 Konklusjon, hypoteser	32
10 Videre undersøkelser, klassifisering	33
11 Referanser	33

1 Innledning

I tilknytning til Trondheimsfjorden har en et varmekjært, basekrevende, sørøstlig floristisk element av karplanter. I elementet er det en disjunksjon i utbredelsen mellom forekomster på Østlandet, og et midtnorsk utbredelsestygdepunkt i tilknytning til Trondheimsfjorden. Artene i elementet har som regel den kjente nordgrensa i Norge i indre, nordre deler av Trondheimsfjorden/Beistadfjorden, eventuelt med utkantlokaliteter langs Snåsavatnet. I tillegg har en oftest spredte forekomster på Sørvestlandet og Vestlandet, ofte i indre fjordstrøk (Fægri & Danielsen 1996). Dette er et utpreget lavlands-element i Midt-Norge med utbredelse primært knyttet til områder som ligger i boreonemoral og sørboreal vegetasjonssone (Moen 1998). De fleste av artene har også en utbredelse som er knyttet til fjord- og havnære områder. Omfanget av utbredelsen på Østlandet varierer, fra lavlandsområder i hovedsak knyttet til randfylkene rundt Oslofjorden, til arter som når nedre deler av Gudbrandsdalen, Valdres og Rendalen, og som kan nå et høydenivå på ca. 500 moh eller mer, f.eks. stavklokke *Campanula cervicaria* til 885 moh i Valdres (Artskart 2010).

Den midtnorske utbredelsen av artene i dette floraelementet varierer også. De mest eksklusive artene finnes bare i de fjordnære områdene på østsiden av Trondheimsfjorden, eventuelt også med noen få forekomster på Fosensida av fjorden, primært Rissa, Leksvik og Mosvik. Gode eksempler på slike arter er kvitbergknapp *S. album*, lakrismjelt *Astragalus glycyphyllos*, skogflatbelg *Lathyrus sylvestris*, bukkebeinurt *Ononis arvensis*, dvergminneblom *Myosotis stricta*, vårarve *Cerastium semidecandrum*, skogflatbelg *Lathyrus sylvestris* (også på Hitra i følge Lid & Lid 2005), åkermåne *Agrimonia eupatoria*, jordnøtt *Torilis japonica*, flatrapp *Poa compressa*, geitskjegg *Tragopogon pratensis*, og knollmjødur *Filipendula vulgaris*. Samme hovedutbredelse har også trefingersildre *Saxifraga tridactylites* og bakkeminneblom *M. ramosissima*. Men disse to er også rapportert fra ytterkysten, henholdsvis et sted i Bjugn og et i Osen (krysslisteregistrering). Vårublom *Draba verna* følger også dette utbredelsesmønsteret, men har sin kjente nordgrense på Helgelandskysten (Artskart 2010). I praksis innebærer dette forekomster som i høy grad er knyttet til de mest sommervarme og baserike områdene langs

Trondheimsfjorden, ofte på lysåpne steder med tidligere omfattende beite og annen kulturpåvirkning over lang tid.

Noen arter har også en midtnorsk hovedutbredelse som faller godt inn i dette hovedmønsteret, men som også har kjente forekomster utenom de fjordnære områdene i nedre, lavere-ligende, sørboreale deler av Gauldalen, som bakkefiol *Viola collina*, stavklokke *Campanula cervicaria*, kanskje berberis *Berberis vulgaris* som viltvoksende, broddbergknapp *Sedum rupestre* i Orkdalen, og slyngsøtvier *Solanum dulcamara* i begge disse dalførene og langs Stjørdalsvassdraget. Bakkefiol og broddbergknapp er også samlet en gang hver på ytterkysten, henholdsvis i Agdenes/Åfjord og Bjugn, og slyngsøtvier i Fevåg, Rissa.

Norsktimian *Thymus arcticus* ssp. *praecox* har forekomster på østsiden av Trondheimsfjorden (Trondheim, Malvik, Stjørdal, Frosta, Levanger, Verdal og Inderøy), er ikke registrert på vestsiden av fjorden, men har mange lokaliteter i Bjugn, og er også funnet i Roan og Nærøy (Fremstad 1994, Nilsen 1999).

Vårmure *Potentilla tabernaemontani* er kanskje det mest typiske eksempel på en utpreget sørøstlig art som når Midt-Norge og der har sin kjente nordgrense (et funn fra Målselv gitt i Artskart (2010) er lite sannsynlig som spontan forekomst.) Den norske utbredelsen går frem av Artskart (2010), se også Fægri & Danielsen (1996). Den østnorske utbredelsen er bundet til lavlandsforekomster i Akerhus, Oslo (til ca. 250–300 moh i Grefsenåsen), Østfold, Buskerud og Telemark. Den er videre funnet sparsomt på Sørlandet/Sørvestlandet i Vest-Agder (Farsund) og Rogaland (Hå og Sola). På Vestlandet er den bare belagt fra Lærdal i indre Sognefjorden (Artskart 2010), men Lid & Lid (2005) angir den også fra Sogndal og Leikanger. Den midtnorske utbredelsen fordeler seg på to adskilte hovedområder, i et fjordnært belte fra Trondheim til Steinkjer på østsiden av Trondheimsfjorden/Beistadfjorden, og i et belte fra Smøla til Åfjord på ytterkysten.. Det foreligger ikke sikre innsamlinger/observasjoner fra Trondheimsfjordens nære vestsider. Ingen av de sørøstlige artene nevnt ovenfor med nordgrense i Trøndelag har en tilsvarende klar todeling i den midtnorske utbredelsen. Men enghavre *Avenula pratensis* og marianøkleblom *Primula veris* er

også klart sørøstlige arter som har tilsvarende tyngdepunktsfordeling i sine midtnorske utbredelser, men har også forekomster i Nordland. Forekomstene er kanskje ikke spontane når det gjelder marianøkleblom. Begge er i motsetning til vårmure funnet sporadiske på fjordnære lokaliteter på vestsida av Trondheimsfjorden. I likhet med vårmure har de preferanse for base-rike, sommervarme lokaliteter i sjønære områder, enghavre mer enn marianøkleblom. Det oppsplittede utbredelsesbildet til vårmure kan derfor i utgangspunktet avspeile hvor en finner sjønære områder med rikelig forekomst av base-rike bergarter og gode sommertemperaturer. Men det forklarer ikke hvorfor vårmure tilsynelatende er fraværende fra de sjønære og baserike berg- og engbakkeknasene som en tross alt finner en god del av på fjordens vestsida, f.eks. de planterike berg- og engbakkelokalitetene en har i Vanvikan og Leksvik og på Stadsbygda i Rissa.

Det har i mange år vært kjent blant de som har observert og samlet vårmure i Midt-Norge at den viser betydelig morfologisk variasjon, noe som også er påpekt av Elven i Fægri & Danielsen (1996), og i Lid & Lid (2005). Dette gjelder variasjon både i blomsterkarakterer og i bladkarakterer, til dels også forskjeller i vekstform. Variasjonen følger til dels et geografisk mønster, til dels er det variasjon innenfor det samme forekomstområdet. På østsida av Trondheimsfjorden/Beistadfjorden vokser det to morfer som er nokså lette å holde adskilt. Den trolig vanligste av disse to har en morfologisk bygning som overensstemmer med det en kan kalle typisk vårmure slik som den er beskrevet f.eks. hos Lid & Lid (2005), og som overensstemmer i morfologiske bygning med den vanligste morfen på Østlandet. Men kanskje like vanlig er en morf som tilsynelatende kobler bygningstrekk fra både vårmure og flekkmure *P. crantzi*. Den har påfallende store blomster, men har en tett, forgreinet og matteformet vekstform som til forveksling ligner det en finner hos typiske vårmure, og som en egentlig ikke skulle forvente hos en hybrid mellom disse to. Den har på noen herbarieark ved TRH blitt kalt for ”Skatvaltypen” av flekkmure eller for *P. cf. crantzii*, trolig på grunn av de store blomstene og at begerbladene ikke er synlige mellom kronbladene, og ved at kronbladene ofte har en tydelig mørkgul, men ikke oransje flekk ved basis. Men som vist nedenfor har denne morfen en klar

morfologisk tilhørighet til vårmure, særlig gjennom utformingen av rosettbladenes øreblad.

Alt materialet på ytterkysten i Midt-Norge (fra Smøla i sør til Åfjord i nord) avviker fra typisk vårmure slik som den opptrer på østsiden av Trondheimsfjorden, bl.a. gjennom jevnt over lengre og mer opprette blomsterstengler, og med vanlig forekomst av 5-koplete blad og jevnt over noe større blomster. På herbarieark ved TRH har denne morfen noen ganger blitt kalt for ”Bjugntypen” av vårmure.

Formålet med dette notatet er å beskrive og illustrere morfologien hos de tre hovedmorfene av vårmure som tilsynelatende opptrer i Midt-Norge, og relatere dette til flekkmure og mulige hybrider. På denne måten ønsker jeg å oppmuntre botanikere – både amatører og profesjonelle – til observasjoner, nærfotografering og ikke minst innsamling og innlevering av presset materiale til Vitenskapsmuseets herbarium (herb. TRH) av ulike morfer som en treffer på under botaniseringsturer. Det gjelder forekomster både langs Trondheimsfjorden og på ytterkysten. Med de gode digitale kameraene en har i dag og etter introduseringen av Artsobservasjoner har rapportering av nyfunn og konfirmering av bestemmelsen gjennom bilder nærmest eksplo- dert. Innsamling av ”plantelik” har for noen blitt nærmest et fyaktivitet, og det er beklagelig. Mer enn noen gang har en bruk for presset materiale som grunnlag for taksonomiske undersøkelser.

Småfragmenter av presset materiale kan også brukes i molekylære DNA-studier, noe som helt har revolusjonert plantetaksonomien.

Blomstringen hos vårmure (s. lat.) starter mange steder i Midt-Norge allerede i slutten av april, men det er først og fremst i mai at en har full blomstring. Det er særlig viktig å få observasjoner av blomsterbygningen, og nærbilder av blomster sett både ovenfra og fra undersiden (snu en blomst eller to!). Særlig formen på bibegerbladene vil det være viktig å få med seg. Nærbilder av rosettblad og øreblad i tillegg vil være glimrende, men da helst senere på sommeren for å få fullt utviklede blad. Flekkmure har tyngdepunktet i blomstringstiden sin noe senere enn vårmure, men det er likevel et betydelig overlapp i blomstringstid når de opptrer på samme lokalitet.

Videre ønsker jeg å legge et grunnlag for problemstillinger knyttet til videre forskning innenfor vårmurevariasjonen for å klargjøre opprinnelse, dannelsen og spredning av de ulike morfene som finnes i Midt-Norge. Dette kan gjøres i en kombinasjon med bruk av morfologiske undersøkelser (morfometri), cytologi (kromosomtallsundersøkelser) og DNA-baserte, molekylære metoder.

Nomenklaturen følger Lid & Lid (2005).

2 Taksonomi, utbredelse

Innenfor slekten *Potentilla* tilhører vårmure seksjonen *Aureae* (Rydb.) Juz. i underslekten *Dynamidium* Fourr. Denne seksjonen har tre norske arter. I tillegg til vårmure har en fleckmure *P. crantzii* og raggmure *P. hyparctica*. Den sist er i Norge bare funnet på Svalbard (Lid & Lid 2005). Vårmure er polymorf og Wolf (1908) skilte ut og navnga 10 varieteter og 27 former. Men i nyere taksonomisk litteratur, f. eks. Flora Europaea (Tutin et al. 1968) skiller en ikke formelt ut intraspesifikke taksoner hos vårmure. Vårmure er kjent å hybridisere med fleckmure (Müntzing 1958, Smith 1971), gråmure *P. acaulis* L. (syn. *P. cinerea* Vill.) og *S. arenaria* Borkh.. Det er antatt at *P. subarenaria* Borbás ex Zimmeter er oppstått som en hybrid mellom vårmure og *P. arenaria*.

Utbredelsen til vårmure omfatter Nord-, Vest- og Sentral-Europa, med utløpere til De baltiske stater, Hviterussland og Bulgaria (Ball et al. 1968).

3 Pollinering, befruktning og frøsetting

Som de fleste murearter har også flekkmure og vårmure agamospermi, dvs. de har frødannelse uten befruktning av eggcellen. En skiller mellom to hovedtyper av agamospermi:

1) *diplospori*, der den diploide embryosekkmorcellen utvikler seg direkte til et embryo (ofte kalt for parthenogense);

2) *apospori*, der embryoet dannes direkte fra en somatisk, diploid celle som omgir embryosekken.

Det virker som diplospori er vanligst hos flekkmure og vårmure, men apospori er også påvist (Smith 1971).

Hos murer har en videre en variant av agamospermi som går under betegnelsen pseudogami (Müntzing 1928, Asker 1977). I praksis innebærer dette en normal pollinering, og dannelse av pollenslange som vokser ned gjennom griffelens vev ned til frøemnet i embryosekken. Her vil den ene av pollenslangens to haploide, hanlige spermakjerner på normalt vis smelte sammen med den diploide polkjernen i embryosekken og gir triploid endosperm (frøkvite). Den andre spermakjernen befrukter imidlertid ikke den haploide eggcellen, og embryoet dannes normalt gjennom diplospori. Funksjonen til pollineringen blir i dette tilfelle av såkalt ernæringsmessig (nutritiv) art, dvs. å danne frøkvite som er en ernæringsmessig forutsetning for at embryoet kan overleve og gi spiredyktige frø. Dette fenomenet ble først påvist i mureslekta av Müntzing (1928), og hos flekkmure og vårmure av Smith (1963). Pollineringen kan være et resultat av både selvpollinering (pollen fra samme blomst) og krysspollinering. Krysspollineringen kan videre være intraspesifikk, dvs. mellom planter av samme art/morf, men også interspesifikk, dvs. mellom planter av nærstående arter/morfer, f.eks. mellom planter av flekkmure og vårmure. Ved krysspollinering er det videre påvist at alle eller så godt som alle frø spirer til maternale planter, dvs. planter som er helt identiske med morplanten både cytologisk og morfologisk uten arveanlegg fra pollinatorene. Selv om krysspollinering mellom nærstående arter nesten i sin helhet gir maternalt avkom, så er det

vist at en lav rate av avkommet kan være hybridplanter som er resultat av en normal befruktning og som vil kombinere gener fra foreldreindividene. Enkelte hybridplanter kan derfor også oppstå innenfor rammen av dominerende maternalt avkom, dvs. planter som er identisk med morplanten. Pseudogamien hos slike murer er derfor fakultativ, eller som uttrykt i sammenfattende vitenskapelig terminologi: de er fakultativt pseudogame agamospermer.

Det er rimelig grunn til å tro at de aller fleste krysspollineringene ulike vårmuremorfer i mellom og med flekkmure bare gir maternale individer, dvs. planter som er lik de spesifikke morplantene, i praksis klonindivider fra morplanten (men se polyploidisering nedenfor).

Mureblomsten skiller ut nektar som en søt glinsende væske – som regel på selve blomsterbunnen mellom pollenbærerne – og oppsøkes av mang insekter (entomofili). Våren 2009 opplevde jeg på en solrik dag på en strandnær lokalitet ved Vangshylla, Inderøy, at blomstene av vårmure var nærmest helt fulle av en snutebille som krøp omkring (se figur 4). Frode Ødegaard, NINA har bestemt den lille snutebillen til *Miarus campanulae*;”nokså hyppig på planter i rosefamilien, men den er nok ikke en veldig viktig pollinator. Villbier vil trolig være de viktigste pollinatorene her. Da tenker jeg spesielt på slekten *Lasioglossum* (jordbier), der 4–5 arter er aktuelle. Rosesandbie (*Andrena fucata*) kan også være aktuell hvis den fremdeles blomstrer i juni. Humler besøker sikkert også blomstene innimellom, men prioriterer kanskje litt større blomster.” Det vil være en interessant oppgave å finne ut i mer detalj hvilke insekter som oppsøker blomster av ulike vårmuremorfer og flekkmure.

4 Polyploidisering, hybridisering

Både flekkmure og vårmure opptrer med polyploide cytomorfer (se Lid & Lid 2005), noen ganger innenfor et og samme geografiske område. På Gotland, Sverige fant Asker (1985) morfer av vårmure med kromosomtallene $2n=42$ (hexaploider; grunntallet er 7 kromosomer), $2n=49$, $2n=56$ og $2n=63$.

På engelsk materiale av vårmure fant Smith (1971) morfer med følgende kromosomtall: $2n=42$, $2n=49$, $2n=56$, $2n=63$ og $2n=70$. Hexaploidene fantes i SV-England og heptaploidene i N- og NV-England, mens de med ennå høyere ploidinivå fantes i V-England.

I materiale fra Den iberiske halvøy fant Delgado et al. (2000) cytomorfer med $2n=42$, 49 og 56.

Leht & Paal (1998) fant betydelig morfologisk variasjon i baltisk materiale av vårmure, men deres studier var ikke koblet opp mot undersøkelser av kromosomtall.

Vårmure er kjent med seksuelle, tetraploide ($2n=28$) planter fra Tyrol, Østerrike (Müntzing & Müntzing 1945), men dette synes å være unntaket.

De vanligste cytomorfene hos flekkmure i Norge og Sverige synes å være $2n=42$ og $2n=49$ (Lid & Lid 2005). Müntzing (1958) fant at de fleste plantene han undersøkte fra Sverige og Norge var heptaploider ($2n=42$), men planter fra Uppland, Sverige var oktaploide med $2n=48$, og delvis aneuploide med $2n=49$. Planter fra en rase i Uppland hadde også $2n=84$, og fra Fosslié, Hordland hadde $2n=24$. Han tolket den første som å ha oppstått gjennom partenogenese (jomfrufødsel) av en redusert eggcelle, den siste som partenogenese gjennom en uredusert eggcelle og diplospori. I Mellom-Europa er det påvist tetraploide ($2n=28$), seksuelle raser (Skalinska & Czapik 1958), men slike er ikke rapportert fra Skandinavia. Både flekkmure og vårmure synes derfor bare å opptre gjennom fakultativt pseudogame planter i dette området, men undersøkelsene som er gjort omfatter nok så begrenset materiale.

Polyploidene har oftest oppstått gjennom en befruktning av ureduserte eggceller (dvs. diploide) med haploide spermakjerner innenfor en og samme cytotype eller mellom ulike cytoter. For eksempel vil en krysning mellom to heptaploide cytoter med $2n=42$ på denne måten kunne gi en ny octoploid cytotype med $2n=63$. Den nevnte cytomorfen fra Öland med $2n=84$ mener en har oppstått fra den heptaploide cytotypen gjennom at ureduserte eggceller har blitt befruktet av ureduserte pollenkorner (Müntzing 1958). Dette vil trolig være sjeldne hendelser i naturen, ettersom pollineringer og befruktninger normalt (se ovenfor) bare utvikler frø basert på ubefructede egg og der den diploide embryo-sekkmorcellen dannet gjennom diplospori utvikler seg direkte til et embryo.

Det all grunn til å tro at kjønnet formering og dannelse av intra- og interspesifikke krysninger er sjeldne hendelser hos flekkmure og vårmure også i midtnorske populasjoner, og at den normale frøformeringen skjer gjennom pseudogami. Likevel vil slike polyploide morfer når de først er blitt dannet ha en egenspredningsevne gjennom pseudogami og apomiktisk frødannelse, og dermed ha evnen til å spre seg og etablere seg på andre steder. Det vil også kunne innebære at ulike polyploide og sameksisterende morfer som en finner innenfor et bestemt utbredelsesområde i dag kan være gamle innvandrere, og ikke være dannet *in situ* etter siste istid, noe som Asker (1985) hevder kan være tilfelle for ulike polyploide morfer av vårmure på Gotland.

Som vist av Smith (1971) opptrer det betydelig morfologisk variasjon mellom og innenfor ulike cytomorfer av vårmure i England, men verken han eller Asker (1985) fant noen klar korrelasjon mellom morfologisk differensiering (såkalte topodemer) og ploidinivå hos vårmure i sine studier.

I England fant Smith (1971) antatt spontane hybrider mellom flekkmure og vårmure med kromosomtall $2n=49$ og $2n=63$. Den siste kan være dannet ved at to heptaploide $2n=42$ cytomorfer av de to artene har krysset seg med hverandre, og inklusive diplospori hos den maternale planten. Den første kan være dannet ved en normal kryssbefruktning med reduserte gameter mellom en $2n=42$ -morf av den ene arten med en $2n=56$ -morf av den andre. Antatte hybridplanter en treffer på kan derfor ha basis i

ulike cytomorfer hos de to foreldreartene. I hvor stor grad slike eller andre hybridplanter mellom de to artene kan danne fertilt frøavkom gjennom pseudogami og apomixis og etablere selvstendige morfer med evolusjonær og økologisk potensiale er ukjent. Men det er vel dokumentert innen andre mureseksjoner at interspesifikk hybridisering produserer mer eller mindre agamosperme avkom (Gustafsson 1947a, 1947b, Asker 1977). Det foreligger ikke dokumentasjon på at hybridisering mellom de to artene har ført til ny artsdannelse gjennom allopolyploidi, men dette kan på ingen måte utelukkes. Det er rapportert allopolyploid artsdannelse i slekta, f.eks. hos kryptepperot *P. anglica* (Matfield & Ellis 1972).

5 Habitat, generelt

Voksestedene for vårmure er typisk tørre, flate til hellende og lysåpne berg og engbakker med grunt til nesten manglende jordsmonn over base-rik grunn, og god soleksponisjon. Åpne strandberg og bakker godt over sprutsonen er det vanligste voksestedet, men den vokser også på hyller og i revner i nokså bratt, soleksponert berg. Men den unngår i høy grad mer tett vegetasjon med krattinnslag innenfor de eksponerte strandbergene, men der en godt kan ha forekomster av flekkmure. Mange av disse stedene ble tidligere holdt lysåpne med lavvokst vegetasjon gjennom regelmessig beite og til dels bevisst rydding av busker og kratt av særlig einer og nyperoser. Disse habitatene er nå etter Opphør av beite og rydding de fleste stedene rundt fjorden og ytterkysten gjør at slike lokaliteter er under rask gjenvoksning med krattskog og tett feltsjikt av urter og gras. Dette har utvilsomt innsnevret og innsnevrer mulige voksesteder for vårmure.

Flere steder langs Trondheimsfjorden forekommer vårmure også i betydelig avstand fra selve fjordlinjen, f. eks. i nedre Stjørdalsområdet.

6 Morfologisk omtale av artene/ morfene og skillekarakterer

Feltstudier og gjennomgang og revisjon av beleggsmaterialet av vårmure og flekkmure i Viten-skapsmuseets herbarium (TRH) har vist at det opptrer tre morfer av vårmure i Midt-Norge.

I det videre navngir jeg og omtaler disse tre morfene som følger:

Typisk vårmure

Bjugnmorfen

Skatvalmorfen

I tillegg vil jeg omtale flekkmure og to antatte vårmure-hybrider:

Flekkmure x typisk vårmure

Flekkmure x Bjugnmorfen

Det eksisterer betydelig forvirring i forhold til angivelse av kronbladfarge hos vårmure. Lid & Lid (2005) (og eldre utgaver av Lids flora) angir at flekkmure skal ha kronblad med en oransje ("raudgul") flekk ved grunnen, og at kronbladene hos vårmure mangler flekk. Dette stemmer ikke. På alt feltmateriale jeg har sett av vårmure (også fra Grefsenåsen, Oslo) er kronbladene mer mørkgule ved grunnen enn ellers, og gir ofte et flekkaktig inntrykk. Bare helt unntaksvis kan en finne blomster med nesten ensfargete kronblad. Men fargen på flekken er aldri tydelig oransje slik som den typisk er hos flekkmure. Dette har ført til mye forvirring i riktig bestemmelse av vårmure og adskillelse av de to artene. Det eksisterer også noe forvirring om hvilke øreblad en skal se på. Dette var uspesifisert i alle eldre utgaver av Lids flora: eggrunde øreblad hos flekkmure versus smale hos vårmure. Dette ble i 1998-utgaven av Lids flora (Lid & Lid 1998; se også Lid & Lid 2005) presisert å gjelde formen hos ørebladene på blad-rosettene, henholdsvis eggforma til lansettforma, og smalt trekanta til linjeforma. Formen på ørebladene på stengelbladene er mer variabel og langt vanskeligere å bruke i praktisk bestemmelse.

Form og relativ størrelse av bibegerbladene i forhold til begerbladene er en viktig skillekarakter. En bør her forholde seg til utsprungne blomster, blomster med avfalte kronblad eller fruktstadiet. I blomsterknoppstadiet før de er fullt utvokste er både relativ størrelse og form på bibegerbladene vanskeligere å vurdere enn senere. De endres i

form under utviklingen til å bli smalere i blomst- og fruktstadiet hos alle morfene/ artene (sml. figur 1D og 10D hos Skatvalmorfen).

Hovedvekten blir lagt på å karakterisere og sammenligne Bjugnmorfen og Skatvalmorfen innbyrdes og i forhold til flekkmure og typisk vårmure.

Illustrasjonsmaterialet jeg har brukt omfatter bilder tatt i felt av flekkmure, typisk vårmure og Skatvalmorfen og Bjugnmorfen, samt bilder/strektegninger fra materiale ved herb. TRH.

Følgende morfologiske bygningstrekk har blitt vektlagt:

- vekstform
- utforming av skuddbasis
- kronbladform/farge
- bibegerform
- rosettbladform/tanning
- ørebladform hos rosettblad

Tabell 1 summerer viktige morfologiske karaktertrekk og skillekarakterer mellom flekkmure, typisk vårmure, Bjugnmorfen og Skatvalmorfen.

6.1 Flekkmure

Flekkmure (figur 5A) vokser enkeltvis eller i små, åpne tuer med opprette skuddgreiner som i liten grad er rotslående. Overgangen mot jordstengelen er brun til brunrød og har gamle skudd- og bladskjederester som er noe flattrykete og sitter i to forholdsvis tydelige rekker (figur 5D), mens jordstengelen er mer rundaktig hos særlig typisk vårmure og Skatvalmorfen med mer spiralstilte restskjeder, men med mindre tydelige forskjell i forhold til Bjugnmorfen. Rosettbladene (figur 1A, 5B) på planter rundt Trondheimsfjorden er normalt 5-koplete (kan være 3-koplete på planter som vokser i fjellet og mot nord). Småbladene er typisk bredt kileformet i nedre halvpart og skiller seg forholdsvis klart fra det en finner hos Bjugnmorfen og Skatvalmorfen, mindre tydelig fra typisk vårmure, jf. figur 1. Midtre endetann på midtre småblad er oftest jevnstor med sidetennene, og er jevnlang med eller noe lengre enn de to sidetennene (figur 1A, 5B). Normalt er dette en god skillekarakter mot Bjugnmorfen og Skatvalmorfen, men skiller ikke alltid like godt mot typisk vårmure, jf. figur 1. Rosettbladenes grunnstilte øreblad (figur 2A) er egg- til egg-lansettformete og relativt store og er en *entydig skillekarakter mot alle de tre vårmuremorfene*. Blomsterstenglene er som regel

Tabell 1. Morfologiske skillekarakterer mellom flekkmure *Potentilla crantzii* og tre ulike morfer av vårmure *Potentilla tabernaemontani* basert på materiale fra Midt-Norge.

Morfologisk karakter	Flekkmure	Typisk vårmure	Bjugnморfen	Skatvalморfen
Vekstform	enkeltvis eller i små tuer med greiner som i liten grad rotslår seg	i vide matter dannet av jordslåtte greiner	i vide matter dannet av jordslåtte greiner	i vide matter dannet av jordslåtte greiner
Jordstengler	lite greina, øvre deler rødbrune og noe flatttrykte med gamle skudd- og bladskjederester i to tydelige rekker	rikt geina, øvre deler brunsvarte og rundaktige med spiralstilte, gamle skudd- og bladskjederester	noe greina, øvre deler brun til brunsvart og noe rundaktige til svakt flatttrykte med antydning til gamle skudd- og bladskjederester i to rekker	rikt greina, øvre deler brunsvart og rundaktige med spiralstilte gamle skudd- og bladskjederester
Blomster/fruktstengler	oftest betydelig lengre enn bladrosettene, oftest mange ganger greina	ikke markert lengre enn bladrosettene, lite greina	oftest tydelig lengre enn bladrosettene, noe greina	noe til tydelig lengre enn blad-rosettene, noe greina
Rosettblad				
- bladoppbygning	oftest 5-koplet, sj. 3-koplet	5-koplet	ofte 7-koplet, kan være 5-koplet	oftest 5-koplet, kan være 7-koplet
- bredde/lengde midtre småblad	ca. 0,6–0,7	ca. 0,7–0,9	ca. 0,5–0,7	ca. 0,6–0,7
- form midtre småblad	bredt kileforma nedre halvpart	bredt kileforma nedre halvpart	smalt og ofte konkavt kileforma i nedre 2/3 til halvparten	smalt og ofte konkavt kileforma i nedre 2/3 til halvparten
- midtre endetann på midtre småblad	jevnstore med og vanligvis like lang eller noe lengre enn de to sidetennene	noe mindre og vanligvis noe kortere enn de to sidetennene	tydelig mindre og ofte markert kortere enn de to sidetennene	tydelig mindre og ofte markert kortere enn de to sidetennene
- øreblad, fri del	eggformet til bredt lansettformet med avrundet spiss	smalt trekantet og tilspisset, oftest ca. 5–6 mm	smalt trekantet og tilspisset, oftest ca. 5–8 mm	smalt linjeformet trekantet til linjeformet og tilspisset, oftest ca. 10–15 mm
Blomster				
- størrelse	15–20 mm breie	10–15 mm breie	10–15 mm breie	15–20 mm breie
- kronbladform	bredt avrundet ved basis	kileformet avrundet ved basis	kileformet avrundet ved basis	bred avrundet til avrundet kileformet ved basis
- kronbladstørrelse	noe breiere enn lange	oftest noe lengre enn breie	jevnlange eller noe breiere enn lange? (mangler observasjoner på feltmateriale)	noe breiere en lange
- kronbladfarge ved basis	tydelig oransje flekk ved grunnen	synlig mørkgul flekk ved grunnen, kan være utydelig	synlig mørkgul flekk ved grunnen	tydelig mørkgul flekk ved grunnen
- blomst ovenfra	kronblad over-lapper, begerblad som regel ikke synlige mellom kronbladene	kronblad overlapper i liten grad, begerbladene synlige mellom kronbladene	kronblad overlapper i liten grad, begerbladene synlige mellom kronbladene	kronblad overlapper, begerblad som regel ikke synlige mellom kronbladene
- bibegerblad	smalt ellipseformet, oftest ca. 3–4x så lange som breie; noe til tydelig kortere enn begerbladene	bredt ellipseformet, oftest ca. 1,5–2x så lange som breie; markert kortere enn begerbladene	bredt ellipseformet, oftest ca. 1,5–2x så lange som breie; markert kortere enn begerbladene	smalt ellipseformet til lansettformet, oftest ca. 3–5x så lange som breie; noe kortere enn begerbladene

minst 5 cm høye. Blomsten er tydelig større enn hos både typisk vårmure og Bjugnморfen, men skiller seg lite fra Skatvalморfen. Kronbladene (figur 3B) er typisk bredt avrundet ved grunnen, og dette er en god skillekarakter mot vårmure-morfene med unntak av Skatvalморfen. Ingen av vårmure-morfene har kronbladflekker som er klart oransje. Bibegerbladene er smalt elliptiske (figur 1A, 5C).

Blomsterkarakteren med overlappende kronblad slik at begerbladene ikke synes mellom kronbladene (figur 3B) er ikke en absolutt karakter hos flekkmure gjennom hele artens utbredelsesområdet. For eksempel har arten på Svalbard blomster med tydelig synlige begerblad mellom kronbladene (se Svalbardflora.net). Det er også variasjon i hvor tydelig den oransje kronblad-flekken er.

6.2 Typisk vårmure

Denne морfen danner tette, lavvokste matter dannet av rotslående skudd, og korte, lite forgreina blomsterstengler (figur 7), og brunsvart, sylindrisk overgang mellom luft- og jordstengel uten rekkestilling av gamle skudd- og bladskjederester. Blomstene er forholdsvis små. Kronbladene er kileformet avrundet ved grunnen, og i snitt noe lengre enn brede, og ved grunnen er de noe mer mørkgule enn ellers (figur 3A, 4A) men er ikke tydelig oransjefarget som hos flekkmure (figur 3B). Begerbladene er oftest tydelig synlige mellom kronbladene. Bibegerbladene er bredt elliptiske og tydelig kortere enn begerbladene (figur 1B), og skiller seg markert fra det en finner hos flekkmure (figur 1A) og Skatvalморfen (figur 1D), men ikke fra Bjugnморfen (figur 1C). Rosettbladene er 5-koplet, og småbladene er bredt kileformet i nedre halvpart (figur 1B) og skiller seg godt i form fra både Bjugnморfen (figur 1C) og skatvalморfen (figur 1D). Midtre endetann på midtre småblad er jevnt over noe mindre og vanligvis noe kortere enn de to sidetennene (figur 1B). Dette skiller som regel godt mot Bjugnморfen (figur 1C) og Skatvalморfen (figur 1D), men ikke alltid mot flekkmure (figur 1A, 5B). Rosettbladenes øreblad er smalt trekantet og forholdsvis korte (figur 2B), særlig sammenlignet mot Skatvalморfen (figur 2E, 10B), men skiller seg lite i form og lengde fra det en finner hos Bjugnморfen (figur 2D).

Typisk vårmure langs Trondheimsfjorden synes ikke å skille seg i morfologiske hovedtrekk fra det en vanligvis finner hos planter ved Oslo-

fjorden, f.eks. Grefsenåsen, der jeg selv har studert planter i blomstringsstadiet.

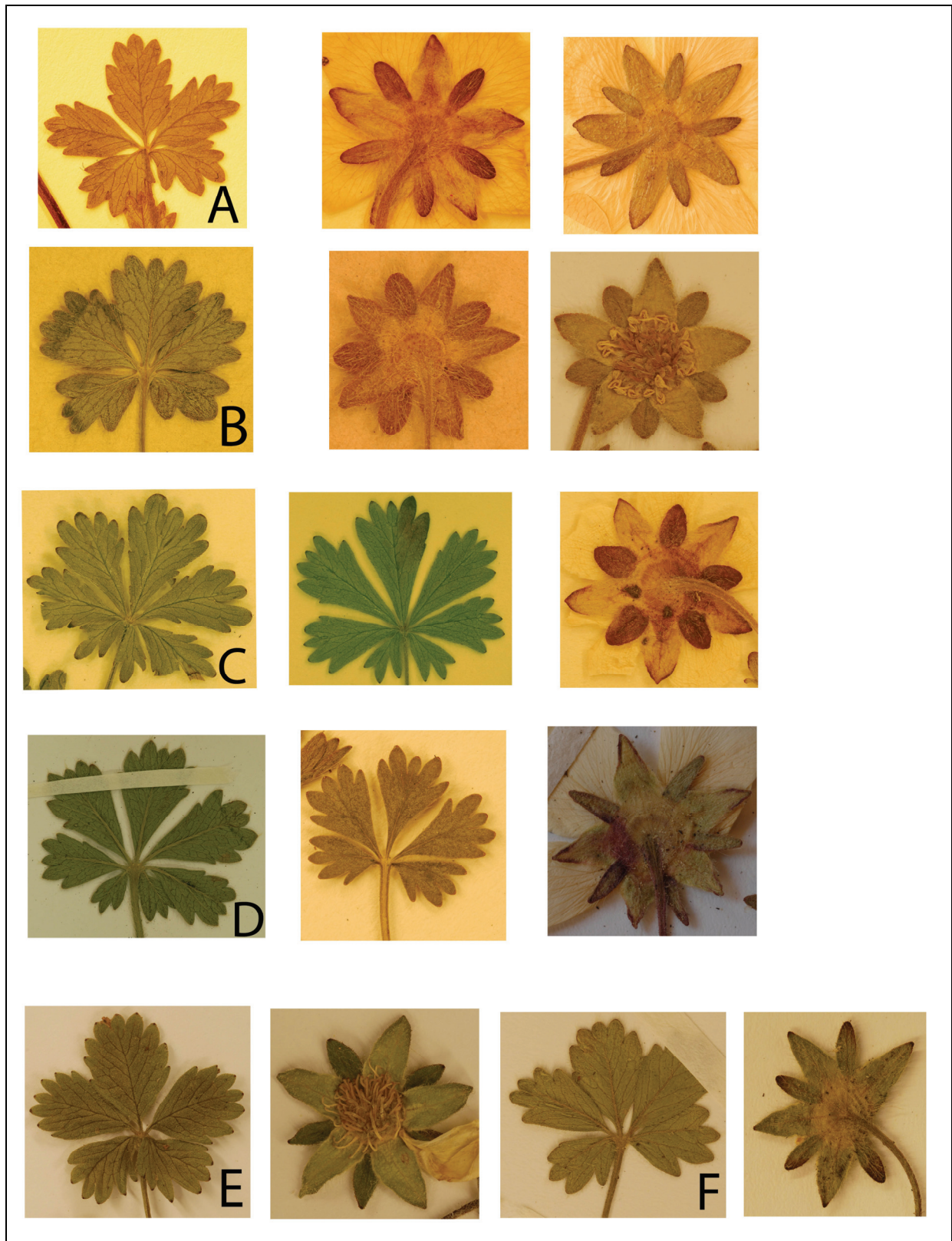
6.3 Bjugnморfen

Vekstform og habitus går frem av figur 6 og 8A. De fleste blomsterkarakterer overensstemmer godt med typisk vårmure. Det gjelder form og relativ størrelse på bibegerbladene (figur 1C), form og farge på kronbladene og begerbladene som er delvis synlige mellom kronbladene. Men kronbladene er ofte like breie som lange og noen ganger breiere, dvs. de har en rundere utforming enn hos typisk vårmure, og de er gjerne noe større. Rosettbladenes øreblad (figur 2D) er videre av samme form som hos typisk vårmure men er ofte litt lengre. Midtre endetann på midtre småblad (figur 1C) er oftest tydelig kortere enn de to sidetennene, og ligner mer på det en finner hos Skatvalморfen (figur 1D) enn typisk vårmure (figur 1B). Rosettbladenes småblad (figur 1C) er typisk smalt og ofte konkavt kileformet i nedre 2/3 til halvparten. Det har den felles med Skatvalморfen (figur 1D, 10C), mens både flekkmure og typisk småmure har småblad som er mer bredt kileformet i nedre halvpart (figur 1). De fleste rosettbladene hos Bjugnморfen er 7-koplete (figur 1C, 6), men en finner ofte innslag av noen 5-koplete blad (figur 10C). *De 7-koplete bladene skiller den entydig fra både flekkmure og typisk vårmure*, se figur 1. Derimot kan en nå og da hos Skatvalморfen også finne 7-koplete blad med samme utseende (figur 1D). Jordstengelen er greinet, men mindre markant enn hos typisk vårmure og Skatvalморfen. Nedre del av skuddene mot jordstengelen er også mer brune og mindre brunsvarte enn hos disse to, og det er en tendens mot mer flattrykete skudd med rester av gamle blad- og stengelskjeder arrangert i to, men nokså utydelige rekker (figur 8). Det er et bygningstrekk som gir morfologisk likhet med flekkmure. Det samme gjelder blomsterstenglene (figur 8A) som er markert lengre enn hos typisk vårmure (figur 6), og også lengre enn hos Skatvalморfen (figur 9).

Det er så langt ikke foretatt detaljerte feltobservasjoner av Bjugnморfen på kjente lokaliteter, men herbariematerialet som er undersøkt indikerer en høy grad av morfologisk homogenitet. Men forekomst av lokale raser (topodemer) med små morfologiske forskjeller kan ikke utelukkes.

6.4 Skatvalморfen

De vegetative skuddene har mye felles med typisk vårmure, og den danner ofte tette, lave



Figur 1. Utforming av rosettblad og bibeger- og begerblad hos fleckmure og de tre morfene av vårmure. A: Fleckmure, B: typisk vårmure, C: Bjugnморfen, D: Skatvalморfen. E: hybriden Bjugnморfen x fleckmure. F: hybriden typisk vårmure x fleckmure. Fotoutsnitt fra herbarieark ved TRH.

matter med forgreina skudd som ikke er lett å holde adskilt fra denne (figur 9, 10). Den sikreste skillekarakteren på vegetativt materiale er de *smalt trekantede til linjeformede og relativt lange ørebladene ved grunnen av rosettbladene* (figur 10B), og som også skiller Skatvalmorfen fra Bjugnmorfen og flekkmure, se figur 2. Formen på småbladene er også mer smalt kileformet enn hos typisk vårmure (se Bjugnmorfen ovenfor). Morfen bærer alltid som hos typisk vårmure mange, tettstilte blomster på korte og lite greina blomsterstengler. Disse strekker på seg i fruktstadiet og er da gjerne noe lengre enn det en finner hos typisk vårmure, men dette er ikke alltid like tydelig, sml. figur 7 og 9. Blomsten og kronbladene er markert større enn hos typisk vårmure og ligner flekkmure (figur 3, 4). Kronbladene har mer avrundet basis enn hos typisk vårmure og Bjugnmorfen, og det virker også som de noen ganger er mer avrundet enn det en normalt finner hos flekkmure.

De *smalt elliptiske til smalt lansettformete og relativt lange bibegerbladene* skiller Skatvalmorfen entydig fra typisk vårmure og Bjugnmorfen (figur 1). Form og relativ størrelse ligner mye på det en finner hos flekkmure. Men det er påfallende at bibegerbladene kan være ennå smalere og mer lansettformete og mindre elliptiske enn hos denne.

Herbariematerialet studert av Skatvalmorfen virker å være nokså homogent gjennom det kjente utbredelsesområdet på østsiden av fjorden når det gjelder de viktigste morfologiske bygningstrekkene. Men presset materiale er i de fleste tilfeller nokså uegnet for å studere detaljer, først og fremst når det gjelder kronbladmorfologien, også ettersom mange innsamlinger er gjort etter blomstringen. Sammenligning av blomsterbilder fra Korsvika, Trondheim (nær sørgrensa) og Vangshylla, Inderøy (nær nordgrensa) (sml. figur 3C og 4B), viser at blomsten fra Vangshylla har kronblad som er relativt breiere, er noe mer overlappende og har en mer avrundet form ved basis. Dette indikerer at lokale morfologiske raser (topodemer) med små morfologiske forskjeller kan opptre innenfor det kjente utbredelsesområdet.

6.5 Hybridmateriale

Det er mest rimelig å anta at populasjonene av typisk vårmure, Bjugnmorfen og Skatvalmorfen i Midt-Norge alle er fakultativt pseudogame, selv om det gjenstår å påvise. Dette tilsier at

hybrider mellom de ulike morfene kan være relativt sjeldne hendelser til tross for at krysspollinering må være vanlig. Dette stemmer godt med egne observasjoner, samtidig som noen hybridprodukt kan være vanskelig å identifisere og holde adskilt fra andre morfer/arter dersom de finnes:

Hvordan gjenkjenner vi eventuelle primærhybrider mellom typisk vårmure og Skatvalmorfen, og mellom flekkmure og Skatvalmorfen?

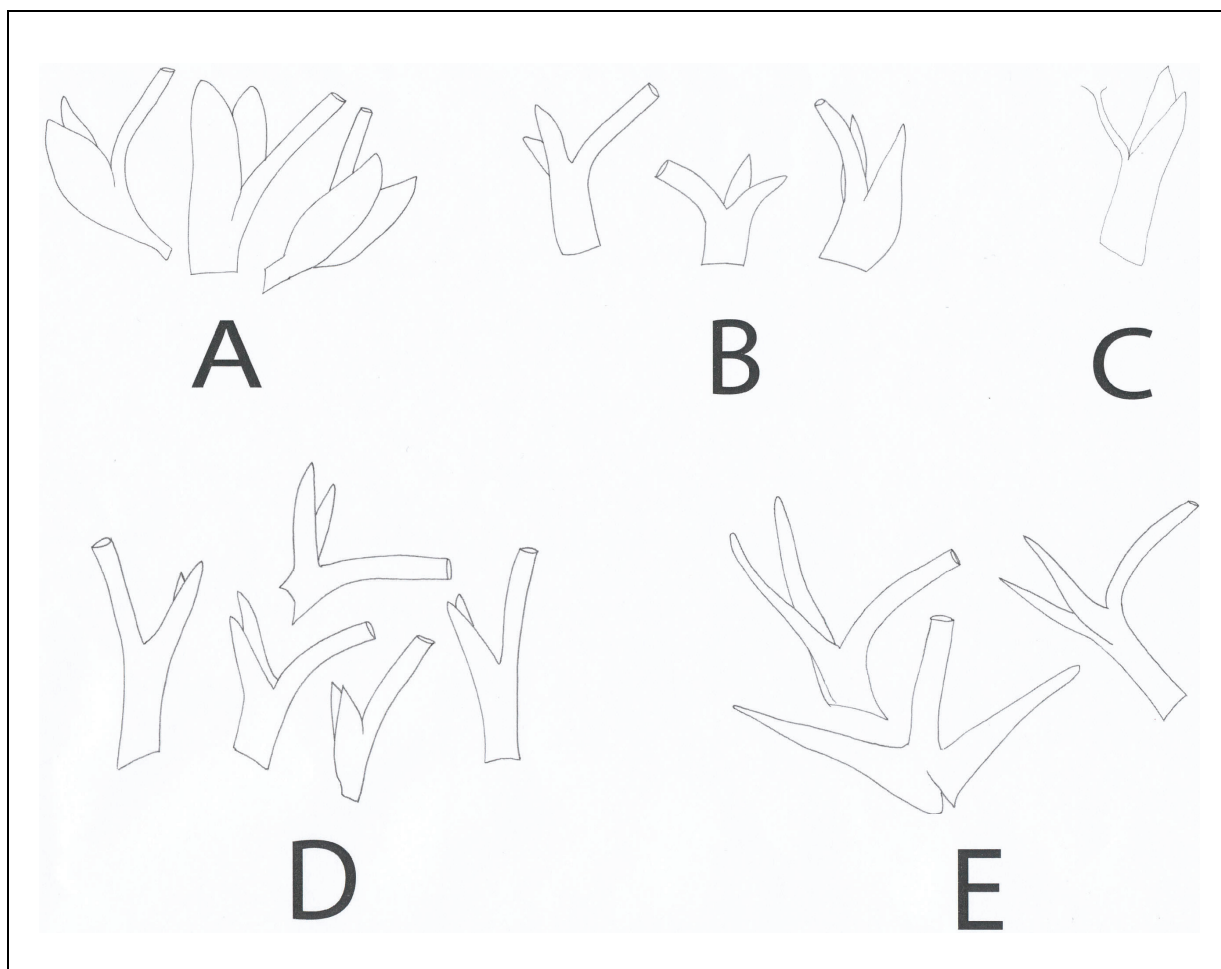
Gjennomgangen av hebariematerialet ved TRH har frembrakt tre innsamlinger som jeg tolker som primærhybrider, en innsamling fra vestkysten av Bjugnmorfen x flekkmure, og to innsamlinger av typisk vårmure x flekkmure gjort på to adskilte lokaliteter (Verdal og Steinkjer) på østsiden av Trondheimsfjorden. Jeg har ikke funnet eller påvist innsamlet herbariemateriale fra østsiden av fjorden som jeg tolker som andre mulige primærhybrider, dvs. typisk vårmure x Skatvalmorfen og flekkmure x Skatvalmorfen. Her er det nødvendig med detaljstudier på steder hvor disse morfene vokser i nærheten av hverandre. Slike hybrider bør primært ettersøkes på lokaliteter hvor bare to av de aktuelle foreldremorfene/artene vokser og den tredje er fraværende.

De antatte hybridene mellom flekkmure og de to vårmuremorfene er alle mest lik flekkmure i grovt utseende. Vi vet ikke hvem av morfene som er morplanten i de antatte primærhybridene, og en kan ikke se bort fra at kryssninger med den andre morfen/arten som morplante kan gi primærhybrider som ser morfologisk forskjellige ut. Men som vist av Nyléhn et al. (2003) i mureseksjonen Niveae (med bl.a. snømare *P. nivea*) så behøver ikke hybrider være intermediære i alle morfologiske bygningstrekk. Det kan også gjelde hybrider mellom flekkmure og vårmure.

6.6 Bjugnmorfen x flekkmure

Lokalitet: ST: Åfjord. Nordre Førsholmen, NR 463,876. 31.5.2003 R. Humstad, TRH 84006. Roy har skrevet på herbarieetiketten at planten vokste sammen med flekkmure.

I grovmorfologi og voksesett ligner de innsamlede plantene mest på flekkmure (figur 11A), og de grunnstilte bladrosettene har 5-kopla rosettblad der småbladene i form ligner mest på flekkmure, og der endefliken på midtre småblad er



Figur 2. Utforming av rosettbladenes øreblad. A: Flekkmure, B: typisk vårmure, C: hybriden typisk vårmure x flekkmure, D: Bjugnformen av vårmure, E: Skatvalformen av vårmure. Skisser fra herbariemateriale ved TRH.

jevnlang med, men noe mindre enn de to sideflikene (figur 1E, 11C). Det virker også som plantene er noe tuedannende, og i overgangen mot rotstokken har en skudd- og bladrest som er brune og med antydning til ordning i to rekker (figur 11D). Ørebladene kombinerer formen fra begge foreldremorfene. Blomstene er tydeligvis mindre enn hos flekkmure, begerbladene er klart synlige mellom kronbladene på herbariematerialet, og bibegerbladene er mer bredt elliptiske (figur 1E, 11B). Det er vanskelig på det pressa materialet å se detaljer i kronbladfarge. Etter min mening må dette være en primær hybrid mellom flekkmure og Bjugnformen av vårmure, og som tydeligvis også er de eneste to mulige foreldremorfene i området i dag. Roy var en usedvanlig skarp observatør av smådetaljer som de fleste av oss ikke får med oss i vårt feltarbeide. Det var derfor helt typisk for han både å observere og samle inn denne avvikende morfene.

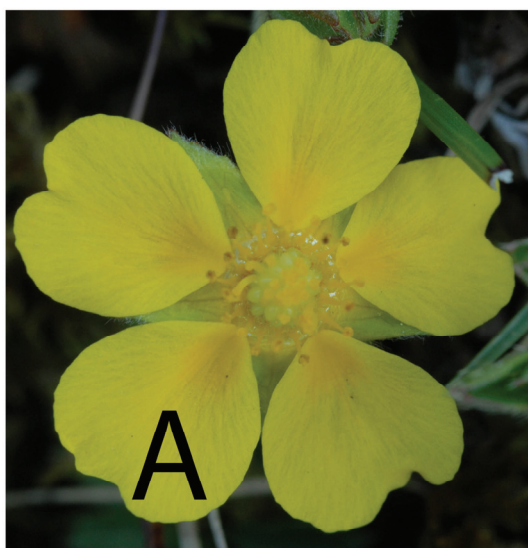
6.7 Typisk vårmure x flekkmure

Lokaliteter for de to innsamlingene:

NT: Steinkjer. Todnes, PR 16–17,96–97, K.I. Flatberg 16.7.1998, TRH 13625.

NT: Verdal. Koabjørge, S-sida av E6 mot Hyllbukta, PR 190,808, K.I. Flatberg 30.5.2001, TRH 28906.

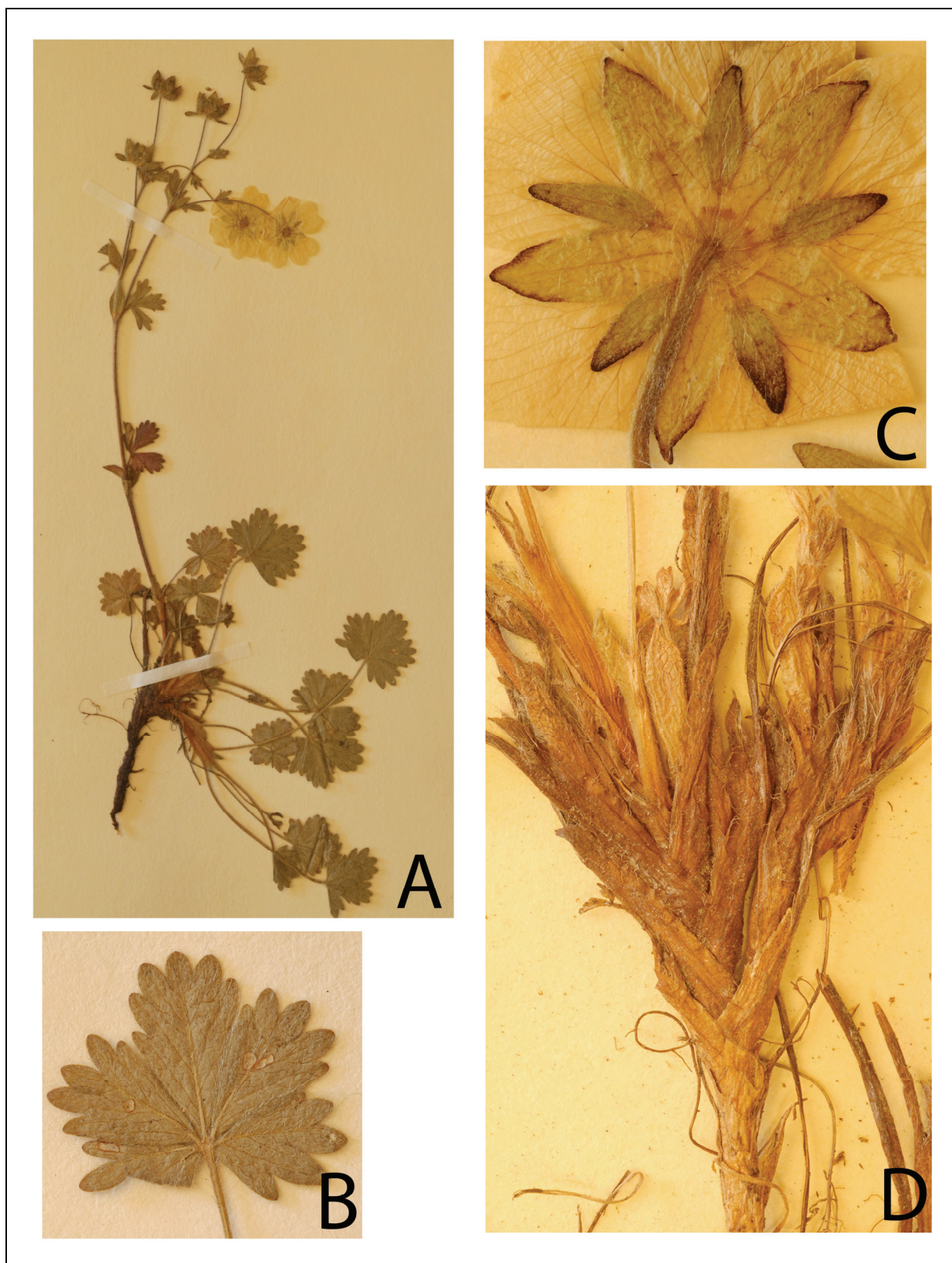
Plantene i de to hybridbeleggene ligner i vekstform mest på flekkmure gjennom lange blomsterstengler og brunfarga basisskjeder med tendens til arrangement i to rekker (figur 12). Rosettbladene er 5-koplet og midtsmåbladets endesmåttann er jevnlang med de to nabotennene (1F, 12D). Ørebladene til rosettbladene har også klare trekk fra flekkmure, men er mer trekantet i formen (figur 2C). Innsamlingen jeg gjorde ved Koabjørge, Verdal ble gjort i blomstringsstadiet. Her fant jeg en småtue av den antatte hybrid voksende sammen med typisk



Figur 3. Utforming av blomsten. A: Typisk vårmure, B: fleckmure, C: Skatvalmorfen av vårmure. Lokalitet: ST Trondheim, Korsvika. Foto K.I. Flatberg 19.5.2009.



Figur 4. Utforming av blomsten. A: Typisk vårmure med snutebillen *Miarus campanulae*, B: Skatvalmoren av vårmure. Lokalitet: NT Inderøy, Rotvollbukta. Foto: K.I. Flatberg 17.5.2009.



Figur 5. Flekkmure. A: Habitus, B: rosettblad, C: Bibeger og beger, D: Basis med skudd- og bladskjederester. Fotoutsnitt fra herbarieark, NT Frosta, TRH 115138.

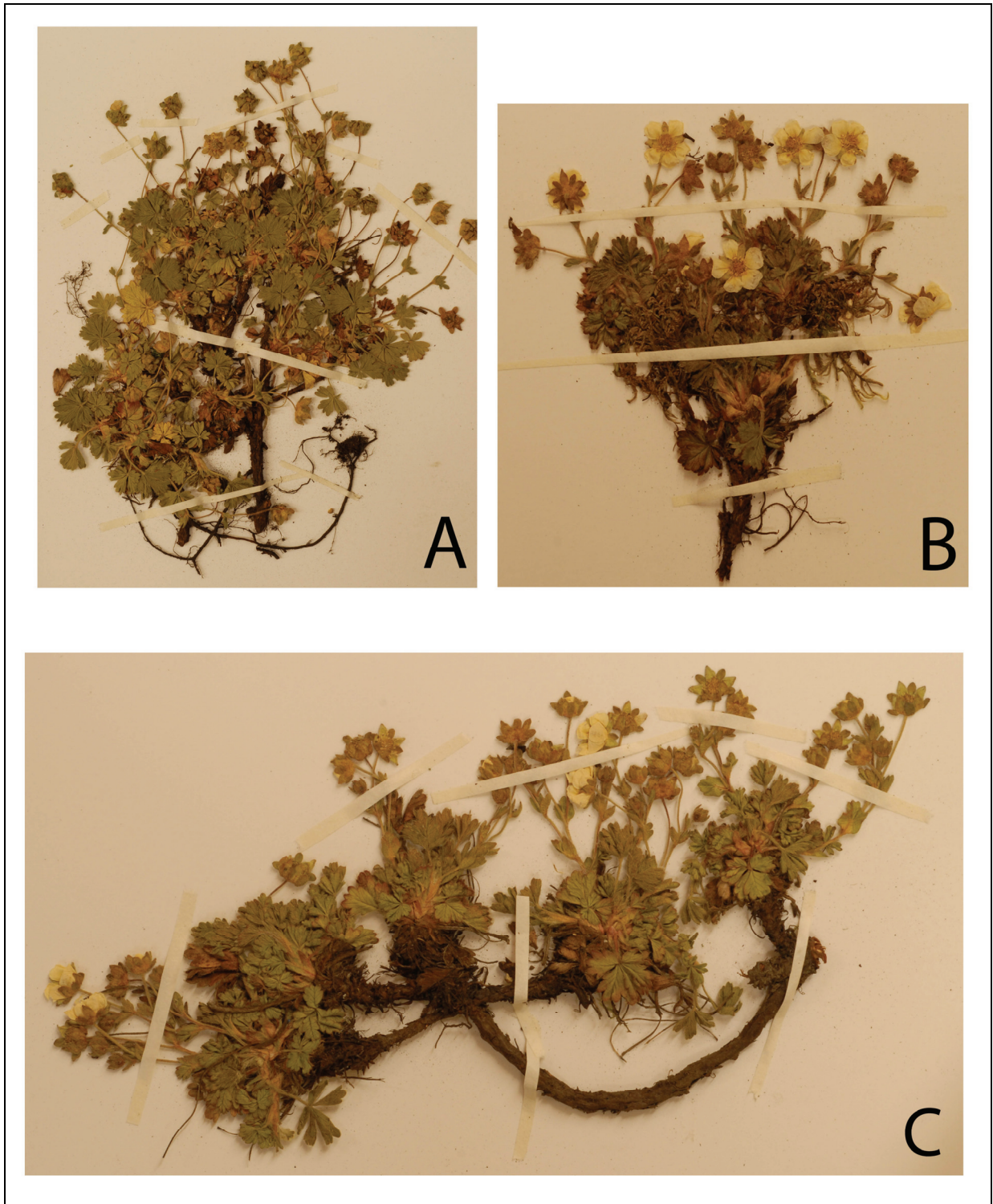


Figur 6. Bjugnformen av vårmure. Lokalitet: ST Åfjord, S-siden av Kråkberget. Foto: T. Prestø 10.7.2000.

småmure og flekkmure. Hybridplanten skilte seg først og fremst fra flekkmure på stedet gjennom noe mindre blomster, mindre tydelig kronblad-flekk, begerblad som var delvis synlige mellom kronbladene, og bibegerblad som var noe mer bredt elliptiske (figur 1F, 12B). Skatvalmorfen ble også funnet på lokaliteten. Men muligheten for at det kunne være hybridene flekkmure x Skatvalmorfen, ble forkastet gjennom tilstedeværelsen av de synlige begerbladene og de relativt brede bibegerbladene. Den andre hybrid-innsamlingen ved Todnes, Steinkjer, ble gjort senere på sommeren med planten i fruktstadiet. En har derfor ikke opplysninger om blomsterutformingen, men i øvrige morfologiske karaktertrekk har en full overensstemmelse med planten fra Koabjörga. Det kan derfor liten tvil om det her dreier seg om samme primærhybrid.

De to hybridmorfene av typisk vårmure x flekkmure fra østsiden av Trondheimsfjorden viser stor grad av morfologisk likhet med hybridmorfen fra Åfjord av Bjugnmorfen x flekkmure.

Disse hybridmorfene er svært interessante innsamlinger, ettersom de viser oss at både typisk vårmure og Bjugnmorfen trolig en sjelden gang er i stand til å hybridisere med flekkmure og danne frøavkom som er spiredyktig og i stand til å etablere blomsterdannende F1-planter i naturen. Om disse er i stand til å danne spiredyktige frø gjennom intra- og interspesifikke hybrider og spre seg i form av distinkte morfer er foreløpig ukjent. En viktig grunn til sjelden hybridisering kan også være at flekkmure jevnt over blomstrer senere enn vårmuremorfene.



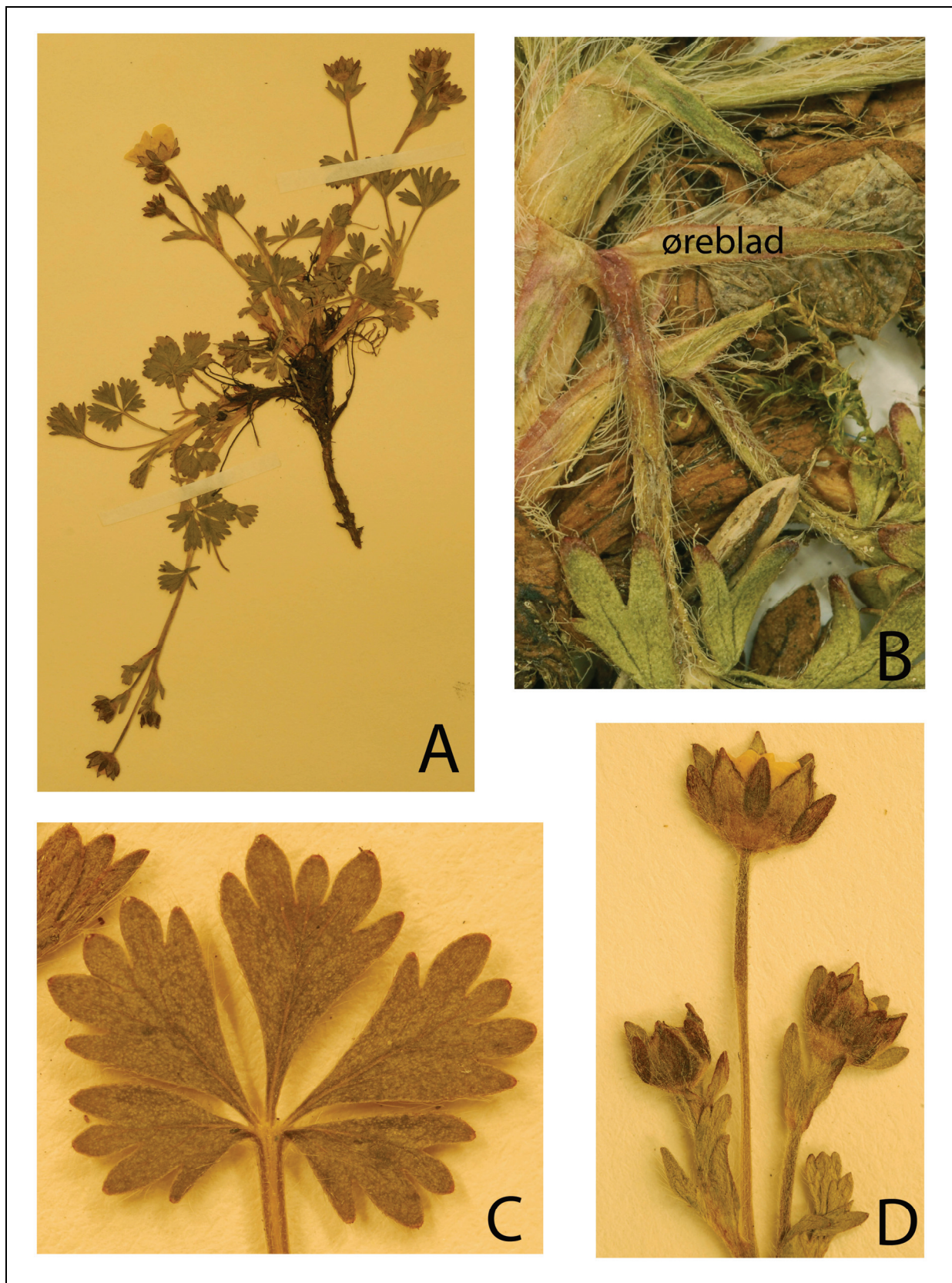
Figur 7. Typisk vårmure. Fotoutsnitt fra herbarieark; A: NT: Levanger, TRH 165786, B: NT Stjørdal, TRH 165784, C: ST Malvik, TRH 13077.



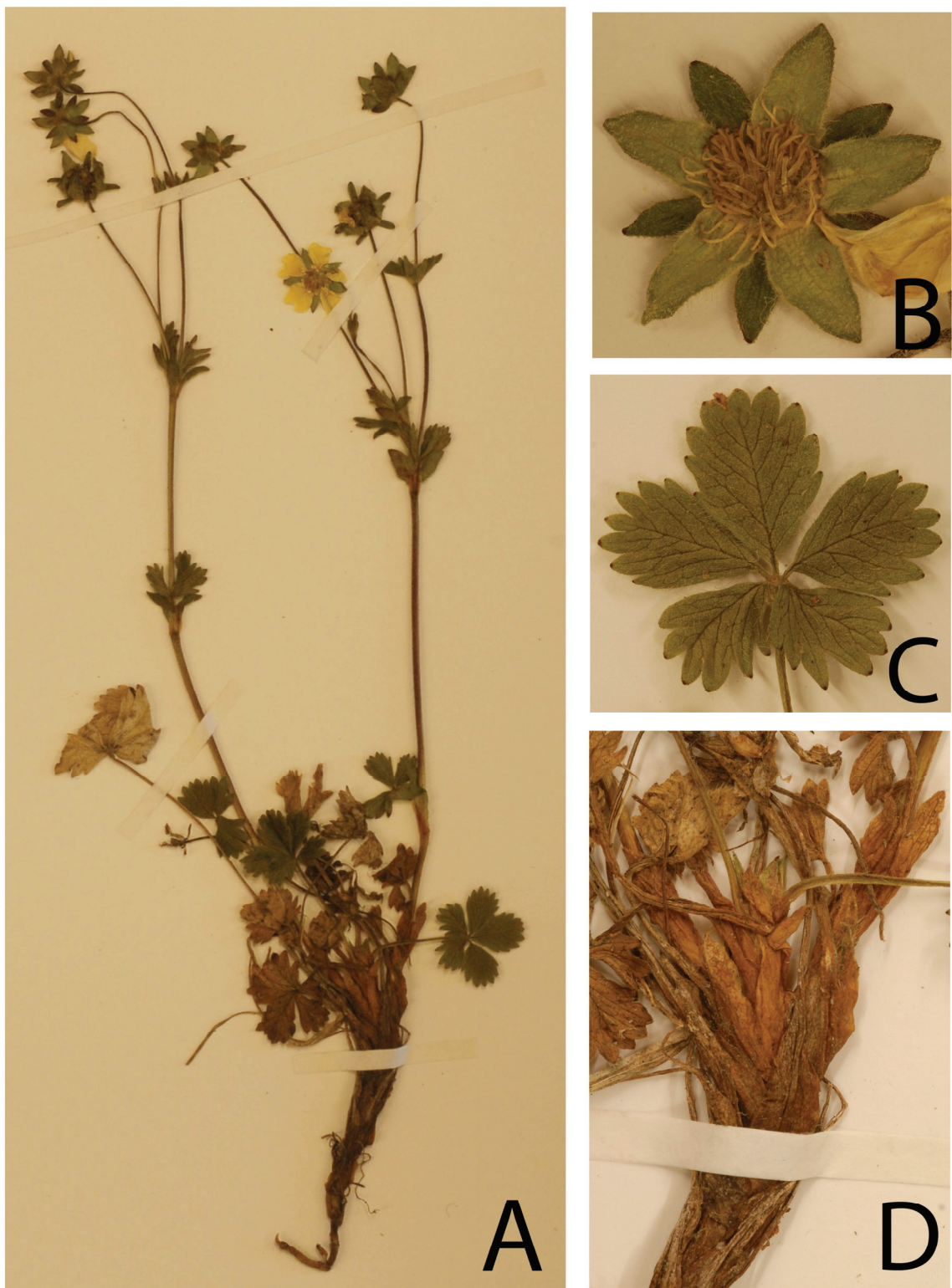
Figur 8. Bjugnformen av vårmure. A: Habitus, B: rosettblad, C: blomsterknopp. Fotoutsnitt fra herbarieark, MR Smøla, TRH 153026.



Figur 9. Skatvalmorfen av vårmure. Fotoutsnitt fra herbarieark; A: NT Verdal, TRH 28907, B: NT Inderøy, TRH 165785.



Figur 10. Skatvalmorfen av vårmure. A: Habitus, B: øreblad ved basis av rosettblad, C: rosettblad, D: blomsterknopper. Fotoutsnitt fra herbarieark, ST Trondheim, Byneset, TRH 115156.



Figur 11. Hybriden Bjugnморfen av vårmure x fleckmure. A: Habitus, B: bibeger og beger, C: rosettblad, D: basis med skudd- og bladskjederester. Fotoutsnitt fra herbarieark, ST Åfjord, TRH 84006.



Figur12. Hybriden typisk vårmure x fleckmure. A: Habitus, B: bibeger og beger, C: basis med skudd- og blad-skjederester, D: rosettblad. Fotoutsnitt fra herbarieark, NT Verdal, TRH 28906.

7 Utbredelse

Den kartlagte utbredelsen til de tre vårmuremorphene er basert på revidert materiale ved Vitenskapsmuseets herbarium (TRH).

7.1 Typisk vårmure

Typisk vårmure er funnet bare på østsiden av Trondheimsfjorden/Beistadfjorden fra Trondheim (Ladehammerent) til sørspissen av Inderøy (figur 13). Den er funnet i alle kommunene som har kystlinje mot fjorden på denne strekningen med unntak av Steinkjer (Trondheim, Malvik, Stjørdal, Frosta, Levanger, Verdal, Inderøy). Den kjente norske nordgrensen ligger i Inderøy. Det er i Atskart (2010) angitt en lokalitet for vårmure i Tr: Målselv (herb. O 473732), men det er usannsynlig at denne sommertermofile arten skal forekomme spontant så langt nord for sitt sørlige utbredelsesområde. Det er påfallende at det ikke er innsamlinger fra de fjordnære kommunene Rissa, Leksvik og Mosvik på vestsida av fjorden. De aller fleste av de kjente forekomstene ligger under marin grense, dvs. lavere enn ca. 175 m, men i vestre Stjørdal angir Bjørgen (1987) høyeste lokalitet til ca 210 m, og med de øvrige ca. 50 registrerte lokalitetene i dette området spredd fra havnært nivå til ca. 150 m. Lokalitetene ved Trondheimsfjorden ligger til dels innenfor boreonemoral vegetasjonssone til dels innenfor sørboreal sone, og alle innenfor svakt oseanisk seksjon (Moen 1998; jf. Bn-01 og Sb-01, figur 13). Morfen er ganske vanlig i enkelte områder, og Bjørgens utbredelseskart for vestre Stjørdal viser ca. 50 forekomster. Elven i Fægri & Danielsen (1996) opplyser om at hele fjordpopulasjonen av vårmure nord for Trondheim tilhører hovedtypen. Men mange av herbariebeleggene tilhører Skatvalmorfen.

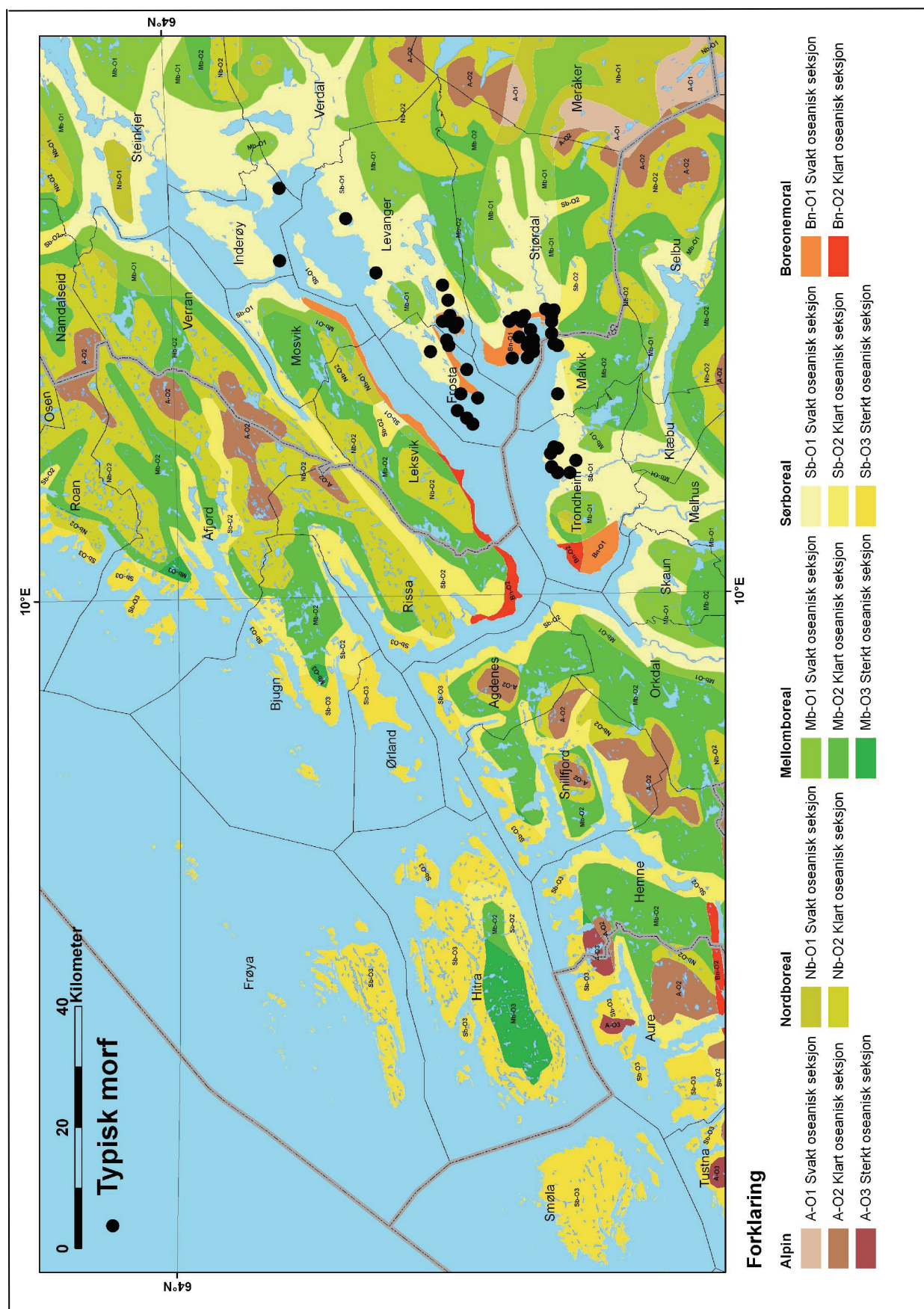
7.2 Bjugnmorfen

Bjugnmorfen er kjent fra følgende kystkommuner i Midt-Norge: MR: Smøla; ST: Hitra, Ørland, Bjugn, Åfjord (figur 14). Fra Bjugn kommune angir Prestø & Lyngstad (2002) hele 16 registrerte forekomster av morfen. Innsam-

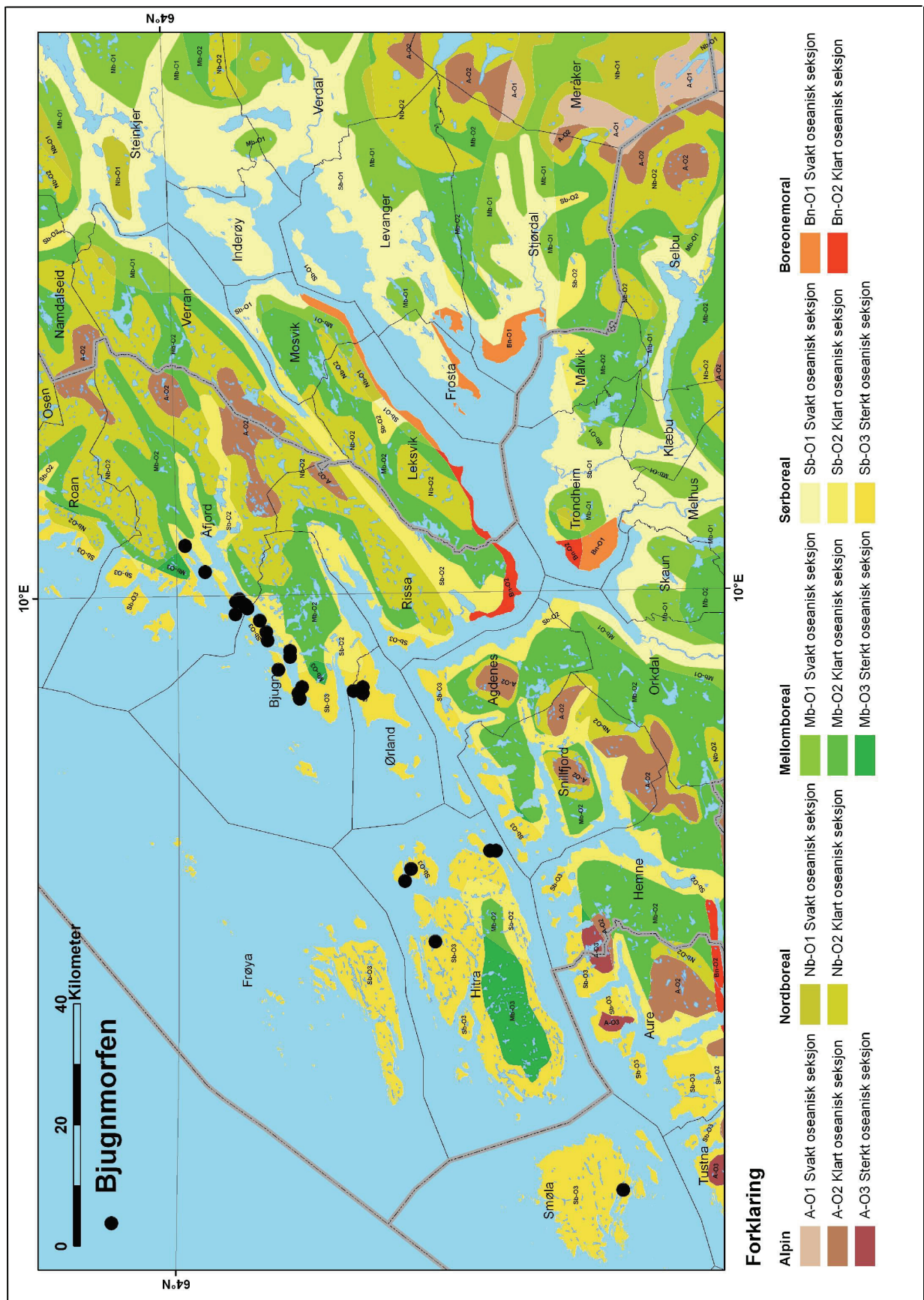
linger fra indre Sognefjorden (Lærdal) kan også tilhøre denne morfen, men dette må undersøkes nærmere (TRH-245877). Havnære, baserike, tørre og soleksponerte strandberg er det typiske voksestedet for Bjugnmorfen (Aune 1996, Prestø & Lyngstad 2002), til dels rene kalkberg som forekomsten ved Skjølberg på Smøla (egen observasjon). Elven i Fægri & Danielsen (1996), angir også kystmorfen fra Byneset, Trondheim, men herbariematerialet herfra tilhører Skatvalmorfen. Alle de kjente funnstedene av Bjugnmorfen ligger innenfor den sterkt oseaniske seksjonen i sørboreal sone (Sb-O3, figur 14)

7.3 Skatvalmorfen

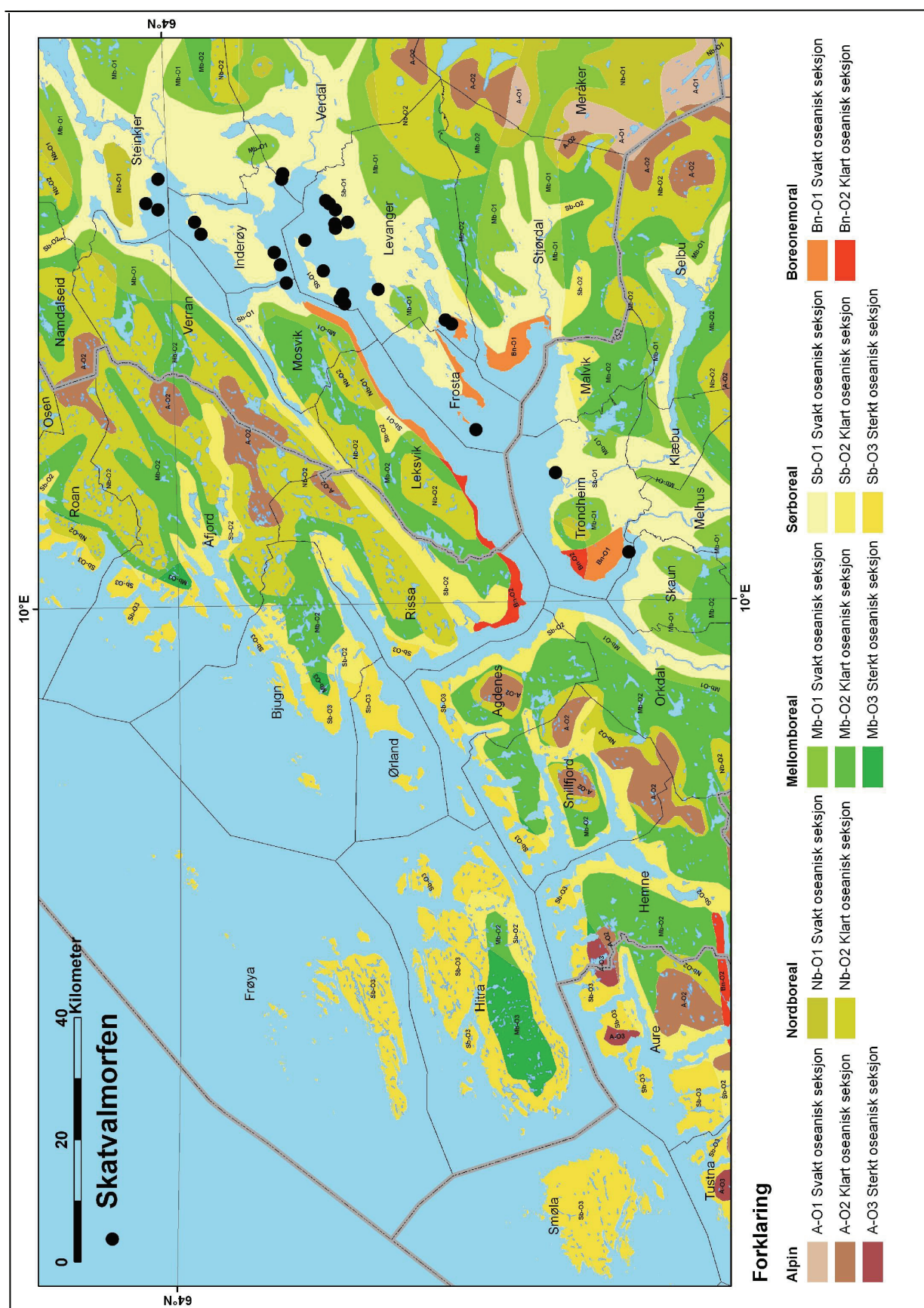
Det foreligger innsamlinger/registreringer av morfen fra østsiden av Trondheimsfjorden fra Trondheim (Byneset), Stjørdal (bare registrering), Frosta, Verdal (Koabjæra), Levanger, Inderøy og Steinkjer (figur 15). Bjørgen (1987) viser utbredelseskart (nr. 37 s. 179) for morfen i vestre Stjørdal, her kalt *P. crantzii* x *tabernaemontani*. På oversiden av veien ut mot Vikan på Skatval er morfen etter egne observasjoner vanlig, og en finner også typisk vårmure og flekkmure i det samme området. Det samme gjelder i Korsvika på Lade, Trondheim (jf. figur 3). På de øvre strandbergene ved Rotvolbukta nær Vangshylla, Inderøy, dominerer Skatvalmorfen totalt (figur 4), typisk vårmure opptrer bare sporadisk, og flekkmure ble ikke funnet. Det er også interessant at jeg ikke fant typisk vårmure, men bare Skatvalmorfen på tre oppsøkte forekomster i Steinkjer kommune, og på to lokaliteter i nordre deler av Inderøy. Det forteller trolig at Skatvalmorfen har evne til egenspredning, og kan opptre på lokaliteter der flekkmure eller typisk vårmure tilsynelatende er fraværende i dag. Alle kjente lokaliteter har nær havtilknytning, og ligger i svakt oseanisk seksjon i boreonemoral og sørlig boreal vegetasjonssone (Bn-O1 og Sb-O1, figur 15). Til forskjell fra Bjugnmorfen, mangler en innsamlinger av både typisk vårmure og skatvalmorfen fra klart oseanisk vegetasjonsseksjon.



Figur 13. Utbredelsen av typisk vårmure i Midt-Norge basert på herbariebelegg ved Vitenskapsmuseets herbarium (TRH).



Figur 14. Utbredelsen av Bjugnmoor av vårmure i Midt-Norge basert på herbariebelegg ved Vitenskapsmuseets herbarium (TRH).



Figur 15. Utbredelsen av Skatvalmorf av vårmure i Midt-Norge basert på herbariebelegg ved Vitenskapsmuseets herbarium (TRH).

8 Opprinnelsen til vårmuremorfene

Elven i Fægri & Danielsen (1996) postulerer en meget tidlig postglasial innvandring for vårmure i Norge. Forekomstene i dag av typisk småmure på bratte bergskrenter like over øvre marine grense, f. eks. ca. 250 m i Grefsenåsen (Artskart 2010), Oslo og i Stjørdal opp til ca. 210 m (Bjørgen 1987) kan være relikter fra tidlig postglasial periode.

8.1 Typisk vårmure

I morfologiske bygningstrekk synes ikke Trondheimsfjordpopulasjonen å avvike fra det typiske Oslofjord-materialet av arten. En kan derfor postulere en felles genetisk pool for disse to delpopulasjonene og der forekomstene langs Trondheimsfjorden representerer en postglasial, geografisk forlenget arm nordover. Men det er ikke uproblematisk å postulere en postglasial innlandsvandring av arten fra Østlandet til Trøndelag, og heller ikke over Trøndelagspassene fra Sverige. Dette styrkes også av at arten ikke er funnet i de nedre deler av de lavereliggende hoveddalførene langs Gaula og Orkla og heller ikke på Jämtlandssiden i Sverige. Det er like om ikke mer plausibelt å postulere en tidlig postglasial kystinnvandring fra sørvest. Jæren-materialet jeg har studert synes å tilhøre samme morfotype, mens Vestlands-materialet fra Lærdal viser størst morfologisk affinitet til Bjugnморfen. En slik innvandring og etablering(er) kan ha vært nokså slumpmessige hendelser. Bjørgen (1987) gir høydegrense for (typisk) vårmure i vestre Stjørdal på ca. 210 moh., dvs. noe høyere enn øvre marine grense i området. Forekomstene i dette høydenivået kan godt være historiske relikter fra tidlig postglasial tid og senere varmetiden, men kan også representere sekundære etableringer av nyere alder fra lavereliggende forekomster, og der høydegrensen for forekomster i dag defineres av kravene til sommervarme.

8.2 Bjugnморfen

Elven i Fægri & Danielsen (1996), og Elven i Lid & Lid (2005) antyder at de morfologisk avvikende plantene på kysten i Midt-Norge kan være et resultat av gammel hybridisering, og påfølgende apomiktisk spredning. Han peker på flere morfologiske trekk som peker mot flekkmure: mer storvokst enn vårmure, mindre greina jordstengel, lengre og mer opprette stengler, større blomster og ofte smalere ytterbegerblad.

Dette støtter opp om beskrivelsen av Bjugnморfen gjort her, med unntak av ytterbegerbladene som jeg har funnet ikke avviker i form fra typisk vårmure. I så fall er det mest sannsynlig at en slik hybridisering må ha skjedd forut for den postglasiale etableringen på Trøndelagskysten i et annet område. En finner i det minste i dag ingen annen vårmuremorf på kysten som kan ha hybridisert med flekkmure *in situ* og på denne måten kan ha gitt opphav til Bjugnморfen. Det er urimelig å postulere at typisk vårmure som en i dag bare finner på østsiden av Trondheimsfjorden har hybridisert med flekkmure en eller annen gang under postglasial periode og gitt apomiktisk avkom som har spredd seg til og etablert seg på ytterkysten som en tilsynelatende homogen morf der uten å ha satt spor etter seg på østsiden av fjorden og i mellomliggende områder. Det er også noe problematisk å forklare de 7-koplete rosettbladene hos Bjugnморfen med basis i de 5-koplete bladene hos typisk vårmure og de (3-)5-koplete hos flekkmure. Dessuten opptrer i dag antatte primærhybrider mellom typisk vårmure og flekkmure som avviker betraktelig fra Bjugnморfen gjennom flere morfologiske karaktertrekk (se tidligere). Flere forhold taler også i mot at Bjugnморfen er av resant hybridogen natur med flekkmure som en av foreldreartene: (1) form og størrelse på rosettbladenes øreblad avviker lite fra typisk vårmure og mangler helt flekkmuretrekk, (2) bladrosettens småblad er markert mer smalt kileformet enn hos både flekkmure og typisk vårmure, (3) endeflikken på midtre småblad er klart mindre og kortere enn sideflikene og avviker tydelig fra forholdet hos flekkmure og den antatte hybrididen mellom Bjugnморfen og flekkmure, (4) de bredt elliptiske bibegerbladene avviker ikke i form og størrelse fra typisk vårmure.

Dersom Bjugnморfen har en hybridogen opprinnelse, er det derfor mer nærliggende å lete etter en annen foreldreart enn flekkmure, fortrinnsvis en art der 7-koplete rosettblad forekommer. Vi har i dag ingen opplagt viltvoksende kandidatarter i norsk flora med 7-koplede eller mer multifide rosettblad som kan tenkes å utgjøre en slik foreldreart. Nærmest slike nordiske arter kommer lodnemure *P. heptaphylla*, bakkemure *P. collina* og gråmure *P. cinerea* med forekomster i Sør-Sverige og Danmark, men som mangler på De britiske øyer, og heller ikke er kjent fra Den iberiske halvøy. Disse har varierende 5–7-koplete eller dominerende 7-koplete rosettblad, men er rimelig lette å holde adskilt

gjennom andre morfologiske karaktertrekk, som jeg ikke går nærmere inn på her. Det kan tenkes at Bjugnmorfen har en preglasial eller glasial hybridogen opprinnelse i områder sør eller sør-vest for Norge, hvor en av disse artene har vært involvert i morfdannelsen. I en slik sammenheng er også flekkmure en høyst aktuell foreldreart. Elven i Lid & Lid (2005) omtaler også en morf fra Farsund, Vest-Agder, med forekomst av 7-kopla blad og andre likheter med lodnemure. Smith (1971) refererer også til planter av vårmure på De britiske øyer med 7-koplete blad. Det er interessant i denne forbindelsen at det er gjort undersøkelser som viser at når befruktning forekommer hos fakultative murearter, så kan det stimulere til dannelse av flere småblad enn normalt (Eriksen & Nylén 1999).

Kan det tenkes at Bjugnmorfens avvikende bygningstrekk bare er en fenoplastisk tilpasning hos typisk vårmure til kystklimaet, og at materialet på østsiden av fjorden og ytterkysten representerer klimatisk tilpassede ytterpunkter av samme genotype, eventuelt at postglasial isolasjon av de to populasjonene av en viss varighet har gitt genetisk betingte småmorfologisk differensiering? Dette kan ikke helt utelukkes, men det totalmorfologiske skillet mellom de to morfene virker konsistent i forhold til de to forekomstarealene. Det er også påfallende at en tilsynelatende helt mangler forekomster av vårmuremorfer i mellomliggende områder. Dette indikerer ulik postglasial innvandrings- og etableringshistorie, og at de to populasjonene ikke har sin opprinnelse i en felles postglasial genpool i Midt-Norge.

Det er min hypotese at Bjugnmorfen representerer et stabilisert apomiktisk takson med tidlig postglasial innvandring, etablering og spredning på ytterkysten i Midt-Norge, og at morfen ikke har spredd seg til Trondheimsfjordens nærområder. Mye taler for at morfen i all hovedsak hadde fått sine morfologiske særtrekk forut for innvandringen til Midt-Norge. Jeg finner at en postglasial dannelse og spredning i Midt-Norge gjennom hybridisering mellom flekkmure og en eller annen (ukjent?) vårmuremorf er rimelig usannsynlig. De mange forekomstene en finner i dag på ytterkysten indikerer at morfen har god spredningsevne, mest trolig gjennom apomiktisk frøformering, men en kan heller ikke helt utelukke et element av kjønnet formering og frødannelse gjennom befruktning.

8.3 Skatvalmorfen

En hypotese for opprinnelsen til denne morfen langs Trondheimsfjorden kan være at den er oppstått en eller flere ganger gjennom hybridisering *in situ* mellom typisk vårmure og flekkmure i postglasial tid, og som har gitt opphav til pseudogame primærhybrider med apomiktisk spredning og tilnærmet homogent utseende. Skatvalmorfen kobler opplagt mange bygningstrekk fra begge disse to artene, selv om den er påfallende mer lik typisk vårmure i vekstform, men på den andre siden påfallende mer lik flekkmure i blomsterbygningen; den er i det minste på ingen måte intermediær i totalmorfologisk bygning. Det er to morfologiske særtrekk ved Skatvalmorfen som det er vanskelig å forklare med utgangspunkt i oppbygningen en finner hos typisk vårmure og flekkmure: (1) de lange og smale ørebladene, (2) de smale bibegerbladene som er like smale eller noen ganger smalere enn hos flekkmure. Det er også tre bygningstrekk som samsvarer med det en finner hos Bjugnmorfen: (1) nå-og-da-forekomst av 7-koplete rosettblad, (2) smalt kileforma småblad, (3) midtre endetann på midtre småblad som er tydelig mindre og kortere enn de to sidetennene.

Det er i denne sammenheng påfallende at de to antatte hybridplantene funnet mellom typisk vårmure og flekkmure på østsiden av Trondheimsfjorden avviker betraktelig i flere morfologiske bygningstrekk fra Skatvalmorfen (se ovenfor), og har et helt annet morfologisk preg.

Skatvalmorfen er relativt kraftig bygd og uvanlig storblomstret. En hypotese kan derfor være at den har en allopolyploid opprinnelse forut for eller i postglasial periode, dvs. en hybridisering kombinert med kromosomtallsfordobling og stabilisering av en ny art, slik som dannelsen av f.eks. oslosildre *Saxifraga x osloensis* (Knaben 1954). Dette kan forklare at Skatvalmorfen er vanlig og virker å være rimelig morfologisk homogen på sine forekomststeder langs østsiden av fjorden fra Byneset, Trondheim til Steinkjer. Dette indikerer god frøspredningsevne gjennom normal eller apomiktisk frøsetting.

Jeg har ikke funnet materiale på østsiden av Trondheimsfjorden som jeg har tolket som primærhybrider mellom Skatvalmorfen og typisk vårmure, heller ikke mellom Skatvalmorfen og flekkmure. Men det er sannsynlig at slike hybrider finnes, og at grundige undersøkelser vil vise dette. På den andre siden kan en ikke ute-

lukke at Skatvalmorfen ikke hybridiserer med disse to, noe som vil være forenlig med en allopolyploid opprinnelse av morfen. Skulle Skatvalmorfen være et allopolyploid derivat av flekkmure og typisk vårmure, kan det eksistere sterilitetsbarrierer mot de to foreldremorfene, og i så fall at hybrider knapt forekommer eller er meget sjeldne. Jeg utelukker ikke helt at Skatvalmorfen har en postglasial, hybridogen opprinnelse på en eller flere havnære lokaliteter på østsiden av Trondheimsfjorden med utgangspunkt i pseudogam spredning av primærhybrider mellom typisk vårmure og flekkmure dannet en eller flere ganger. Men summen av morfologiske karaktertrekk og de særegne morfologiske bygningstrekkene en finner hos morfen, taler klart i favør av en annen opprinnelse, og der flekkmure ikke nødvendigvis behøver å være en av foreldreartene.

Min hypotese er at Skatvalmorfen i likhet med typisk vårmure og Bjugnmorfen er en sørvestlig postglasial innvandrer til Midt-Norge, og at dens morfologiske særtrekk i all hovedsak forelå forut for etableringen.

9 Konklusjon, hypoteser

Mine foreløpige konklusjoner og hypoteser er som følger:

- De tre morfene av vårmure opprettholder hver for seg en påfallende morfologisk homogenitet gjennom sine forekomstområder i Midt-Norge. Dette skyldes trolig at formeringen er et resultat av pseudogami og frøsetting og spredning som i all overveiende grad er apomiktisk, og at avkommet dermed normalt har vært og er maternale blåkopier.
- De aktuelle morfene synes bare i sjeldne tilfeller å hybridisere med hverandre. Det er så langt ukjent om disse primærhybridene er frøsterile eller ikke, og dette må undersøkes nærmere.
- Min hovedhypotese er at de tre vårmuremorfene i utgangspunktet var morfologisk differensierte da de etablerte seg i Midt-Norge i postglasial periode, Bjugnmorfen på ytterkysten og typisk vårmure og Skatvalmorfen ved selve Trondheimsfjorden. Gjennom sitt pseudogame og apomiktiske formeringssett er det ingen ting i veien for at disse morfene i all hovedsak har opprettholdt hovedtrekkene i sin morfologi gjennom flere tusen år innenfor sine nåværende kjente utbredelsesområder.

10 Videre undersøkelser, klassifisering

En kjenner ikke kromosomtall og ploidinivå hos de tre omtalte midtnorske morfene av vårmure. En kan ikke utelukke at de tre morfene representerer ulike ploidale cytomorfer, og heller ikke at en har flere ploidale nivåer innenfor delpopulasjoner av en og samme morf.

Det videre arbeidet bør bestå i: (1) Bedre kartlegging av den morfologiske variasjonen en finner innenfor og mellom de ulike morfene, (2) utføre morfometriske undersøkelser på blomstrende materiale om våren, og som gjentas senere på sommeren på samme materiale for å få med vegetativ morfologi fullt utviklet, (3) telle kromosomer på materiale av de ulike morfene, (4) gjennomføre molekylære undersøkelser, f.eks. ved bruk av cpDNA mikrosatellittmarkører.

Mulige hybrider må bevisst ettersøkes og inngå i alle typer undersøkelser. Videre bør det gjennomføres registreringer og innsamling av herbariemateriale for å gi et bedre bilde av de ulike morfenes utbredelse i Midt-Norge. Her kan medlemmer i Norsk botanisk forening og andre gjøre en viktig jobb.

Det er for tidlig å komme med forslag til hvordan de tre vårmuremorfene eventuelt skal behandles taksonomisk, som egne arter, underarter, varieteter eller former, eller om det i det hele tatt er mulig eller ønskelig å klassifisere variasjonen en finner i et hierarkisk klassifikasjonssystem. Apomiktiske ”småarter” er ofte vanskelige å behandle i en slik sammenheng.

Takkeord: En varm takk rettes til Marc Daverdin for fremstillingen av utbredelseskartene, og til Eli Fremstad for konstruktiv gjennomsyn av manuskriptet.

11 Referanser

- Artskart 2010. <http://artskart.artsdatabanken.no>. Lest: 09.04.2010
- Asker, S. 1977. Pseudogamy in the genus *Potentilla* L. – *New Phytol.* 73: 1243–1247.
- Asker, S. 1985. Polymorphism of *Potentilla taberanemontani* and related taxa on Gotland. – *Hereditas* 102: 39–45.
- Aune, E.I. 2003. Biologisk mangfold i Åfjord kommune. – NTNU Vitensk.mus. Rapp. Bot. Ser. 2003–2: 1–88.
- Ball, P.W., Pawloski, B. & Walters, S.M. 1968. *Potentilla* L. I: Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (red.), *Flora Europaea* Vol. 2, University Press, Cambridge.
- Björger, T. 1987. Varmekjære karplanters økologi, sosiologi og utbredelse på og ved tørrberg i vestre Stjørdal, Nord-Trøndelag. – Hovedfagsoppgave i botanikk. AVH, Universitetet i Trondheim.
- Delgado, L., Callego, F. & Rico, E. 2000. Karyosystematic study of *Potentilla* L. subgen. *Potentilla* (Rosaceae) in the Iberian Peninsula. – *Bot. J. Linn. Soc.* 132: 263–280.
- Elven, R. 1966. *Potentilla neumanniana*. – s 87 i Fægri, K. & Danielsen, A. (red.) *Maps of distribution of Norwegian plants. III. The southeastern element.* – Fagbokforlaget, Bergen.
- Eriksen, B. & Nylén, J. 1999. Cases of phenotypic plasticity in leaves of *Potentilla* L. (Rosaceae). I: Nordahl, I. & Razzhivin, V.Y. (red.), *The species concept in the High North: a Panarctic Flora initiative.* Det norske Videnskaps-Akademi. I Matematisk Naturvidenskapelig Klasse, Skrifter, Ny Serie 38: 201–221.
- Fremstad, E. 1994. Norsk timian *Thymus praecox* ssp. *arcticus*; dens status i Norge. – *Blyttia* 52: 67–80.
- Fægri, K. & Danielsen, A. (red.) 1996. *Maps of distribution of Norwegian plants. III. The southeastern element.* – Fagbokforlaget, Bergen, 129 s, 40 pl.
- Gustafsson, Å. 1947a. Apomixis in higher plants. II. The causal aspects of apomixes. – *Acta Univ. Lund, Avd. 2*, 43: 71–178.
- Gustafsson, Å. 1947b. Apomixis in higher plants. III. Biotype and species formation. – *Acta Univ. Lund, Avd. 2*, 43: 183–370.

- Knaben, G. 1954. *Saxifraga osloënsis* n. sp., a tetraploid species of the *Tridactylites* section. – *Nytt Mag. Bot.* 3: xx-xx.
- Leth, M. & Paal, J. 1998. Variation in *Potentilla* sect. *Aureae* (Rosaceae) in the Baltic states. – *Nord. J. Bot.* 18: 339–351.
- Lid, J. & Lid, D.T. 1998. Norsk flora. 6. utgåve ved R. Elven.–Det Norske Samlaget, Oslo. 1014 s.
- Lid, J. & Lid, D.T. 2005. Norsk flora. 7. utgåva. Red.: R. Elven.–Det Norske Samlaget, Oslo. 1230 s.
- Matfield, B. & Ellis, J.R. 1972. The allopolyploid origin and genomic constitution of *Potentilla anglica*. – *Heredity* 29: 315–327.
- Moen, A. 1998. Nasjonalatlas for Norge: Vegetasjon. – Statens kartverk, Hønefoss.
- Müntzing, A. 1928. Pseudogamie in der Gattung *Potentilla*. – *Hereditas* 11: 166–178.
- Müntzing, A. 1958. Heteroploidy and polymorphism in some apomictic species of *Potentilla*. – *Hereditas* 44: 280–329.
- Müntzing, A. & Müntzing, G. 1945. The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic *Potentilla argentea*. – *Bot. Not.* 98: 49–71.
- Nilsen, L. 1999. Nors timian *Thymus praecox* ssp. *arcticus* i Nærøy, Nord-Trøndelag. – *Blyttia* 57: 186.
- Nylén, J., Hamre, E. & Nordal, I. 2003. Facultative apomixis and hybridization in arctic *Potentilla* section *Niveae* (Rosaceae) from Svalbard. – *Bot. J. Linn. Soc.* 142: 373–381.
- Prestø, T. & Lyngstad, A. 2002. Biologisk mangfold i Bjugn kommune. – NTNU Vitensk. mus. Bot. Notat 2002–8: 1–79.
- Skalinska, M. & Czapik, R. 1958. Studies in the cytology of the genus *Potentilla* L. – *Acta biol. Cracoviensia* II: 137.
- Smith, G. 1963. Studies in *Potentilla* L. II. Cytological aspects of apomixis in *P. crantzii* (Cr.) Beck ex Fritsch. – *New Phytol.* 62: 283–300.
- Smith, G. 1971. Studies in *Potentilla* L. III. Variation in British *P. tabernaemontani* Achers. and *P. crantzii* (Cr.) Beck. ex Fritsch. – *New Phytol.* 70: 607–618.
- Wolf, T. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla* L. – *Bibl. Botanica* 71: 1–714.

ISBN 978-82-7126-846-6
ISSN 0804-0079