

Rhododendronfamiliens stamtræ

Af Hans Eiberg

Forskning indenfor konstruktion af rhododendronfamiliens stamtræ er nu gået ind i en ny æra, idet DNA-teknologiens metoder indføres. Ved hjælp af de nye teknikker åbnes der muligheder for, at rhododendronslægtens arter sikkert kan sættes på plads i et system, som er bestemt ud fra evolutionen.

Indsamlinger

Hvis vi går ca. 80-100 år tilbage i tiden indsamledes mange nye arter i Himalaya af plantejægerne Veitch (1900-04), Forrest (fra 1910 til 1931), Kingdon-Ward (fra 1913-1937), Rock (1923-1932) osv. (se artiklen af Preben Escherich Holkjær). Der blev herved hjembragt planter og enorme mængder frø, som blev indført til England og sået. Desuden blev der presset herbariummaterialer til senere studier. Disse ekspeditioner har været utroligt værdifulde for eftertidens forskere, gartnere, plantesamlere og haveejere.

Bestemmelsesnøgler

Forskere har siden forsøgt at artsbestemme materialet ved at konstruere bestemmelsesnøgler til at gruppere arterne til forskellige familier, slægter, serier og underserier. Dette arbejde har været særdeles vanskeligt, især fordi det indsamlede materiale indeholdt planter, der kun varierede lidt fra hinanden, men dog med enkelte karakteristiske forskelle.

Desuden var der planter, som siden hen viste sig at være hybrider. Et andet problem har været, at en del af de planter, som blev indsamlet dengang,

ikke har kunnet genfindes i naturen. Nyere taxonomer har ryddet op i de tidligere beskrevne arter og evt. klassificeret dem som hybrider, hvis beviser for deres reelle eksistens eller ophav kunne betvivles.

Karakteristika

For at karakterisere en art vil det ideelle være at finde et enkelt 100% sikkert kriterium, men af mangel herpå opstillede botanikerne ca. 8-10 mindre sikre kriterier. Hvis planten så har ca. 80% af disse karakteristika vil bestemmelsen sikkert være i orden. Imidlertid er nogle "arter" kun karakteriseret med få usikre kendetegn såsom "fordeling af hår" eller kronens og bladets form. Vægtningen af disse kendetegn har været et stridsemne blandt forskere, der støtter/anvender det midlertidige Balfourianske system med 44 ligestillede serier, kontra det senere underinddelte system foreslået af Sleumer og videreudviklet af Davidian, Cullen og Chamberlain.

Linné

fandt ud af, at især blomstens opbygning (kurv-, ærte-, maske-, læbe- osv.) var særdeles anvendelig som kendetegn for en art, der skal henføres til en familie. Dette skyldes, at især blomstens opbygning og udseende har spillet en betydelig rolle for plantens overlevelsessevne. Der er et samspil mellem planter og insekter/fugle mht. bestøvningen og udveksling af nektar/pollen. For at kunne lave denne specialiserede og komplicerede blomst,

har det været nødvendigt, at mange gener i lang tid har kunnet samarbejde indbyrdes for at skabe dette forhold.

Andre komplicerede egenskaber

betyder måske mindre når en plante skal artsbestemmes. Her tænker jeg på de træk, som planter fra tidernes morgen har løst på samme måde. Som eksempel herpå kan nævnes fællestrækkene for lyngordenen (Ericales): udelte blade, regelmæssige blomster, støvdragernes placering på blomsterbunden og manglende akselblade. Disse egenskaber er derfor ofte værdiløse at bruge i en bestemmelsesnøgle for de planter, der er placeret lavere i hierarkiet.

Gode kendetegn

indenfor Rhododendronslægten, til opdeling i underslægter (subgenus) og sektioner har netop vist sig at være de strukturer, der er kompliceret opbygget (styret af mange gener), medens subsektion og artsniveau adskilles af træk, der er mindre sammensatte. Egenskaber, der kun styres af eet gen, er ofte helt ubrugelige til andet end beskrivelse af varianter indenfor en art.

Eksempler på komplicerede egenskaber har været svære at finde, hvis de ikke undersøges med genetiske metoder (dvs. nedarvningsundersøgelser), og alt andet er kun gætteri. Følgende "gode" egenskaber er brugt: blomstens placering på stilken, udformning af bæger, kronblade, støvvej, kapsel mm., men i mindre grad indument og hårtyper.

Eksempler på "dårlige" egenskaber der er styret af eet eller få gener kan nævnes: klistrede knopper, farvenuancer i knopper, blade og blomster og gener

der regulerer fordeling af hårbeklædning.

Disse morfologiske (bygningsforskelle) usikre kendetegn har været anvendt til at gruppere planterne i arter, arterne i serier, serier i underserier osv.

Stamtræets opbygning

For at opbygge et stamtræ sættes familierne nederst (stammen), derover sektionerne (hovedgrene), subsektioner (grene), arterne (de yderste grene) og varianterne er bladene. Dette stamtræ, som er opbygget ud fra morfologiske træk, håber man på svarer til den evolutionære udvikling (fylogeni) af rhododendronslægten gennem tiderne.

Forskerne har endnu ikke kunnet lavet dette stamtræ med sikkerhed, da de ikke har været enige om, hvorledes vægtningen af kendetegnene skal ske. De er heller ikke enige om hvilke arter, der skal indgå i serierne, eller om en specifik plante tilhører en art, en hybrid eller en variant.

Nye metoder: DNA-karakteristika

Nu er der imidlertid hjælp at hente gennem den moderne genteknologi. Her kan man betragte utrolig mange *sikre kendetegn*, som forskellene i en DNA sekvens (baseombytninger), i modsætning til de få og mere eller mindre glidende usikre kendetegn, som bruges indenfor morfologien.

DNA molekylets opbygning

DNA molekylet er det arvelige materiale, der indeholder 4 forskellige kemiske bogstaver kaldet A,T,G,C. De 4 bogstaver sidder i forskellig rækkefølge. Et

DNA molekyle består ofte af måske 1000.000.000 bogstaver og er spiraliseret op til et kromosom. Et sådant kromosom kan også opdeles i måske 10.000 gener på hver ca. 500-50.000 bogstaver (5% af bogstaverne ligger i generne)

Nyere forskning

Molekylærgenetikere er nu blevet enige om på internationalt plan at undersøge specielle variable DNA-områder. De vil finde ligheder og forskelle mellem plantefamilier og deres tilknyttede arter for at lave et stamtræ over planternes udviklingshistorie. Det har vist sig, at de stykker af et DNA-molekyle, der ligger imellem kodede områder (gener/gendele), varierer mest fra art til art. For hver 500 bogstaver i disse områder vil der ca. ske en bogstavombygning eller anden ændring (mutation) for hver 4 millioner år. Hvorimod ombytninger i et gen observeres 10 gange så sjældent, idet mutationen i et gen oftest er skadelig og vil forsvinde hurtigt.

DNA-materialer

De første DNA sekvenser (rækkefølgen af A,T,G,C) man har kigget på er områder kaldet ITS (ITS-1 og ITS-2) og er på tegningen markeret som |-----|. ITS ligger imellem generne der koder for tre bestanddele af et ribosom (18S rRNA, 5.8S rRNA og 26S rRNA).

stemt på mindst 29 forskellige arter og flere kommer efterhånden til. Også for andre planter, der er beslægtet med Rhododendron, er DNA-sekvenser i dette område vist.

Der er nu flere forskerhold, der studerer DNA variationer i ITS, bl.a. ledet af D. Chamberlain (Edinburgh, Fig 1 & 2), K. Kron (USA) (Fig. 3, publiceret i ARS vol 52 (2) 1998) og S. M. Scheiber o.a. (USA), hvis resultater indgår i Fig. 5.

For nylig er et gen i grønkornene (plastider) kaldet matK (ribosomal maturase) ligeledes sekventeret på en lang række rhododendron arter af forskerhold fra USA og Japan (K. Kron 1997 og Y. Kurashige o.a.). Det stamtræ (Fig. 4), jeg har konstrueret ud fra matK genet, er i god overensstemmelse med det stamtræ, der er konstrueret ud fra ITS-områderne.

Princip ved konstruktionen af stamtræer ud fra DNA-sekvenser

Stamtræer er konstrueret efter det princip at for ca. 100-200 millioner år siden havde forfædrene til rhododendronfamilien en bestemt rækkefølge af bogstaver omkring genet for 5.8S rRNA. Der kan ske mutationer/ændringer i rækkefølgen, og nogle af disse ændringer nedarves fra generation til generation. Hvis nye arter opstår ud fra få/enkelte planter ved en

| | | | | |
|----------|-------|-----------|-------|----------|
| 18S rRNA | ITS-1 | 5.8S rRNA | ITS-2 | 28S rRNA |
| gen | ----- | gen | ----- | gen |

DNA-sekvensen af ITS kan findes på foreningens homepage på internettet (under taxonomi). 660 bogstaver er be-

tilfældig isolation, kan alle dens efterkommere få den pågældende mutation.

Figur 1. Forslag til et fylogenetisk stamtræ lavet ud fra DNA sekvensen omkring genet for 5.8S rRNA.

Sekventeret af: Aert,Hyam, Chamberlain, Karp, Volckaert. Tegnet og analyseret af Hans Elberg ud fra opgivne sekvenser.

♯ = base nummer med mutation (i aligned seq.)

a# = addition af en base på nummeret

= --a ombytning (eller t,g,c)

d# = tab af en base

= to mutationer

□ - mulig placering i træet

130, 467 og 516 mutationernes placering er usikre.

R. camtschaticum

463 192 51-
476 226 76a
528 214a 117
d537 261 122
618t a265-153
644 440-
662 a461

609c

17

476

479

507

527

544a

634

516c

609c

17

476

479

507

527

544a

634

609c

17

476

479

507

527

544a

634

609c

17

476

479

507

527

544a

634

609c

17

476

479

507

527

544a

634

609c

17

476

479

507

527

544a

634

609c

17

476

479

507

527

544a

634

609c

130c

467g

516t

214a

80

157

230

465

476

544t

231t

441

482

105

210

227

555

602

630

a633

51

a143

a225

224

50

94

165

230

476

527

620

640

236

238g

261

436

463

509

544t

236

238g

261

436

463

509

544t

236

238g

261

436

269

135

225

609a

d641-

76c

231

2

130t

a143

145-481a

a647-

211

452

617t

507

130t

211

452

617t

507

130t

211

452

617t

130c

467g

516t

214a

80

157

230

465

476

544t

231t

441

482

105

210

227

555

602

630

a633

51

a143

a225

224

50

269

135

225

609a

d641-

76c

231

2

130t

a143

145-481a

a647-

211

452

617t

507

130t

211

452

617t

507

130t

211

452

617t

Ledum groenlandicum

R. ferrugineum

R. ponticum

R. argyrophyllum

R. molle

R. luteum

R. occidentale

R. canadense

R. schlippenbachii

R. albrechtii

R. vaseyi

Menziesia lasiophylla

R. camtschaticum

R. reticulatum

R. wadanum

R. kaempferi

R. kiusianum

R. yedoense

R. tschonoskii

R. moullainense

R. semibarbatum

R. honkonboense

R. albiflorum

R. anthopogon

R. schlippenbachii

Eksempel på alignede DNA-sekvenser (1-30) fra 5 arter ses nedenfor. Aligning betyder, at bogstaverne er sat under hinanden og ordnet så godt som muligt. Det er nødvendigt at indføje mellemrum (-/brud), hvis der er fjernet eller tilføjet nogle bogstaver hos de enkelte arter, for at få det til at passe bedst muligt. De fremhævede bogstaver viser forskellene

(Rhodo-Nyt 1/97). Det viser sig at *R. ponticum*'s og *R. argyrophyllum*'s DNA er 99% ens i bogstavrækkefølgen (-5 bogstaver), medens mellem *R. ponticum* og *R. ferrugineum* er ligheden kun på ca. 96%, men mellem *R. argyrophyllum* og *R. ferrugineum* kun ca. 95%. Deraf kan man slutte at *R. argyrophyllum* og *R. ponticum* er tættest beslægtet og *R. argy-*

| | 1 | 15 16 | 30 |
|-------------------------|-----------------|------------|-------------------------|
| <i>R. ponticum</i> | TCGA-AACCTGCCAA | CAAGCAGAAA | ACTTG |
| <i>R. ferrugineum</i> | TTGA-AACCTGCCAA | CAAGCAGAAA | ACTAG |
| <i>L. groenlandicum</i> | TTGA-AACCTGCCAA | CAAGCAGAAA | ACTAG |
| <i>R. camtchaticum</i> | TCGA-AACCTGCCAA | CAAGCAGAAA | AGTTG |
| <i>Daboecia</i> | TCGATAACCTG- | - - A | CGATCAGAAA AGTTG |

fra de øvrige arter.

Hvis en art er den eneste, der har denne forskel, må der være sket en mutation hos denne. For *R. ferrugineum* eller en af dens forfædre er der sket en mutation (C -> T) på plads 2. *R. ferrugineum* og *L. groenlandicum* er helt ens og derfor tættest beslægtede.

EDB-metoder

Det er ikke en let opgave at konstruere et stamtræ i hånden, og der er da også lavet adskillige EDB-programpakker (Phylip, Paup mm.) til dette formål. De fleste programmer kan dog kun analysere få arter og korte sekvenser, hvis ganske almindelige pc'ere anvendes og indenfor en rimelig tid. Jeg har derfor prøvet at analysere alignede sekvenser fra 29 arter ved hjælp af computerpakken Phylip på en "stor" Sun-Sparc 20.

Resultater af DNA-analyser på ITS

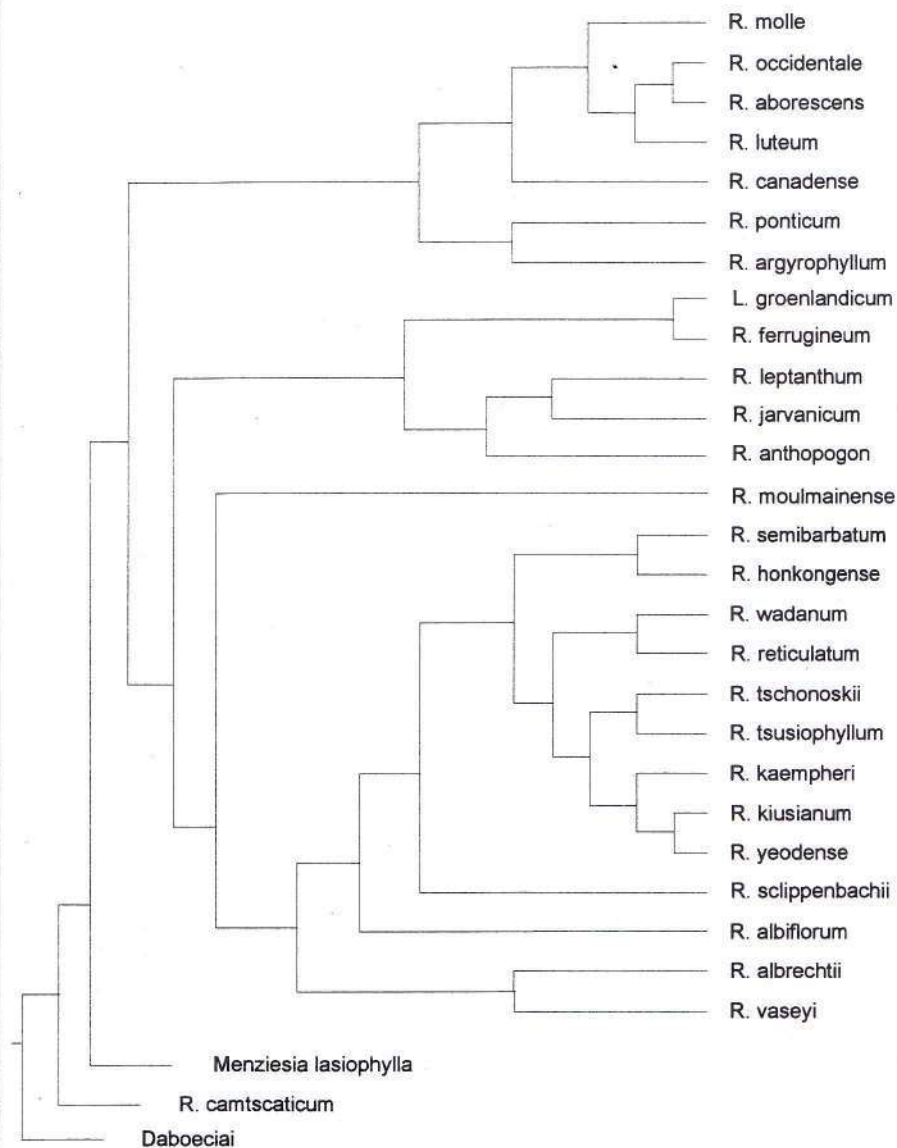
Ud fra sekvenser fra Chamberlain's gruppe har jeg fundet følgende resultater

rophyllum er mindre beslægtet med *R. ferrugineum* end *R. ponticum*. Man kan yderligere slutte, at alle de arter, der har præcis samme bogstavombytninger, må være meget tæt beslægtede. Der er desuden forskelle i længden af genet, idet *R. ferrugineum* har mistet et bogstav i forhold til de to andre elepidote. Interessant er, at *Ledum groenlandicum* er næsten identisk (-1 bogstav) med *R. ferrugineum*, hvilket har været med til at *Ledum groenlandicum* er ændret til *Rhododendron groenlandicum*. Arter som *R. anthopogon*, *R. molle* og især *R. camtchaticum* varierer mest fra f.eks. *R. ponticum*.

Jeg har vist 24 arter på figur 1. Hvert nummer i figuren angiver et sted i den alignede sekvens, hvor der er en afvigelse i forhold til de øvrige arter. Stamtavlen er opbygget efter det princip, at der er sket færrest mulige mutationer.

Det ses af figur 1, at der er bevaret/

Figur 2. Forslag til rhododendronfamiliens stamtræ



Beregnet med programmet DNAML (PHYLIP) af H. Eiberg
 Udfra sekvenserne på ITS området.

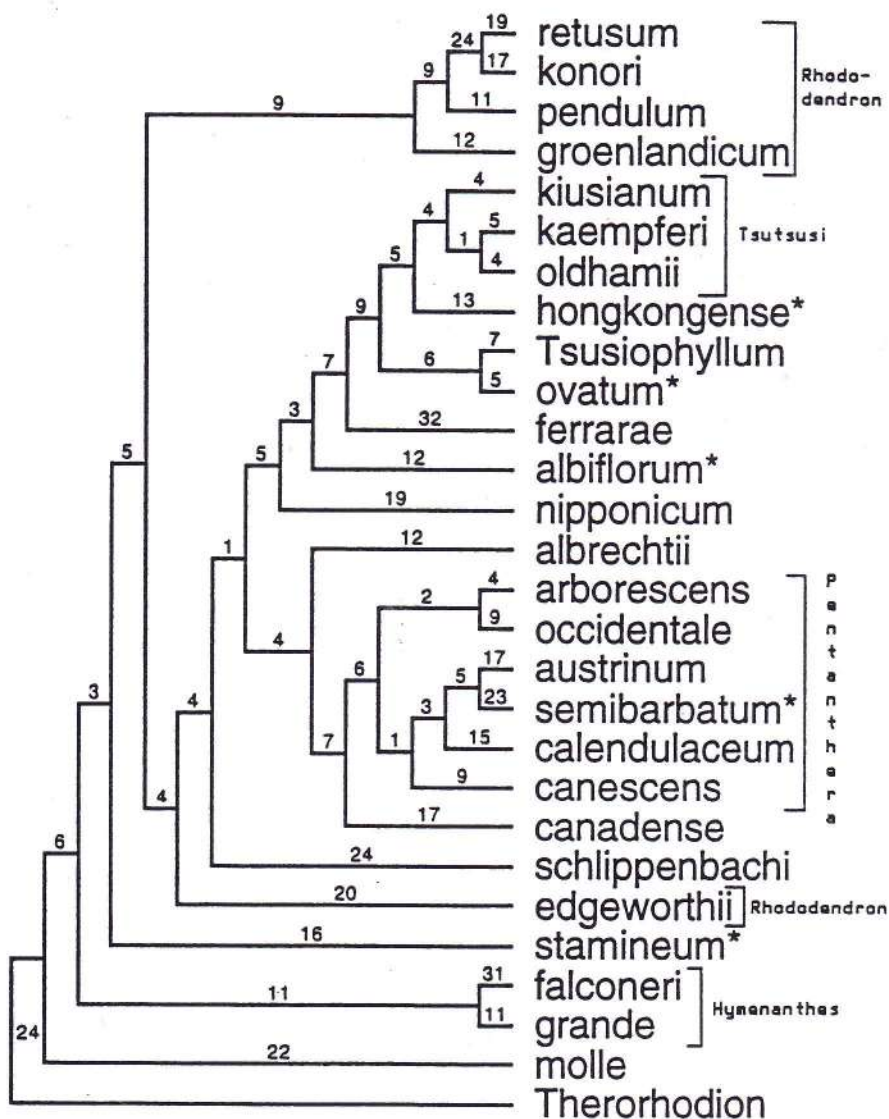


Fig. 3 Et eksempel på et træ beregnet på sekvenser fra adskillige ITS sekvenser fra rhododendron arter. Tallene angiver antallet af forandringer i DNA sekvensen. Stjerner angiver de arter med blomster på sidegrene. Sekventering og analyse af K Kron & SL Johnson (ARS, 52: 70-72. 1998)

overlevet ca. 7-20 mutationer pr. art i ITS området siden rhododendronfamilien er opstået.

For at være sikker på slægtskabet i den første periode må flere analyser dog udføres. I tilfælde hvor der kun er 1-2 mutation(er), der adskiller to grene fra hinanden er der stor usikkerhed, og der er flere af sådanne i stamtræet. *R. vaseyi* som i øjeblikket er klassificeret i familie med *R. canadense* er på figurerne sammen med *R. albrechtii*, hvilket betyder, at *R. vaseyi* er helt forkert placeret i sektion Rhodora. Er *R. camtchaticum* en rhododendron? Den er efter DNA-sekvensen tættere beslægtet med Irsk lyng (*Daboecia*). Desuden ligner *Menzesia lasiophylla* mere en Rhododendron i DNA end *R. camtchaticum*. Udfra dette kan man sige, at hvis *R. camtchaticum* er en rhododendron, så er *Menzesia* også en rhododendron. Siden jeg analyserede 28 arter og indlemmede *Daboecia*, er langt flere arter sat på plads (figur 2). *R. moullainense* og *R. albiflorum* er dog forskelligt placerede i de to figurer og er derfor problematiske arter.

I ARS vol 52(2) 1998 har K. Kron publiceret sine resultater ved brug af ITS området (Fig. 3). Der er en del uoverensstemmelser, men også mange lighedspunkter med mine egne tidligere beregninger. Kron har en del nye arter inkluderet og mangler mange af de arter, som jeg har brugt, hvilket gør en sammenligning sværere. Især påpeger Kron at arten *R. edgeworthii* er tættere beslægtet med azalea end med de andre elepidoter og at den evt. er opstået ved hybridisering. At *R. molle* ikke er beslægtet med *R. occidentale*, som jeg fandt, viser at der er noget galt. Desuden er *R. hong-*

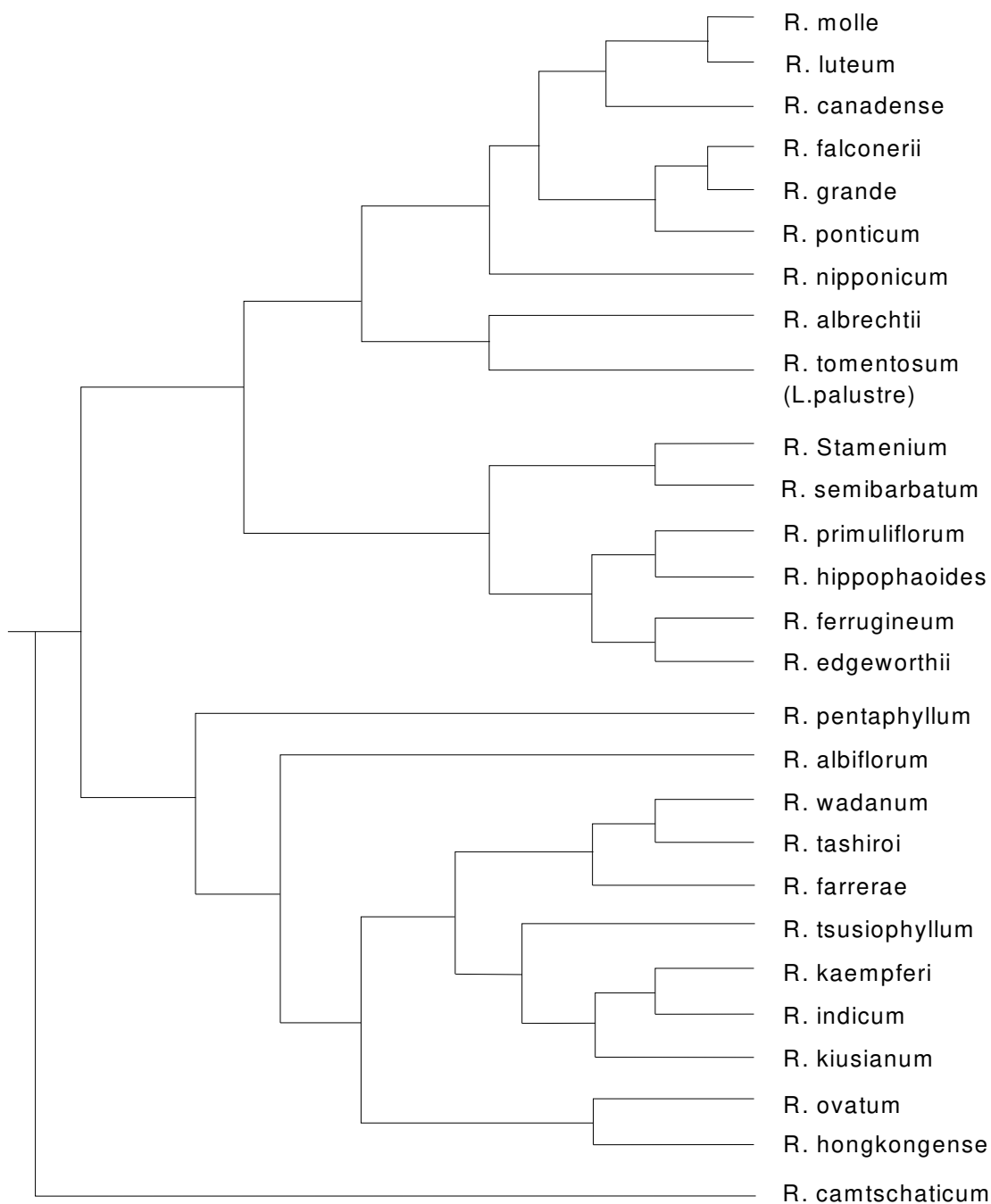
kongense, *R. semibarbatum* og *R. stramineum* alt for langt fra hinanden evolutionsmæssigt. Jeg mener, at det er nødvendigt at analysere både Kron's og Chamberlain's DNA-resultater samlet, for at finde et bedre svar. Især da Kron's resultater på flere områder ikke passer med tidligere nagelfaste beviser fra morfologien. Desuden kan man tvivle på hendes resultater, da det stamtræ hun har konstrueret, indeholder langt flere mutationer i forhold til det stamtræ jeg har konstrueret (Fig. 1). Det tyder på, at hendes aligning er usikker, evt. med alt for mange brud?. Jeg har desværre ikke fået fat i Kron's metode og basismateriale, da det ikke er sendt til Biobase (offentlig database som bl.a. indeholder oplysninger over DNA sekvenser).

Senest har et amerikansk forskerhold (S. M. Scheiber o.a. i Press. Horticulture) analyseret 13 forskellige arter fra Pentanthera. Fem af disse arter var tidligere blevet undersøgt af andre med et identisk resultat. Stamtræsanalyser bekræfter, at alle arter fra Pentanthera subsektion er meget tæt beslægtede (fig. 5).

Resultater af DNA-analyser på mat-K genet

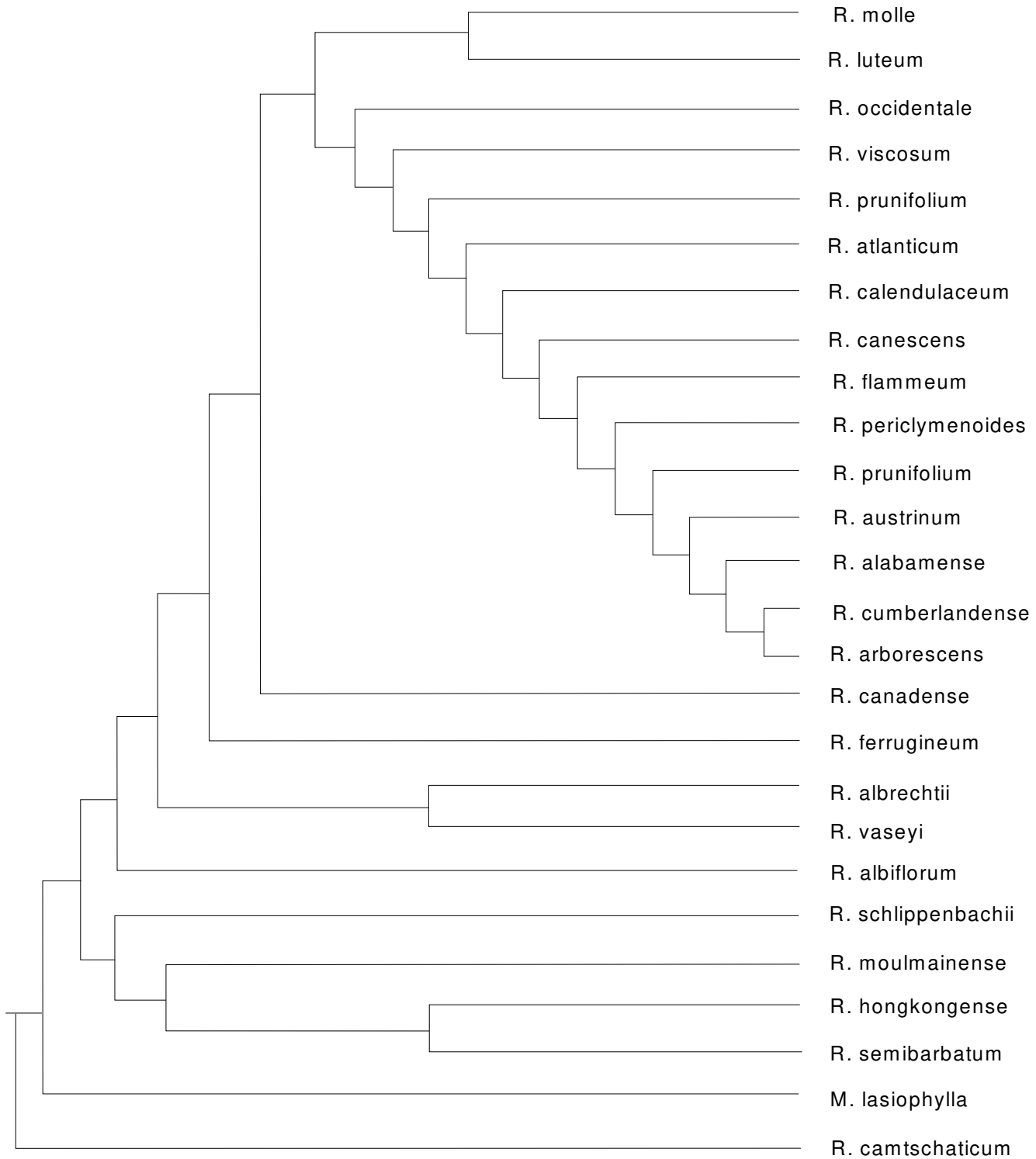
DNA er her sekventeret på mat-K genet af Kron (Amer J Bot 84), samt af et japansk forskerhold (Y. Kurashige et al. in press J. of Jap. Bot). Stamtræet (Fig 4) som jeg har konstrueret, viser at *R. edgeworthii* er tæt beslægtet med de elepidote arter. Stamtræet svarer meget godt til de resultater, der tidligere er fundet ved de morfologiske studier. Her er længden på det undersøgte gen éns for alle arterne (1200 baser/bogstaver), i modsætning til området undersøgt på ITS (ikke et gen)

Figur 4. Forslag til rhododendronfamiliens stamtræ



Beregnet med programmet DNACOMP (PHYLIP) af H. Eiberg
udfra sekvenserne af genet matK på plastidkromosomet.

Figur 5. Forslag til rhododendronfamiliens stamtræ



Beregnet med programmet DNAPARS (PHYLIP)
Ud fra sekvenserne på ITS området.(brud alm.)

af H. Eiberg



Det er i dag tvivlsomt, om *R. camtchaticum* er en Rhododendron.
Never mind - køn er den

og reducerer derfor fejlmuligheder ved aligningen. Derfor kan man bedre stole på de ældste forgreninger, når dette DNA stykke analyseres. Mat-K genet er ikke så effektivt som ITS når tættere beslægtede arter skal undersøges, idet her er sekvenserne på mat-K genet mere ens.

Hvad kan vi bruge stamtræet til?

Viden er altid rar at være i besiddelse af, og denne kan være med til at forklare evolutionen, dvs. hvilke planter der er nært beslægtede. Vi kan få bekræftet eller afkræftet den nye klassifikation. Stamtræet kan forklare selve artsdannelsesprocessen. Stamtræet kan give en tommelfingerregel mht. hvilke arter, der

kan krydses. Hvis de er langt fra hinanden, vil mange af hybridene (hvis de kan laves) nok være svagelige. Analysemetoden kan bruges til artsbestemmelse, idet to planter, der har væsentligt forskellig DNA-sekvens, må tilhøre to forskellige arter. DNA-sekventering kan bruges til faderskabsundersøgelse, dvs. skelne mellem en hybrid og en art. Hybriden vil have både faderens og moderens sekvens, som vil være forskellige. Der kan analyseres på et enkelt tørret blad, og ud fra DNA-profilen kan planten placeres i systematikken. Det vil være interessant, at DNA-bestemme de gamle indsamlede arter, der dannede basis for det Balfourianske system. Er de forsvundne arter eller hybrider?

Artsdannelseprocessen:

Der er forskellige meninger omkring dannelsen af nye arter. Nogle mener, at nye arter dannes ved hybridisering mellem to forskellige arter, og efterkommerne herfra vil stabilisere sig til en art ved selektion. Andre inkl. undertegnede mener, at nye arter dannes ud fra mutering indenfor samme art. Få planter er ophav til en ny art, der siden opformerer kraftigt under stadig selektion. Artsdannelsen er en gradvis proces, og en art er ikke konstant gennem tiden. Hvis "hybridteorien" er den almindelige metode ved artsdannelsen, vil det ikke være muligt at konstruere et stamtræ ud fra variationen i et lille gen, der svarer til systematikken skabt ud fra mange morfologiske karakterer. Fra andre stamtræsundersøgelser fra andre plantegrupper, er der i få tilfælde fundet uoverensstemmelser, men "hybridteorien" er ikke den almindelige metode til artsdannelse. Med andre ord: hvis DNA-analysen på ITS-området for en art giver en helt sikker placering i stamtræet, og denne er helt forskelligt fra den placering som analysen på mat-K genet giver, er der tegn på, at arten kan være opstået ved hybridisering. Hvis uoverensstemmelsen gentager sig ved undersøgelse af to helt nye DNA-områder, er beviset først hjemme.

Hybridisering

Det er ingen fordel for to arter, der har specialiseret sig til hvert sit miljø, at danne en hybrid. Hybrider og hybridsværme findes hyppigt i naturen, men de overlever meget sjældent på langt sigt, også fordi de sætter færre frø end arterne og derfor vil blive udkonkurreret. Under den danske ekspedition til Sikkim så jeg

eksempler på hybridsværme, som var ved at gå til grunde. Områder med den gule *R. thomsonii* (*R. thomsonii* x *R. campylocarpum* F2), *R. decipiens* (her *R. wightii* x *R. hodgsonii*) og *R. sikkimensis* (*R. arboreum* x *R. thomsonii* F2-?), blev beskyttet ved at fælde konkurrerende vegetation. Hvis to arter adskiller sig fra hinanden med mange mutationer, så slægtskabet indbyrdes er fjernt, så vil de ikke - eller vanskeligt - kunne krydses indbyrdes, da arterne har nået at danne krydsningsbarrierer. Der kan dog også ske en enkelt større kromosommutation (ombytning af større mængde materiale mellem to kromosomer), dvs. en hurtig artsdannelse, som besværliggør en hybridisering mellem de meget tæt beslægtede arter *Ledum/R. groenlandicum* og *R. ferrugineum*.

Usikkerhed

Den største usikkerhed ved DNA-klassifikation er, at der kan være flere forskellige muligheder for at aligne sekvenserne. Dette kan resultere i forkert placering af arterne i træet. Der er flere programmer bl.a. ClustalW og Map, som kan anvendes direkte på internettet, der gratis kan udføre denne proces. Blot skal man være opmærksom på, at ITS-området ikke er en kodende region, og derfor vil det være mere "tilladt", at der kan ske tilføjelser og fjernelser af bogstaver hyppigere end for de kodende regioner. Ved at anvende standardopsætningerne vil aligningen blive galt udført, men ved rigtig brug giver analysen langt sikrere resultater, end dem der nu er publiceret (Fig. 3). Der er kun undersøgt ca. 50 forskellige arter, og der er derfor mange "huller", og her kan man kun gætte sig til, hvorledes evolutionen er foregået.

Konklusion

Resultater fra mat-K genet har vist, at man kan reproducere resultaterne fra ITS-området, og derfor vil denne form for analyse revolutionere taxonomien. Sikre stamtræer vil blive konstrueret, når der er analyseret 3-5 genområder på måske 200 arter, som repræsenterer et så bredt udsnit af rhododendronarterne som muligt. Der arbejdes ihærdigt både i England, flere steder i USA og i Japan på at sekventere forskellige arter og forskellige DNA-områder. Især bliver det interessant, når flere af de problematiske arter og de torrede planter fra herbarier indgår i analyserne.

Efter endt analyse kan man jo håbe på, at arterne én gang for alle bliver sat i system og vil bevare deres navne for eftertiden. Jeg tvivler dog på, at forskerne kan blive enige om at trække grænserne mellem de forskellige grupper såsom familier, slægter, sektioner mm.; her må de morfologiske træk også spille ind. Det er ikke til at sige, om vores fremtidige bestemmelsesnøgler bliver mere besværlige at anvende, end de er nu. Jeg tror, at den nye forskning vil klarlægge de nuværende problemer.

Referencer:

Aert R, Hyam R, Chamberlain D, Karp A, Volckaert G. (1996). Upubliceret (fra Biobase, NCBI).

Chamberlain DF. (1982). A revision of rhododendron II. Subgenus Hymenanthes. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. 39(2): 209-486.

Cullen J. (1980). A revision of rhododendron I. Subgenus Rhododendron sec-

tions Rhododendron & Pogonanthum. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. 39(1): 1-207.

Davidian HH. (1982). The rhododendron species I. Lepidotes. Oregon USA. 1-431.

Eiberg H. (1997). Rhododendronfamiliens stamtræ 2. Rhodo-Nyt 97 1/97: 14-18.

Eiberg H. (1996). Konstruktion af rhododendronfamiliens stamtræ. Rhodo-Nyt 4/96: 19-22.

Kron K. (1997). Phylogenetic relationships of rhododendroideae (Ericaceae). Amer. J. Botany 84(7): 973-980.

Kron K. (1998). Using DNA sequences to estimate evolutionary relationships among rhododendron and azaleas. Amer. Rhodo. Soc. 52(2): 70-72.

Kurashige Y, Mine M, Kobayashi N, Handa T, Takayanagi T, Yokawa T (1998). J. Japanese Bot. I trykken (fra Biobase, NCBI).

Scheiber SM, Jarret RL, Robacher CD. (1999). Upubliceret (fra Biobase, NCBI).

Sleumer H. (1949). Ein system der gattung Rhododendron L. Bot. Jahrbücher 74: 511-553.

Synge PM. (1967). The Rhododendron Handbook I. Rhododendron species in general cultivation. The Royal Horticultural Society, London.