

Zeitschrift:	Botanica Helvetica
Herausgeber:	Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band:	107 (1997)
Heft:	2
Artikel:	Chromosomen- und Pollenuntersuchungen an österreichischen Arten des apomiktischen <i>Ranunculus auricomus</i> -Komplexes
Autor:	Hörndl, Elvira / Dobeš, Christoph / Lambrou, Maria
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-72644

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 11.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Chromosomen- und Pollenuntersuchungen an österreichischen Arten des apomiktischen *Ranunculus auricomus*-Komplexes

Elvira Hörndl, Christoph Dobeš und Maria Lambrou

Institut für Botanik der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, Austria

Manuskript angenommen am 4. Februar 1997

Abstract

Hörndl E., Dobeš C. and Lambrou M. 1997. Chromosome and pollen studies on Austrian species of the apomictic *Ranunculus auricomus* complex. Bot. Helv. 107: 195–209.

In the course of a revision of the apomictic (pseudogamous) *Ranunculus auricomus* complex in Austria the somatic chromosome numbers of 14 species were determined until now; moreover, some examples of interphase, condensation behaviour of chromosomes and karyotypes have been elaborated. The quality of mature pollen grains of 12 species was analysed.

R. cassubicifolius, hitherto known as diploid ($2n=16$) and sexual from Switzerland, turned out to be tetraploid ($2n=32$) in three Austrian populations, whereas two Bavarian populations are diploid; the distribution of the cytodesmes is shown in a grid map. The caryotypes of diploid and tetraploid plants are rather similar, and both cytodesmes show good pollen quality (87–98%). *R. notabilis*, a newly described species from SE Austria, turned out to be diploid and produces a high percentage (93–94%) of good pollen, which may indicate sexual reproduction mode.

Further 12 species are tetraploid and showed low percentages (21–71%) of good pollen, as it is the usual situation within the *R. auricomus* complex. The results are compared with literature data, caryological and taxonomical problems are pointed out, and evolutionary aspects are discussed.

Key words: *Ranunculus auricomus* s. l., karyology, chromosome numbers, pollen, apomixis.

1. Einleitung

Der *Ranunculus auricomus*-Formenkreis ist ein weitverbreiteter, überaus formenreicher und noch weitgehend unerforschter Komplex vorwiegend apomiktischer und polyploider Sippen, der nach bisherigen Erkenntnissen über 750 Arten (Agamospezies) umfaßt.

Durch embryologische Studien an Arten aus der Schweiz, aus Polen, Italien und Finnland wurde überwiegend apospore und pseudogame Fortpflanzungsweise nachgewiesen (Häfliger 1943, Rutishauser 1954 a, b, Izmaiłow 1966, Rousi 1956). Nach Nogler (1971–1995) ist die Aposporie genetisch gesteuert und durch Polyploidie stabilisiert;

diploide (dihaploide) Apomikten konnten zwar im Experiment erzeugt werden, kommen jedoch in der Natur höchstwahrscheinlich nicht vor. Die weitaus überwiegende Zahl der bisher untersuchten Agamospezies ist tetraploid ($2n=32$), seltener wurden tri-, penta- oder hexaploide Populationen festgestellt. Lediglich bei vier Arten wurde bisher die diploide Chromosomenzahl ($2n=16$) gefunden: *R. boecheri*, *R. envalirensis*, *R. cassubicifolius* und *R. carpaticola „revucensis“* (vgl. Jalas & Suominen 1989). Amphimiktische Fortpflanzung wurde bisher erst bei der diploiden Art *R. cassubicifolius* und bei der polyploiden Art *R. marsicus* nachgewiesen (Rutishauser 1954 a, b, Nogler 1971–1995, Masci & al. 1994).

Der Pollen wird bei pseudogamen *R. auricomus*-Sippen aufgrund von Meiosestörungen zumeist teilweise defekt ausgebildet, muß jedoch zumindest zu einem gewissen Prozentsatz fertil sein, um die für die Pseudogamie notwendige Endospermbefruchtung zu gewährleisten (Häfliger 1943, Rutishauser 1969, Nogler 1971–1995). Daher ist auch rezent mit fakultativen Befruchtungen der Eizelle und Bildung neuer Genotypen zu rechnen. Die Formenvielfalt des gesamten Komplexes ist wahrscheinlich auf Hybridisierung, Allopolyploidie und Stabilisierung der neu entstandenen Sippen durch Apomixis zurückzuführen (Marklund & Rousi 1961).

Zu einem umfassenden Verständnis der Evolution und zum Nachweis möglicher rezenter Sippenbildung innerhalb des Formenkreises mangelt es auch heute noch an grundlegenden Daten über Karyologie und Fortpflanzungsmodus der einzelnen Arten. Von den bisher beschriebenen 158 mitteleuropäischen Arten lagen erst von 48 Arten karyologische Untersuchungen vor, die sich oft auf einzelne Chromosomenzählungen beschränken. Die Prinzipien der Makro- und Mikrosporogenese sind zwar weitestgehend geklärt (Häfliger 1943, Rutishauser 1954 a, b, Izmaiłow 1966, Rousi 1956); der Nachweis des Fortpflanzungsmodus wurde jedoch bisher nur für sehr wenige Arten tatsächlich erbracht, wobei mit dem Auftreten sexueller Arten grundsätzlich gerechnet werden muß.

2. Material und Methoden

Im Rahmen einer taxonomischen Neubearbeitung des Komplexes für Österreich (Hörndl & Gutermann 1997, Msgr.) konnten bisher 31 Arten bzw. Agamospezies in Österreich festgestellt sowie eine provisorische Gruppierung der mitteleuropäischen Kleinarten vorgelegt werden, zur Problematik des Artbegriffes vgl. die ausführliche Diskussion in Hörndl & Gutermann (1997). Darüber hinaus wird eine Erfassung von karyologischen Daten (Chromosomenzahl, Karyotyp) als Grundlage für umfassendere Studien zur Systematik und Evolution des Formenkreises angestrebt. Zur ersten Einschätzung des Fortpflanzungsmodus bietet sich die Analyse des Pollenbildes als schnell und unkompliziert durchführbare Voruntersuchung an (vgl. Häfliger 1943, Czapik 1994, Izmaiłow 1996). In der vorliegenden Arbeit werden die bisherigen Ergebnisse dokumentiert und im Zusammenhang mit Vergleichsdaten aus der Literatur diskutiert; weiterführende Untersuchungen an österreichischen Arten des *R. auricomus*-Komplexes sind in Vorbereitung.

Das Untersuchungsmaterial stammt von Wildherkünften (siehe Tab. 1), die im Botanischen Garten des Instituts für Botanik der Universität Wien in Töpfen kultiviert werden. Zu jeder Herkunft sind Herbarbelege in WU deponiert (Doubletten in den Herbarien E. Hörndl bzw. W. Gutermann, Wien); die Bestimmung der Pflanzen erfolgte durch die Erstautorin.

Die karyologischen Untersuchungen wurden ausschließlich an Wurzelspitzenmaterial durchgeführt. Das Material wurde für 2 Stunden bei 18 °C und anschließend für 2–3 Std. bei 5 °C in 0.002m 8-Hydroxychinolin-Lösung vorbehandelt und bis zur Analyse in Eisessig-Ethanolgemisch (1:3) fixiert. Als Probennahmetermin erwies sich die Zeit des maximalen Frühjahrswachstums der Pflanzen sowie die anschließende Blütezeit am zweckmäßigsten (April bis Mitte Mai). Die Präparation für

die lichtmikroskopische Untersuchung erfolgte nach 30minütiger Hydrolyse in 5n HCl bei Zimmertemperatur durch mechanisches Entfernen der Wurzelrinde der Wurzelspitzen und anschließendes Quetschen der Meristeme in 45%iger Essigsäure am Objekträger unter dem Deckglas. Gefärbt wurde nach Absprengen des Deckglases auf der Eismaschine und anschließender Lufttrocknung der Präparate mit 4%iger Giemsalösung für 2–4 Minuten. Ein Teil des Materials wurde außerdem nach der Hydrolyse mit Feulgen angefärbt (Merk Schiff's Reagenz, 1 Stunde). Die Ermittlung der Chromosomenzahlen erfolgte an mindestens fünf gut gespreiteten Metaphase- oder späten Prophasenplatten. Die Terminologie zur Beschreibung der Interphasekerne folgt Delay (1947).

Für die Pollenuntersuchungen wurden frischer Pollen von mehreren Antheren einer Blüte gemischt, mit Karminessigsäure gefärbt; das Präparat wurde über einer Heizplatte getrocknet und in Kaisers Glyceringelatine eingebettet. Die Auswertung erfolgte an 500–700 Pollenkörnern bei 50- und 125facher Vergrößerung mit Hilfe von Videoprints.

3. Ergebnisse

Karyologie

Die vorliegenden Analysen umfassen die Feststellung der somatischen Chromosomenzahlen für einen Teil der in Hörandl & Gutermann (1997) behandelten Sippen sowie eine kurze allgemeine Darstellung der Struktur der Interphasekerne und des Kondensationsverhaltens der Chromosomen in der Prophase. Für eine Herkunft von *R. cassubicifolius* wird der Karyotyp vorgestellt.

Die Ergebnisse der Chromosomenzählungen sind in Tab. 1 zusammengefaßt angeführt. In den meisten Fällen konnte die Zahl exakt bestimmt werden, für sechs der insgesamt fünfundzwanzig karyologisch überprüften Herkünfte wurde wegen weniger günstigen Spreitungen zwar keine genaue Zahl, jedoch eine Absicherung des Ploidienlevels erzielt. Problematisch erwies sich für den Erhalt auswertbarer Teilungsstadien einerseits die starke Tendenz der metaphasischen Chromosomen zum Verkleben, andererseits das auffallend leichte Zerreißen der Zellkerne unter Verlust von Chromosomen bei der Quetschung der Meristeme.

Erwähnenswert ist der Befund an *R. notabilis* (Gu27896), bei welchem sich neben Stadien mit $2n = 16$ (Abb. 2a) im selben Material auch wiederholt solche mit anscheinend $2n = 17$ (Abb. 2b) fanden. Letztere Zahl ist auf ein Zerbrechen eines metazentrischen Chromosomes an seinem Centromer zurückzuführen, wie dies auch von Masci & al. (1994) für *R. marsicus* (Fig. 1) dokumentiert wurde.

Für alle untersuchten Arten (s. Tab. 1) konnte ein einheitliches qualitatives Erscheinungsbild der Interphasekerne und im Kondensationsverhalten der Chromosomen gefunden werden. Bei den Interphasekernen (Abb. 2a) handelt es sich um reticulate Kerne mit über den gesamten Kern verteiltem, aber zumeist stark unregelmäßig dichtem, sich intensiv färbendem Euchromatin. Die lichtmikroskopische Feinstruktur des Euchromatins ist uneinheitlich: körnig, fädig-netzig bis amorph (diffus). Nucleolen groß (ca. halber Kerndurchmesser), zumeist 1–2. Chromozentren konnten bei gewählter Färbemethode nicht mit Sicherheit abgegrenzt werden. Die Kondensation der Chromosomen erfolgt gleichmäßig über deren gesamte Länge, d. h. im wesentlichen ohne Bevorzugung distaler oder proximaler Bereiche (homogenes Kondensationsverhalten, Abb. 2 b-c). Der Übergang in die Metaphase ist fließend. Anhand der genannten Parameter ließen sich für die weitere taxonomische Aufgliederung des *R. auricomus*-Komplexes keine geeigneten Merkmale finden, was in Übereinstimmung mit den diesbezüglich generell recht einheitlichen Ranunculaceen (Morawetz & al. Msgr.) steht.

Tab. 1. Ergebnisse der Chromosomenzählungen, die Arten in systematischer Reihenfolge nach Gruppen geordnet (vgl. Hörndl & Gutermann 1997). Arten, die in Hörndl & Gutermann (Mskr.) neu beschrieben werden, sind mit * gekennzeichnet. In der ersten Spalte wird das Materialkürzel angegeben; in der zweiten Spalte die Herkunft des Untersuchungsmaterials mit: Bundesland (Österreich: B = Burgenland, N = Niederösterreich, St = Steiermark, K = Kärnten) bzw. Land (Deutschland: BY = Bayern), Lokalität, Quadrantennummer der Kartierung der Flora Mitteleuropas, (vgl. Niklfeld 1971), Seehöhe; die dritte Spalte gibt Sammler und Sammeldatum an, in der vierten Spalte ist in Fettdruck die somatische Chromosomenzahl (2n) angegeben, die von C. Dobeš und M. Lambrou ermittelt wurde.

Ranunculus cassubicus-Sammelgruppe

Ranunculus cassubicifolius W. Koch (*R. cassubicifolius*-Gruppe)

HN7.6.87	N, Ybbstaler Alpen: Schwarzois, an de. Ois zw. Rothmauer u. Meierhofebeben; 8155/2; 600 m	H. Niklfeld 7. 6. 1987	32
GH-20	N, Ybbstaler Alpen: Wülfachgraben, unteres Ende, 5,2 km SE Ybbsitz, Gh. Jagawirt; 8055/4; 500 m	E. & G. Gölles 10. 5. 1989	ca. 32
GH-19	N, Ybbstaler Alpen: Saaggraben 2 km SSW Göstling a. d. Ybbs; 8255/1; 560 m	E. & G. Gölles 10. 5. 1989	32
Hö6685	BY, Oberbayern: Osterbuchberg, N-Fuß, 1 km NE Almau, 4,3 km SW Grabenstätt; 8141/3; 530 m	E. Hörndl 6. 6. 1995	16

Ranunculus fallax-Sammelgruppe

Ranunculus nemorosifolius Hörndl & Guterm. * (*R. megacarpus*-Gruppe)

Gu-Graz II	St, Murtal: Graz, Botanischer Garten d. Univ. Graz, Holteig. 6; 8958/2; 370 m	W. Gutermann	ca. 32
------------	--	--------------	--------

Ranunculus staubii Soó (*R. staubii*-Gruppe)

Gu22646	N, Hainburger Berge: Königswarte, E-Flanke unter Ruine Pottenburg; 7868/3; 200 m	W. Gutermann 24. 4. 1988	32
---------	---	-----------------------------	----

Ranunculus mendoza Hörndl & Guterm. * (*R. pilisiensis*-Gruppe)

Hö6594	N, Weinviertel: zw. Falkenstein u. Poysdorf, Graben 700 m SSW K. 327, 700 m E. K. 269 m; 7365/2	E. Hörndl 13. 5. 1995	32 ± 1
--------	--	--------------------------	--------

Ranunculus pilisiensis Soó (*R. pilisiensis*-Gruppe)

Gö984	N, Weinviertel: Matzner Wald 2,5 km NNE Matzen; 7566/3; 200 m	E. & G. Gölles 4. 4. 1991	ca. 32
Ad9.5.92	N, Weinviertel: Bisamberg, Wegkreuzung 750 m WNW Zigeunerbründl; 7664/3; 330 m	W. Adler 9. 5. 1992	ca. 32
Gu22050	N, Weinviertel: Zeiselberg NE Seebarn, SW-Seite (NE Korneuburg); 7664/1	W. Gutermann 9. 6. 1987	32

Ranunculus vindobonensis Hörndl & Guterm.* (*R. schilleri*-Gruppe)

Hö5594	N, Wienerwald: Laab i. Walde, Waldrand 600 m, NNE d. Kirche; 7863/1; 370 m	E. Hörndl 28. 4. 1994	32
--------	---	--------------------------	----

Ranunculus auricomus-Sammelgruppe

Ranunculus carpinetorum Hörndl & Guterm.* (*R. puberulus*-Gruppe)

Hö5588	B, Leithagebirge: Donnerskirchen, Soferlgraben 2,5 km NNE D.; 8065/4; 240 m	E. Hörndl 27. 4. 1994	32
--------	--	--------------------------	----

Ranunculus gayeri Soó (*R. stricticaulis*-Gruppe)

Gu23542	N, Hainburger Berge: Hundsheimer Berg, NE-Flanke (b. Hainburg a. d. Donau); 7867/4; 400–600 m	W. Gutermann 11. 4. 1989	32
---------	--	-----------------------------	----

Tab. 1 (Fortsetzung)

<i>Ranunculus udicola</i> Hörndl & Guterm.* (<i>R. argoviensis</i> -Gruppe)		
Gu27908A = Hö5619A	St, Oststeirisches Hügelland: Riegersburg, Graben N vom nördl. Teich; 8961/4; 330 m	W. Gutermann & E. Hörndl 1. 5. 1994
<i>Ranunculus notabilis</i> Hörndl & Guterm.* (<i>R. phragmiteti</i> -Gruppe)		
Gu22026	B, S-Burgenland: Stremtal, Moschendorfer Wald, Westteil N der Straße; 8964/2; 230 m	W. Gutermann 3. 6. 1987
Gu27896 = Hö5612	B, S-Burgenland: Stremtal, Moschendorfer Wald, Rand 1,5 km ENE Strem; 8964/4; 220 m	W. Gutermann & E. Hörndl 1. 5. 1994
<i>Ranunculus phragmiteti</i> Haas (<i>R. phragmiteti</i> -Gruppe)		
Hö5684	N, Waldviertel: Oberedlitz – Niederedlitz, 200 m N Bahn-Hst.; 7157/2; 460 m	E. Hörndl 14. 5. 1994
<i>Ranunculus pannonicus</i> Soó (<i>R. indecorus</i> -Gruppe)		
Hö5576 = Gu27873	N, Marchtal: Sierndorf a.d. March, Alte Wiesen 200 m S Jh. K.149; 7467/3; 150 m	E. Hörndl & W. Gutermann 23. 4. 1994
<i>Ranunculus oxyodon</i> Hörndl & Guterm.* (<i>R. indecorus</i> -Gruppe)		
Hö5716	K, Gurktaler Alpen: Wimitz, Breitenstein, NE d. Brücke (NE St. Veit a.d. Glan); 9152/3; 520 m	E. Hörndl 23. 5. 1994
<i>Ranunculus variabilis</i> Hörndl & Guterm.* (<i>R. indecorus</i> -Gruppe)		
Gu27880 = Hö5601	B, S-Burgenland: Pinkatal, Unterschützen, Ortsrand 400 m NW d. Kirche; 8663/3; 330 m	W. Gutermann & E. Hörndl 30. 4. 1994
GH-6B	B, S-Burgenland: Stremtal, 1,5 km E Strem, b. K. 221 1 km NNE vom Zollhaus; 8964/4; 220 m	E. & G. Gölls 19. 4. 1989
GH-3	B, S-Burgenland: Stremtal, Grenzgraben 0,5 km S Luising; 8964/4; 200 m	E. & G. Gölls 19. 4. 1989
GH-4	B, S-Burgenland: Stremtal, Strembrücke 0,3 km W Hagendorf; 8964/4; 200 m	E. & G. Gölls 19. 4. 1989
Hö5643	N, Bucklige Welt: am Rabnitzbach 300 m SSW Blumau (NNE Kirchschlag); 8463/4; 410 m	E. Hörndl 8. 5. 1994
<i>Ranunculus variabilis</i> cf. (<i>R. indecorus</i> -Gruppe)		
GH-7	B, S-Burgenland: Stremtal, Limpigraben 1 km N Strem, W des Grabens; 8964/1; 200 m	E. & G. Gölls 19. 4. 1989

Für *R. cassubicifolius* GH-19 konnte anhand von drei Metaphaseplatten der Karyotyp ermittelt werden (Abb. 3). Die 32 Chromosomen ließen sich in acht Vierergruppen einteilen.

Der Vergleich mit dem Idiogramm von Vuillemin (1990) für diploiden *R. cassubicifolius* zeigt, daß, wie in Tab. 2 gegenübergestellt, fünf der von Vuillemin (1990) gefundenen Chromosomentypen (das 1. und das 4.–8. von links in Fig. 1) den von uns ermittelten hinsichtlich der beiden Parameter relative Chromosomenlänge und Centromerindex völ-

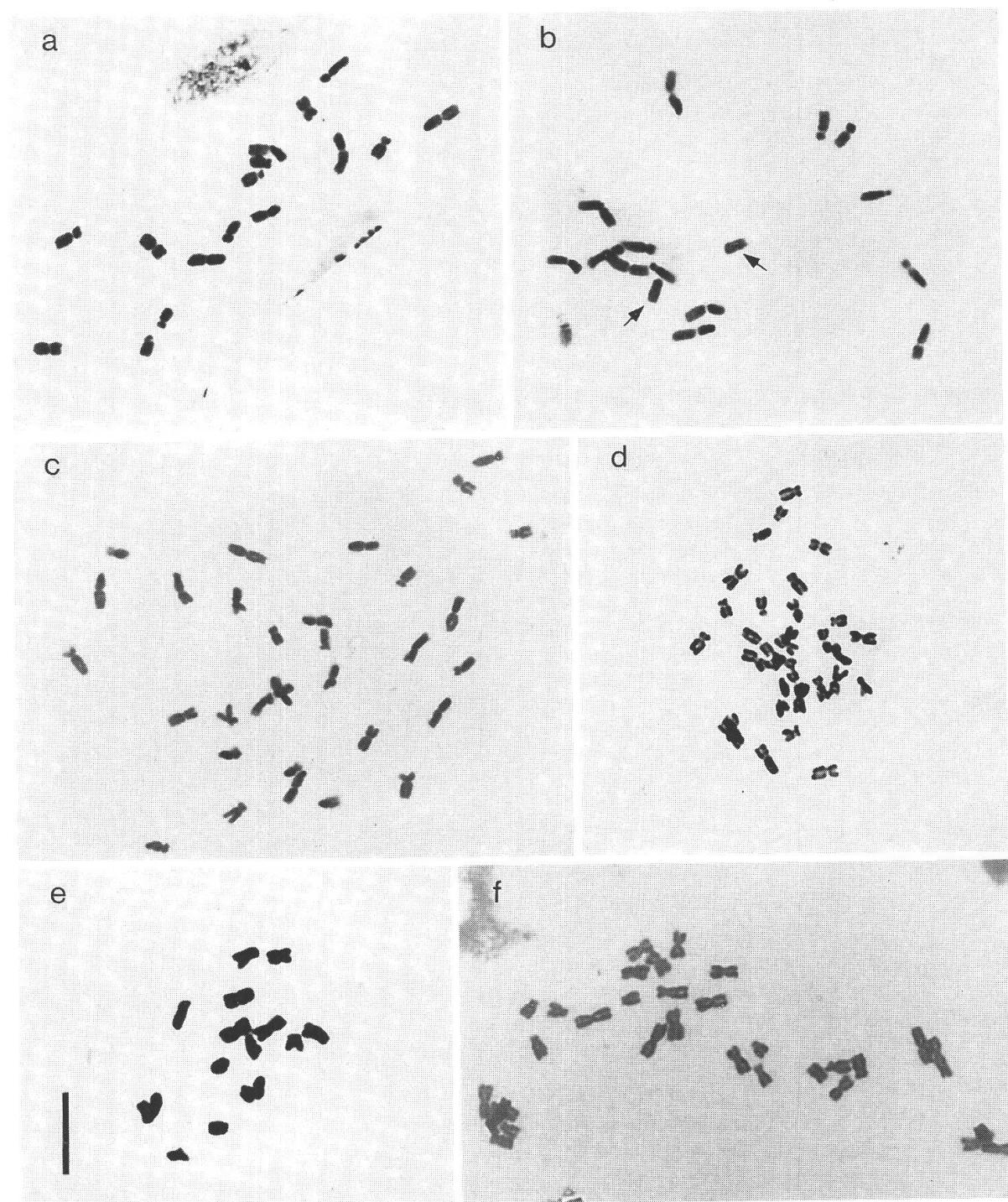


Abb. 1. Metaphasen. a–b: *Ranunculus notabilis* (Gu27896): beide $2n = 16$. b: 1 metazentrisches, großes Chromosom am Centromer in seine 2 Arme zerbrochen (Pfeile); c: *R. cassubicifolius* (GH-19): $2n = 32$; d: *R. phragmiteti* (Hö5684): $2n = 32$; e: *R. cassubicifolius* (Hö6685): $2n = 16$; f: *R. variabilis* (GH-3): $2n = 32$. Der Maßstab entspricht 10 µm.

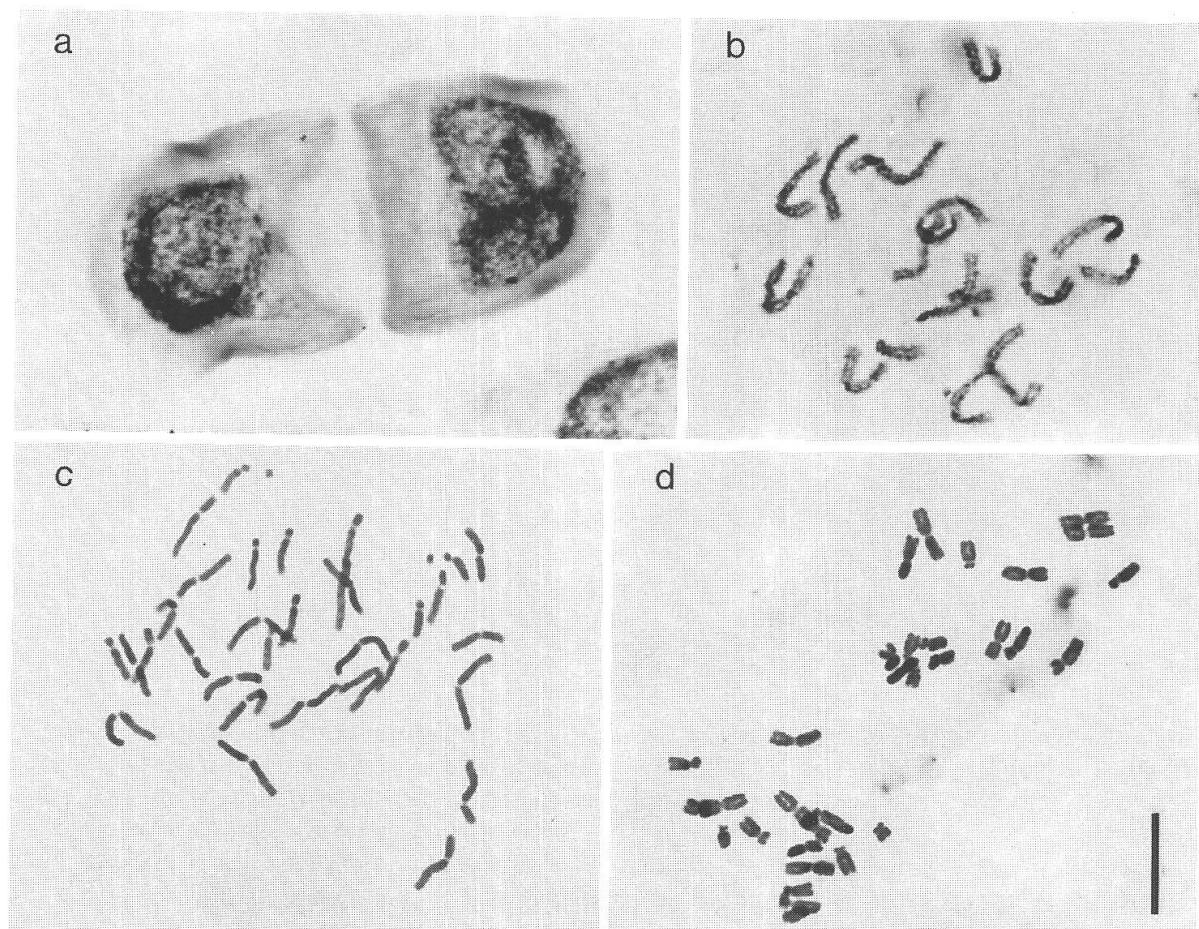


Abb. 2. a: *Ranunculus cassubicifolius* (GH-20): reticulate Interphasekerne. b–c: homogenes Kondensationsverhalten: b: *R. notabilis* (Gu27896): Prophase, $2n=16$; c: *R. cassubicifolius* (GH-20): späte Prophase, $2n=32$; d: *R. pannonicus* (Hö5576), Metaphase, $2n=32$. Der Maßstab entspricht 10 µm.

lig gleichen. Von einer Gegenüberstellung mit dem Karyotypen des in vorliegender Arbeit untersuchten diploiden Cytotypen von *R. cassubicifolius* (Hö6685) mußte aufgrund hierfür unzureichenden Materials noch abgesehen werden.

Pollen

Nach Untersuchungen von Häfliger (1943), Vuillemin (1990) und eigenen Stichproben-Messungen unterscheiden sich zwar bei verschiedenen Cytodemen die statistischen Mittelwerte der Pollengröße ($2x$: 24,8–27 µm; $3x$ – $5x$: 25,5–32 µm) geringfügig, eine sichere Bestimmung des Ploidienlevels anhand der Pollengröße ist bei *R. auricomus*-Sippen jedoch nicht möglich. Die Auswertung der Pollenbilder erfolgte daher an karyologisch untersuchten Herkünften nach qualitativen Merkmalen, welche Rückschlüsse auf Mikrosporogenese (Häfliger 1943, Jankun 1965), reproduktive Effizienz (Izmaiłow 1996) und möglichen Fortpflanzungsmodus (Czapik 1994) erlauben. Es können im wesentlichen drei Pollentypen unterschieden werden:

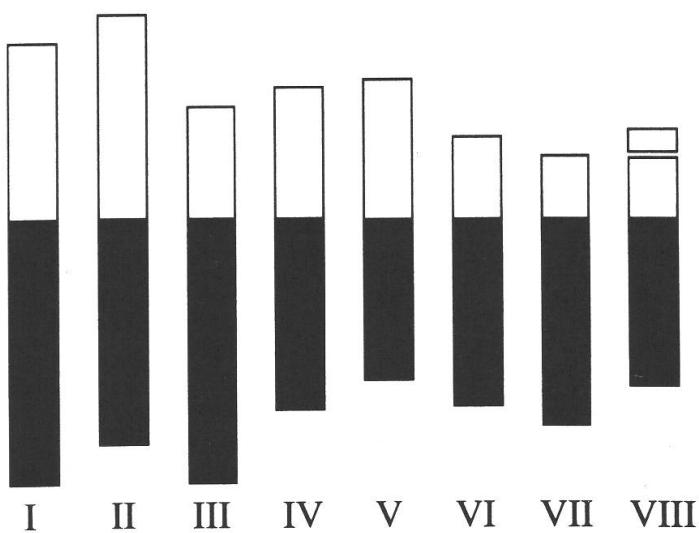


Abb. 3. *Ranunculus cassubicifolius* (GH-19): Karyotyp, Chromosomentypen hinsichtlich Gesamtlänge (rel. CLg – vgl. Tab. 2) absteigend angeordnet.

Tab. 2. Relative Länge der Chromosomentypen in Prozent der Gesamtlänge des haploiden Chromosomensatzes (relCL), Centromerindex (CIndex = Längenverhältnis des kurzen Chromosomenarmes zum gesamten Chromosom) und Bezeichnung der Centromer-Position (CPos) nach Levan & al. (1964). Links: *Ranunculus cassubicifolius* (GH-19) 2n = 32: Mittelwerte aus drei Metaphaseplatten (fett gedruckt) sowie Minimum- und Maximumwert. Rechts: *R. cassubicifolius* (2n = 16) aus Vuillemin (1990), Werte aus dem Idiogramm in Fig. 1 errechnet.

CS-Typ	4x rel CL			(eigene Daten, GH-19)				2x (Vuillemin 1990)		
	\bar{x}	min.	max.	\bar{x}	CIndex min.	max.	CPos	CS-Nr.	relCL	CIndex
II	16,0	14,8	17,2	0,48	0,46	0,50	m	1	15,6	0,49
I	16,4	14,0	18,0	0,40	0,38	0,43	m	2	16,8	0,48
IV	12,0	9,2	13,2	0,41	0,36	0,45	sm-m	3	13,6	0,44
V	11,2	10,4	13,6	0,47	0,46	0,48	m	4	11,2	0,43
III	14,0	12,4	15,6	0,30	0,28	0,35	sm	5	14,0	0,32
VI	10,0	8,8	10,8	0,31	0,27	0,32	sm	6	10,0	0,33
VII	10,0	9,2	10,8	0,24	0,20	0,28	st-sm	7	10,4	0,25
VIII	8,4	6,8	10,0	0,26	0,22	0,31	st-sm	8	8,0	0,25

1) Guter Pollen (G) mit färbbarem Zellinhalt, rundlichem Umriß mit einem Durchmesser von ca. 20–37 µm; der gute Pollen kann mit relativ gleich großen Körnern oder mit vereinzelten auffälligen Riesenpollen (R) ausgebildet sein. Ein hoher Prozentsatz von gutem, gleichkörnigen Pollen weist auf überwiegend reguläre Meiose und hohe reproductive Effizienz hin.

2) Deformierter Pollen (D), nicht färbbar, mit ± eingedelltem oder abgeflachtem Umriß mit einem Durchmesser von ca. 15–26 µm. Die Entstehung dieses sterilen Pollentyps ist vorwiegend auf postmeiotische Wachstumsstörungen zurückzuführen.

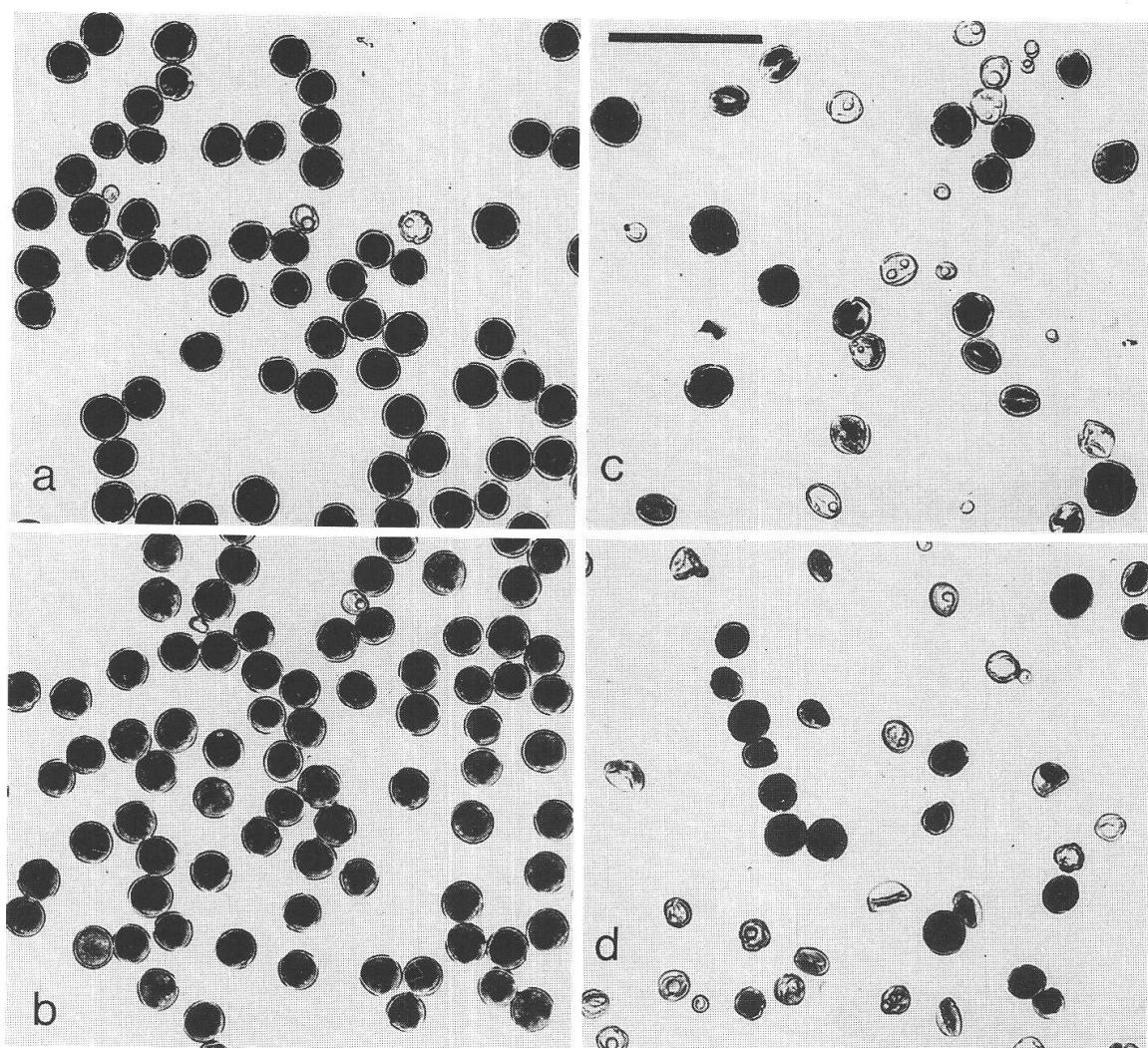


Abb. 4: Pollenbilder. a: *Ranunculus cassubicifolius* (HN7.6.87); b: *R. notabilis* (Gu27896); c: *R. mendozae* (Hö5635B); d: *R. vindobonensis* (Hö5594). Maßstab = 100 µm.

3) Zwergpollen (Z), nicht färbbar, mit \pm rundem Umriß und einem Durchmesser von ca. 8–15 µm, der ebenfalls steril und vorwiegend durch Störungen während der Meiose entstanden ist.

Die Ergebnisse der Auswertung sind in Tab. 3 zusammengestellt. Lediglich der diploide *R. notabilis* sowie der di- und tetraploide *R. cassubicifolius* bilden über 80 % guten, gleichkörnigen Pollen aus und weisen sehr geringe Anteile an Zwergpollen auf, was auf überwiegend reguläre Meiose der PMZ hinweist. Die übrigen tetraploiden Arten weisen stark unterschiedliche Prozentsätze an gutem Pollen auf, wobei auch innerhalb einer Art, wie z. B. bei *R. pilisiensis*, große Unterschiede festzustellen sind. Der Prozentanteil an Zwergpollen ist meist geringer als der des deformierten Pollens, ähnlich wie es auch Häfliger (1943) bei tetraploiden Arten festgestellt hatte.

Der Zusammenhang von Frequenz des guten Pollens mit Ploidiestufe und Fortpflanzungsmodus ist mit Vergleichsdaten aus Häfliger (1943) in Abb. 5 dargestellt. Überwiegend guter Pollen (über 85 %) kann sowohl bei di- als auch bei tetraploiden Herkünften ausgebildet sein und wird bei Jankun (1966) auch für eine hexaploide Sippe (ohne genaue

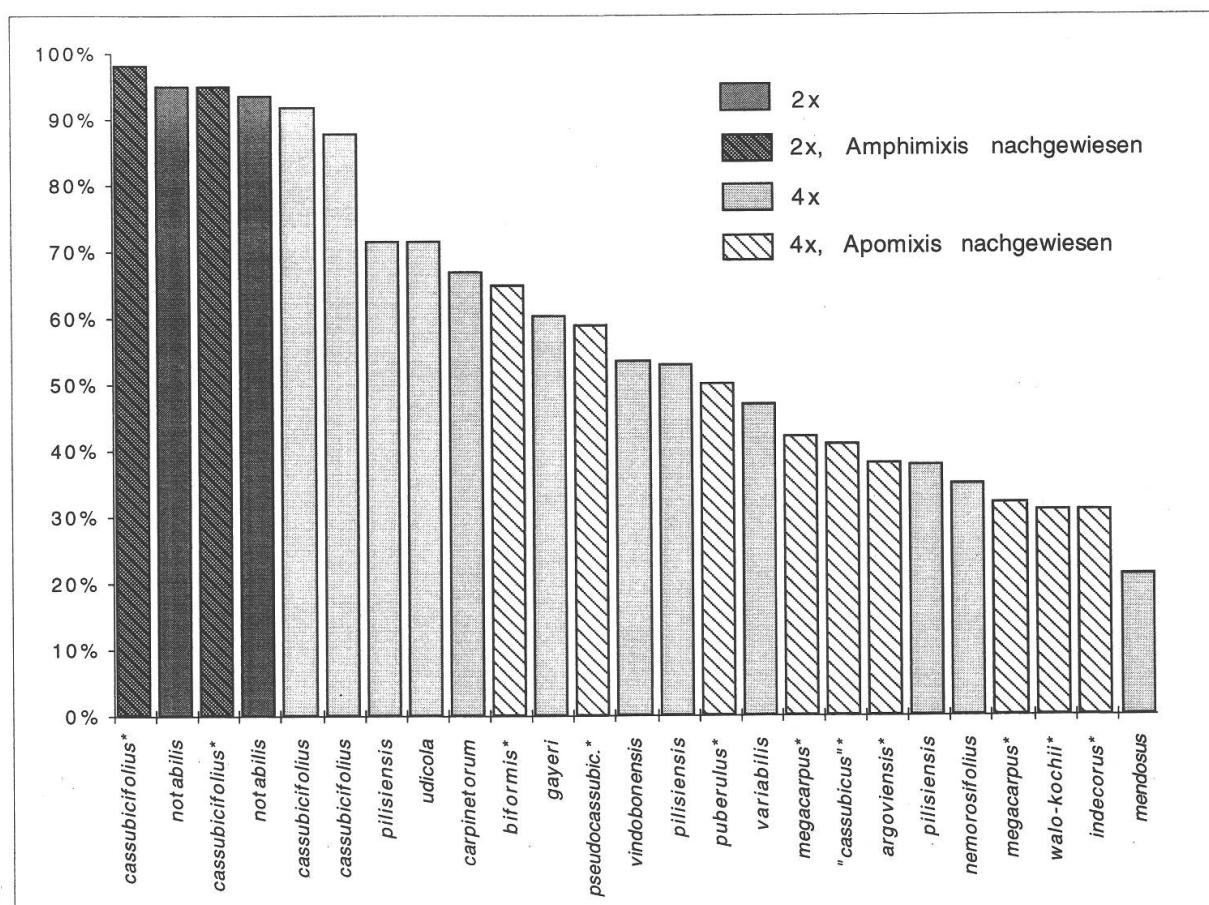


Abb. 5: Prozentsatz guten Pollens (G) bei karyologisch und z. T. auch embryologisch untersuchten Arten des *Ranunculus auricomus*-Komplexes; Herkünfte aus Häfliger (1943) sind mit * gekennzeichnet.

Daten) angegeben; umgekehrt gibt Böcher (1938) teilweise defekten Pollen auch für eine diploide Art (*R. boeckeri*) an, so daß zwischen Pollenqualität und Ploidieniveau offenbar kein direkter Zusammenhang besteht. Hingegen ist vorwiegend guter Pollen (77–98%) bisher nur bei (nachgewiesen) sexuellen Arten festzustellen, bei (nachgewiesen) pseudogamen Sippen ist mindestens 35% des Pollens defekt ausgebildet (Häfliger 1943, Izmaiłow 1996, vgl. auch Rousi 1956).

4. Diskussion

Die Ergebnisse bestätigen großteils bisher bekannte Tendenzen innerhalb des *R. auricomus*-Komplexes, zeigen jedoch durch überraschende Daten bei *R. cassubicifolius* und *R. notabilis* sowohl taxonomische Fragen als auch neue Aspekte in der Evolution des *R. auricomus*-Komplexes auf.

R. cassubicifolius war nach bisherigen Zählungen aus der Schweiz (Häfliger 1943, Rutishauser 1954 a, b, 1960, Nogler 1971–1995, Vuillemin 1990) und aus Bayern (J. Grau, mündl. Mitt.) bisher ausschließlich als diploid bekannt, weist jedoch in Niederösterreich die tetraploide Stufe auf. Die beiden Cytodeme von *R. cassubicifolius* lassen nach Hörndl &

Tab. 3. Ergebnisse der Pollenanalysen von karyologisch überprüften Arten des *Ranunculus auricomus*-Komplexes. N = Gesamtanzahl der untersuchten Pollenkörper, G = Guter Pollen, R = Riesenpollen (+ = vorhanden, - = fehlend), D = Defekter Pollen, Z = Zwergpollen (vgl. Kap. 3). Vergleichsdaten aus Häfliger (1943) sind mit einem * gekennzeichnet; Angaben für tetraploiden *Ranunculus cassubicifolius* („Lindenberg“) in Häfliger (1943) beziehen sich nach Überprüfung des Materials auf *R. megacarpus* (Rutishauser 1960).

Artnamen	Herkunft	N	Guter Pollen		Defekter P.		Ploidiegrad
			% G	R	% D	% Z	
<i>R. notabilis</i>	Gu22026	644	94,7	-	3,1	1,1	2x
<i>R. notabilis</i>	Gu27896	698	93,4	-	6,6	0,2	2x
<i>R. cassubicifolius*</i>	Willadingen	1000	98,0	-	2,0	0,0	2x
<i>R. cassubicifolius*</i>	Horbachwald	1000	95,0	-	5,0	0,0	2x
<i>R. cassubicifolius</i>	HN7.6.87	549	91,8	-	6,6	1,6	4x
<i>R. cassubicifolius</i>	GH-20	510	87,8	-	8,8	3,3	4x
<i>R. pilisiensis</i>	Gu22050	709	71,5	-	26,5	1,0	4x
<i>R. udicola</i>	Gu27908A	542	71,4	+	18,3	5,4	4x
<i>R. carpinetorum</i>	Hö5588	611	66,9	+	23,6	5,0	4x
<i>R. gayeri</i>	Gu23542	656	60,2	+	29,7	5,3	4x
<i>R. vindobonensis</i>	Hö5594	624	53,5	+	40,9	2,9	4x
<i>R. pilisiensis</i>	Ad9.5.92	579	52,8	+	23,3	25,6	4x
<i>R. variabilis</i>	Gu27880	670	46,7	+	39,7	13,6	4x
<i>R. pilisiensis</i>	Gö984	637	37,7	+	42,4	11,1	4x
<i>R. nemorosifolius</i>	Gu-Graz II	661	34,8	+	54,8	5,5	4x
<i>R. mordosus</i>	Hö6594	517	21,1	+	67,3	6,2	4x

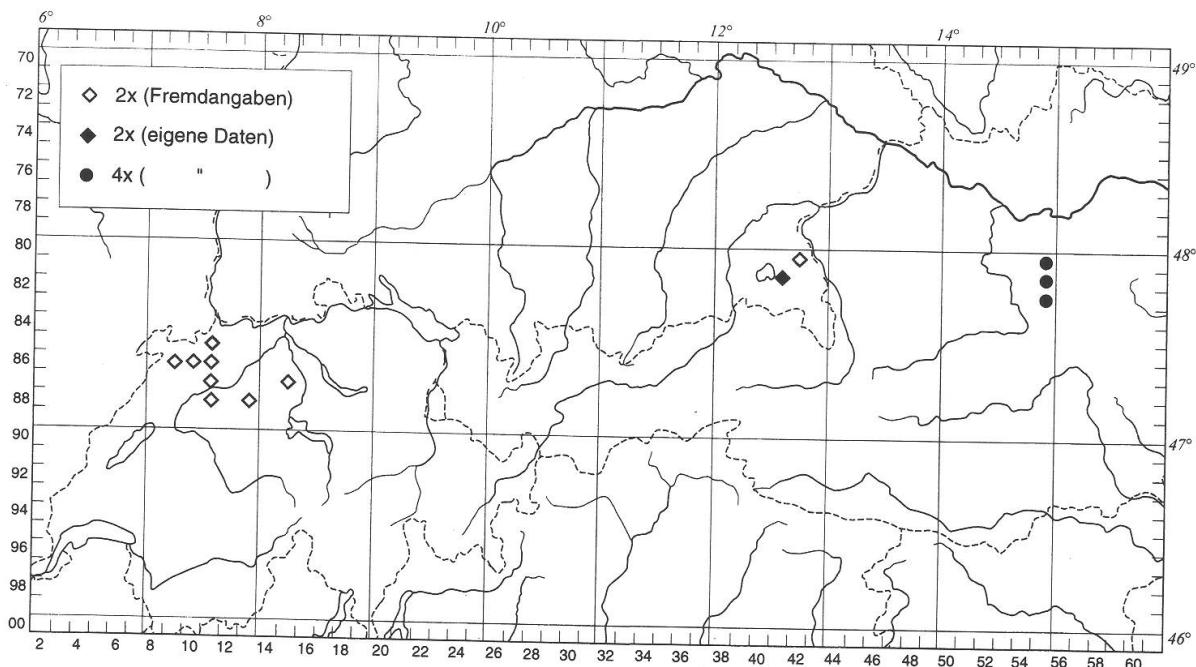


Abb. 6: Verbreitung di- und tetraploider Cytodeme von *Ranunculus cassubicifolius*, dargestellt im Grundfeldraster der Kartierung der Flora Mitteleuropas (detailliertere Darstellung der Fundorte sowie des Ostalpen-Areals der Art in Hörndl & Gutermann, Msgr.). Fremdangaben aus der Schweiz nach Vuillemin (1990), aus Bayern nach J. Grau (unveröff.; Herkunft: Dobelgraben am Waginger See).

Gutermann (Mskr.) keine morphologische Differenzierung erkennen, ähnlich wie es auch die morphologisch einheitliche, auf mehreren Ploidiestufen auftretende Art *R. allemannii* zeigt (Vuillemin 1990). Angesichts der räumlichen Trennung der beiden Cytodeme (Abb. 6) drängt sich die Frage nach Entstehung und Eigenständigkeit der tetraploiden Herkünfte auf.

Das Auftreten von Apomixis bei den tetraploiden Cytodemen würde auf eine hybridogene Entstehung der Ybbstaler Populationen hinweisen. Nach dem experimentell nachgewiesenen Kreuzungsschema von Nogler (1984) können bei Kreuzungen einer apomiktischen 4x-Pollenpflanze mit einer sexuellen diploiden weiblichen Pflanze trotz starker Inkompatibilität einige wenige triploide F_1 -Bastarde entstehen, welche nach Rückkreuzung mit dem diploiden Elter bereits in der BC_1 tetraploide Nachkommen mit einem gewissen Anteil von Apomixis-Genen auftreten. In diesem eher unwahrscheinlichen Fall müßte für die Entstehung einer allotetraploiden *R. cassubicifolius*-Sippe wohl eine morphologisch sehr ähnliche, apomiktische Art der *R. cassubicus*-Sammelgruppe als zweiter Elter postuliert werden.

Die vorliegenden Pollenbefunde lassen jedoch eher sexuelle Fortpflanzung der tetraploiden *R. cassubicifolius*-Herkünfte vermuten. Die Entstehung von amphimiktischen Tetraploiden wäre entweder durch Autopolyploidie erklärbar, oder würde im Fall von Allopolyploidie die Beteiligung einer weiteren hypothetischen, rein sexuellen Elternart voraussetzen. Die geographische Isolation der Ybbstaler Populationen schließt allerdings jegliche rezenten Hybridisierungsvorgänge aus.

Auch bei anderen Sippen der *R. cassubicus*-Sammelgruppe, die in karyologischer Hinsicht vor allem durch polnische, slowakische und finnische Autoren (Jankun & Izmaiłow 1965, Májovský & al. 1987, Rousi 1956) überdurchschnittlich gut untersucht wurde, wurden mehrere Cytodeme innerhalb einer morphologisch definierten Art festgestellt (z. B. bei *R. carpathicola* Soó [inkl. „*R. revucensis*“ nom. nud.] mit $2n=16, 32$ (Májovský & al. 1978, Májovský & al. 1987); *R. marginicola* mit $2n=24, 32, 40, 44, 64$, vgl. Skalińska & al. 1961, Jankun & Izmaiłow 1965). Letztere Autoren weisen auch auf das Auftreten mehrerer Ploidieniveaus innerhalb derselben Population hin. Außerdem wurden in diesem Formenkreis mehrfach pentaploide Arten mit $2n=40$ nachgewiesen (z. B. *R. hannaee*, *R. niepolomicensis*, vgl. Jankun & Izmaiłow 1965; *R. dispar*: Rousi 1956). Die im übrigen überwiegende tetraploide Stufe ($2n=32$) wird für vier mitteleuropäische und fünf finnische Arten angegeben (Jankun & Izmaiłow 1965, Häfliger 1943, Rousi 1956). Nach embryologisch-karyologischen Untersuchungen an polnischen Sippen dieser Gruppe (Izmaiłow 1966) ist fakultative meiotische Rekombination sowie Bildung neuer Cytodeme anzunehmen. Inwieweit diese Cytodeme als eigene Taxa bewertet werden sollten, bleibt zu diskutieren; beim derzeitigen Kenntnisstand erscheint es jedoch sinnvoll, die bisher nach morphologischen Kriterien abgrenzbaren Arten beizubehalten.

Anders als bei den *Cassubici* tritt in der gesamten, morphologisch sehr heterogenen *R. fallax*-Sammelgruppe fast ausschließlich die tetraploide Stufe auf, die bei *R. nemorosifolius*, *R. staubii*, *R. pilisiensis*, *R. mendosus* und *R. vindobonensis* erstmals festgestellt wurde (Tab. 1) und für 19 weitere Sippen angegeben wird (Skalińska & al. 1961, 1964; Häfliger 1943; Májovský & al. 1987; Rousi 1956, Brodtbeck 1993). Abweichend lautet lediglich eine Angabe von $2n=24$ für *R. kitaibelii* (Májovský & al. 1978, 1987). Zu beachten ist die karyologische Einheitlichkeit innerhalb der höchst polymorphen und relativ weitverbreiteten Art *R. pilisiensis*. (Ob auch die Zählung einer slowakischen, als „*R. estherae*“ bezeichneten Herkunft von Májovský & al. 1987 auf die gleiche Art zu beziehen ist, bedarf einer Überprüfung der Belege und kann nicht allein aufgrund der Synonymie gefolgert werden, vgl. Hörndl & Gutermann 1997, Mskr.). Nach der durch-

wegs schlechten Pollenbildung der *R. fallax*-Arten ist pseudogame Fortpflanzung zu erwarten, die jedoch lediglich bei *R. megacarpus* (Häfliger 1943) und den finnischen Sippen (Rousi 1956, als *R. fallax*-Unterarten) tatsächlich nachgewiesen ist.

Die tetraploide Stufe sowie schlecht ausgebildeter Pollen überwiegen nach bisherigen Daten auch in der *R. auricomus*-Sammelgruppe: von 32 untersuchten Arten sind 29 tetraploid (Májovský & al. 1987, Brodtbeck 1993, Májovský & al. 1978, Häfliger 1943, Izmaiłov 1976, Marchi & Visoná 1984, Masci & al. 1994, eigene Daten). Lediglich bei drei Arten wurden aneuploide Zahlen festgestellt (*R. slovacus* mit $2n = 24$, *R. stricticaulis* mit $2n = 40$, „*R. pannonicus*“ mit $2n = 24$), wobei letztere Angabe von Májovský & al. (1987) aufgrund der bisher äußerst unklaren taxonomischen Abgrenzung der Art hinsichtlich der Bestimmung zu überprüfen ist (vgl. Hörandl & Gutermann, 1997, Msgr.).

Als besonders interessant erwiesen sich die Befunde für die *R. phragmiteti*-Gruppe, die erstmals karyologisch untersucht wurde. Während *R. phragmiteti* selbst tetraploid ist, erwies sich *R. notabilis* aus dem Südburgenland als diploid und ist daher möglicherweise als sexuelle Basissippe anzusehen. Auch die Ausbildung von großteils gut ausgebildetem Pollen mit minimalem Anteil an Zwergpollen (vgl. Tab. 3, Abb. 4 a, 5) sprechen eher für amphimiktische Fortpflanzung dieser Art.

In morphologischer Hinsicht ist zu bemerken, daß *R. notabilis* mit seinen stark zerteilten Frühjahrsblättern, dem schmächtigen Habitus und den relativ kleinen Blüten (näheres in Hörandl & Gutermann Msgr.) sehr deutlich von allen bisher bekannten diploiden Arten abweicht und geradezu ein morphologisches Gegenstück zu dem sexuellen *R. cassubicifolius* darstellt. Die Hypothese einer hybridogenen Entstehung der großen Formenvielfalt des *R. auricomus*-Komplexes kann durch den Nachweis von morphologisch sehr verschiedenen sexuellen Basissippen bekräftigt werden.

Zusammenfassung

Im Rahmen einer taxonomischen Revision des apomiktischen (pseudogamen) *Ranunculus auricomus*-Komplexes in Österreich wurden von bisher 14 Arten somatische Chromosomenzahlen festgestellt, weiters wurden einige Beispiele für Interphasekern-, Kondensationsverhalten und Karyotyp erarbeitet. Von 12 karyologisch überprüften Arten wurde die Qualität reifer Pollenkörper untersucht.

Der bisher nur aus der Schweiz als diploid ($2n = 16$) und sexuell bekannte *R. cassubicifolius* erwies sich in Österreich in drei Populationen aus den Ybbstaler Alpen als tetraploid ($2n = 32$), in zwei Populationen aus Bayern hingegen als diploid; die Verbreitung der Cytodeme wird in einer Raster-Arealkarte dargestellt. Der Karyotyp der beiden Cytodeme stimmt weitgehend überein; auch die tetraploiden Herkünfte zeigen überwiegend guten Pollen (87–98%) und sind möglicherweise ebenfalls amphimiktisch. Eine neu zu beschreibende Art aus dem Süd-Burgenland, *R. notabilis*, weist $2n = 16$ ($2x$) und 93–94% guten Pollen auf, was ebenfalls sexuelle Fortpflanzung vermuten läßt.

Die übrigen 12 Arten erwiesen sich als tetraploid und bilden überwiegend schlechten Pollen (29–79%) aus, wie es für den Großteil der bisher untersuchten, apomiktischen *R. auricomus*-Sippen bekannt ist. Die Daten werden mit Literaturangaben verglichen, karyologische und taxonomische Probleme aufgezeigt und evolutionäre Aspekte des Formenkreises diskutiert.

Wir danken allen Kolleginnen und Kollegen, die uns durch Materialaufsammlungen unterstützt haben; Herrn Dr. Walter Gutermann (Wien) danken wir darüber hinaus für die Durchsicht des Manuskriptes. Herrn Univ.-Prof. Dr. Jürke Grau (München) danken wir die Überlassung von unveröffentlichten Daten. Der Österreichischen Akademie der Wissenschaften sind wir für finanzielle Unterstützung unserer Arbeit zu Dank verpflichtet.

Literatur

- Böcher T. W. 1938. Cytological studies in the genus *Ranunculus*. Dansk. Bot. Arkiv 9(4): 1–33.
- Brodtbeck T. 1993. *Ranunculi auricomi* Helvetic: 2. Einige weitere Sippen aus der Westschweiz. *Bauhinia* 11: 37–81.
- Czapik R. 1994. How to detect apomixis in Angiospermae. Polish Bot. Studies 8: 13–21.
- Delay C. 1947. Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. Rev. Cytol. Cytophysiolog. Vég. 9: 169–222, 10: 103–229.
- Häfliger E. 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 53: 317–379.
- Hörndl E. & Gutermann W. 1997. Der *Ranunculus auricomus*-Komplex in Österreich 1. Methodik; Gruppierung der mitteleuropäischen Sippen. Bot. Jahrb. 119 (im Druck).
- Hörndl E. & Gutermann W. (Msgr.). Der *Ranunculus auricomus*-Komplex in Österreich 2–4.
- Izmaiłow R. 1966. Macrosporogenesis in the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov. Bot. 8: 183–195.
- Izmaiłow R. 1970. Cytogenetic studies in the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov. Bot. 13: 37–50.
- Izmaiłow R. 1973. Cyto-embryological studies of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov. Bot. 16: 99–120.
- Izmaiłow F. 1976. Problem of apomixis in the *Ranunculus auricomus* group. Acta Biol. Cracov. Bot. 19: 15–28.
- Izmaiłow R. 1996. Reproductive strategy in the *Ranunculus auricomus* complex. Acta Soc. Bot. Polon. 65: 167–170.
- Jalas J. & Suominen J. (Eds.) 1989: Nymphaeaceae to Ranunculaceae. Atlas Flora Europaea 8.
- Jankun A. 1966. Studies of meiosis in various chromosomal types of *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov. Bot. 8: 171–181 2 tt.
- Jankun A. & Izmaiłow R. 1965. Cytotaxonomical studies in the polymorphic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov. Bot. 7: 131–152.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201–220.
- Májovský J. & al. 1978. Index of chromosome numbers of Slovakian Flora (Part 6). Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen. Bot. 26: 1–42.
- Májovský J., Murín, A., & al. (Eds.) 1987. Karyotaxonomic prehl'ad flóry Slovenska. Bratislava: VEDA.
- Marchi P. & Visonà L. 1984. Numeri chromosomici per la Flora Italiana: 889–905. Inform. Bot. Ital. 14: 248–263.
- Marklund G. & Rousi A. 1961. Outlines of evolution in the pseudogamous *Ranunculus auricomus* group in Finland. Evolution 15: 510–522.
- Masci S., Miho A. & Marchi P. 1994. *Ranunculus auricomus* L. aggr. (Ranunculaceae) in Italy. I. Sexual tetraploids on the Apennines. Caryologia 47: 97–108.
- Morawetz W., Hahn B. & Dobeš C. (Msgr.). Ein Chromosomenatlas zur Flora von Österreich.
- Niklfeld H. 1971. Bericht über die Kartierung der Flora Mitteleuropas. Taxon 20: 545–571.
- Nogler G. A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch: 1. Embryologie. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 81: 139–179.
- Nogler G. A. 1972. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*: 2. Endospermzytologie. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 82: 54–63.

- Nogler G. A. 1973. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*. 3. F_2 -Rückkreuzungsbastarde. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 83: 295–305.
- Nogler G. A. 1982. How to obtain diploid apomictic *Ranunculus auricomus* plants not found in the wild state. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 92: 13–22.
- Nogler G. A. 1984. Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus*: V. Conclusion. Bot. Helv. 94: 411–423.
- Nogler G. A. 1989. Cytogenetics of parthenogenesis – first results on *Ranunculus auricomus*. Apomixis Newsletter 1: 44–47.
- Nogler G. A. 1995. Genetics of apomixis in *Ranunculus auricomus*. VI. Epilogue. Bot. Helv. 105: 111–115.
- Rousi A. 1956. Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. "Vanamo" 29(2): 1–64.
- Rutishauser A. 1954a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-Arten. Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 25: 1–45.
- Rutishauser A. 1954b. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 10: 491–512.
- Rutishauser A. 1960. Untersuchungen über die Evolution pseudogamer Arten. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 70: 113–125.
- Rutishauser A. 1969. Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Springer, Wien.
- Skalińska M., Piotrowicz M., Sokołowska-Kulczycka A. & al. 1961. Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Polon. 30: 463–489.
- Skalińska M. & al. 1964. Additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms (Fifth contribution). Acta Soc. Bot. Polon. 33: 45–76.
- Vuillemin F. 1990. Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse: 4. distribution des cytodèmes du *Ranunculus auricomus* L. s. l. Bot. Helv. 100: 207–223.
- Vuillemin F. 1992. Origine du sympatrisme des cytotypes du *Ranunculus auricomus* L. s. l.: le cas de la population à Mauensee (canton de Lucerne Suisse). Bauhinia 10: 85–90.