

**Zeitschrift:** Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

**Herausgeber:** Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

**Band:** 78 (1982)

**Artikel:** Genetisch-ökologische Untersuchungen an "Ranunculus montanus" Willd. s.l. aus der alpinen Stufe von Davos (Graubünden) = Genetic-ecological investigations in "Ranunculus montanus" Willd. s.l. from the alpine vegetation belt of Davos (Grisons)

**Autor:** Dickenmann, Regula

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308690>

#### 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:** 02.02.2026

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

Genetisch-ökologische Untersuchungen an  
*Ranunculus montanus* Willd. s.l. aus der alpinen Stufe  
von Davos (Graubünden)

Genetic-ecological investigations in *Ranunculus montanus* Willd. s.l.  
from the alpine vegetation belt of Davos (Grisons)

von Regula Dickenmann

1982

**EIDG. TECHNISCHE HOCHSCHULE**



## Inhalt

<b>Vorwort</b>	
1. Einleitung und Problemstellung	7
2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes	11
3. Morphologische Untersuchungen	13
3.1. Methoden	14
3.2. Ergebnisse	15
3.2.1. Totalanalyse mit allen Merkmalen	15
3.2.2. Analyse von <i>R. montanus</i> s.str. mit allen Merkmalen	19
3.2.3. Analyse der Populationsschwerpunkte und Teilanalysen mit den Merkmalen M1-M4	21
4. Zytologische Untersuchungen	24
4.1. Methoden	24
4.2. Ergebnisse	25
4.2.1. Chromosomenzahlen	25
4.2.2. Karyotypen	27
5. Untersuchungen über das Fortpflanzungssystem und das Keimverhalten	33
5.1. Selbstungen	33
5.2. Fremdbestäubungen	34
5.3. Pollenuntersuchungen	34
5.3.1. Methode	34
5.3.2. Ergebnisse	35
5.4. Keimungsversuche	37
5.5. Schlussbemerkungen zum Fortpflanzungssystem	38
6. Verpflanzungsversuche	39
6.1. Methoden	39
6.2. Ergebnisse	41
6.2.1. Versuchsfächen im Feld	44
6.2.2. Verpflanzungen in Topfkultur in Zürich	44
7. Standorte und Populationsstruktur von <i>R. grenierianus</i> und <i>R. montanus</i> s.str. im Untersuchungsgebiet	48
7.1. Standortsansprüche	48
7.2. Bodenanalysen	51
7.2.1. Methoden	51
7.2.2. Ergebnisse	52
7.3. Populationsstruktur	57
7.4. Verbreitungsmuster von <i>R. grenierianus</i> und <i>R. montanus</i> s.str. am Jakobshorn	61
7.4.1. Charakterisierung der Nischen von <i>R. grenierianus</i> und <i>R. montanus</i> s.str. am Jakobshorn	62
7.4.2. Demographische Untersuchungen am Jakobshorn-Osthang	64
8. Diskussion	72
<b>Zusammenfassung - Summary - Résumé</b>	
<b>Literatur</b>	



## Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1978-1982 am Geobotanischen Institut ETH, Stiftung Rübel, in Zürich.

All jenen, die mir bei der Durchführung der Arbeit halfen, möchte ich herzlich danken. In erster Linie danke ich Frau Prof. Dr. K. URBANSKA und Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT, unter deren Leitung die Arbeit entstand, für ihre Unterstützung und stets vorhandene Hilfsbereitschaft. Frau Prof. Dr. K. URBANSKA danke ich besonders für die vielen wertvollen Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Einen speziellen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. R. GORENFLOT und seinen Mitarbeitern vom Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Paris XI, für die Durchführung der Korrespondenzanalysen.

Herrn H.R. BINZ danke ich für seine Beratungen und die Herstellung von Computerprogrammen. Den Mitgliedern der "Alpinen Gruppe" unseres Institutes danke ich für ihre Mithilfe bei den Feldarbeiten und das stets gute Arbeitsklima in Clavadel. Allen Mitarbeitern des Institutes, namentlich Herrn H.P. ACKERMANN, Herrn R. GRAF, Frau A. HEGI, Frau K. RENTSCH, Frau M. SIEGL, Herrn E. SCHÄFFER und Frau E. WOHLMANN danke ich für ihre Mithilfe. Frau A. HONEGGER danke ich für das Tippen des Manuskriptes.

Zu grossem Dank bin ich dem Schweizerischen Nationalfonds verpflichtet, der diese Arbeit finanziell unterstützte.



## 1. Einleitung und Problemstellung

Genetisch-ökologische Untersuchungen sind wichtig für die Erfassung verschiedener Aspekte der Artdifferenzierung. Die Artbildungsprozesse können verschieden klassifiziert werden. VALENTINE (1962) unterscheidet zwischen der sogenannten graduellen Artbildung und der abrupten Artbildung. Bei der graduellen Artbildung geschieht die Differenzierung stufenweise, wobei die ökologische und/oder geographische Isolierung der internen Isolationsbarrierenentwicklung vorangeht. Bei der abrupten Artbildung ist das erste evolutionäre Ereignis eine plötzliche Änderung in der Chromosomenzahl oder in der Genombeschaffenheit. GRANT (1971) unterscheidet zwischen der sogenannten primären Artbildung, die zum Teil mit der graduellen Artbildung von VALENTINE vergleichbar ist, und der Artbildung durch Hybridisierung, die teilweise der abrupten Artbildung entspricht. Die primäre Artbildung kann mit der Annahme eines genetischen Polymorphismus innerhalb von Populationen erklärt werden. GRANT (1971) unterscheidet drei Arten von primärer Artbildung, je nachdem, ob die Evolution schneller oder langsamer verläuft: Die geographische Artbildung, die Quantum-Artbildung und die sympatrische Artbildung. Dieses Artbildungskonzept wird heute von zahlreichen Autoren akzeptiert (vgl. DOBZHANSKY et al. 1977).

Bei der bestbekannten primären Artbildung, der geographischen Artbildung, entwickeln sich polymorphe Populationen langsam mittels genetischer Differenzierung über ökologische Rassen zu geographischen Rassen, Unterarten und schliesslich zu neuen, völlig isolierten Arten. Der Hauptmechanismus der Differenzierung ist also die Selektion. Die Isolierungsbarrieren sind zuerst extern, dann nimmt die Inter-Inkompatibilität zu, die Genaustausch zuerst teilweise, dann zunehmend verhindert.

Bei der Quantum-Artbildung entsteht eine neue Art relativ schnell aus einer am Rand des Verbreitungsareals gelegenen, kleinen, semi-isolierten Population. Durch genetische Drift, d.h. zufällige Veränderungen in den Allel- und Genotypenfrequenzen, und/oder starke Selektion kommt es zu drastischen genetischen Veränderungen, die die Population auf wenige, atypische Individuen reduzieren. Die obgenannte starke Selektion wurde

von LEWIS (1962) als "katastrophale Selektion" bezeichnet. Die sekundäre Population ist häufig bereits durch Fortpflanzungsbarrieren von der Mutterpopulation isoliert. Ein klassisches Beispiel für die Quantum-Artbildung ist *Clarkia lingulata*, ein Endemit der Sierra Nevada. *C. lingulata* differenzierte sich von der viel weiter verbreiteten *C. biloba*, von der sie sich in der Blütenmorphologie und im Karyotyp unterscheidet (LEWIS und ROBERTS 1956). Von einigen Autoren wurde der Begriff des "punctuated equilibria" eingeführt (ELDREDGE und GOULD 1972, GOULD und ELDREDGE 1977), der nach GRANT (1982) aber ein Synonym für Quantum-Artbildung ist.

Bei der sympatrischen Artbildung entsteht eine neue Art innerhalb der primären, polymorphen Population. Grundlage für eine sympatrische Artbildung ist die diskontinuierliche Selektion, die in ökologisch stark heterogener Umgebung stattfindet. Von dieser Form der primären Artbildung wurde bisher am wenigsten berichtet (vgl. z.B. ABBOTT 1976). Ob die sympatrische Artbildung ohne gleichzeitige Ausbildung von Isolationsbarrieren möglich ist, ist umstritten.

Bei der Artbildung durch Hybridisierung lassen sich hauptsächlich zwei Typen unterscheiden: Der homogame Typ mit normaler sexueller Fortpflanzung und der agame Typ mit asexueller oder subsexueller Fortpflanzung. Beim homogamen Typ kann es einerseits zur Ausbildung externer Isolationsbarrieren zwischen Bastarden und Eltern kommen, andererseits besteht die Möglichkeit, dass Rekombinationstypen gebildet werden. Dabei bilden mehr oder weniger sterile Hybriden homozygote Rekombinationen, die unter sich fertil sind, aber durch eine chromosomale Sterilität von den Elterntypen getrennt sind. Bei den obgenannten Prozessen findet die Artbildung auf homoploider Ebene statt, während bei der Amphiploidie, der Hybridisierung eine Verdoppelung des Chromosomensatzes folgt. Als Voraussetzung für Amphiploidie müssen diploide Taxa mit differenzierten Genomen vorhanden sein, die bastardieren können. Zudem müssen die Pflanzen relativ langlebig sein, damit genügend Chancen für eine Verdoppelung des Chromosomensatzes im somatischen Gewebe oder für die Bildung unreduzierter Gameten vorhanden sind (siehe z.B. STEBBINS 1950). Beim agamen Typ wird die Artbildung meistens durch asexuelle Fortpflanzung, viel seltener durch Heterogamie ermöglicht. Polyploidie ist in der Pflanzenwelt sehr verbreitet. Etwa ein Drittel

aller Angiospermen haben polyploide Chromosomenzahlen. Polyploidisierungen haben also offenbar eine wichtige Rolle gespielt in der Evolution höherer Pflanzen (vgl. STEBBINS 1971).

Die Polyploiden repräsentieren zweifellos verschiedene Altersstufen. FAVARGER (1961), der sich mit diesem Problem beschäftigt hat, schlägt die folgende Klassifizierung der Polyploiden nach ihrem relativen Alter vor:

1. Neopolyploide, die am Anfang ihrer Ausbreitung stehen, deren Eltern aber immer noch dominieren. Phylogenetisch betrachtet, sind es die jüngsten Polyploiden. Die Neopolyploiden kommen innerhalb des gleichen Areals wie ihre Eltern, ja innerhalb der gleichen Population, vor. Modellbeispiele für Neopolyploidie sind *Tragopogon miscellus* und *T. mirus*, zwei allotetraploide Arten in Nordamerika, die 1949 entdeckt wurden (OWNBEY 1950). Es ist bekannt, dass die diploiden Elternarten dieser Taxa vor etwa 50 Jahren in Nordamerika eingeschleppt worden sind.
2. Als Mesopolyploide sind "gute" polyploide Arten mit meist grosser geographischer Verbreitung zu betrachten. Die Eltern können teilweise noch vorhanden sein und verschiedene Verbreitungsareale besiedeln oder teilweise sympatrisch mit Polyploiden sein. Mesopolyploide sind durch viele bekannte Artengruppen vertreten. Als Beispiel sei hier nur die nordamerikanische Gruppe der *Zauschneria californica* erwähnt (CLAUSEN et al. 1940).
3. Palaeopolyploide sind taxonomisch isoliert. Die Eltern sind unbekannt. Nicht selten handelt es sich um sogenannt mono- oder oligotypische Gattungen. Die geographische Verbreitung der Palaeopolyploiden ist limitiert, häufig sind es Endemiten. Phylogenetisch betrachtet ist es die älteste Gruppe. Ein klassisches Beispiel für Palaeopolyploidie ist *Berardia subacaulis* ( $2n=36$ ), ein Endemit der Westalpen (FAVARGER 1959, 1969).

Von den zahlreichen ökologischen Faktoren, die in der Adaptation eine wichtige Rolle spielen, ist der Einfluss des Bodens von besonderem Interesse. Untersuchungen zeigen, dass die Anpassung an verschiedene Bodenverhältnisse manchmal sehr schnell und/oder sehr kleinräumig auftreten kann. Von den vielen Beispielen von Arten mit edaphischer Differenzierung seien hier nur *Agrostis tenuis* (BRADSHAW 1959), *Anthoxanthum odoratum* (McNEILLY und ANTONOVICS 1968, ANTONOVICS und BRADSHAW 1970) und *Eucalyptus viminalis*

(LADIGES 1976) erwähnt. Bestimmte Adaptationen kommen bereits in der Keimungs- bzw. frühen Lebensphase zum Vorschein. Häufig sind solche Adaptationen allein durch unterschiedliche Lebensstrategien und Verhaltensmuster erkennbar, da eventuelle direkt adaptive, morphologische Differenzierungen erst später (oder überhaupt nicht) stattfinden.

Für die Untersuchung solcher Evolutionsprozesse eignet sich die alpine Vegetationsstufe besonders gut, da die Bedingungen dort extrem sind. Das Muttergestein kann einen sehr direkten Einfluss auf eine Differenzierung haben. Die Bodenentwicklung ist häufig gering, somit findet keine "Abpufferung" statt. Aus diesen Gründen wurde für die vorliegende Arbeit eine Artengruppe mit alpiner Verbreitung gesucht. Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* ist gut entwickelt und enthält mehrere Taxa. Die Vertreter von *R. montanus* s.l. haben eine teilweise verschiedene geographische Verbreitung (LANDOLT 1954, 1956). So ist z.B. *R. grenierianus* in den Zentral- und Südalpen häufig, in den Ostalpen fehlt er. *R. montanus* kommt in den Ost-, Nord- und Zentralalpen sowie im Jura vor. *R. carinthiacus* ist vor allem im Jura häufig. Die drei Taxa kommen nur selten alle miteinander vor. *R. montanus* s.str. ist in Kontaktzonen von *R. grenierianus* und *R. carinthiacus* kaum anzutreffen, während sich *R. carinthiacus* im Gebiet mit *R. montanus* s.str. nicht ausbreiten kann (LANDOLT 1971). Die Differenzierung innerhalb von *R. montanus* s.l. beruht teilweise auf primärer Artbildung und teilweise auf Artbildung durch Hybridisierung (Amphiploidie). *R. grenierianus* und *R. carinthiacus* sind diploid ( $2n=2x=16$ ), während *R. montanus* s.str. tetraploid ( $2n=4x=32$ ) ist. Nach LANDOLT (1954) wäre *R. montanus* s.str. ein allotetraploider Bastard zwischen *R. grenierianus* und *R. carinthiacus*. Die diploiden *R. grenierianus* und *R. carinthiacus* können noch Gene austauschen. Auch zwischen *R. carinthiacus* und *R. montanus* s.str. bestehen noch - allerdings eingeschränkte - Bastardierungsmöglichkeiten, während die interne Isolationsbarriere zwischen *R. montanus* s.str. und *R. grenierianus* komplett zu sein scheint, wie dies zuerst experimentelle Untersuchungen von LANDOLT (1954) und später auch meine vorläufigen Feldbeobachtungen (DICKENMANN 1978) zeigten. Die Artengruppe des *R. montanus* s.l. kann nach den Kriterien von FAVARGER (1961) als mesopolyploide Gruppe bezeichnet werden. Das Verhaltensmuster von *R. montanus* s.l. in der alpinen Stufe lässt vermuten, dass die Adaptation innerhalb der Gruppen unter

starkem Einfluss des Substrates verläuft. *R. grenierianus* ist auf kalkarme, *R. carinthiacus* auf kalkreiche Substrate beschränkt, während *R. montanus* s.str. hauptsächlich kalkreiche, z.T. jedoch auch kalkarme Standorte besiedelt.

In der Evolution der *R. montanus*-Gruppe sind also sowohl genetische, wie auch ökologische Aspekte deutlich erkennbar. Um das Zusammenspiel dieser Aspekte näher zu erfassen, wurde *R. montanus* s.l. als Objekt für meine genetisch-ökologischen Untersuchungen gewählt, wobei der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit auf bisher unerforschte kleinräumige Differenzierungsmuster gelegt wurde.

## 2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet, die Umgebung von Davos, liegt im östlichen Teil der Zentralalpen, im Kanton Graubünden (Abb. 1). Es umfasst die oberhalb 2300 m liegenden Gebiete der von Nordost nach Südwest verlaufende Bergkette Casanna (2557 m) - Weissfluhjoch (2693 m) - Schiahorn (2708 m) - Chüpfenflue (2658 m). Auf der anderen Seite des Landwassertales gehört das Gebiet des Rhinerhorns (2528 m) und das Jakobshorn (2590 m) - Jatzhorn (2681 m) zum Untersuchungsgebiet. Diese beiden Bergketten verlaufen von Nordwest nach Südost.

Die Geologische Karte von Mittelbünden (CADISCH et al. 1929) zeigt die geologische Heterogenität der Umgebung von Davos. Vor allem die Kette Casanna-Chüpfenflue ist geologisch sehr vielfältig, Dolomite und verschiedene Kalke wechseln mit diversen Kristallingesteinen wie Gneisen, Amphiboliten, Gabbro etc. Zum Teil ändert das Muttergestein alle 50-100 m. Das Rhinerhorn- und Jakobshorn-Jatzhorn-Gebiet hingegen besteht ausschliesslich aus Silikatgesteinen.

Die untersuchte Vegetationsstufe liegt oberhalb der potentiellen Waldgrenze und reicht von 2300 m - 2700 m. Die heutige Waldgrenze liegt etwa auf 1900 m - 2000 m.

Das Relief ist im Untersuchungsgebiet meist stark gegliedert, was die

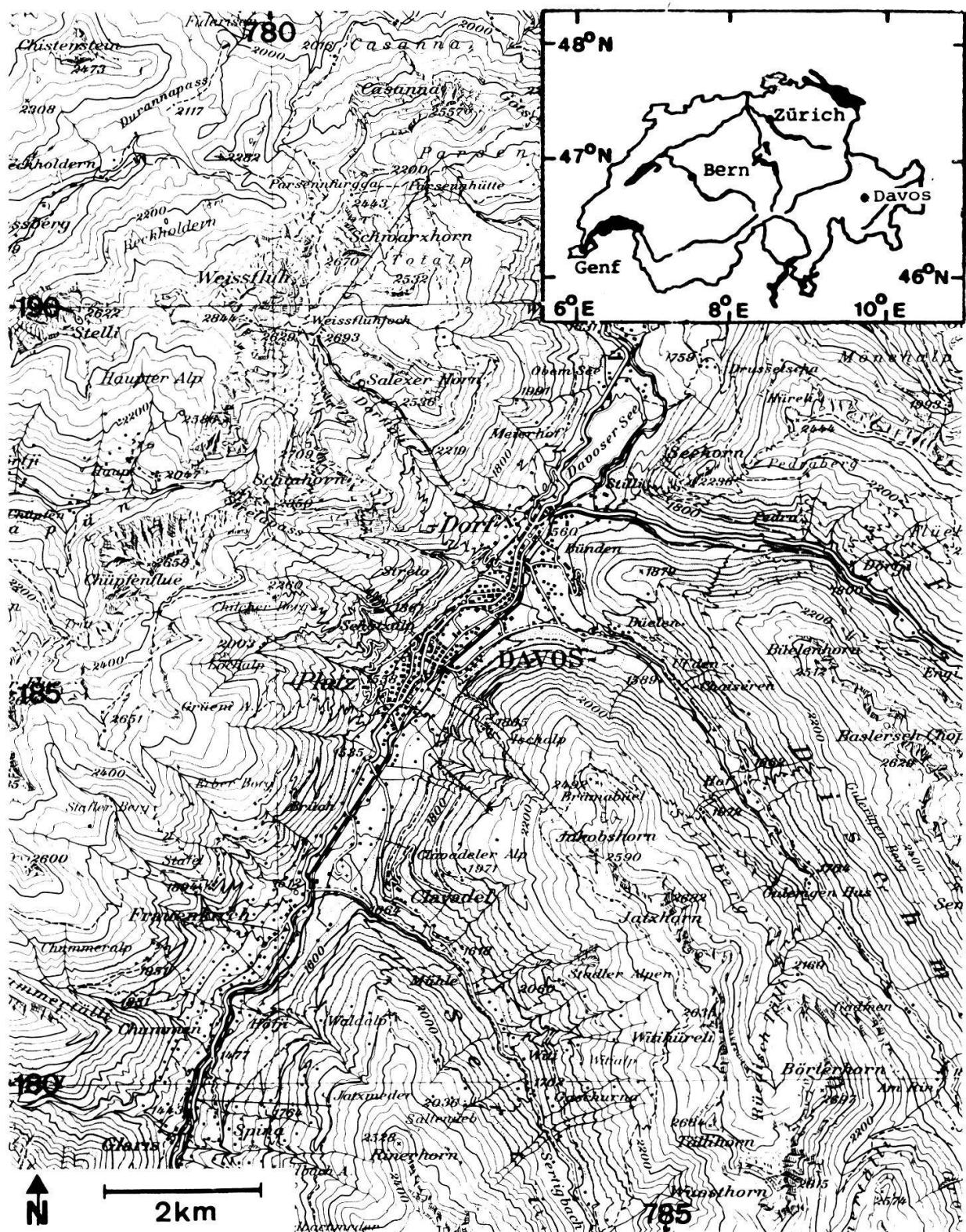


Abb. 1. Lage des Untersuchungsgebietes (1:100000).

(Reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 13.10.1982).

Bodenbildung und die Dauer der Schneebedeckung beeinflusst. Wegen des heterogenen Reliefs variiert auch die Vegetation stark, wie dies in den Untersuchungen von VETTERLI (1976, 1982) deutlich zum Ausdruck kommt. An den meist stark geneigten Hängen wechseln gut entwickelte Rasen kleinräumig mit Schutthalden. Auf Silikat dominieren im allgemeinen die mittleren Standorte.

Das Klima im Untersuchungsgebiet ist kontinental getönt, vgl. hierzu die Beschreibung und das Klimadiagramm in GIGON (1971).

### 3. Morphologische Untersuchungen

Die Morphologie von *R. montanus* s.str. und *R. grenierianus* wurde von LANDOLT (1954) an Material aus dem gesamten Verbreitungsareal untersucht. Dabei wurden als diagnostische Unterschiede vor allem die Behaarung und die Form der Stengelblätter betont.

Die folgenden diagnostischen Merkmale stammen aus HESS et al. (1970).

*R. grenierianus*. - Die grundständigen Blätter sind matt, dicht seidig behaart (8-20 Haare je  $\text{mm}^2$  Blattoberfläche). Die kleineren Stengelblätter sind meist nicht ganz bis zum Grunde in 3-5 schmal bis breit lanzettliche Abschnitte geteilt. Die Abschnitte sind 4-10 mal so lang wie breit und im untersten Drittel am breitesten.

*R. montanus* s.str. - Die grundständigen Blätter sind glänzend, kahl bis schwach behaart (0-6, selten bis 8 Haare je  $\text{mm}^2$  Blattoberfläche). Die Stengelblätter sind sehr verschiedenartig ausgebildet, meist gross, die kleineren radiär geteilt mit 3, 5 oder 7 ungleichen, breit bis schmal ovalen Abschnitten. Die Abschnitte sind 2-7 mal so lang wie breit und in oder etwas über der Mitte am breitesten.

Bei der Bestimmung der Pflanzen aus meinem Untersuchungsgebiet ergaben sich Schwierigkeiten, vor allem bei *R. montanus* s.str., der eine grosse Variationsbreite hatte und oftmals *R. grenierianus* glich. Deshalb wurde die Morphologie dieser beiden Taxa im Untersuchungsgebiet näher untersucht und mittels Korrespondenzanalysen ausgewertet.

### 3.1. Methoden

Im Sommer 1979 wurden im Untersuchungsgebiet von 23 *Ranunculus montanus* s.str. und 29 *R. grenierianus*-Populationen je ca. 10 blühende Pflanzen gesammelt. Nach der Bestimmung der Chromosomenzahlen wurden die Pflanzen herbarisiert. Insgesamt wurden die Herbarbelege von 241 *R. montanus* s.str. und von 277 *R. grenierianus* auf folgende morphologische Merkmale untersucht: Behaarung, Stengelblattmorphologie, Grundblattform, Stengelverzweigung, Grösse der Pflanzen. Es wurden nur Pflanzen vom natürlichen Standort untersucht. So konnte nicht unterschieden werden, welche Merkmale standortsbedingt und welche genetisch fixiert waren.

Für die Korrespondenzanalyse wurden die Merkmale folgendermassen codiert:

- |                                |  |
|--------------------------------|--|
| Behaarung                      | (M1): (10) wenig behaart<br>(11) mittlere Behaarung<br>(12) dichte Behaarung   |
| Oberstes Stengelblatt (M2-M4): | (20) einfach geformt<br>(21) kompliziert geformt<br>(30) den Stengel nicht umfassend<br>(31) den Stengel umfassend<br>(40) die grösste Breite im untersten Drittel<br>(41) die grösste Breite in der Mitte       |
| Grundblätter                   | (M5): (55-59) 5 Klassen: Verhältnis der Länge des mittleren Teilblattes ( $l_1$ ) zur Gesamtlänge des Blattes ( $l_2$ )<br> |
| Form der Teilblätter           | (M6): (60) rundlich<br>(61) dreieckig  |
| Stengelverzweigung             | (M7): (70) nicht verzweigt<br>(71) verzweigt   |
| Grösse der Pflanzen            | (M8): (80-89) 10 Klassen   |
| pH-Wert des Bodens             | (M9): (945) pH 4.5<br>(950) pH 5.0<br>(955) pH 5.5<br>(960) pH 6.0<br>(965) pH 6.5<br>(970) pH 7.0<br>(975) pH 7.5   |
| Chromosomenzahl                | (M10): (100) diploid<br>(101) tetraploid   |

Bereits bei der Datenerhebung war klar, dass einige der morphologischen Merkmale miteinander korreliert sind, z.B. die Merkmale der Stengelblattmorphologie: Einfach geformte Blätter sind meist nicht stengelumfassend. Auch ist die Stengelverzweigung oft mit der Grösse der Pflanze korreliert.

In der ersten Serie von Korrespondenzanalysen wurden auch der pH-Wert des Bodens (M9) und die Chromosomenzahl (M10) einbezogen, um festzustellen, ob eine Korrelation zwischen diesen Faktoren und morphologischen Merkmalen besteht.

In einer zweiten Serie wurden nur noch vier stabile morphologische Merkmale berücksichtigt: Behaarung (M1) und Stengelblattmorphologie (M2-M4).

Die Korrespondenzanalyse erlaubt es, jene Merkmale zu bestimmen, die einen speziellen Einfluss auf die Gruppierung der Individuen haben. Eine Population mit  $n$  Individuen, von denen jedes durch  $p$  Merkmale charakterisiert ist, wird in der Korrespondenzanalyse durch eine Wolke mit  $n$  Punkten in einem Raum mit  $p$  Dimensionen dargestellt. Der Ort eines Individuums wird durch die Gesamtheit der Merkmale bestimmt. Die Methode wurde in BRIANE et al. (1974) beschrieben. Die Vorteile dieser Methode sind offensichtlich. Die Anzahl der gemessenen Merkmale ist nicht begrenzt und jedes Merkmal wird gleich gewichtet, deshalb ist diese Methode besonders objektiv. Die Korrespondenzanalysen wurden am Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Paris XI, in Orsay, unter Leitung von Prof. R. GORENFLOT durchgeführt.

### 3.2. Ergebnisse

#### 3.2.1. Totalanalysen mit allen Merkmalen

Diese Analyse trennte die Diploiden recht gut von den Tetraploiden, es traten nur wenige Ueberschneidungen auf (Abb. 2). Die Tetraploiden vom Dolomitgebiet waren völlig abgetrennt von den Diploiden, während die Tetraploiden von Silikatstandorten näher bei den Diploiden lagen. Die *R. grenierianus*-Populationen vom Jakobshorn-Osthang zeigten einige Ueberschneidungen mit den *R. montanus* s.str.-Populationen aus demselben Gebiet (vgl. Kap. 6.4.).

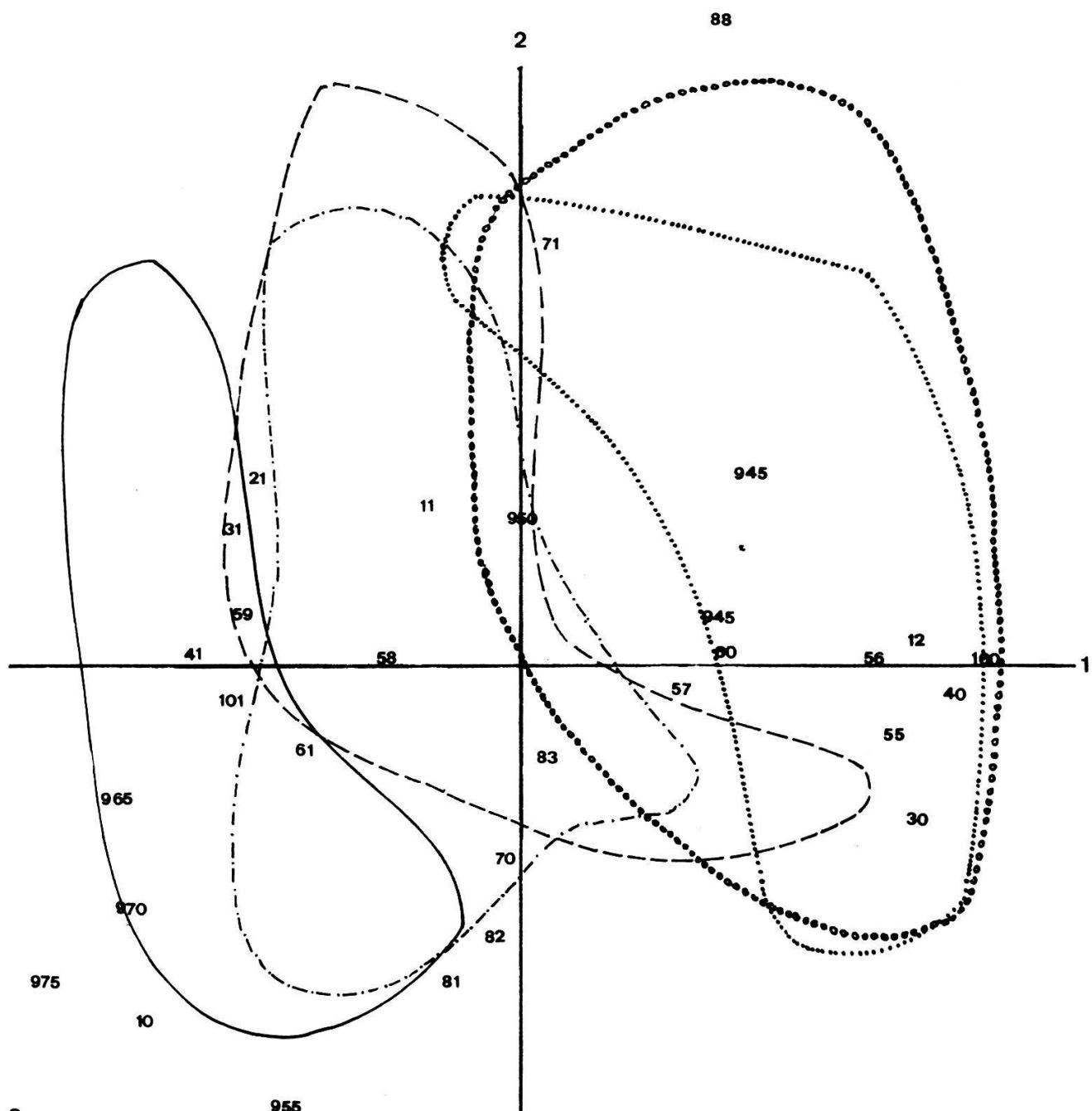


Abb. 2. Totalanalyse mit allen Faktoren

### a. Projektion der 1. und 2. Achse

- *R. montanus* Dolomit  
 - - - *R. montanus* Jakobshorn  
 - - - - *R. montanus* Silikat  
 00000 *R. grenierianus* Silikat  
 \* \* \* \* *R. grenierianus* Jakobshorn

Die Zahlen bedeuten die verschiedenen Faktoren.

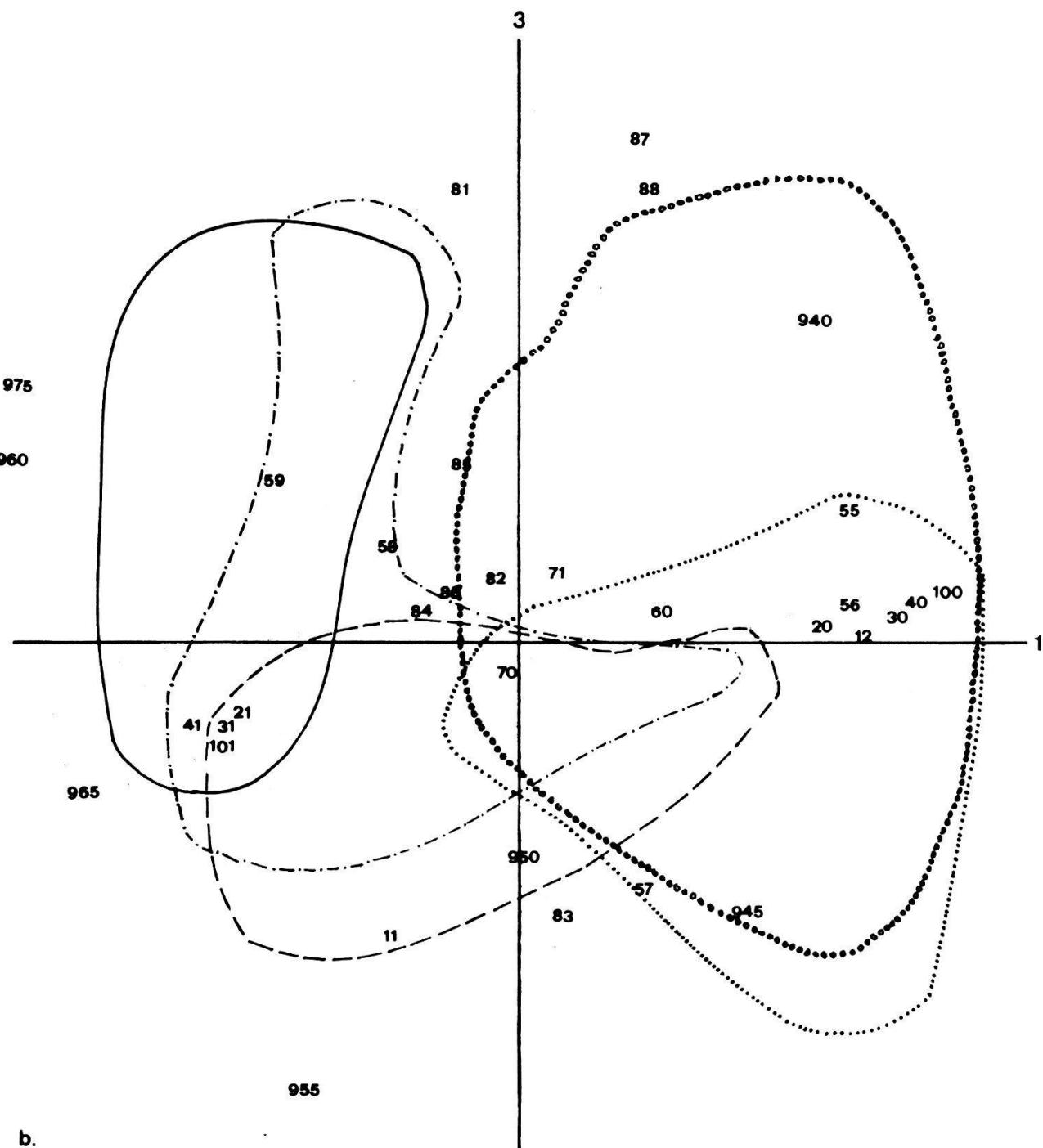


Abb. 2b. Projektion der 1. und 3. Achse

(Legende s. Abb. 2a).

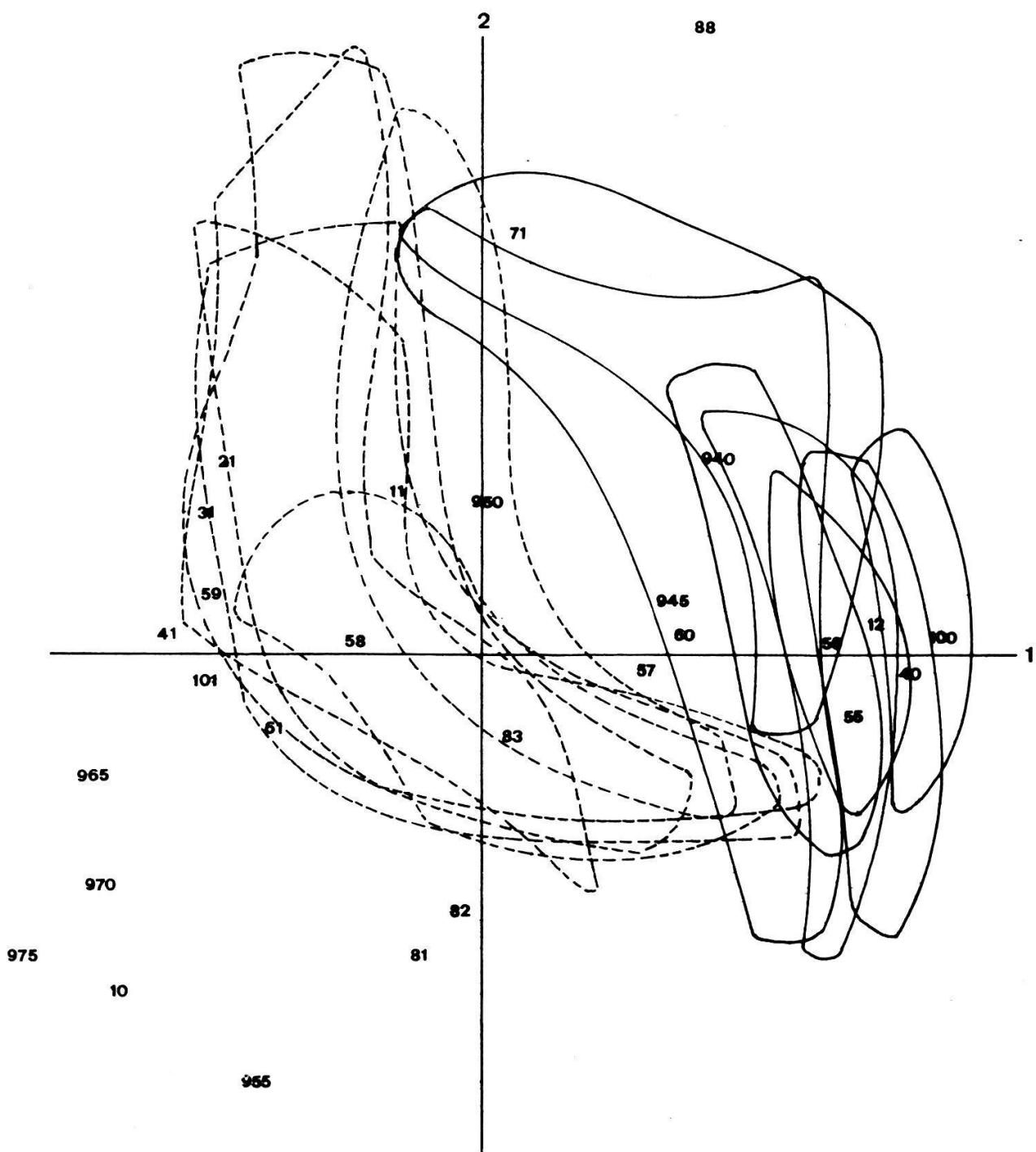


Abb. 3. Analyse der Pflanzen vom Jakobshorn mit allen Merkmalen  
Projektion der 1. und 2. Achse.

----- *R. montanus* s.str.  
\_\_\_\_\_ *R. grenierianus*

Die Zahlen bedeuten die verschiedenen Faktoren (vgl. Methoden).

Die Verteilung der Populationswolken wurde auf der 1. Achse zu 20% durch die Chromosomenzahl (M10), zu 11, 15 und 17% durch die drei Merkmale der Stengelblattmorphologie (M2-M4) und zu 15% durch die Behaarung (M1) definiert. Der pH-Wert des Bodens (M9) trug 11% zur 1. Achse bei. Die restlichen Merkmale hatten einen geringen Anteil von 0.8 bis 6%. Die 2. Achse wurde vor allem durch die Grösse der Individuen (M8, 33%) und die Verzweigung (M7, 37%) definiert. Die übrigen Merkmale hatten Anteile unter 10% (Abb. 2a). Die dritte Achse wurde vor allem durch den pH-Wert (M9, 35%), die Behaarung (M1, 21%) und ebenfalls die Grösse (M8, 21%) definiert. Die Grundblattmorphologie (M5) trug mit 10% zur 3. Achse bei, die restlichen Merkmale hatten Anteile unter 10% (Abb. 2b).

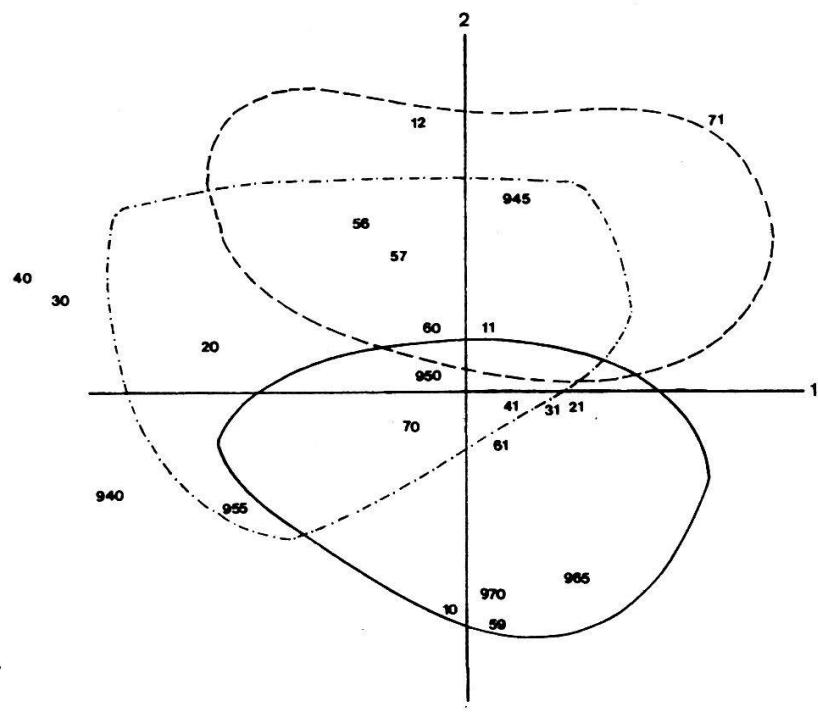
In dieser Analyse trugen also neben einigen morphologischen Merkmalen vor allem die Chromosomenzahl und der pH-Wert zu einer Auftrennung von *R. montanus* s.str. und *R. grenierianus* bei. Die niederen pH-Werte der Silikatpopulationen von *R. montanus* s.str. führten dazu, dass diese näher bei *R. grenierianus* lagen als die Dolomitpopulationen von *R. montanus* s.str. (Abb. 2).

Vor allem die Variation der Grösse der Pflanzen innerhalb von Populationen führte dazu, dass die meisten Populationswolken ziemlich gross waren. Aber auch die Variation der übrigen morphologischen Merkmale innerhalb der Populationen war bemerkenswert, wobei die Einzelpopulationen von *R. montanus* s.str. im allgemeinen eine grössere Streuung zeigten als diejenigen von *R. grenierianus*. Diese Tendenz zeigte sich auch am Jakobshorn, obschon die Populationen von *R. montanus* s.str. dort sehr klein waren (Abb. 3).

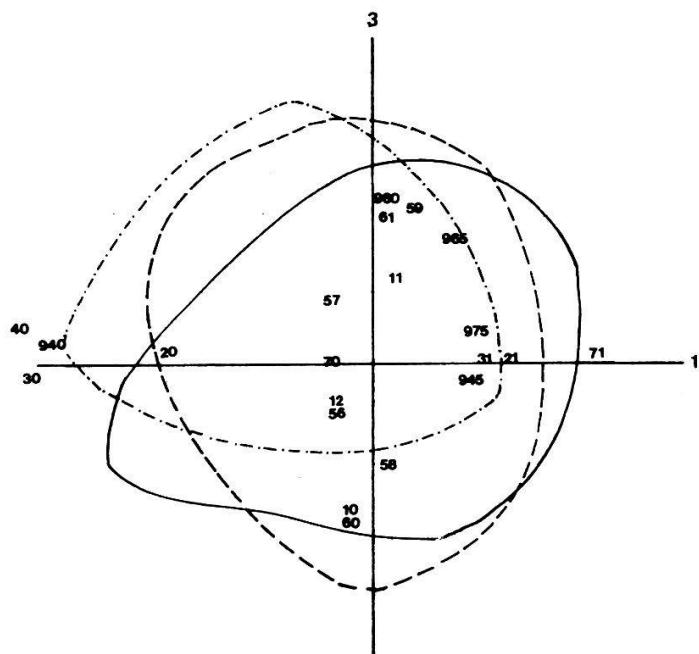
Es konnte keine Korrelation zwischen dem pH-Wert und morphologischen Merkmalen festgestellt werden.

### 3.2.2. Analyse von *R. montanus* s.str. mit allen Merkmalen

Die Analyse von *R. montanus* s.str. führte nur zu einer undeutlichen Aufspaltung der Populationen von verschiedenen Gesteinsunterlagen (Abb. 4). Die 1. Achse wurde zu 65% durch die Merkmale der Stengelblattmorphologie (M2-M4), die 2. Achse zu 29% durch die Behaarung (M1) und zu 30% durch den pH-Wert (M9) definiert. Die 3. Achse wurde ebenfalls zu 29% durch den



a.



b.

Abb. 4. Analyse der Tetraploiden mit allen Merkmalen

- a. Projektion der 1. und 2. Achse
- b. Projektion der 1. und 3. Achse

— *R. montanus* s.str. Dolomit  
 - - - *R. montanus* s.str. Jakobshorn  
 - - - *R. montanus* s.str. übrige Silikatstandorte

Die Zahlen bedeuten die verschiedenen Faktoren (vgl. Methoden)

pH-Wert (M9), daneben aber zu 22% durch die Grösse (M8) und zu 20% durch die Grundblattform (M5, M6) definiert.

Die Morphologie der Pflanzen variierte innerhalb der Populationen stark. So hatten fast alle Populationen neben Individuen mit komplizierten, stengelumfassenden Stengelblättern auch solche mit einfachen Stengelblättern. Die teilweise Auftrennung der Dolomit- von den Silikatpopulationen (Abb. 4a) wurde vor allem durch die unterschiedlichen pH-Werte bewirkt. Die Jakobshorn-Populationen waren wegen der durchschnittlich stärkeren Behaarung deutlicher von den Dolomitpopulationen abgetrennt als die übrigen Silikatpopulationen.

### 3.2.3. Analysen der Populationsschwerpunkte und Teilanalysen mit den Merkmalen (M1-M4)

Die Analysen der Populationsschwerpunkte zeigten, dass die Schwerpunkte der Populationswolken von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. deutlich voneinander getrennt waren. Dies war sowohl in den Analysen mit allen Merkmalen, wie auch in den Teilanalysen mit den vier stabilen morphologischen Merkmalen M1-M4 der Fall (Abb. 5a,b).

Die Analysen der Individuen mit den Merkmalen M1-M4 führte zu einer Anhäufung von Punkten am gleichen Ort. Es zeigte sich, dass die meisten *R. grenierianus* eine nach LANDOLT (1954) typische Morphologie aufwiesen, während die Variation bei *R. montanus* s.str. grösser war. Diese Tendenz bestätigte sich auch in der Teinalalyse am Jakobshorn (Abb. 6). 63 von 74 *R. grenierianus* waren stark behaart und hatten einfach geformte, den Stengel umfassende Stengelblätter mit der grössten Breite unterhalb der Mitte, die übrigen 11 *R. grenierianus* hatten eine andere Merkmalskombination, aber keiner hatte die für *R. montanus* s.str. typische Morphologie. Bei *R. montanus* s.str. waren nur 27 von 63 Individuen wenig behaart und hatten kompliziert geformte, den Stengel umfassende Stengelblätter. 8 *R. montanus* s.str. wiesen eine für *R. grenierianus* typische Morphologie auf, während die restlichen 28 andere Merkmalskombinationen hatten.

Die morphologischen Untersuchungen an *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. zeigen, dass es nicht immer möglich war, die beiden Taxa aufgrund

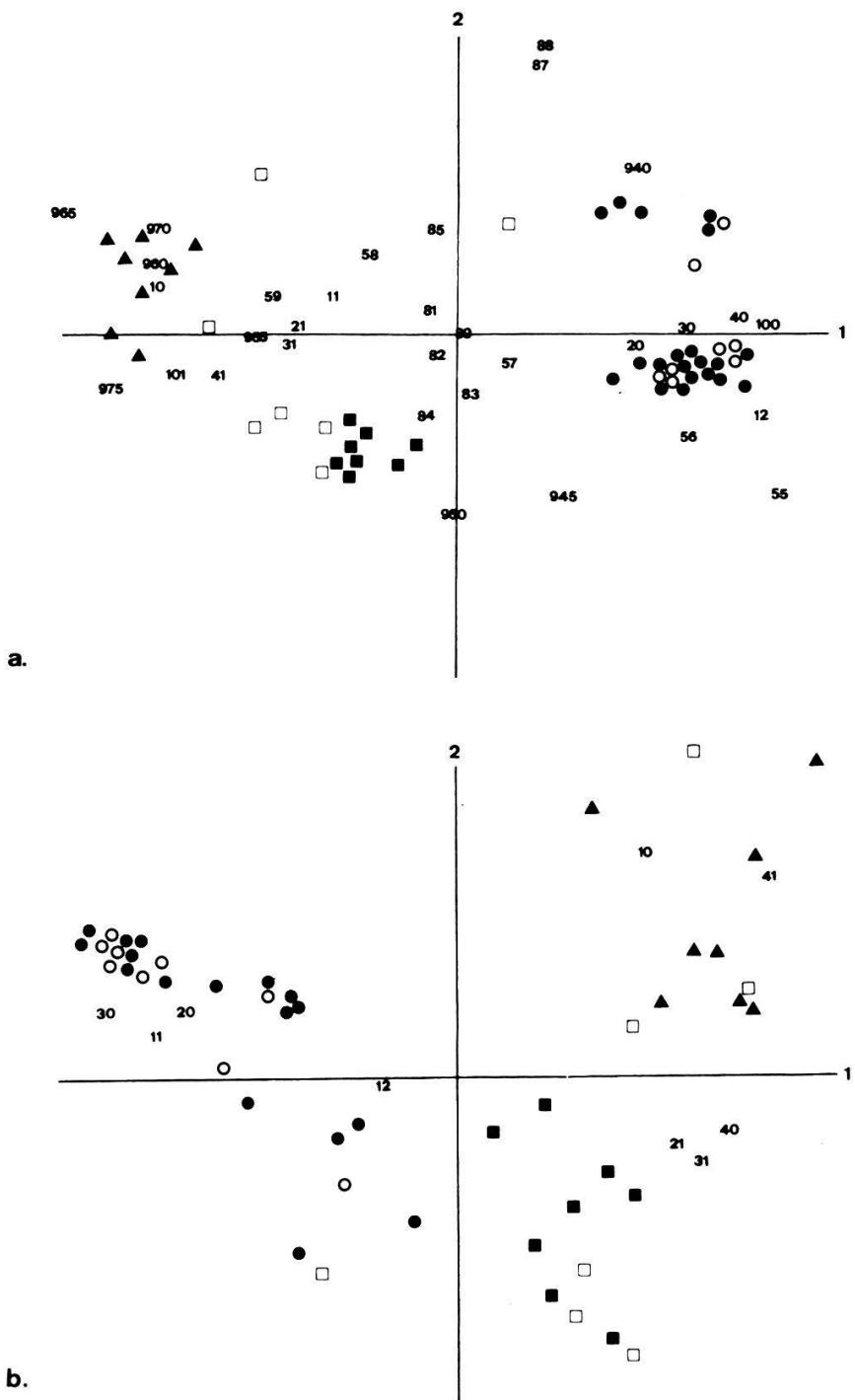


Abb. 5. Analyse der Populationsschwerpunkte. Projektion der 1. und 2. Achse.

a. Analyse mit allen Merkmalen. b. Analyse mit den Merkmalen M1-M4

- *R. grenierianus* Silikat
- *R. grenierianus* Jakobshorn
- ▲ *R. montanus* s.str. Dolomit
- *R. montanus* s.str. Jakobshorn
- *R. montanus* s.str. übrige Silikatgebiete

Die Zahlen bedeuten die verschiedenen Faktoren (vgl. Methoden).

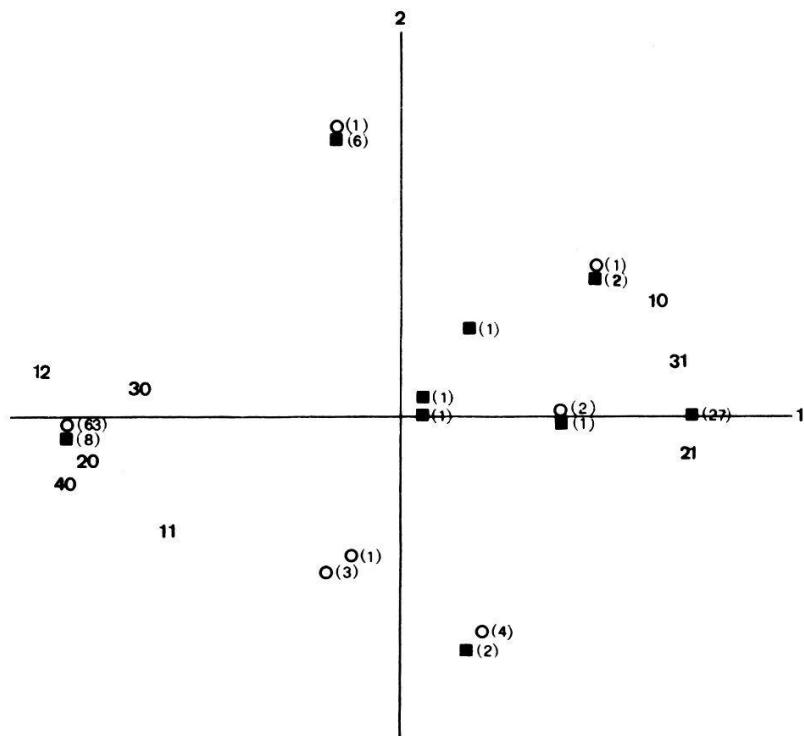


Abb. 6. Teilanalyse der Pflanzen vom Jakobshorn mit den Merkmalen M1-M4.  
Projektion der 1. und 2. Achse.

○ *R. grenierianus*  
■ *R. montanus* s.str.

Die Zahlen in Klammern beziehen sich auf die Anzahl Individuen,  
die Bedeutung der übrigen Zahlen s. Methoden.

morphologischer Merkmale zu unterscheiden. Besonders *R. montanus* s.str. wies eine grosse Variationsbreite auf. Daher ist in Zweifelsfällen, insbesondere auf Silikatböden, eine zytologische Kontrolle nötig.

## 4. Zytologische Untersuchungen

Die Artengruppe des *R. montanus* weist eine zytologische Differenzierung auf. Von den sechs in den Alpen vorkommenden Arten sind vier diploid (*R. grenierianus*, *R. carinthiacus*, *R. aduncus*, *R. oreophilus*) und zwei tetraploid (*R. montanus* s.str., *R. venetus*).

Da die Unterscheidung von *R. montanus* s.str. und *R. grenierianus* aufgrund morphologischer Merkmale nicht immer möglich war, wurden bei ca. zehn Pflanzen jeder untersuchten Population die Chromosomen gezählt. Zudem wurden die Karyotypen von *R. carinthiacus*, *R. grenierianus*, *R. montanus* s.str. von Dolomit- und Silikatstandorten gemessen.

### 4.1. Methoden

#### 4.1.1. Präparation

Für die Chromosomenzahlbestimmung wurden ausschliesslich somatische Gewebe verwendet. Wurzelspitzen, junge Blätter und Blütenknospen wurden während einer Stunde in einer wässerigen, 0.15%-igen Colchizinlösung vorbehandelt und anschliessend in Aethanol/Eisessig (3:1) fixiert.

Für die Karyotypenbestimmung wurden Wurzelspitzen während zwei Stunden in einer 0.05%-igen Colchizinlösung vorbehandelt.

Nach frühestens 24 Stunden Fixierung wurde das Material in Orcein-Lacto-Propionsäure (nach DYER 1963) gegeben, kurz erwärmt und in einem Tropfen Orcein-Lacto-Propionsäure gequetscht.

#### 4.1.2. Auswertung der Metaphasen

Mit einem Zeichenapparat wurden Metaphasen mit gut separierten und etwa gleich kontrahierten Chromosomen 2900x vergrössert gezeichnet. Als Marker-

chromosomen wurden die akrozentrischen Chromosomen mit Satelliten benutzt. Es wurden nur Metaphasen ausgewählt, bei denen die Länge der Markerchromosomen bis auf 0.4  $\mu\text{m}$  übereinstimmte. Auf den Zeichnungen wurde die Länge einzelner Chromosomenarme ausgemessen.

Für die Karyotypenbestimmungen wurden sechs Pflanzen pro Population untersucht und acht Metaphasen ausgewertet.

Nach der Lage des Centromers, die sich durch den Chromosomenindex (Verhältnis von kurzem zu langem Chromosomenarm) ausdrücken lässt, wurden die Chromosomen in vier Gruppen eingeteilt:

Metazentrische Chromosomen	(M) :	Chromosomenindex	0.98-1,0	
Submetazentrische	"	(SM) :	"	0.39-0.97
Akrozentrische	"	(A) :	"	0.01-0.38
Telozentrische	"	(T) :	"	0 (das Chromosom hat nur einen Arm)

Akrozentrische Chromosomen mit Satelliten wurden in der Karyotypenformel als A<sub>SAT</sub> kodifiziert.

Die gleichen Kriterien wurden bereits in meinen früheren Untersuchungen verwendet (DICKENMANN 1978).

## 4.2. Ergebnisse

### 4.2.1. Chromosomenzahlen

*R. grenierianus* 2n=2x=16 (Abb. 7). - Pflanzen aus der Gegend von Davos waren immer diploid (2n=16). Meine Ergebnisse bestätigen die früheren Angaben aus verschiedenen Gegenden der Schweizer Alpen (LANDOLT 1954, GOEPFERT 1974) und auch meine früheren Zählungen aus der Gegend von Davos (DICKENMANN 1978).

*R. carinthiacus* 2n=2x=16 (Abb. 8). - Meine Untersuchungen vom Rigi und aus der Westschweiz ergaben immer die diploide Zahl (2n=16), was mit den früheren Angaben aus den Schweizer Alpen von LANDOLT (1954, DICKENMANN 1978) und aus den Pyrenäen (LANDOLT 1956) übereinstimmt. Auch SOPOVA und SEKOVSKI (1981), die Pflanzen aus Mazedonien untersuchten, haben in ihrem Material die gleiche Chromosomenzahl gefunden.

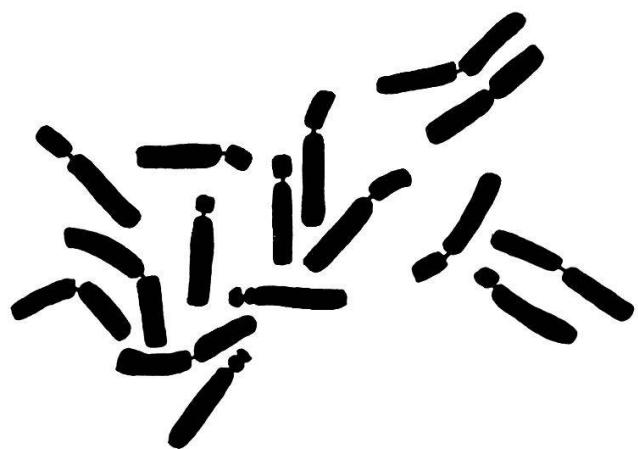


Abb. 7. Metaphase aus einer Wurzelspitze von *R. grenierianus*. 2900x.

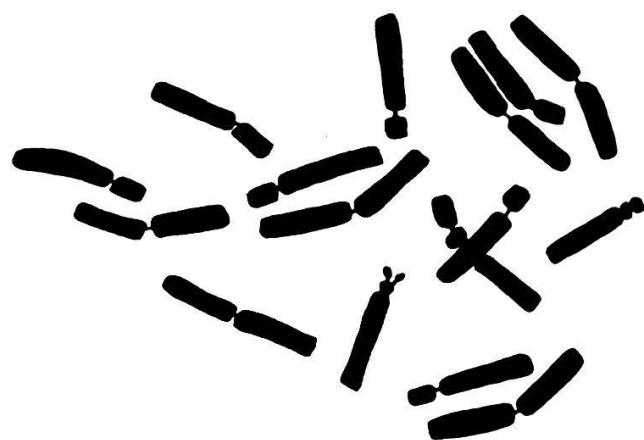


Abb. 8. Metaphase aus einer Wurzelspitze von *R. carinthiacus*. 2900x.



Abb. 9. Metaphase aus einer Wurzelspitze von *R. montanus* s.str. 2900x.

*R. montanus* s.str.  $2n=4x=32$  (Abb. 9). - Zählungen an Pflanzen aus der Gegend von Davos ergaben immer die tetraploide Zahl ( $2n=32$ ), was mit den früheren Angaben von LANDOLT (1954) und DICKENMANN (1978) übereinstimmte, während LANGLET (1932) diploide Pflanzen mit  $2n=16$  fand. MATTICK in TISCHLER (1950) fand neben Diploiden ( $2n=16$ ) und Tetraploiden ( $2n=32$ ) auch Triploide ( $2n=24$ ). Wahrscheinlich verwendeten nicht alle Autoren den Artbegriff *R. montanus* im engeren Sinn. So könnte es sich bei den Diploiden um andere Vertreter der Artengruppe des *R. montanus* handeln, während es sich bei den von MATTICK beschriebenen Pflanzen um triploide Bastarde oder um Pflanzen mit autotriploiden Geweben handeln könnte.

#### 4.2.2. Karyotypen

In der vorliegenden Arbeit wurden die Karyotypen von zwei *R. grenierianus*-, zwei *R. carinthiacus*- und zwei *R. montanus* s.str.-Populationen untersucht (Tab. 1).

Tab. 1. Herkunft des Untersuchungsmaterials

TAXON	1. POPULATION	2. POPULATION
<i>R. grenierianus</i>	Dorftälli (2380 m)	Jakobshorn (2560 m)
<i>R. carinthiacus</i>	Rigi (1620 m)	Le Locle (1160 m)
<i>R. montanus</i> s.str.	Schiawang (2340 m) (Dolomit)	Jakobshorn (2560 m) (Silikat)

*R. grenierianus* (Tab. 2, Abb. 10). Karyotypenformel: 8SM 6A ( $2A_{SAT}$ ).

Bei den Karyotypen der beiden untersuchten Populationen (Jakobshorn und Dorftälli) lassen sich vier Gruppen unterscheiden:

- 3 Paare (I-III) mit submedianem Centromer, hohem Chromosomenindex und grosser Gesamtlänge
  - 3 Paare (IV-VI) mit submedianem resp. subterminalem Centromer, mittlerem Index und mittlerer Gesamtlänge (Uebergangsbereich von submetazentrisch zu akrozentrisch)
  - 1 akrozentrisches Paar (VII) mit tiefem Index und geringer Gesamtlänge
  - 1 akrozentrisches Paar (VIII) mit Satelliten. (Markerchromosomen)
- Totale Länge des Karyotyps (TLK): 100.6  $\mu$ m.

Tab. 2. Chromosomenwerte von *R. grenierianus* in  $\mu\text{m}$ 

CT	Chromosomentyp	$\bar{x}$	Mittelwert
Nr	Chromosomennummer	s	Standardabweichung
LA	Langer Arm	SAT	Satelliten
KA	Kurzer Arm	TL	Totale Länge des Chromosoms
KA/LA	Chromosomenindex (kurzer Arm zu langem Arm)		

CT	Nr	$\bar{x}$	LA s	$\bar{x}$	KA s	SAT	TL	KA/LA
SM	I	4.1	0.24	3.8	0.27		7.9	0.93
SM	II	4.1	0.27	3.6	0.18		7.7	0.88
SM	III	4.1	0.21	3.2	0.29		7.2	0.78
SM	IV	4.3	0.24	1.7	0.18		6.0	0.40
A	V	4.3	0.29	1.5	0.23		5.8	0.35
A	VI	4.4	0.26	1.5	0.16		5.9	0.34
A	VII	4.4	0.18	0.8	0.10		5.2	0.18
<sup>A</sup> <sub>SAT</sub>	VIII	4.4	0.17	0.2	0.07	+	4.6	0.05

*R. carinthiacus* (Tab. 3, Abb. 11). Karyotypenformel: 8SM 6A (2A<sub>SAT</sub>)

Bei den Karyotypen der beiden untersuchten Populationen lassen sich ebenfalls vier Gruppen unterscheiden:

- 3 Paare (I-III) mit submedianem Centromer, hohem Index und grosser Gesamtlänge
- 2 Paare (IV, V) im Uebergangsbereich von submetazentrisch zu akrozentrisch
- 2 akrozentrische Paare (VI, VII)
- 1 akrozentrisches Paar (VIII) mit Satelliten (Markerchromosom)  
Totale Länge des Karyotyps (TLK): 101.8  $\mu\text{m}$ .

Tab. 3. Chromosomenwerte von *R. carinthiacus* in  $\mu\text{m}$   
(Abkürzungen s. Tab. 2)

CT	Nr	$\bar{x}$	LA s	$\bar{x}$	KA s	SAT	TL	KA/LA
SM	I	4.1	0.22	3.9	0.21		8.0	0.95
SM	II	4.1	0.28	3.8	0.25		7.9	0.93
SM	III	4.2	0.19	3.3	0.26		7.5	0.79
SM	IV	4.3	0.23	1.9	0.19		6.2	0.44
A	V	4.3	0.30	1.5	0.21		5.8	0.35
A	VI	4.4	0.21	1.1	0.17		5.5	0.25
A	VII	4.4	0.18	1.0	0.13		5.4	0.23
<sup>A</sup> <sub>SAT</sub>	VIII	4.4	0.13	0.2	0.05	+	4.6	0.04

*R. montanus* s.str. (Tab. 4, Abb. 12) Karyotypenformel: 16SM 14A (2A<sub>SAT</sub>)

Der Karyotyp der Population von Dolomit unterschied sich nicht signifikant vom Karyotypen der Population von Silikat, deshalb wurde auf eine separate Darstellung verzichtet.

- Die Paare I-VI haben ein submedianes Centromer, sie sind lang und haben einen hohen Chromosomenindex.
- Die Paare VII-XV liegen im Übergangsbereich von submetazentrisch zu akrozentrisch. Da die Gesamtlänge und der Chromosomenindex kontinuierlich absinken, wurde auf eine feinere Gruppeneinteilung verzichtet.
- Das Chromosomenpaar mit Satelliten (XVI) ist akrozentrisch (Markerchromosomen)

Totale Länge des Karyotypen (TLK): 202.6 µm.

Tab. 4. Chromosomenwerte von *R. montanus* s.str. in µm  
(Abkürzungen s. Tab. 2)

CT	Nr	LA		KA		SAT	TL	KA/LA
		$\bar{X}$	s	$\bar{X}$	s			
SM	I	3.9	0.31	3.7	0.29		7.6	0.95
SM	II	4.0	0.27	3.7	0.19		7.7	0.93
SM	III	4.0	0.29	3.7	0.28		7.7	0.93
SM	IV	4.1	0.28	3.7	0.15		7.8	0.90
SM	V	4.2	0.27	3.5	0.31		7.7	0.83
SM	VI	4.3	0.32	3.5	0.26		7.8	0.81
SM	VII	4.2	0.19	2.0	0.13		6.2	0.48
SM	VIII	4.3	0.23	1.9	0.25		6.2	0.44
A	IX	4.4	0.22	1.5	0.13		5.9	0.34
A	X	4.3	0.24	1.3	0.11		5.6	0.30
A	XI	4.3	0.21	1.2	0.18		5.5	0.28
A	XII	4.4	0.13	1.1	0.22		5.5	0.25
A	XIII	4.4	0.17	0.9	0.17		5.3	0.20
A	XIV	4.5	0.11	0.8	0.06		5.3	0.18
A	XV	4.4	0.19	0.6	0.08		5.0	0.14
A <sub>SAT</sub>	XVI	4.3	0.08	0.2	0.03	+	4.5	0.05

Tab. 5. Totale Länge des Karyotyps (TLK) in µm

TAXON	TLK
<i>R. grenierianus</i>	100.6
<i>R. carinthiacus</i>	101.8
<i>R. montanus</i> s.str.	202.6

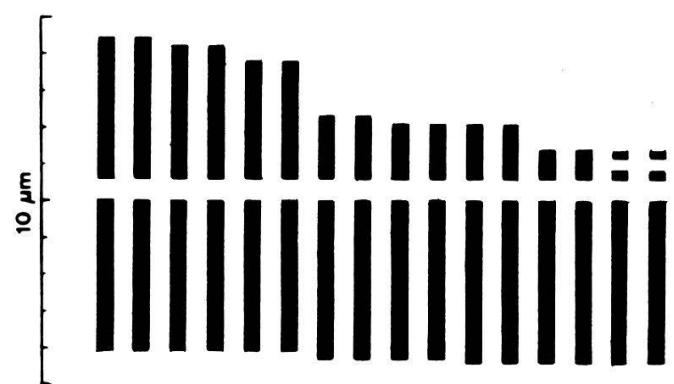


Abb. 10. Karyotyp von *R. grenierianus*

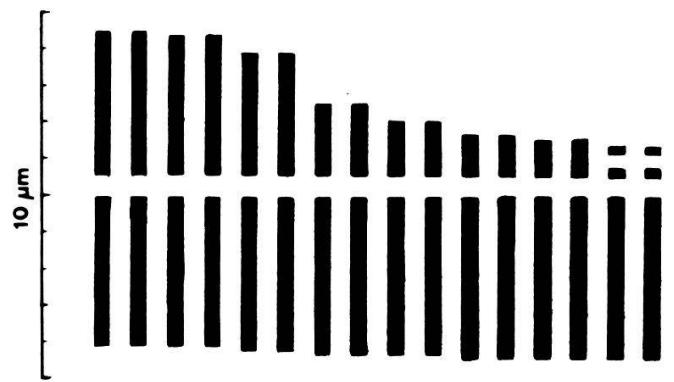


Abb. 11. Karyotyp von *R. carinthiacus*

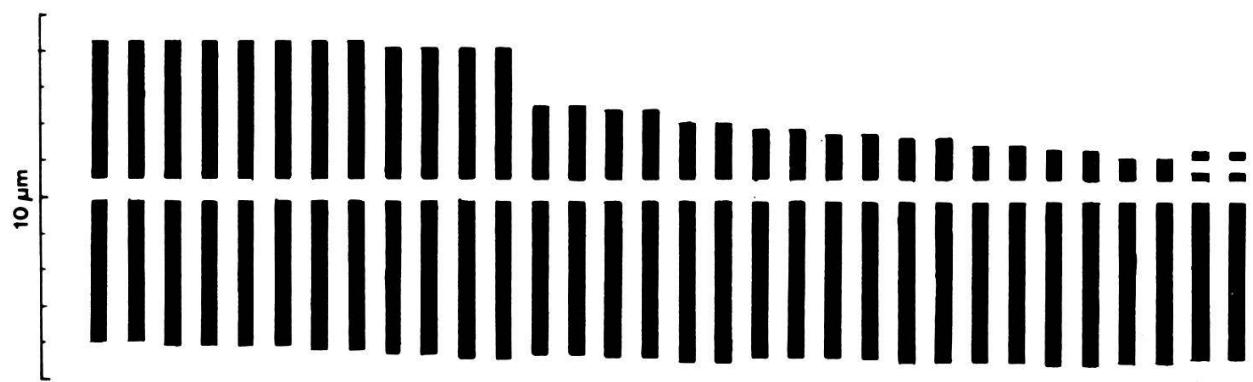


Abb. 12. Karyotyp von *R. montanus* s.str.

Tab. 6. Vergleich der Chromosomentypen

Taxon	Anzahl der Chromosomen		
	SM	A	$A_{SAT}$
<i>R. grenierianus</i>	8	6	2
<i>R. carinthiacus</i>	8	6	2
<i>R. montanus</i> s.str.	16	14	2

Vergleich der Karyotypen von *R. grenierianus*, *R. carinthiacus* und *R. montanus* s.str.

Die Ergebnisse dieser Arbeit bestätigen meine früheren vorläufigen Karyotypenbestimmungen dieser drei Arten (DICKENMANN 1978).

Die Unterschiede zwischen den Karyotypen der drei untersuchten Arten sind relativ gering. Die Mehrzahl der Chromosomen hat einen tiefen Chromosomenindex, somit sind alle untersuchten Karyotypen asymmetrisch. Es lassen sich bei allen Arten drei Hauptgruppen unterscheiden:

- Lange submetazentrische Chromosomen mit hohem Index (7.2-8.0  $\mu\text{m}$ )
- Chromosomen mit mittlerer Gesamtlänge (5.2-6.2  $\mu\text{m}$ ) und mittlerem bis kleinem Index
- kurze Satellitchromosomen (4.5-4.6  $\mu\text{m}$ ).

Ahnliche Karyotypen mit den gleichen morphologischen Gruppen wurden früher auch in den Untersuchungen von GOEPFERT (1974) für *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. erhalten. Abweichungen bei einigen Chromosomentypen lagen allerdings ausserhalb der Standardabweichungen dieser Arbeit, was aber mit dem unterschiedlichen methodischen Vorgehen zusammenhängen könnte. GOEPFERT schreibt nicht, ob er Satellitchromosomen gefunden hat.

SOPOVA und SEKOVSKI (1981) untersuchten den Karyotypen von *R. carinthiacus* aus Mazedonien. Sie fanden drei Paare metazentrische, vier Paare subtelozentrische und ein Paar akrozentrische Chromosomen mit Satelliten. Da weder die Präparationsmethode, noch die Chromosomentypendefinition beschrieben wurde, ist ein Vergleich nicht möglich. Zudem ist die Identität dieser Art nicht sicher, da nach LANDOLT (1954) *R. carinthiacus* südlich nur bis Dalmatien und Bosnien vorkommt.

LANDOLT (1954) stellte die Hypothese auf, dass *R. montanus* s.str. ein allotetraploider Bastard zwischen *R. grenierianus* und *R. carinthiacus* sein könnte. Sowohl die totale Länge des Karyotyps (s. Tab. 5) und die doppelte Anzahl submetazentrischer Chromosomen von *R. montanus* s.str., wie auch die auffallend übereinstimmende Morphologie der Satellitchromosomen sprechen für diese Hypothese. Die Anzahl der Satellitchromosomen (zwei bei allen drei Arten) spricht allerdings eher dagegen (Tab. 6, Abb. 9-11).

Ein Vergleich mit der Chromosomenmorphologie anderer Taxa der *R. montanus*-Gruppe ist schwierig. Es wurden lediglich die diploiden Sippen *R. oreophilus* und *R. gouanii* untersucht (GOEPFERT 1974). GOEPFERT hat in seinem Material ebenfalls die gleichen morphologischen Gruppen gefunden wie bei *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str., Satellitchromosomen hat er nicht erwähnt.

## 5. Untersuchungen über das Fortpflanzungssystem und das Keimverhalten

Die Vertreter der Artengruppe des *R. montanus* pflanzen sich vorwiegend sexuell fort. Vegetative Vermehrung durch Abspaltung von Rhizomteilen tritt nur relativ selten auf. Das Fortpflanzungssystem wurde anhand von künstlichen Bestäubungen untersucht. Für diese wurden die Pflanzen im Gewächshaus kultiviert. Kurz vor dem Aufblühen wurden die Antheren entfernt und die Blüten durch eine feine Gaze-Hülle von der Umgebung isoliert. Nach vier Tagen erfolgte die Bestäubung, die drei Tage später wiederholt wurde. Der Pollen wurde mit Hilfe eines Pinsels auf die Narben übertragen. Die künstlichen Bestäubungen wurden in folgenden Stufen durchgeführt: a) freie und forcierte Selbstungen, b) Kreuzbestäubungen zwischen Individuen gleicher Herkunft, c) Kreuzbestäubungen zwischen Individuen aus verschiedenen Populationen, d) reziproke Kreuzungen zwischen verschiedenen Taxa.

## 5.1. Selbststüungen

Bei den untersuchten Arten wurden zuerst zahlreiche freie Selbstbestäubungen durchgeführt, die zu keinerlei Fruchtansatz führten. Danach wurden je 50 forcierete Selbstbestäubungen durchgeführt. Bei *R. montanus* s.str. entwickelten sich von 1720 Fruchtknoten drei Samen (= 0.18%), bei *R. grenierianus* von 1678 zwei (= 0.13%) und bei *R. carinthiacus* entwickelte sich kein einziger der 1596 Fruchtknoten.

## 5.2. Fremdbestäubungen

In den Jahren 1980 und 1981 wurden insgesamt 235 Fremdbestäubungen durchgeführt (Tab. 7).

Tab. 7. Kreuzbestäubungen

$\text{♀}$	$\text{♂}$	<i>R. montanus</i> s.str.	<i>R. grenierianus</i>	<i>R. carinthiacus</i>
<i>R. montanus</i> s.str.		++ (25)	- (36)	+ (27)
<i>R. grenierianus</i>		- (38)	++ (14)	+ (26)
<i>R. carinthiacus</i>		- (29)	+ (24)	++ (16)

++ gute Samenbildung (über 50% Fruchtansatz)

+ mittlere Samenbildung (5-50%)

(+) mässige Samenbildung

- keine Samenbildung

In den Klammern ist die Anzahl der künstlichen Bestäubungen angegeben.

Die Kastrations- und Bestäubungsmethode schien recht gut zu sein, da alle intraspezifischen Bestäubungen, sowohl jene innerhalb einer Population wie auch jene zwischen Pflanzen aus verschiedenen Populationen, zu einer guten Samenbildung führten. Bei *R. montanus* s.str. konnte kein Unterschied zwischen Dolomit- und Silikatherkunft festgestellt werden, Bestäubungen zwischen Pflanzen von Silikat und Dolomit führten zu ähnlich hoher Samenbildung wie Bestäubungen zwischen Pflanzen der gleichen Population (Tab. 8).

Tab. 8. Intraspezifische Kreuzungen bei *R. montanus* s.str.

♀	♂	Dolomit	Silikat
Dolomit		85% (7)	88% (5)
Silikat		81% (4)	90% (5)

% Fruchtansatz; in Klammern Anzahl der Kreuzungen

Die reziproken Kreuzungen der beiden Diploiden (*R. grenierianus* und *R. carinthiacus*) gelangen mit mittlerem Erfolg (17-45% Fruchtansatz). Die reziproken Kreuzungen zwischen dem diploiden *R. grenierianus* und dem tetraploiden *R. montanus* s.str. misslangen vollständig. Die Bestäubung von Blüten des tetraploiden *R. montanus* s.str. mit den Pollen des diploiden *R. carinthiacus* bewirkte die Entwicklung von durchschnittlich 11% der Fruchtknoten zu Früchtchen, die reziproke Kreuzung war hingegen erfolglos (Tab. 7).

Auf eine morphologische und zytologische Untersuchung der Bastarde aus den interspezifischen Kreuzungen musste verzichtet werden, da die Samen äusserst schlecht keimten und die wenigen erhaltenen Bastarde alle im Jugendstadium abstarben.

### 5.3. Pollenuntersuchungen

Ziel der Pollenuntersuchungen war einserseits zu prüfen, ob innerhalb von *R. montanus* s.str. je nach Substrattyp (Dolomit und Silikat) Unterschiede in der Fertilität auftreten. Andererseits sollte festgestellt werden, ob *R. grenierianus* fähig ist, unreduzierte Pollenkörner zu bilden.

#### 5.3.1. Methode

Blütenknospen von Herbarbelegen wurden in Wasser kurz aufgekocht. Danach wurden die Antheren in einem Tropfen Karminessigsäure ausgequetscht. Dadurch wurden fertile Pollenkörner rot angefärbt, sterile jedoch nicht. Von 100 Pollenkörnern je Probe wurde die Grösse geschätzt, indem zwischen

Mikrozyten und normal grossen Pollenkörnern unterschieden wurde. Insgesamt wurden 84 *R. grenierianus*-Proben (53 vom Jakobshorn-Osthang und 31 vom übrigen Silikatgebiet) und 81 *R. montanus* s.str.-Proben (44 vom Jakobshorn-Osthang, 8 vom übrigen Silikatgebiet und 29 vom Dolomitgebiet) untersucht. Zudem wurde der Anteil fertiler Pollenkörner bestimmt. Von je 20 *R. grenierianus*- und *R. montanus* s.str.-Proben wurde bei 5 Pollenkörnern der Durchmesser genau bestimmt.

### 5.3.2. Ergebnisse

*R. grenierianus*. - Es wurden nie unreduzierte Pollenkörner gefunden. Die Grösse der normalen Pollenkörner variierte in den verschiedenen Proben etwas, im Durchschnitt lag der Durchmesser bei  $24.9 \pm 1.1 \mu\text{m}$ . LANDOLT (1954) fand in seinem Material ähnliche Durchmesser. Der Anteil von Mikrozyten lag durchschnittlich bei 4% (Abb. 13a). Die Mikrozyten hatten meist einen Durchmesser von unter 15  $\mu\text{m}$ . Die Fertilität betrug bei allen Proben über 90%, im Durchschnitt war sie 94% (Abb. 13b). 2% der normalgrossen Pollenkörner waren steril. *R. grenierianus* wies also eine sehr hohe Fertilität auf, was dem Fortpflanzungstyp dieses Taxons entspricht.

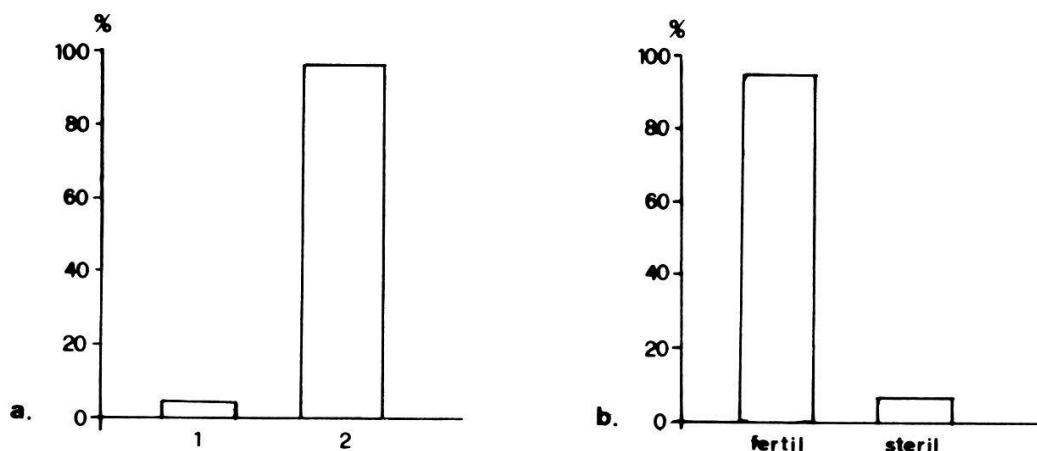


Abb. 13. Pollenmorphologie von *R. grenierianus*

- a. Pollengrösse, 1 = Mikrozyten, 2 = Normalgrösse
- b. Pollenfertilität

*R. montanus* s.str. - Unreduzierte Pollenkörner wurden ebenfalls nie gefunden. Der Anteil von Mikrozyten betrug durchschnittlich 9% (Abb. 14a). Der Durchmesser der normalen Pollenkörner betrug im Durchschnitt  $29.8 \pm 1.5 \mu\text{m}$ , was mit früheren Angaben von LANDOLT (1954) vergleichbar ist. In der Grösse konnte kein Unterschied zwischen den verschiedenen Herkunfts-orten festgestellt werden, die Variation lag im üblichen Rahmen. Bei der Fertilität ergaben sich Unterschiede je nach Herkunfts-ort der Pflanzen (Abb. 14b). *R. montanus* s.str. von Dolomit und *R. montanus* s.str. vom übrigen Silikatgebiet hatten eine höhere Fertilität (93% resp. 91%) als *R. montanus* s.str. vom Jakobshorn-Osthang (79%). Am Jakobshorn-Osthang hatten viele sterile Pollenkörner Normalgrösse.

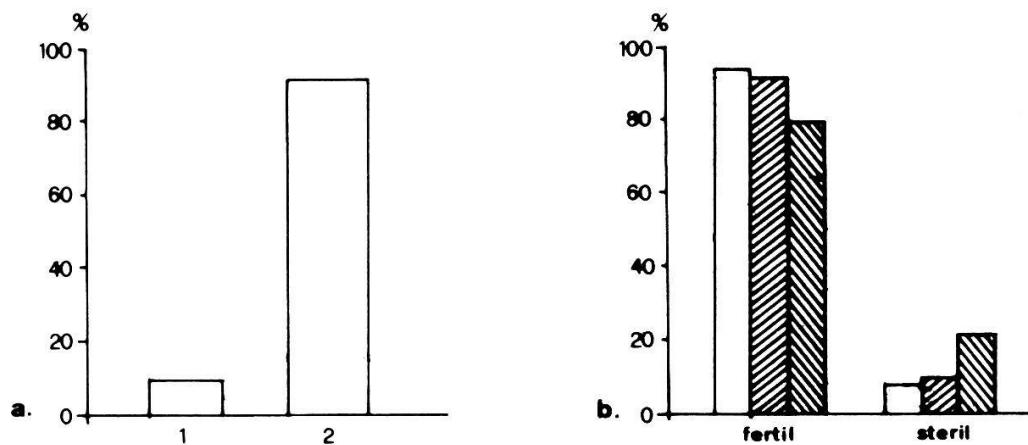


Abb. 14. Pollenmorphologie von *R. montanus* s.str.

a. Pollengrösse, 1 = Mikrozyten, 2 = Normalgrösse

b. Pollenfertilität

- Dolomit
- ▨ übriges Silikatgebiet
- ▨▨ Jakobshorn-Osthang

#### 5.4. Keimungsversuche

Samen von *R. montanus* s.l. weisen eine ausgeprägte Keimruhe auf. Um die Keimung der aus den Kreuzungsversuchen gewonnenen Samen zu verbessern, wurden verschiedene Vorbehandlungsmethoden ausprobiert (Tab. 9).

Tab. 9. Samenbehandlungen

Stratifikation	30, 60, 100 Tage bei +4°C (Samen feucht) 30 Tage bei +4°C, dazwischen 24 h bei -15°C (Samen in feuchter Erde)
Skarifikation	Mechanische Skarifikation mit Rasierklinge
Wachstumshormonbehandlung (GA <sub>3</sub> )	kontinuierliche Gibberellinsäurebehandlung (5 x 10 <sup>-3</sup> Mol/l)
Skarifikation + GA <sub>3</sub>	

Ein grosser Teil der Samen wurde in Petrischalen auf feuchtem Fliesspapier in einer Klimakammer inkubiert. (Methode und Klimabedingungen nach FOSSATI 1980). Der Rest wurde in Saatschalen im Gewächshaus ausgesät.

In den Saatschalen konnte die Keimungsrate durch die Vorbehandlung nicht gesteigert werden (Tab. 10). In den Petrischalen bot die starke Pilzkontamination ein grosses Problem, das durch die lange Versuchsdauer (9 Monate) noch verschärft wurde. Trotzdem wurden keine Fungizide eingesetzt.

Stratifikation zeigte keinen Erfolg und die Skarifikation bewirkte vor allem ein schnelleres Verpilzen der Samen. Einzig die Wachstumshormonbehandlung (GA<sub>3</sub>) führte zu einer signifikanten Steigerung der Keimungsrate (bis 40% bei *R. carinthiacus*), zudem wurde die Keimung stark beschleunigt. Wegen dem Pilzbefall war der kombinierte Einsatz von Skarifikation und GA<sub>3</sub> weniger erfolgreich als die alleinige Gibberellinsäurebehandlung. Auch FOSSATI (1980) erhielt nur mit GA<sub>3</sub> eine wesentliche Steigerung der Keimungsrate. Gibberellinsäure beschleunigt wahrscheinlich das Wachstum des üblicherweise kleinen, unterentwickelten Embryos.

Tab. 10. Keimungsraten in %

Behandlung	R.m.		R.m. Do		R.g.		R.c.	R.m.		R.g.		R.c.
	D.	K.	x	R.m. Si	D.	K.		x	R.c.	x	R.c.	
In Saatschalen: unbehandelt	1	-	-		0	-	-	-	-	-	-	-
30 Tage bei +4°C, dazwischen 24 h bei -15°C	0	1	2		0	1	-	-	-	-	-	-
Skarifikation	0	-	-		0	-	-	0	0	0	0	
In Petrischalen: unbehandelt	3	4	3		1	2	0	-	-	-	-	-
30 Tage bei +4°C	2	6	0		2	1	0	-	-	-	-	-
60 " " "	4	2	1		3	0	2	-	-	-	-	-
100 " " "	3	3	2		1	2	0	-	-	-	-	-
Skarifikation	1	5	1		2	1	4	0	2	2	4	
Wachstumshormonbeh.	23	26	30		17	21	40	14	21	12		
Skar.+ "	14	8	-		15	11	22	6	0	5		

R.m. = *R. montanus*

D. = Davos

Do = Dolomit

R.g. = *R. grenierianus*

K. = Kreuzungen

Si = Silikat

R.c. = *R. carinthiacus*

### 5.5. Schlussbemerkungen zum Fortpflanzungssystem

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die drei untersuchten Vertreter der *R. montanus*-Artengruppe sich weitgehend durch Allogamie fortpflanzen. Durch die experimentellen Selbstbestäubungen lässt sich Autogamie beinahe ausschliessen. Da sich auch beim aktiven Aufbringen des Pollens auf die Narbe höchstens 0.18% der Fruchtknoten entwickelten, muss eine Selbstinkompatibilität vorliegen.

Bei den interspezifischen Bestäubungen gelang es nicht, den tetraploiden *R. montanus* s.str. mit dem diploiden *R. grenierianus* zu kreuzen. Es wurde auch im Feld nie ein triploider Bastard gefunden, was die Resultate von LANDOLT (1954) bestätigt.

In meinen Versuchen gelang nur die Kreuzung von *R. montanus* s.str. x *R. carinthiacus* mit *R. montanus* s.str. als Mutterpflanze, was die früheren Ergebnisse von LANDOLT (pers. Mitt.) bestätigt. Dies hängt möglicher-

weise mit der besseren Interkompatibilität des Pollens des Diploiden mit dem mütterlichen Gewebe des Tetraploiden zusammen. LANDOLT (1954) fand einen sterilen *R. montanus* s.str. x *R. carinthiacus*-Bastard am Rigi.

URBANSKA (1959) erhielt bei der Kreuzung von weiblichen oktoploiden *Antennaria carpatica* ( $2n=56$ ) mit männlichen tetraploiden *A. dioeca* ( $2n=28$ ) hexaploide Bastarde. Die reziproken Kreuzungen misslangen (URBANSKA, pers. Mitt.).

Es scheint also, dass der Genaustausch innerhalb der *R. montanus*-Gruppe bereits durch Inkompatibilität und nicht nur durch externe Isolationsbarrieren verhindert wird.

Die *Ranunculus*-Samen haben meist einen Embryo, der sich erst nach einer Keimruhe entwickelt. Im Feld findet man im Frühjahr meist sehr viele Keimlinge (vgl. Kap. 6.3.). Es könnte sich dort um Keimlinge aus verschiedenen Samengenerationen handeln, da im Boden grosse Samenreserven vorhanden sind.

## 6. Verpflanzungsversuche

Das Ziel der Verpflanzungsversuche war es, einige der ökologischen Ansprüche von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. zu erfassen.

### 6.1. Methoden

Für die Feldversuche und die Topfkulturen wurden Pflanzen aus den gleichen Populationen verwendet, damit ein gemeinsamer genetischer Pool vorhanden war. Alle *R. grenierianus*-Pflanzen stammten aus der unmittelbaren Umgebung der Silikatversuchsfläche, *R. montanus* s.str. zum Teil aus der Umgebung der Dolomitversuchsfläche, z.T. aus einer Population im Silikatgebiet Jakobshorn. Es wurden Individuen gleicher Grösse mit gut entwickeltem Rhizom ausgewählt, die geblüht hatten.

### 6.1.1. Verpflanzungen im Feld

Im Sommer 1979 wurden in der Strelapassgegend (2350 m ü.M.) je eine Versuchsfläche auf Silikat und Karbonat (Dolomit) angelegt. Ein 1.2 m hohes Drahtgitter schützte die mit Armiereisen markierten Flächen vor Beweidung und Tritt. Die Verpflanzung erfolgte am 22. August 1979. Die Pflanzen wurden ausgegraben, gewaschen und sorgfältig eingepflanzt, ohne die Vegetation zu zerstören. Danach wurde ihr genauer Standort eingemessen. Die Pflanzen wurden in verschiedene Mikronischen eingesetzt, z.T. in die dichte Rasenvegetation, z.T. in kleine, offene Flächen.

In die Silikatfläche wurden 100 *R. montanus* s.str. (50 von Dolomit und 50 von Silikat) in die eine 1 m<sup>2</sup>-Fläche und als Kontrolle 100 *R. grenierianus* in die andere 1 m<sup>2</sup>-Fläche eingepflanzt. In die Dolomitversuchsfläche wurden analog 100 *R. grenierianus* und als Kontrolle 100 *R. montanus* s.str. (alle von Dolomit) eingepflanzt. Da es Ende August 1979 viel regnete, konnte auf eine künstliche Bewässerung verzichtet werden.

### 6.1.2. Topfkulturen

Im Sommer 1979 wurde in der Strelapassgegend Silikat- und Dolomiterde gesammelt und gesiebt. Die Pflanzen wurden am 24. August 1979 ausgegraben, gewaschen und bereits in Davos-Clavadel in viereckige Töpfe (10x10x12 cm) eingepflanzt, um den Verpflanzungsschock zu mildern. Auf Silikaterde wurden 25 Töpfe mit je zwei *R. montanus* s.str. (25 Individuen von Dolomit- und 25 von Silikatherkunft) und als Kontrolle 25 Töpfe mit *R. grenierianus* bepflanzt. Auf Dolomiterde wurden analog 25 Töpfe mit je zwei *R. grenierianus* und 25 Töpfe mit zwei *R. montanus* s.str. (alle von Dolomitherkunft) bepflanzt. Die Töpfe wurden Mitte Oktober 1979 nach Zürich in den Versuchsgarten des Geobotanischen Institutes gebracht.

Alle Verpflanzungen wurden in den Jahren 1979-1981 meist monatlich kontrolliert. Bei jeder Pflanze wurde die Anzahl Blätter, die Blattfläche und die Anzahl Blüten notiert. Die Blattfläche wurde nach der gleichen Methode bestimmt wie bei den demographischen Untersuchungen am Jakobshorn (vgl. Kap. 7.4.2.).

### 6.1.3. Charakteristik der Versuchsflächen

Die beiden Versuchsflächen liegen in der alpinen Stufe, sind süd-exponiert und die Neigung beträgt ca. 40%. Die Silikatfläche (Koord. 779.200/186.175, Landeskarte der Schweiz 1:25000, Blatt 1197) liegt auf 2410 m Höhe, die Dolomitfläche (Koord. 780.280/187.140) auf 2330 m. Das Silikatgebiet ist für *R. grenierianus* repräsentativ, das Dolomitgebiet für *R. montanus* s. str. In der Silikatversuchsfläche kommt *R. grenierianus* natürlicherweise vor, in der Dolomitversuchsfläche *R. montanus* s.str. Die Vegetationsaufnahmen sind im Kapitel 7.1. in den Tabellen 14 und 15 dargestellt, die Bodenanalysen im Kapitel 7.2.

Das Silikatgebiet wird im Sommer durch Rinder beweidet, das Dolomitgebiet etwas weniger, da das Relief dort ungünstiger ist und die Dolomitvegetation auch weniger gern gefressen wird. Die Einzäunung der Flächen verhinderte Frass- und Trittschäden. Trotzdem konnten bis 1981 keine grossen Unterschiede zur Umgebung der Zäune festgestellt werden. So war interessanterweise auf Silikat die Vegetation innerhalb der Flächen kaum höher als die beweidete ausserhalb. Auch die früher durch Tritt entstandenen offenen Flächen konnten bis 1981 kaum neu besiedelt werden. Die häufig beobachtbaren Keimlinge verschiedener Arten verdorrten meist im Laufe des Sommers, einzig die einjährige *Euphrasia minima* kam zum Teil auf. An solchen Stellen ist das Mikroklima für die Pflanzen wahrscheinlich ungünstiger als in der dichten Vegetation, obwohl es sich nur um kleine Flächen handelt (bis 1 dm<sup>2</sup>). Die Dolomitvegetation weist natürlicherweise offene Stellen auf (Treppenrasen).

## 6.2. Ergebnisse

### 6.2.1. Verpflanzungen im Feld

*Versuchsfläche auf Silikat.* – Die Pflanzen erlitten offenbar keinen Verpflanzungsschock, da alle Individuen einen Monat nach der Verpflanzung, im September 1979 noch vital aussahen und 2-4 grüne Blätter hatten.

Im Sommer 1980 wurde erst im September eine Kontrolle durchgeführt. Die meisten Pflanzen, sowohl *R. grenierianus* wie auch *R. montanus* s.str. hatten das erste Jahr überlebt (Abb. 15). Im Winter 1980/1981 kam es bei beiden Arten zu Ausfrierungserscheinungen, nämlich dort, wo die Pflanzen in vegetationsarme Nischen eingepflanzt worden waren. Einige der an die Oberfläche gehobenen Rhizome verdorrten. Es zeigte sich, dass die *Ranunculus*-Pflanzen in der dichten Vegetation besser wuchsen als in konkurrenzarmen, vegetationslosen Nischen. Wegen diesen Ausfrierungserscheinungen sank die Überlebensrate im Juli 1981 bei *R. grenierianus* auf 82% und bei *R. montanus* s.str. auf 77%. *R. grenierianus* war im allgemeinen etwas vitaler als *R. montanus* s.str., so hatte er etwas mehr grüne Blätter (Abb. 15b) und die Blühhäufigkeit war höher (Tab. 12). Die Werte für die Blühhäufigkeit sind für 1980 möglicherweise etwas zu tief, da bei der Kontrolle im September einige Blütenstände eventuell bereits abgefallen waren. Bei *R. grenierianus* blühte etwa die Hälfte der 1980 blühenden Individuen 1981 ein weiteres Mal, während bei *R. montanus* s.str. alle 1980 Blühenden 1981 wieder blühten. Bei *R. montanus* s.str. konnte in der Vitalität kein signifikanter Unterschied (t-Test) zwischen Silikat- und Dolomitherkunft festgestellt werden (Tab. 11).

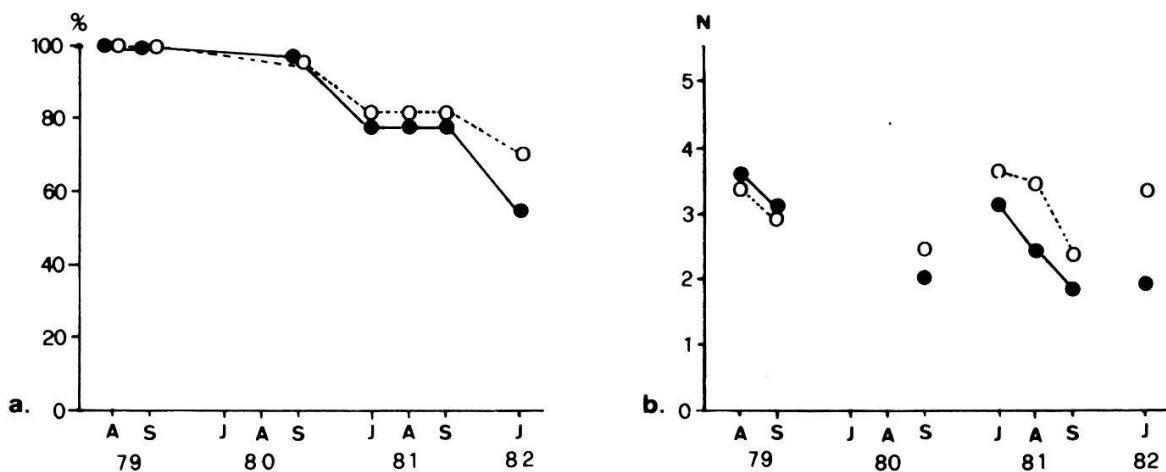


Abb. 15. Verhalten von *R. montanus* s.str. (●) und *R. grenierianus* (○) auf Silikat (Versuchsfläche Chilcherberg)

- a. Überlebensrate in %
- b. Durchschnittliche Anzahl grüner Blätter pro Pflanze

*Versuchsfläche auf Dolomit.* – Auch auf Dolomit erlitten die Pflanzen keinen Verpflanzungsschock. Die verpflanzten Individuen waren im September 1979 vital und hatten ebenfalls 2-4 Blätter.

Die erste Kontrolle im September 1980 ergab, dass die meisten Pflanzen das erste Jahr überlebt hatten (Abb. 16). Im Jahr 1981 zeigten sich jedoch grössere Unterschiede zwischen *R. montanus* s.str. und *R. grenierianus*. Im Juli 1981 betrug die Ueberlebensrate von *R. grenierianus* nur noch 21%. Die überlebenden Individuen sahen wenig vital aus, sie hatten nur wenige, kleine Blätter, die deutliche Chloroseerscheinungen aufwiesen. Kein einziger *R. grenierianus* blühte.

*R. montanus* s.str. hingegen zeigte eine hohe Ueberlebensrate und entwickelte sich gut. Die grössere Anzahl Blätter und die gesteigerte Blühhäufigkeit zeigen, dass sich die *R. montanus* s.str. auf Dolomit besser entwickelten als auf Silikat. Im Unterschied zum Blühverhalten von *R. montanus* s.str. auf Silikat, blühten auf Dolomit 1980 und 1981 meist verschiedene Individuen.

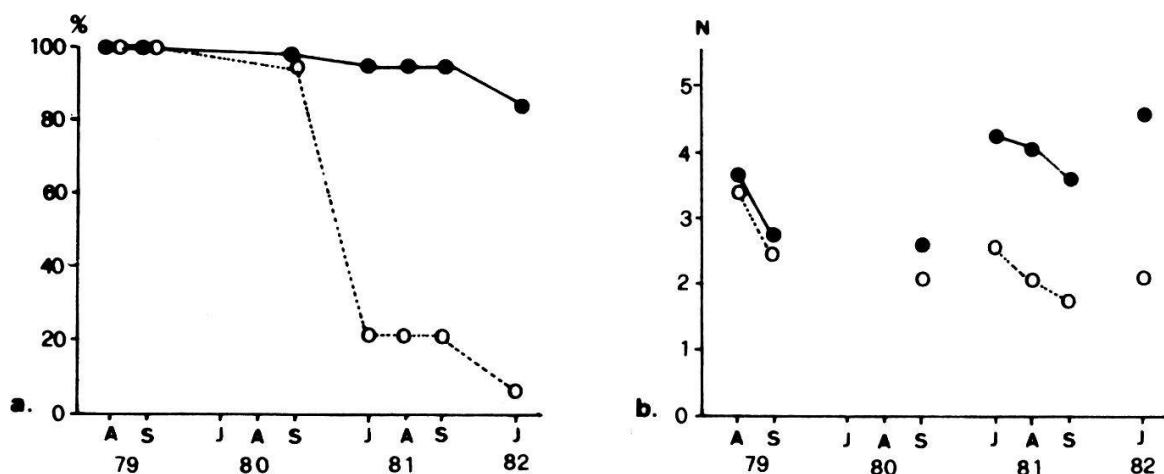


Abb. 16. Verhalten von *R. montanus* s.str. (●) und *R. grenierianus* (○) auf Dolomit (Versuchsfläche Schiawang).

a. Ueberlebensrate in %

b. Durchschnittliche Anzahl grüner Blätter pro Pflanze

Tab. 11. Verhalten von verpflanzten *R. montanus* s.str. verschiedener Herkunft im Feldversuch auf Silikat.

	% Ueberlebende		% Blüten		Anzahl grüne Blätter	
	1980	1981	1980	1981	Sept. 1980	Sept. 1981
<i>R. montanus</i> von Dolomit	94	74	4.2	5.6	1.9	1.7
<i>R. montanus</i> von Silikat	96	78	4.9	5.1	1.8	1.5

Tab. 12. Blühhäufigkeit der überlebenden Pflanzen (in %) im Feldversuch in Davos.

	Silikat		Dolomit	
	<i>R. montanus</i>	<i>R. grenierianus</i>	<i>R. montanus</i>	<i>R. grenierianus</i>
1980	4.6	8.1	11.5	2.1
1981	5.4	9.2	17.1	0

### 6.2.2. Verpflanzungen in Topfkultur in Zürich

Bei den Topfkulturversuchen im Garten des Geobotanischen Institutes ergaben sich einige Schwierigkeiten. So kam es im Frühjahr 1980 zu starkem Schneckenfrass, bei dem vor allem *R. grenierianus* auf Silikat teilweise vollständig abgefressen wurde. Zusätzlich verminderte vorübergehende Staunässe die Vitalität der Pflanzen. Die Staunässe wirkte sich im feinerdereichen Silikatsubstrat viel stärker aus als in der skelettreicherem, besser durchlässigen Dolomiterde.

*Topfkulturen auf Silikaterde.* - Die Kombination von Schneckenfrass und Nässe führte auf Silikat zu einem starken Absinken der Ueberlebensrate von *R. grenierianus*. Obwohl etwas weniger ausgeprägt, wurde auch eine Abnahme bei *R. montanus* s.str. beobachtet (Abb. 17a). Der stärkere Schneckenfrass bei *R. grenierianus* zeigte sich auch bei der Anzahl grüner Blätter (Abb. 17b), die im Mai 1980 bei *R. grenierianus* bei durchschnittlich 0.6, bei *R. montanus* s.str. hingegen bei 2.1 Blättern pro Pflanze lag. Wegen der obengenannten Beeinträchtigungen können die Werte aus dem Jahre 1980 nur beschränkt in die Auswertung einbezogen werden.

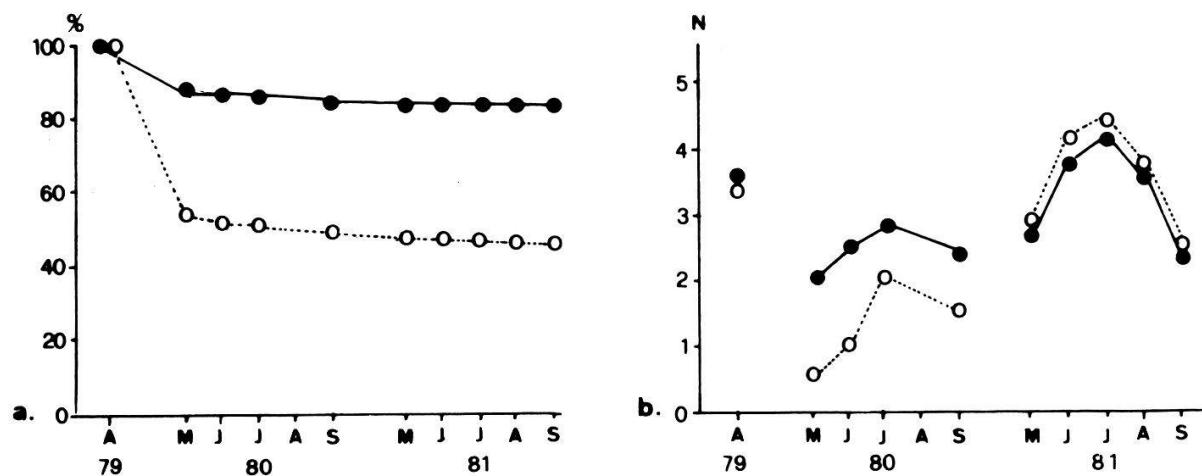


Abb. 17. Topfkultur von *R. montanus* s.str. (●) und *R. grenierianus* (○) mit Silikatsubstrat.

a. Ueberlebensrate in %

b. Durchschnittliche Anzahl grüner Blätter pro Pflanze

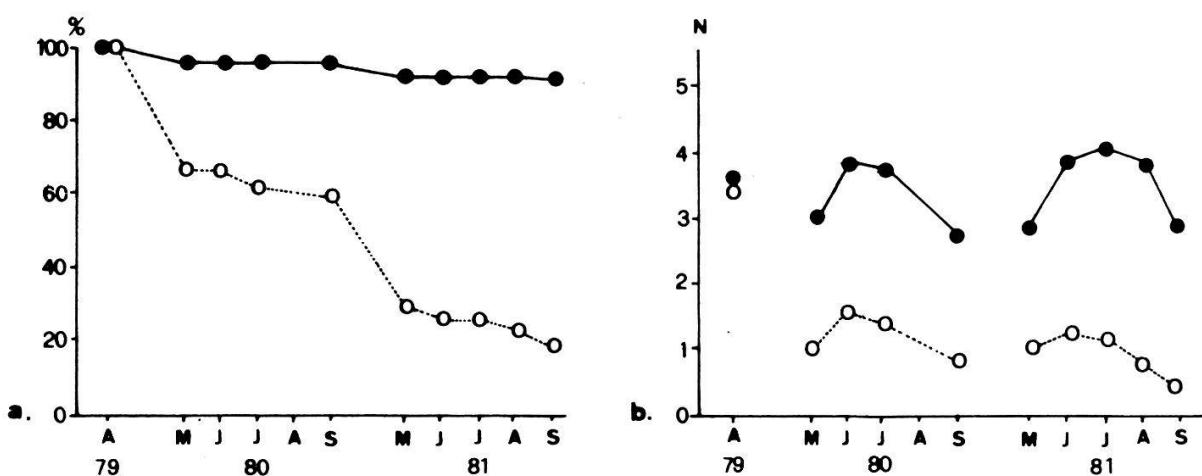


Abb. 18. Topfkultur von *R. montanus* s.str. (●) und *R. grenierianus* (○) mit Dolomitsubstrat.

a. Ueberlebensrate in %

b. Durchschnittliche Anzahl grüner Blätter pro Pflanze

1981 erholten sich die überlebenden Individuen beider Arten, bildeten mehrere Blätter und blühten auch häufiger (Abb. 17, Tab. 13).

*Topfkulturen mit Dolomiterde.* - Auf Dolomit gedieh *R. montanus* s.str. gut. Bis September 1981 überlebten 92% *R. montanus* s.str., waren kräftig und viele blühten, während *R. grenierianus* bereits 1980 eine verminderte Vitalität zeigte. Die überlebenden *R. grenierianus*-Pflanzen hatten wenige, kleine Blätter mit Chloroseerscheinungen und kein einziges Individuum blühte (Abb. 18, Tab. 13).

Tab. 13. Blühhäufigkeit der überlebenden Pflanzen in den Topfkulturversuchen (in %).

	Silikat		Dolomit	
	<i>R. montanus</i>	<i>R. grenierianus</i>	<i>R. montanus</i>	<i>R. grenierianus</i>
1980	20.1	7.0	44.6	0
1981	47.8	45.3	53.0	0

Der Vergleich der mittleren Blattfläche pro Pflanze ergibt ein recht gutes Bild über die Vitalität der Pflanzen bei den verschiedenen Versuchsbedingungen (Abb. 19). Erwartungsgemäss war die Blattfläche in den Topfkulturen im allgemeinen grösser als im Feld, was auf die günstigeren Klimabedingungen zurückzuführen ist. Bei *R. grenierianus* auf Dolomit waren die Verhältnisse jedoch anders. Die sehr kleinen Blattflächen lassen auf eine geringe Vitalität der Pflanzen schliessen. Die grössere Blattfläche von *R. grenierianus* im Feld lässt sich wahrscheinlich durch ein langsameres Aufbrauchen der früher gespeicherten Reservestoffe (vor allem Metallkationen) im Rhizom erklären, da in der alpinen Stufe die Vegetationsperiode viel kürzer ist als in Zürich. Auch das langsamere Absterben von *R. grenierianus* auf Dolomit im Feldversuch weist in diese Richtung (Abb. 16a, 18a). In Zürich waren 1980 bereits 46% *R. grenierianus* abgestorben, im Feld erst 6%. *R. grenierianus* wuchs also auch in den konkurrenzfreien Topfkulturverhältnissen auf Dolomit schlecht.

*R. montanus* s.str. gedieh auf Silikat bis zum Versuchsabschluss gut. Im Feld war die mittlere Blattfläche auf Silikat nur unwesentlich geringer

als auf Dolomit. In den Topfkulturen in Zürich war sie auf Silikat sogar grösser als auf Dolomit.

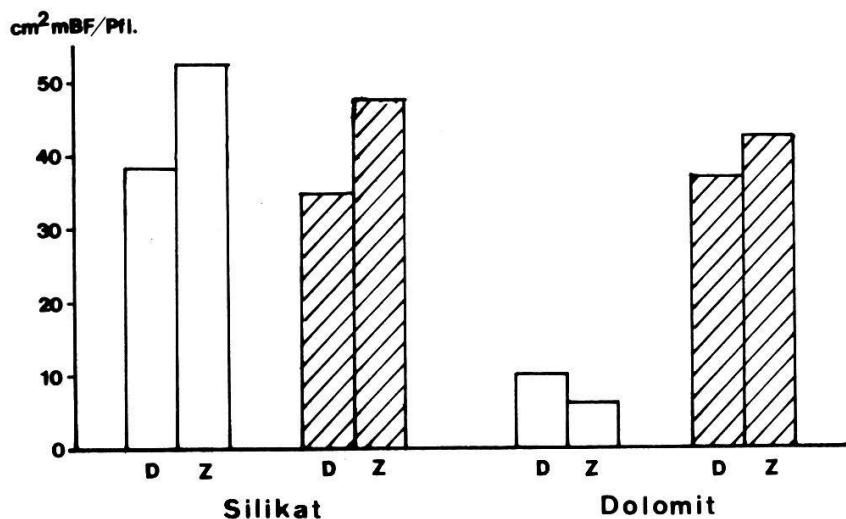


Abb. 19. Mittlere Blattflächen pro Pflanze im Juli 1981.

□ *R. grenierianus*      ■ *R. montanus* s.str.

D = Davos, Z = Zürich

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass *R. grenierianus* möglicherweise physiologisch nicht an das extreme, einseitig zusammengesetzte Substrat Dolomit adaptiert ist. *R. montanus* s.str. fehlt wahrscheinlich eher aus Konkurrenzgründen an den meisten Silikatstandorten, wobei für ihn in einigen Nischen die Möglichkeit besteht, sich zu etablieren (vgl. Kap. 7.). Es muss jedoch bemerkt werden, dass langfristige Versuche nötig wären, um diese Fragen abzuklären.

## 7. Standorte und Populationsstruktur von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. im Untersuchungsgebiet

In der vorliegenden Arbeit wurden keine pflanzensoziologischen Untersuchungen durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet wurde durch VETTERLI (1976, 1982) in pflanzensoziologischer Hinsicht bearbeitet. RUGGLI-WALSER (1976) untersuchte die pflanzensoziologischen Aspekte von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. im Rätikon und nannte Begleitarten dieser beiden Taxa. Auf diesen Grundlagen basierend wurde für das Untersuchungsgebiet eine Vegetationstabelle mit Aufnahmen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. hergestellt (DICKENMANN 1978).

### 7.1. Standortsansprüche

#### 7.1.1. *R. grenierianus*

*R. grenierianus* besiedelt in der alpinen Stufe von Davos Standorte auf Silikat mit meist gut entwickelten Böden deren pH-Bereich 4-5.5 beträgt. Dieses Taxon wurde nie auf Dolomitstandorten beobachtet, auch auf im Oberboden versauerten nicht. *R. grenierianus* erträgt lange Schneebedeckung, meidet aber eigentliche Schneetälchen. Ebenso kommt er nicht an trockenen, windexponierten Stellen vor. Am häufigsten wächst er auf frischen bis feuchten Rasen.

Die Vegetation der Versuchsfläche am Chilcherberg (Tab. 14) ist repräsentativ für Rasenstandorte von *R. grenierianus*.

Gelegentlich kommt *R. grenierianus* auch in Schutthalden vor, obwohl er Überschnüttung nur schlecht verträgt.

Tab. 14. Vegetationsaufnahme der Silikatversuchsfläche am Chilcherberg  
(2410 m ü.M.)

<i>Nardus stricta</i>	2	<i>Geum montanum</i>	1
<i>Agrostis rupestris</i>	1	<i>Homogyne alpina</i>	1
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	1	<i>Leontodon helveticus</i>	1
<i>Helictotrichon versicolor</i>	+	<i>Ligusticum mutellina</i>	1
<i>Poa alpina</i>	1	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	+
<i>Carex curvula</i>	+	<i>Polygonum viviparum</i>	+
<i>Carex sempervirens</i>	2	<i>Potentilla aurea</i>	1
<i>Luzula lutea</i>	1	<i>Primula integrifolia</i>	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	<i>Ranunculus grenierianus</i>	1
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	+	<i>Soldanella pulchella</i>	1
<i>Arnica montana</i>	1	<i>Trifolium alpinum</i>	2
<i>Campanula barbata</i>	+	<i>Lotus alpinus</i>	+
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	+	<i>Anemone sulphurea</i>	+
<i>Euphrasia minima</i>	+	<i>Sibbaldia procumbens</i>	+
<i>Gentiana kochiana</i>	+	<i>Crepis aurea</i>	+

Deckungswerte (nach BRAUN-BLANQUET 1964): + = bis 1%, 1 = 1-5%,  
2 = 5-25%, 3 = 25-50%, 4 = 50-75%, 5 = 75-100%

### 7.1.2. *R. montanus* s.str.

Die Hauptverbreitung von *R. montanus* s.str. in der alpinen Stufe von Davos liegt im Dolomitgebiet. Daneben kommt er lokal auch auf Silikatstandorten vor, falls genügend Feuchtigkeit und Basen (vor allem Calcium und Magnesium) vorhanden sind. Sein pH-Bereich umfasst Werte von pH 4.0 bis 7.5. *R. montanus* s.str. wächst vorwiegend an feuchten, ziemlich nährstofffreien Dolomitstandorten. Er erträgt lange Schneebedeckung und gedeiht auch an im Oberboden versauerten Standorten. In Kalkschneetälchen ist er häufig zu finden, hingegen wurden *R. montanus* s.str.-Populationen nie an windexponierten, trockenen Stellen beobachtet. In den im Untersuchungsgebiet häufigen Blaugrashalden (*Seslerio-Caricetum sempervirentis*) kommt *R. montanus* s.str. nur lokal in kleinen, etwas feuchteren Nischen vor. Die Dolomit-Versuchsfläche im Schiawang (Tab. 15) liegt in einer solchen Nische. Neben Standorten mit gut entwickelten Böden besiedelt *R. montanus* s.str. Schutthalden und andere Standorte mit wenig entwickelten Böden.

Tab. 15. Vegetationsaufnahmen der Dolomitversuchsfläche am Schiawang

(2330 m ü.M.)

Erklärungen zu den Deckungswerten s. Tab. 14.

<i>Sesleria coerulea</i>	1	<i>Galium anisophyllum</i>	1
<i>Carex sempervirens</i>	3	<i>Hieracium bifidum</i>	1
<i>Carex firma</i>	1	<i>Anthyllis alpestris</i>	1
<i>Erica carnea</i>	1	<i>Bellidiastrum michelii</i>	1
<i>Polygala chamaebuxus</i>	1	<i>Androsace chamaejasme</i>	+
<i>Daphne striata</i>	1	<i>Draba aizoides</i>	+
<i>Helianthemum alpestre</i>	2	<i>Ranunculus montanus s.str.</i>	1
<i>Dryas octopetala</i>	+	<i>Campanula scheuchzeri</i>	+
<i>Carlina simplex</i>	+	<i>Viola calcarata</i>	+
<i>Globularia nudicaulis</i>	1	<i>Homogyne alpina</i>	+
<i>Polygala alpestris</i>	1	<i>Soldanella alpina</i>	+
<i>Gentiana verna</i>	+	<i>Ligusticum mutellina</i>	+
<i>Gentiana clusii</i>	+	<i>Silene willdenowii</i>	+
<i>Gentiana campestris</i>	+	<i>Saxifraga caesia</i>	+
<i>Biscutella levigata</i>	+	<i>Lotus alpinus</i>	+
<i>Carduus defloratus</i>	+	<i>Myosotis alpestris</i>	+
<i>Thymus polytrichus</i>	+	<i>Sedum atratum</i>	+
<i>Scabiosa lucida</i>	1	<i>Sempervivum alpinum</i>	+
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	1		

Auf saurem Silikat besiedelt er neben homogenen Rasen (Tab. 16) häufig inhomogene Standorte wie Schutthalden oder Murmeltierbauten. *R. montanus s.str.* erträgt Ueberschüttung besser als *R. grenierianus*.

Tab. 16. Vegetationsaufnahme eines Silikat-Rasens mit *R. montanus s.str.* im Dorftälli (2420 m ü.M.).

Erklärungen zu den Deckungswerten s. Tab. 14.

<i>Deschampsia caespitosa</i>	1	<i>Euphrasia minima</i>	+
<i>Nardus stricta</i>	1	<i>Polygonum viviparum</i>	1
<i>Agrostis rupestris</i>	1	<i>Leontodon helveticus</i>	1
<i>Poa alpina</i>	1	<i>Potentilla aurea</i>	1
<i>Carex curvula</i>	1	<i>Ligusticum mutellina</i>	1
<i>Carex parviflora</i>	+	<i>Chrysanthemum alpinum</i>	+
<i>Luzula spadicea</i>	+	<i>Primula integrifolia</i>	+
<i>Gentiana bavarica</i>	1	<i>Soldanella pusilla</i>	1
<i>Plantago alpina</i>	2	<i>Veronica alpina</i>	1
<i>Sagina linnaei</i>	+	<i>Taraxacum alpinum</i>	+
<i>Sibbaldia procumbens</i>	1	<i>Salix herbacea</i>	1
<i>Bartsia alpina</i>	+	<i>Alchemilla decumbens</i>	+
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	<i>Gnaphalium supinum</i>	+
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	<i>Silene excapa</i>	+
<i>Ranunculus montanus s.str.</i>	1		

## 7.2. Bodenanalysen

Um die edaphischen Ansprüche von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. besser charakterisieren zu können, wurden von 31 Standorten Bodenproben auf pH, organische Substanz, Gesamtstickstoff, Phosphat und austauschbare Kationen untersucht.

### 7.2.1. Methoden

Ende August 1981 wurden Mischproben aus 0-15 cm Tiefe gesammelt, die auf 2 mm gesiebt und im Probeteiler getrennt wurden. Für die Bestimmung der organischen Substanz und des Gesamtstickstoffes wurde die Feinerde zusätzlich gemörsert.

1. *pH-Bestimmung*. - 20 g Feinerde wurden mit 50 ml Wasser ( $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ ), resp. 50 ml 0.01 m  $\text{CaCl}_2$  ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ ) versetzt, kräftig gerührt, 24 h stehen gelassen und dann mit einer Glaselektrode gemessen. Im Feld wurde der pH-Wert mit dem Hellige-Meter geschätzt.
2. *Bestimmung der organischen Substanz*. - Die organische Substanz wurde mit dem Oxidationsmittel  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$  nass verascht und das gebildete  $\text{Cr}^{3+}$  photometrisch bestimmt (STICHER et al. 1971).
3. *Bestimmung des Gesamtstickstoffes*. - Der Gesamtstickstoff wurde nach der Kjeldahl-Methode bestimmt (STEUBING 1965).
4. *Bestimmung des "pflanzenverfügbaren" Phosphates*. - Der lufttrockene Boden wurde während 30 Minuten in 0,5 n Natriumbikarbonat-Lösung geschüttelt und anschliessend zentrifugiert, Nach der Zugabe von 5 n Schwefelsäure wurden die Proben auf 90°C erhitzt und anschliessend eine Lösung mit Ammoniummolybdat, Kaliumantimonyltartrat und Ascorbinsäure zugegeben, Nach 10 Minuten wurde die Färbungsintensität bei 882 nm gemessen.
5. *Austauschbare Wasserstoffionen (H-Wert)*. - Durch Austausch der gebundenen  $\text{H}^+$ -Ionen gegen  $\text{Ba}^{2+}$ -Ionen mit 0,5n Bariumacetat-Lösung und anschliessender Titration der freigesetzten Essigsäure mit 0,1 n Natronlauge wurde die potentielle Bodenacidität bestimmt (STICHER et al. 1971).

6. Austauschbares Calcium, Magnesium, Kalium und Natrium (S-Wert). -  
Alle adsorbierten Kationen wurden gegen Ammoniumacetat ausgetauscht.  
und die Kationen einzeln mit einem Atomabsorptionsspektrometer bestimmt.  
In Dolomitböden wurde Natriumacetat als Extraktionsmittel verwendet.  
Die Summierung der einzeln bestimmten Kationen ergab den S-Wert.
7. Kationentauschkapazität (T-Wert). - Der T-Wert wurde nicht separat bestimmt, sondern durch Addition des S- und des H-Wertes berechnet.
8. Basensättigungsgrad (V-Wert). - Dies ist der prozentuale Anteil des S-Wertes an der Kationentauschkapazität.

#### 7.2.2. Ergebnisse

Die Böden der repräsentativen Standorte von *R. grenierianus* (Silikat) und *R. montanus* s.str. (Dolomit) unterschieden sich erwartungsgemäss deutlich voneinander in Bezug auf pH-Wert und Calcium- und Magnesium-Gehalt. Die von *R. montanus* s.str. besiedelten Silikatstandorte wiesen eine auffällige Variation auf. Die pH-Werte ( $\text{CaCl}_2$ ; Abb. 20a) der fünf untersuchten Dolomitböden lagen um pH 7, alle innerhalb eines engen Bereichs von 0.5 pH-Einheiten. Die pH-Werte der 14 untersuchten Silikatböden lagen zwischen pH 3.8 und 4.9, also innerhalb 1.1 pH-Einheiten, während in den Silikatproben mit *R. montanus* s.str. pH-Werte von 4.1 bis 6.2 gemessen wurden.

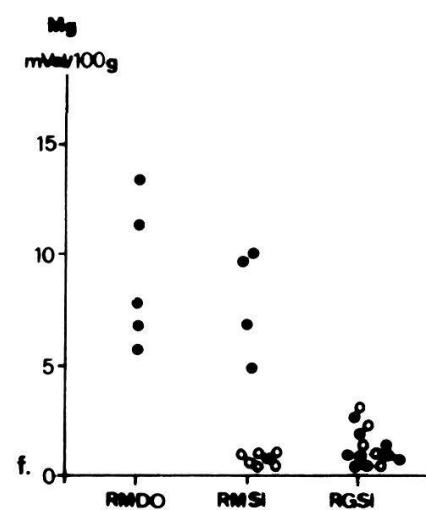
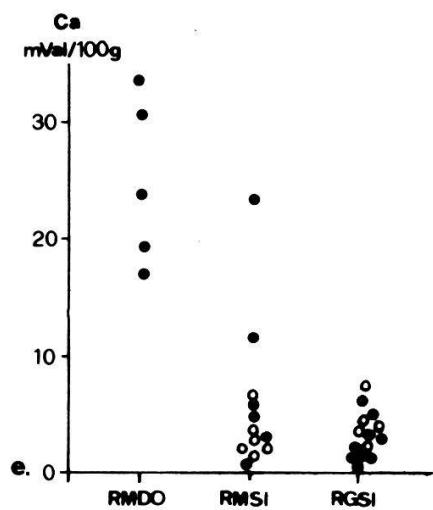
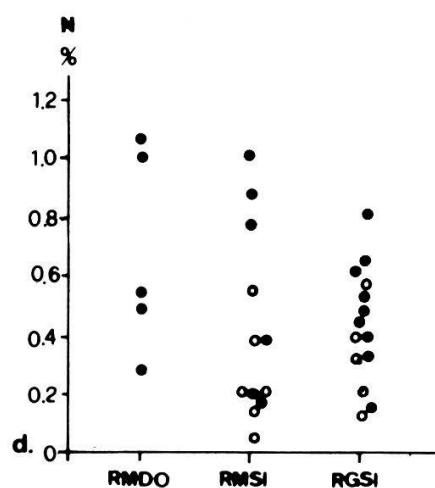
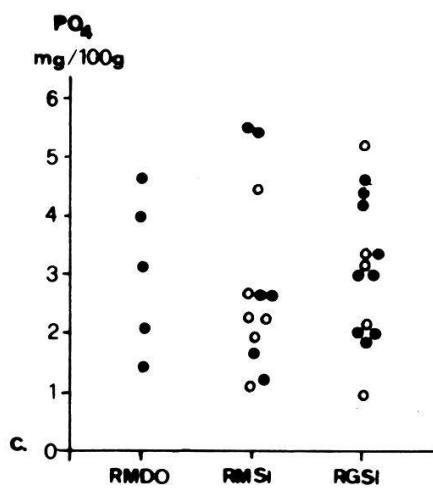
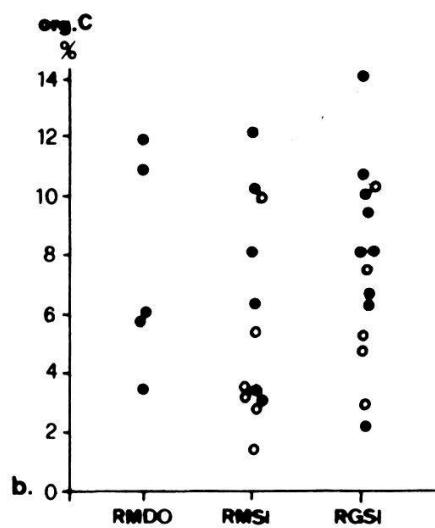
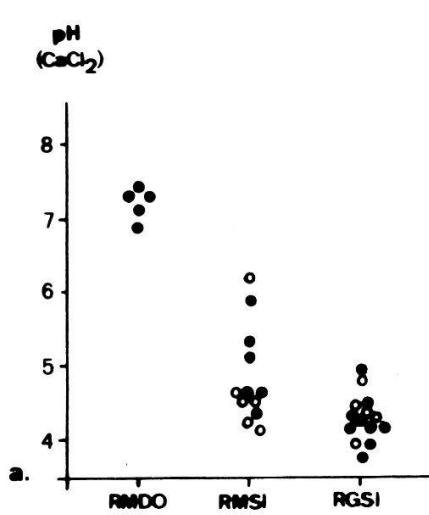
Der Calciumgehalt betrug in den Dolomitböden 16.2-33.5 mVal/100 g Feinerde, in Silikatböden mit *R. grenierianus* war er mit 0.6-7.4 mVal/100 g Feinerde bedeutend geringer, während die Silikatböden mit *R. montanus* s.str. eine sehr breite Variation zeigten (0.8-23.1 mVal/100 g Feinerde; Abb. 20e). Der Magnesiumgehalt lag in den Dolomitböden zwischen 5.5 und 13.3 mVal/100 g Feinerde. Die Silikatböden mit *R. grenierianus* waren bedeutend ärmer (0.3-3.2 mVal/100 g Feinerde). In den Silikatböden mit *R. montanus* s.str. variierte der Magnesiumgehalt von 0.2 bis 9.6 mVal/100 g Feinerde (Abb. 20f). In den Dolomitböden lag der Kaliumgehalt (Abb. 20g) zwischen 0.04 und 0.2 mVal/100 g Feinerde, war also etwas geringer als in den Silikatböden mit *R. grenierianus* (0.2-0.6 mVal/100 g Feinerde) und in den Silikatböden mit *R. montanus* s.str. (0.2-1.1 mVal/100 g Feinerde).

Beim Vergleich der austauschbaren Metallkationen ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  und  $\text{Na}^+$ ) zwischen Dolomit- und Silikatböden muss jedoch berücksichtigt werden, dass verschiedene Extraktionsmittel verwendet werden mussten, so dass zusätzliche Fehler entstanden. Da die Natrium-Werte an der Nachweisgrenze lagen und Verunreinigungen auftraten, wurden diese Werte vernachlässigt. Der S-Wert lag bei den Dolomitböden höher als bei den Silikatböden mit *R. grenierianus* (Abb. 20h), da die Calcium- und Magnesium-Werte den Hauptanteil des S-Wertes stellen. Einige Silikatböden mit *R. montanus* s.str. hatten wegen ihres hohen Calcium- und Magnesiumgehaltes zum Teil hohe S-Werte.

Auf die Bestimmung des H-Wertes wurde in den Dolomitböden verzichtet, da dieser erfahrungsgemäss unter 1 mVal/100 g Feinerde liegt. Der Basensättigungsgrad (V-Wert, Abb. 20k) liegt für Dolomitböden in der alpinen Stufe immer über 80% und ist somit viel höher als in den Silikatböden mit *R. grenierianus*.

Die Gehalte an organischer Substanz (Abb. 20b), Phosphat (Abb. 20c) und Stickstoff (Abb. 20d) variierten innerhalb beider Substrate stark je nach Bodenentwicklung. Der Gehalt an organischer Substanz betrug in Dolomitböden 3.6-11.9%, in Silikatböden mit *R. grenierianus* 2.3-14.3% und in Silikatböden mit *R. montanus* s.str. 1.8-12.2%. Der Phosphatgehalt schwankte in Dolomitböden zwischen 1.4 und 4.6 mg/100 g Feinerde, in Silikatböden mit *R. grenierianus* zwischen 1.0 und 5.3 mg/100 g Feinerde und in Silikatböden mit *R. montanus* s.str. zwischen 1.1 und 5.5 mg/100 g Feinerde. Der Stickstoffgehalt lag in den Dolomitböden zwischen 0.29 und 1.05%, in den Silikatböden mit *R. grenierianus* zwischen 0.14 und 0.81% und in den Silikatböden mit *R. montanus* s.str. zwischen 0.06 und 1.01%.

Vor allem die Silikatböden mit *R. montanus* s.str. wiesen einen sehr unterschiedlichen Entwicklungsgrad auf. Neben gut entwickelten Böden mit einer grossen Humusauflage gab es auch Rohböden. Dadurch lässt sich die grosse Variation bei allen Analyse-Werten erklären. Zwei Standorte (RMSI 9 und RMSI 12 in Tab. 17) lagen zudem im Einflussbereich von Dolomitgebieten, so dass möglicherweise basenreiches Wasser in diese Standorte floss. Die Werte dieser beiden Standorte waren durchaus vergleichbar mit denjenigen der Dolomitböden.



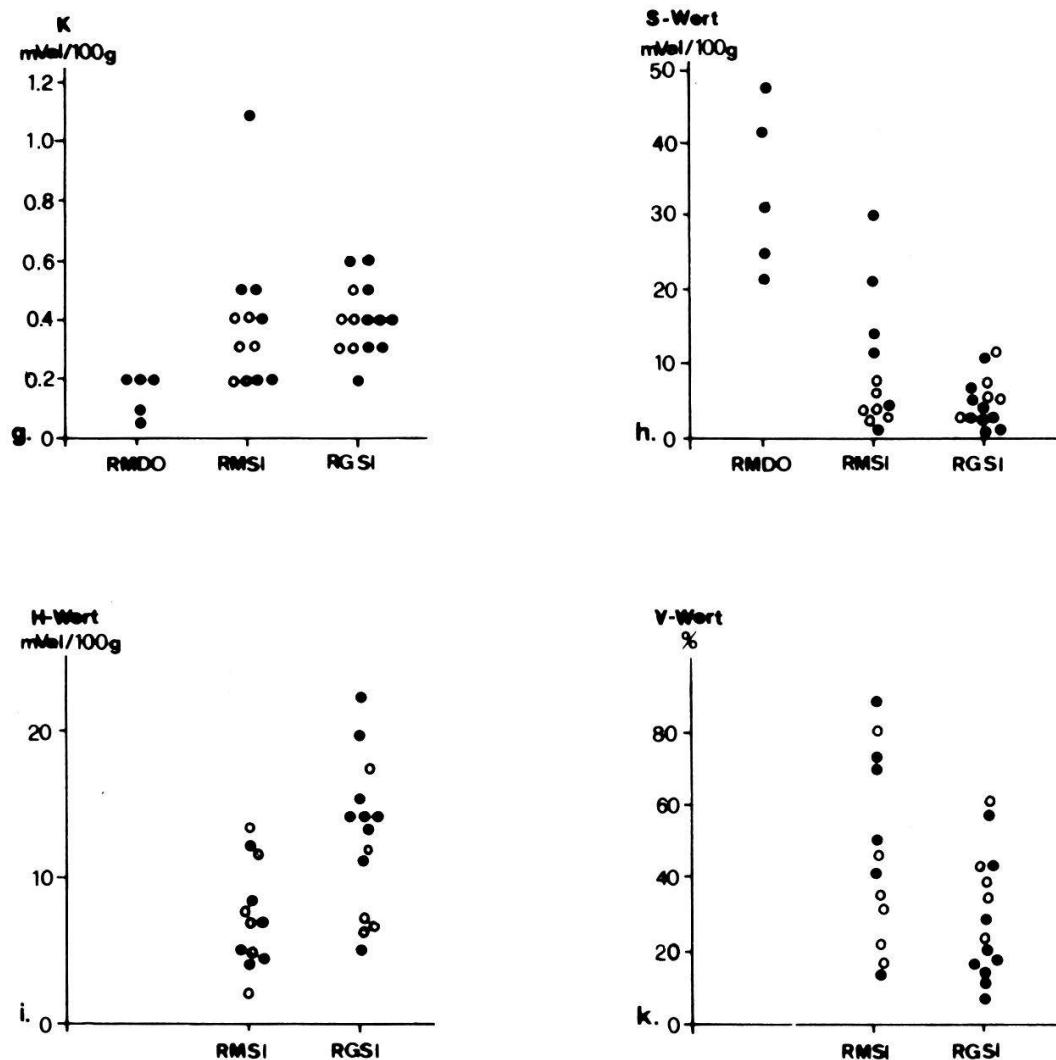


Abb. 20. Bodenanalysen von 31 *Ranunculus*-Standorten

RMDO = *R. montanus* s.str. auf Dolomit

RMSI = *R. montanus* s.str. auf Silikat

RGSI = *R. grenierianus* auf Silikat

○ = Bodenproben vom Jakobshorn-Osthang

● = übrige Bodenproben

Tab. 17. Bodenanalysen

RMDO = *R. montanus* s.str. von Dolomit, RGSI = *R. grenierianus* von Sillikat,  
 RMSI = *R. montanus* s.str. von Sillikat

Nr.	pH (H <sub>2</sub> O)	pH (CaCl <sub>2</sub> )	org.C %	PO <sub>4</sub> mg/100g	N %	Ca mVal/ 100g	Mg mVal/ 100g	K mVal/ 100g	S-Wert mVal/ 100g	H-Wert mVal/ 100g	T-Wert mVal/ 100g	V-Wert %	Skelett
RMDO 1	7.2	6.9	11.9	4.0	1.05	33.5	13.3	0.2	47.0	-	-	>80	++
RMDO 2	7.6	7.3	10.9	4.6	1.00	30.4	11.4	0.2	42.0	-	-	>80	++
RMDO 3	7.8	7.4	3.6	1.4	0.29	16.2	5.5	0.1	21.8	-	-	>80	++
RMDO 4	7.7	7.3	5.8	2.1	0.53	18.5	6.8	0.2	25.5	-	-	>80	++
RMDO 5	7.5	7.1	5.9	3.2	0.49	23.8	7.5	0.04	31.3	-	-	>80	(+)
RGSI 1	4.4	3.8	7.9	2.1	0.45	1.7	0.5	0.3	2.5	19.5	22.0	11	+
RGSI 2	4.5	3.9	10.6	3.0	0.54	1.7	0.6	0.5	2.8	13.6	16.4	17	++
RGSI 3	4.9	4.5	9.3	2.1	0.62	6.9	2.8	0.6	10.3	12.9	23.2	44	+
RGSI 4	4.7	4.1	14.3	3.4	0.81	2.8	1.8	0.6	5.2	22.2	27.4	19	+
RGSI 5	5.6	4.9	2.3	1.8	0.15	5.1	0.9	0.2	6.2	4.8	11.0	56	+
RGSI 6	5.2	4.2	10.0	3.0	0.60	0.6	0.3	0.3	1.2	15.1	16.3	7	+
RGSI 7	4.7	4.1	6.4	4.7	0.35	2.8	1.2	0.4	4.4	10.6	15.0	29	+
RGSI 8	5.0	4.1	7.8	4.2	0.48	1.4	0.6	0.4	2.4	13.7	16.1	15	+
RGSI 9	4.8	4.1	6.1	4.3	0.41	1.8	0.7	0.4	2.9	13.8	16.7	17	(+)
RGSI10	4.4	3.9	10.4	5.3	0.59	3.4	1.3	0.4	5.1	17.2	22.3	23	+
RGSI11	5.4	4.8	5.2	2.2	0.34	7.4	3.2	0.4	11.0	6.9	17.9	61	+
RGSI12	5.3	4.4	4.6	3.4	0.21	3.6	1.2	0.3	5.1	6.7	11.8	43	+
RGSI13	5.3	4.5	3.0	1.0	0.14	2.3	0.4	0.3	3.0	6.2	9.2	33	+
RGSI14	5.0	4.3	7.3	3.1	0.43	4.7	2.2	0.5	7.4	11.4	18.8	39	++
RMSI 1	5.3	4.6	3.3	1.8	0.21	4.3	1.0	0.4	5.7	6.7	12.4	46	+++
RMSI 2	4.7	4.1	5.5	2.7	0.38	1.4	0.4	0.3	2.1	11.2	13.3	16	+++
RMSI 3	5.3	4.5	2.6	2.2	0.13	1.9	0.2	0.2	2.3	5.0	7.3	32	++
RMSI 4	6.7	6.2	1.8	2.2	0.06	6.0	1.2	0.2	7.4	1.8	9.2	80	+++
RMSI 5	5.1	4.5	3.7	1.2	0.20	2.7	0.5	0.3	3.5	6.8	10.3	34	++
RMSI 6	5.0	4.2	9.9	4.5	0.53	2.2	1.2	0.4	3.8	13.2	17.0	22	++
RMSI 7	5.8	5.1	6.4	2.7	0.53	4.5	9.5	0.4	14.4	6.6	21.0	69	(+)
RMSI 8	5.2	4.6	12.2	5.5	1.01	5.6	4.9	1.1	11.6	11.7	23.3	50	(+)
RMSI 9	5.8	5.3	8.1	2.7	0.77	11.3	9.6	0.5	21.4	8.4	29.8	72	+
RMSI10	5.1	4.3	3.3	1.1	0.17	0.8	0.2	0.2	1.2	7.1	8.3	14	+
RMSI11	5.5	4.6	2.9	1.7	0.19	2.8	0.6	0.2	3.6	5.1	8.7	41	+
RMSI12	6.3	5.9	10.2	5.4	0.88	23.1	6.7	0.5	30.4	4.7	35.1	87	(+)

\* (+) = <5%, + = 5-25%, ++ = 25-50%, +++ = >50%

Die Analyse-Werte für die Böden am Jakobshorn-Osthang (*R. grenierianus* RGSI 10-14, *R. montanus* s.str. RMSI 1-6 in Tab. 17) wiesen eine grosse Variationsbreite auf. Die Heterogenität ist bemerkenswert, da die untersuchte Gesamtfläche sehr klein war. Dabei gab es kaum Unterschiede bei den Analysen von Böden mit *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str.

Es ist jedoch allgemein zu betonen, dass die Analyse-Werte für die Feinerde immer mit dem Skelettgehalt der Böden in Beziehung gesetzt werden müssen. Im Fall des Jakobshorns hatten alle untersuchten *R. montanus* s.str.-Böden einen mittleren bis hohen Skelettanteil, während die *R. grenierianus*-Böden einen kleinen bis mittleren Skelettanteil aufwiesen. Daher sind am Jakobshorn die Böden mit *R. montanus* s.str. im allgemeinen als nährstoffärmer als die Böden mit *R. grenierianus* zu beurteilen. Die physikalischen Eigenschaften dieser Böden wurden nicht untersucht, doch traten sicher Unterschiede auf. So sind skelettreiche Böden z.B. durchlässiger als skelettarme. Zudem handelte es sich bei den durchgeführten Analysen um einmalige Momentanwerte, denen daher keine übermässige Aussagekraft beigemessen werden darf.

### 7.3. Populationsstruktur

Bei den Untersuchungen über die Populationsstruktur wurden neben der Populationsgrösse auch die Populationsdichte und das Vorkommen von entwicklungsbedingten Varianten berücksichtigt. Beim letzten genannten Aspekt wurden drei verschiedene Kategorien unterschieden (Abb. 21): a) Keimlinge, b) nicht-reproduzierende Individuen, c) reproduzierende Individuen.

Zur Kategorie der Keimlinge gehören die eigentlichen Keimlinge, sowie die Jungpflanzen, deren Keimblätter noch grün, d.h. funktionsfähig waren. Die Kategorie nicht-reproduzierender Individuen enthielt Pflanzen der verschiedensten Altersstufen und Generationen.

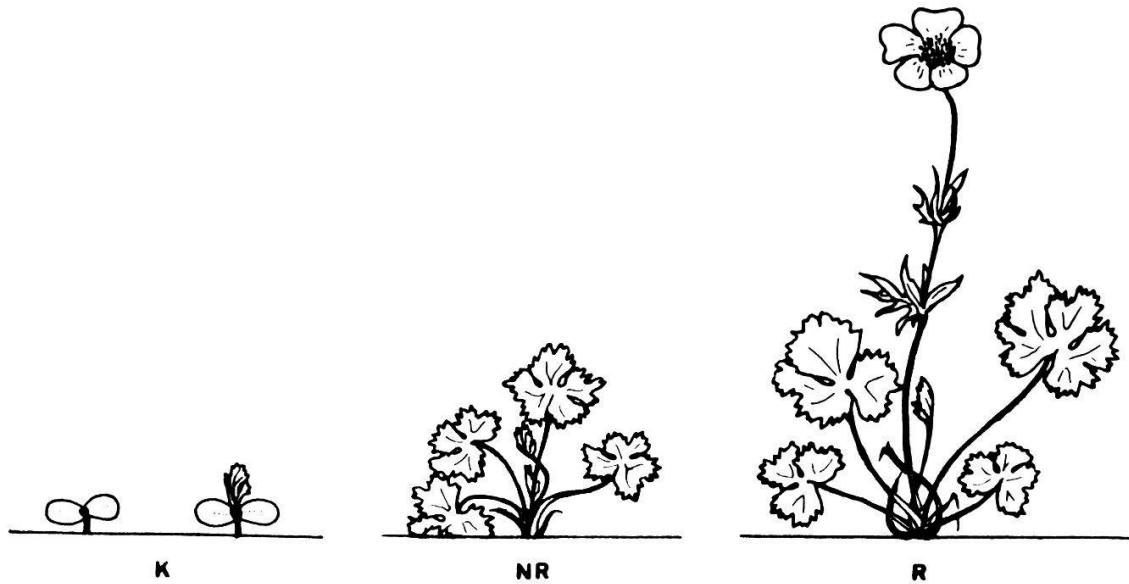


Abb. 21. Entwicklungsbedingte Varianten.

K = Keimlinge, NR = nicht-reproduzierende Individuen  
 R = reproduzierende Individuen

#### 7.3.1. *R. grenierianus*

Im Untersuchungsgebiet variierte die Populationsgrösse von *R. grenierianus* stark, neben grossen Populationen wurden auch kleine beobachtet. Im allgemeinen waren die Populationen semi-kontinuierlich, d.h. es gab keine scharfe Trennung zwischen den Populationssektoren, meist variierte nur die Populationsdichte.

An günstigen Standorten wurden bis 400 Individuen pro  $m^2$  beobachtet. *R. grenierianus* war im allgemeinen regelmässig verteilt, ohne Bevorzugung von besonderen Mikrostandorten. Die Individuen waren meist klein und deutlich voneinander getrennt. Nur an windexponierten Stellen kam *R. grenierianus* in kleinen Gruppen an windgeschützten, feuchteren Mikrostandorten vor. Der prozentuale Anteil der entwicklungsbedingten Varianten (Keimlinge, nicht-reproduzierende und reproduzierende Individuen) variierte zwischen den Populationen stark, ebenso traten innerhalb von Populationen von Jahr zu Jahr Schwankungen auf. Im allgemeinen stellten die

nicht-reproduzierenden Individuen jedoch den grössten Anteil. Die Zahl der Keimlinge schwankte von Jahr zu Jahr und auch innerhalb der Vegetationsperiode. Viele der im Frühjahr vorkommenden Keimlinge und Jungpflanzen starben im Laufe des Sommers ab. Die reproduzierenden Individuen hatten im allgemeinen eine Blüte, die sich meist kurz nach der Schneeschmelze entwickelte. Die Samen reiften meist aus. An günstigen Standorten blühten viele Individuen im September zum zweiten Mal. Unter günstigen Klimabedingungen reiften auch diese Samen. Die Samen von *R. grenierianus* benötigen eine Keimruhe, die auf die geringe Entwicklung des Embryos zurückzuführen ist (FOSSATI 1980). Es ist anzunehmen, dass die nach der Schneeschmelze auftretenden Keimlinge verschiedene Samengenerationen repräsentieren. In den dichten Rasen wurden Keimlinge häufig an kleinen, offenen Stellen (z.B. Trittstellen) beobachtet, was auf eine mögliche Dichteabhängigkeit der Keimung deutet. Zum Teil konnte auch eine gruppenweise Verteilung der Keimlinge in der Nähe von reproduzierenden Individuen beobachtet werden. In diesen Fällen fielen wahrscheinlich die ganzen Fruchtstände im Herbst zu Boden. Die Samenverbreitung geschieht aber auch durch Tiere (MÜLLER 1977). Im Untersuchungsgebiet wurde beobachtet, dass viele Fruchtstände abgefressen wurden.

In Schutthalden, wo *R. grenierianus* allerdings nur selten und in kleinen Populationen vorkommt, können gelegentlich Rhizomteile abgespalten werden, aus denen neue Individuen entstehen. Diese vegetative Vermehrung ist jedoch von geringer Bedeutung.

#### 7.3.2. *R. montanus* s.str.

Die Populationsgrösse von *R. montanus* s.str. wurde durch die Nischengrösse limitiert. Im Untersuchungsgebiet waren grosse Teile des Dolomitgebietes für *R. montanus* s.str. zu trocken, daher waren die Populationen überwiegend klein und im Gegensatz zu *R. grenierianus*-Populationen deutlich von einander getrennt. Die Populationsdichte variierte stark. In feuchten Mulden (Schneetälchen) kamen bis 350 Individuen pro  $m^2$  vor, während die Dichte an Grenzstandorten (z.B. trockenen Seslerieten) unter einem Individuum pro  $m^2$  lag. An günstigen Standorten mit hohen Populationsdichten waren die Pflanzen meist regelmässig verteilt ohne offensichtliche Bevor-

zung von Mikrostandorten. An inhomogenen Standorten wuchs *R. montanus* s.str. hingegen oft gruppenweise in günstigeren Mikronischen. Es konnten keine deutlichen Unterschiede im demographischen Verhalten von *R. montanus* s.str. auf Dolomit- und Silikatstandorten festgestellt werden.

Der prozentuale Anteil der entwicklungsbedingten Varianten war bei *R. montanus* s.str. wie bei *R. grenierianus* sowohl zwischen den Populationen wie auch innerhalb von Populationen von Jahr zu Jahr verschieden. Meist stellten die nicht-reproduzierenden Individuen den grössten Anteil. Die reproduzierenden Pflanzen blühten nach der Schneeschmelze, es entwickelte sich meist ein einblütiger Blütenstiel und die Samen erlangten die Reife. Häufig blühten die Pflanzen im September zum zweiten Mal. Unter günstigen Klimabedingungen reiften auch diese Samen. Die Samen von *R. montanus* s.str. benötigen ebenfalls eine Keimruhe und es ist zu vermuten, dass die Keimlinge verschiedene Samengenerationen repräsentieren. Nach der Schneeschmelze im Frühling gab es meist viele Keimlinge, von denen jedoch nur wenige den Sommer überlebten. Die Keimung wurde offenbar von der Vegetationsdichte beeinflusst, da auf offenen Stellen mehr Keimlinge auftraten als in geschlossenen Rasen. Wie bei *R. grenierianus* konnte eine gruppenweise Verteilung von Keimlingen beobachtet werden. Diese Gruppen stammten wahrscheinlich von der gleichen Pflanze, deren ganzer Fruchtstand zu Boden gedrückt worden war. Auch bei *R. montanus* s.str. wurden Frassschäden festgestellt.

In Schutthalden, insbesondere am Jakobshorn, konnte neben der dominanten sexuellen Fortpflanzung gelegentlich auch eine vegetative Vermehrung beobachtet werden. Bei den grossen Individuen mit weit verzweigtem Rhizom wurden durch Ueberschüttung Rhizomteile abgespalten, aus denen neue Individuen entstanden.

7.4. Verbreitungsmuster von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. am Jakobshorn

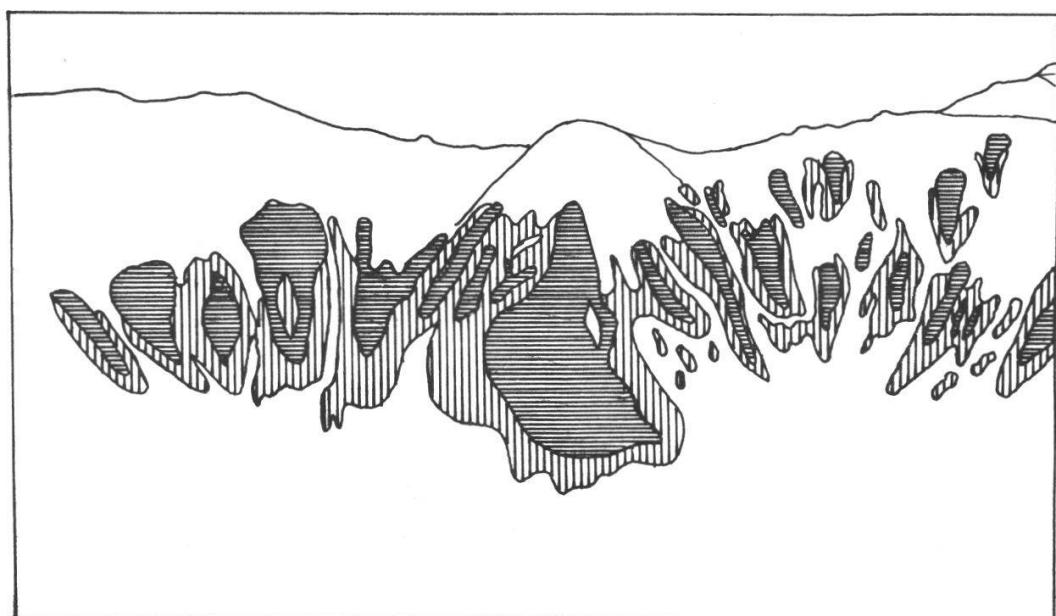


Abb. 22. Das Jakobshorngebiet. a. Luftbild des ONO-Hanges, b. Schema des Mikrodifferenzierungsmusters. (Aus DICKENMANN 1980).

 *R. grenierianus*

 *R. montanus* s.str.

Am Osthang des Jakobshorns (2590 m) wurde ein interessantes Verbreitungsmuster von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. gefunden (DICKENMANN 1980). Das Jakobshorn ist ein reines Silikatgebiet. *R. montanus* s.str. kam nur am Osthang zwischen 2520 und 2590 m ü.M. vor. Der limitierende Einfluss der Nischengröße auf die Population kam am Jakobshorn spektakulär zum Vorschein. Das Verbreitungsmuster von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. folgte genau dem Mikrorelief. *R. grenierianus* besiedelte die kleinen Kuppen mit homogenen Rasen, während *R. montanus* s.str. in den dazwischenliegenden feuchteren Mulden und Schuttstellen mit offfener Vegetation vorkam (Abb. 22, 23). Es wurden nie triploide Pflanzen gefunden.

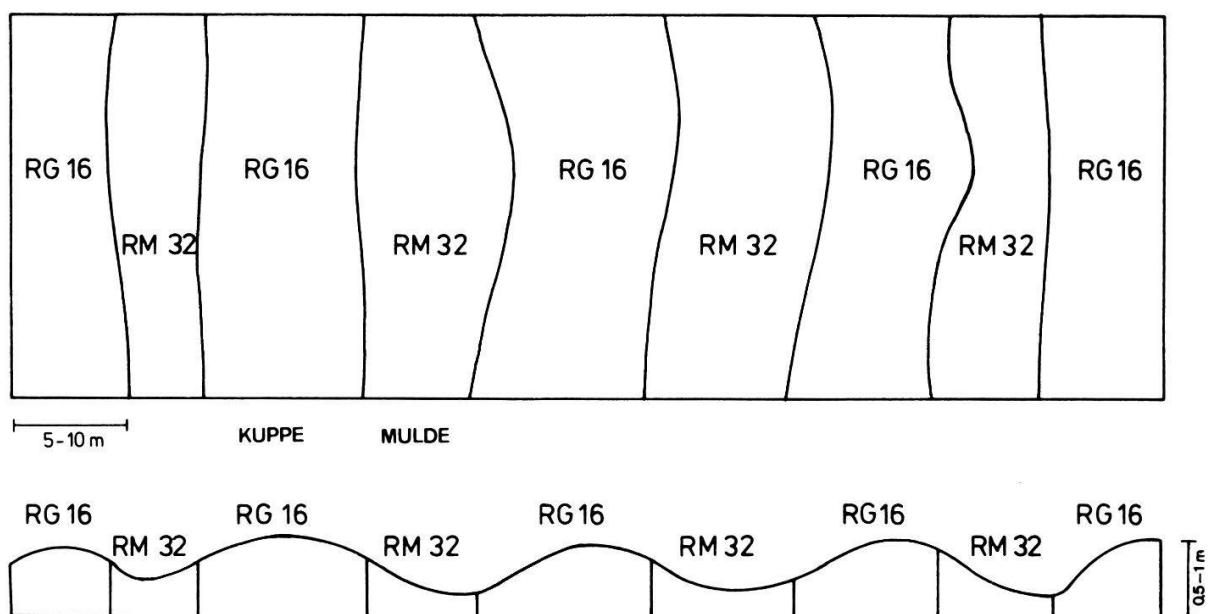


Abb. 23. Mikrodifferenzierungsmuster am Jakobshorn. (Aus DICKENMANN 1980).

RG16 = *R. grenierianus*, RM32 = *R. montanus* s.str.

#### 7.4.1. Charakterisierung der Nischen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. am Jakobshorn

Die Neigung des Osthanges des Jakobshornes betrug ca. 40–65% und nahm von oben nach unten ab.

*R. grenierianus* wuchs in stabilisierten Nischen mit dichter, homogener Rasenvegetation. Es handelte sich um kleine Kuppen, die im Durchschnitt ca. 0.5 - 1 m höher lagen als die dazwischenliegenden Mulden mit *R. montanus* s.str. Die Böden waren gut entwickelt mit einer kleinen Rohhumusaufklage und darunterliegendem Mullhorizont mit geringem bis mittlerem Skelettanteil. Die Bodenanalysen wurden bereits in Kapitel 6.2. dargestellt. Die Vegetation war ein geschlossener, alpiner Silikatrasen (Tab. 18). Die interspezifische Konkurrenz um Licht, Nährstoffe und Wasser schien recht hoch zu sein. Ueberschüttungen traten nur selten auf.

*R. montanus* s.str. wuchs in nur teilweise stabilisierten Schuttflächen, die häufig durch grössere Steine überschüttet wurden. Bei den Böden handelt es sich teilweise um Schutetrohböden mit wenig organischer Substanz,

Tab. 18. Vegetationsaufnahmen einer *R. grenierianus*- und einer *R. montanus* s.str.-Nische am Jakobshorn

Erklärungen zu den Deckungswerten s. Tab. 14.

<i>R. grenierianus</i>		<i>Selaginella selaginoides</i>	+
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	<i>Polygonum viviparum</i>	+
<i>Nardus stricta</i>	1	<i>Potentilla aurea</i>	+
<i>Helictotrichon versicolor</i>	2	<i>Pulsatilla sulphurea</i>	+
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	2	<i>Euphrasia minima</i>	1
<i>Festuca halleri</i>	1	<i>Hieracium glanduliferum</i>	+
<i>Agrostis rupestris</i>	1	<i>Gnaphalium supinum</i>	+
<i>Luzula lutea</i>	1	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	
<i>Juncus trifidus</i>	+	<i>R. montanus</i> s.str.	
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	1	<i>Agrostis schraderiana</i>	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	<i>Festuca halleri</i>	+
<i>Salix retusa</i>	2	<i>Deschampsia flexuosa</i>	+
<i>Loiseleuria procumbens</i>	+	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	<i>Luzula spadicea</i>	+
<i>Empetrum harmaphroditum</i>	+	<i>Luzula lutea</i>	+
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	+	<i>Potentilla aurea</i>	+
<i>Veronica bellidiodoides</i>	+	<i>Homogyne alpina</i>	+
<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	<i>Chrysanthemum alpinum</i>	+
<i>Geum montanum</i>	+	<i>Senecio carniolicus</i>	+
<i>Cirsium spinosissimum</i>	+	<i>Soldanella pusilla</i>	+
<i>Gentiana kochiana</i>	+	<i>Cirsium spinosissimum</i>	+
<i>Gentiana campestre</i>	+	<i>Gentiana punctata</i>	+
<i>Soldanella pusilla</i>	1	<i>Veronica bellidiodoides</i>	+
<i>Leontodon helveticus</i>	1	<i>Doronicum clusii</i>	+
<i>Homogyne alpina</i>	1	<i>Gnaphalium supinum</i>	+
<i>Ligusticum mutellina</i>	1	<i>Leontodon helveticus</i>	+
<i>Senecio carniolicus</i>	+	<i>Hieracium glanduliferum</i>	+
<i>Campanula barbata</i>	+	<i>Euphrasia minima</i>	+
<i>Ranunculus grenierianus</i>	1	<i>Ranunculus montanus</i> s.str.	1

zum Teil aber auch um stabilere, gut entwickelte Böden, die unter den groben Steinen einen 10-15 cm dicken Mullhorizont aufwiesen. Die Mulden mit *R. montanus* s.str. trockneten nur selten aus, da von oben ständig etwas Wasser nachfloss.

In den *R. montanus* s.str.-Nischen konnten sich nur wenige andere Pflanzenarten entwickeln, die Ueberschüttung ebenfalls ertrugen (Tab. 18). Der Deckungsgrad der Vegetation betrug meist weniger als 20%, zum Teil kam *R. montanus* s.str. in Reinbeständen vor. Wegen der geringen Konkurrenz stand den einzelnen *R. montanus* s.str.-Individuen ein grösserer Wurzelraum zur Verfügung als den *R. grenierianus*-Pflanzen in den dichten Rasen. Zudem konnten *R. montanus* s.str. wegen der höheren Bodenfeuchtigkeit in den Mulden mehr transpirieren und somit Nährstoffe aufnehmen als *R. grenierianus*. Diese Faktoren kompensieren den allgemein höheren Skelettannteil der Böden in den *R. montanus* s.str.-Nischen.

#### 7.4.2. Demographische Untersuchungen am Jakobshorn-Osthang

Um die Populationsstrukturen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. am Jakobshorn besser erfassen zu können, wurden Dauerflächen angelegt.

*Methoden.* - Mitte Juli 1979 wurden zwölf Flächen von je 1 m<sup>2</sup> mit Armier-eisen markiert, sechs in den homogenen Rasen mit *R. grenierianus* und sechs in den Mulden mit offener Vegetation und *R. montanus* s.str. Alle Individuen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. wurden eingemessen und ihr genauer Standort notiert. Während den Vegetationsperioden 1979-1981 wurden die Flächen meist monatlich kontrolliert. Drei entwicklungsbedingte Varianten, nämlich Keimlinge, nicht-reproduzierende und reproduzierende Individuen wurden unterschieden (vgl. Abb. 20). Neben der Blattzahl und der Blattfläche bei nicht-reproduzierenden und reproduzierenden Individuen wurde bei den reproduzierenden Pflanzen auch die Blütenzahl und die Samenentwicklung notiert.

Zur Erfassung der Blattfläche wurden Länge und Breite der Blätter gemessen (Abb. 24). Die Rechtecksfläche (1xb) ist etwas grösser als die effektive Blattfläche. Zweck dieses Verfahrens war das Erhalten von Vergleichswerten, deshalb wurde diese einfache, nicht destruktive Methode verwendet.

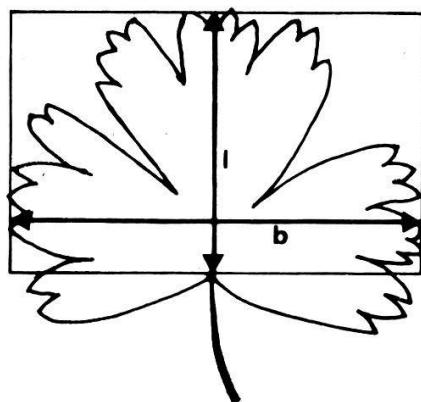


Abb. 24. Methode zur Erfassung der Blattfläche.

*Ergebnisse. - R. grenierianus.* - Die Populationsstruktur von *R. grenierianus* in den untersuchten Flächen war mit seinen übrigen Standorten vergleichbar. Die Pflanzen waren in den homogenen Rasen meist regelmässig verteilt. Die Populationsdichte war in allen Quadraten ziemlich hoch. Nicht-reproduzierende Individuen kamen am häufigsten vor (Tab. 19, Abb. 26). Das Verhältnis von nicht-reproduzierenden Individuen zu reproduzierenden betrug 2.8:1. Im Juli wurden meist viele Keimlinge beobachtet, die teilweise in Gruppen auftraten. Die Mehrzahl dieser Keimlinge starb jedoch bis September wieder ab. Von den insgesamt 306 Keimlingen im Juli 1979 waren im September 1979 bereits 249 abgestorben, bis September 1980 waren weitere 22 abgestorben, bei Versuchsende im September 1981 lebten noch 35 Individuen (14%), von denen 16 im Sommer 1981 geblüht und Samen produziert hatten (Abb. 25).

Im allgemeinen waren die Pflanzen kleinwüchsig mit durchschnittlich 3-4 grünen Blättern (Abb. 26). Die reproduzierenden Individuen bildeten meist einen kurzen, unverzweigten Blütenstiel mit einer Blüte. 1979 und 1981 blühte etwa ein Viertel der reproduzierenden Pflanzen im September ein zweites Mal. Pro Kontrollfläche starben etwa 3-5 von durchschnittlich 90 reproduzierenden und nicht-reproduzierenden Pflanzen pro Jahr. Während des Versuches starben insgesamt 58 solche Pflanzen ab. Die Verluste an diesen Pflanzen erfolgten meist im Winter, während die Keimlinge in ihrer frühen Lebensphase während der Vegetationsperiode abstarben. Die Jungpflanzen erlitten über den Winter nur wenig Verluste.

Tab. 19. Anzahl Keimlinge, nicht-reproduzierende und reproduzierende Individuen innerhalb der Dauerquadrate Ende Juli 1979

<i>R. grenierianus</i>					<i>R. montanus</i> s.str.				
Quadrat	K	NR	R	total	Quadrat	K	NR	R	total
1	53	47	14	114	7	84	12	24	109
2	44	31	12	87	8	108	15	18	141
3	65	53	19	137	9	92	13	12	117
4	28	88	16	132	10	27	11	15	53
5	59	112	46	207	11	139	27	31	197
6	57	76	35	168	12	38	6	7	51
<u>total</u>	306	407	142	845	<u>total</u>	488	94	97	668
$\bar{x}$	51	68	24	141	$\bar{x}$	81	14	16	111

K = Keimlinge, NR = nicht reproduzierende Pflanzen, R = reproduzierende Pflanzen

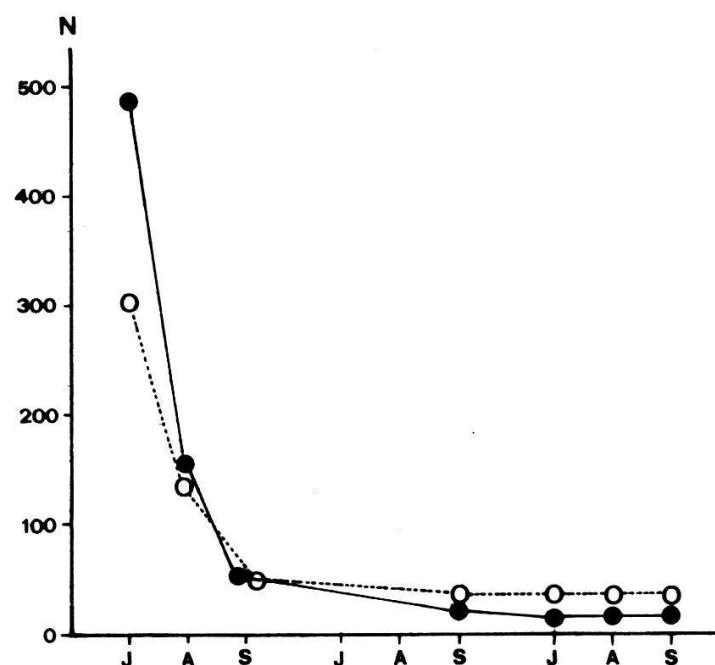


Abb. 25. Überlebensrate der Keimlinge vom Juli 1979

○ *R. grenierianus*      ● *R. montanus* s.str.

J = Juli, A = August, S = September

*R. montanus* s.str. - *R. montanus* s.str. zeigte eine Populationsstruktur, die im Untersuchungsgebiet nur für einige inhomogene Schuttstandorte typisch war. Die Pflanzen waren meist gruppenweise unregelmässig in der offenen Schuttvegetation verteilt. Die Gesamtindividuenzahl lag tiefer als bei *R. grenierianus* (Abb. 27). Auch die Variation von Kontrollfläche zu Kontrollfläche war viel grösser, was sich teilweise durch die Instabilität und Inhomogenität der Nischen erklären liess. Ende Juli 1979 waren die Keimlinge zahlenmässig dominant, reproduzierende und nicht-reproduzierende Individuen gab es viel weniger. Das Verhältnis von nicht-reproduzierenden zu reproduzierenden Pflanzen betrug 1:1.1 (Tab. 19). Im Laufe der Vegetationsperiode änderten sich die Verhältnisse, da viele Keimlinge abstarken und die Ueberlebenden sich zu nicht-reproduzierenden Jungpflanzen entwickelten. Mit wenigen Ausnahmen traten alle Keimlinge im Frühjahr kurz nach der Schneeschmelze auf. Die Häufigkeit der Keimlinge, aber auch ihre Sterblichkeit war grösser als bei *R. grenierianus*. Von den insgesamt 488 Keimlingen im Juli 1979 starben 429 bereits im Laufe desselben Sommers ab, bei Versuchsende im September 1981 lebten nur noch 19 (4%), von denen nur zwei im Sommer 1981 geblüht und Samen produziert hatten (Abb. 25).

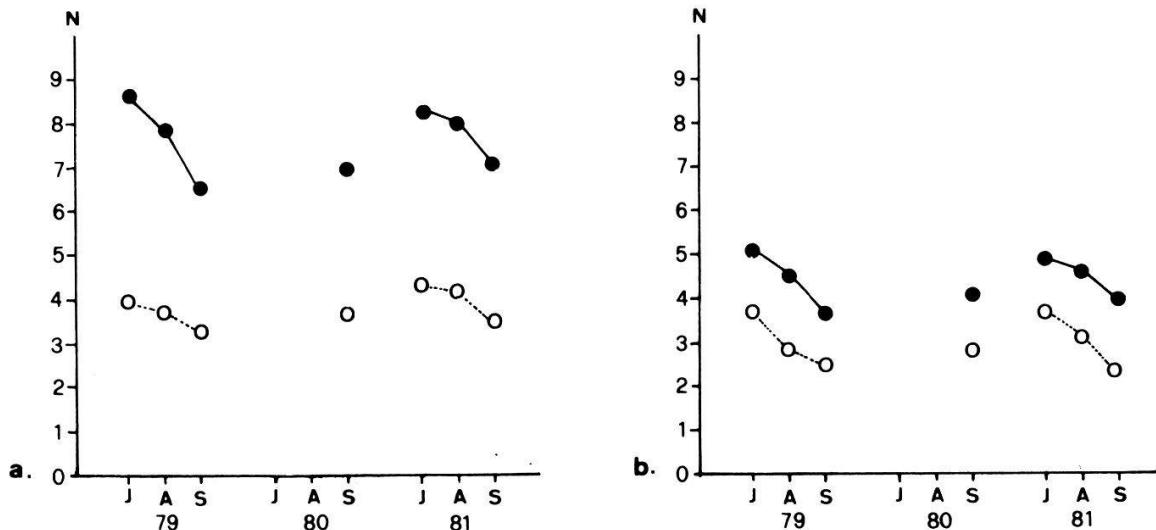
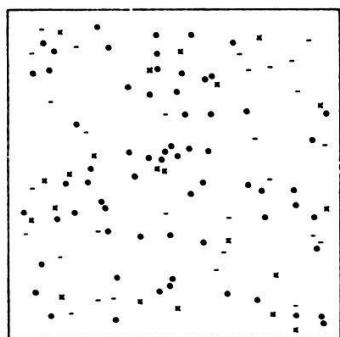


Abb. 26. Anzahl grüne Blätter (N) pro Pflanze

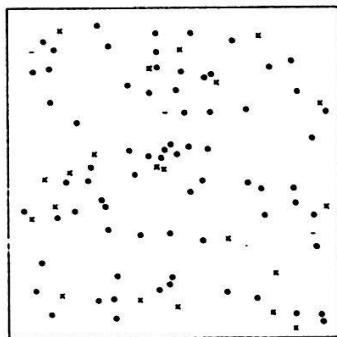
- a. reproduzierende Individuen
- b. nicht-reproduzierende Individuen
- *R. grenierianus*      ● *R. montanus* s.str.
- J = Juli, A = August, S = September

## QUADRAT 1

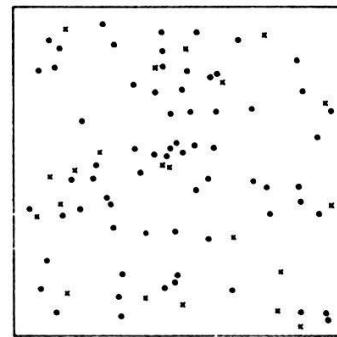
JULI 79



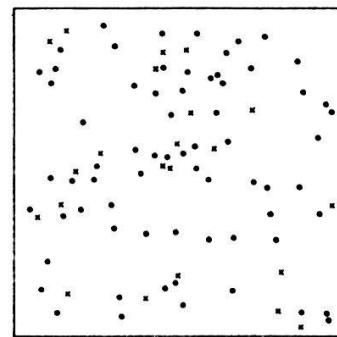
AUGUST 79



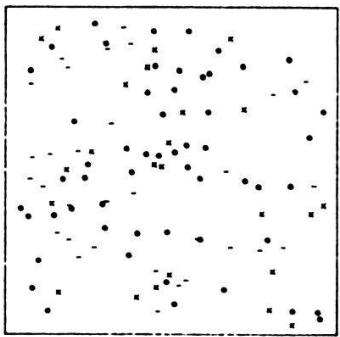
SEPTEMBER 79



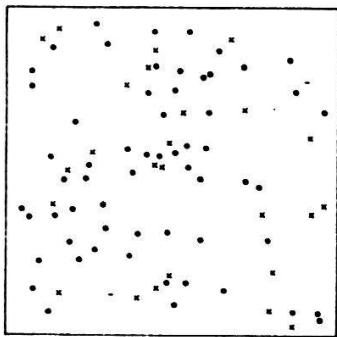
SEPTEMBER 80



JULI 81



AUGUST 81



SEPTEMBER 81

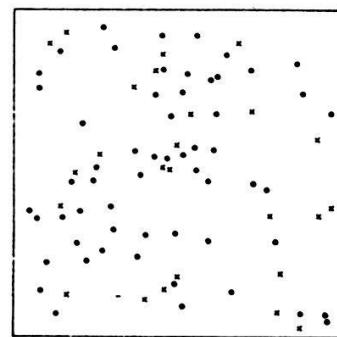
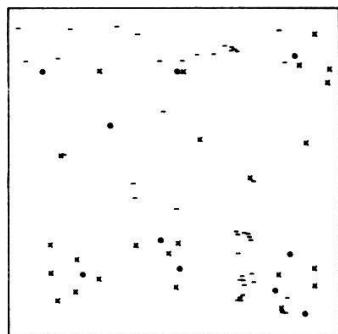


Abb. 27. Beispiel einer Kontrollfläche mit *R. grenierianus* am Jakobshorn.

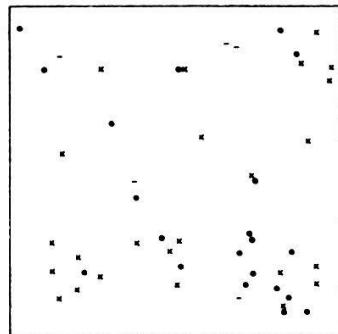
- Keimlinge
- nicht-reproduzierende Individuen
- x reproduzierende Individuen

## QUADRAT 7

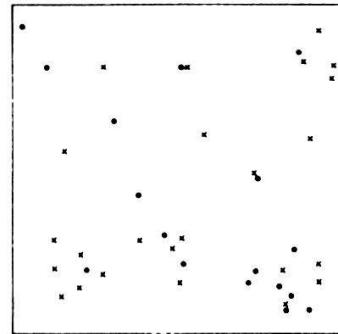
JULI 79



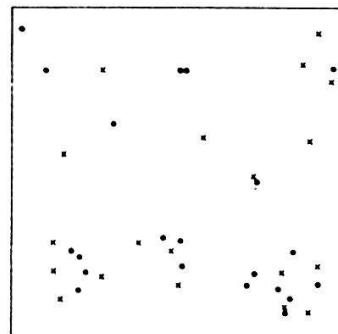
AUGUST 79



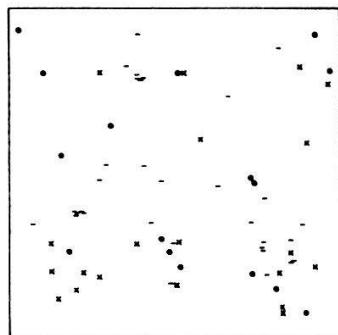
SEPTEMBER 79



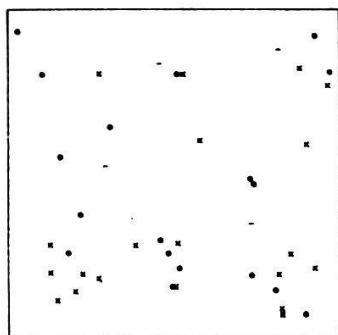
SEPTEMBER 80



JULI 81



AUGUST 81



SEPTEMBER 81

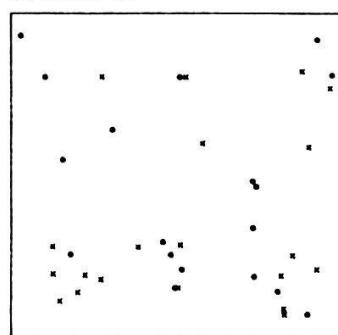


Abb. 28. Beispiel einer Kontrollfläche mit *R. montanus* s.str. am Jakobshorn.

- Keimlinge
- nicht-reproduzierende Individuen
- ✗ reproduzierende Individuen

Während des Versuchs starben insgesamt 28 reproduzierende und nicht-reproduzierende Pflanzen ab. Im Gegensatz zu den Keimlingen, die grösstenteils während der Vegetationsperiode in ihrer frühen Lebensphase abstarben, erfolgten die Verluste an reproduzierenden Pflanzen im Winter. In dieser Hinsicht verhielt sich *R. montanus* s.str. ähnlich wie *R. grenierianus*.

Die reproduzierenden Pflanzen waren meist gross, hatten 7-12 grosse Blätter (Abb. 26a) und lange, teilweise verzweigte Blütenstiele. 1979 und 1981 blühten 27 (34%) der reproduzierenden Pflanzen im September ein zweites Mal, also prozentual etwas mehr als bei *R. grenierianus*. Die nicht-reproduzierenden Individuen hatten weniger, aber ebenfalls grosse Blätter (Abb. 26b). In sechs Fällen konnte eine klonale Vermehrung beobachtet werden, indem neben grossen Pflanzen durch Rhizomabspaltung sechs neue Rosetten entstanden.

Der Vergleich der mittleren Blattfläche der nicht-reproduzierenden und reproduzierenden Pflanzen vom Juli 1979 (Abb. 29) zeigt einerseits, dass bei beiden Arten die mittlere Blattfläche der reproduzierenden Individuen grösser ist als bei den nicht-reproduzierenden. Das lässt sich vor allem damit erklären, dass die Klasse der nicht-reproduzierenden Pflanzen Individuen von verschiedenem Alter enthält. Die reproduzierenden Individuen hingegen sind meist vitale Adultpflanzen.

Der Vergleich zwischen den Arten zeigt, dass die mittlere Blattfläche bei *R. montanus* s.str. fast dreimal so gross ist wie bei *R. grenierianus* (Abb. 29). Multipliziert man die mittlere Blattfläche jedoch mit der durchschnittlichen Individuenzahl pro Quadratmeter, ergeben sich auf die Dauerquadrate bezogen andere Verhältnisse. Die mittlere Blattfläche in den Quadraten mit *R. grenierianus* ist dann sogar leicht höher als in den Quadraten mit *R. montanus* s.str. (Abb. 30).

Der Vergleich der Dauerquadrate von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. ergibt verschiedene interessante Aspekte. Die beiden Taxa verhielten sich in diesen speziellen ökologischen Nischen trotz der engen Verwandtschaft etwas unterschiedlich in Bezug auf Fortpflanzungs- und Lebensstrategien, wobei sich vor allem das Verhalten von *R. montanus* s.str. durch eine grosse Flexibilität auszeichnete. Bei beiden Taxa gab es im Frühjahr

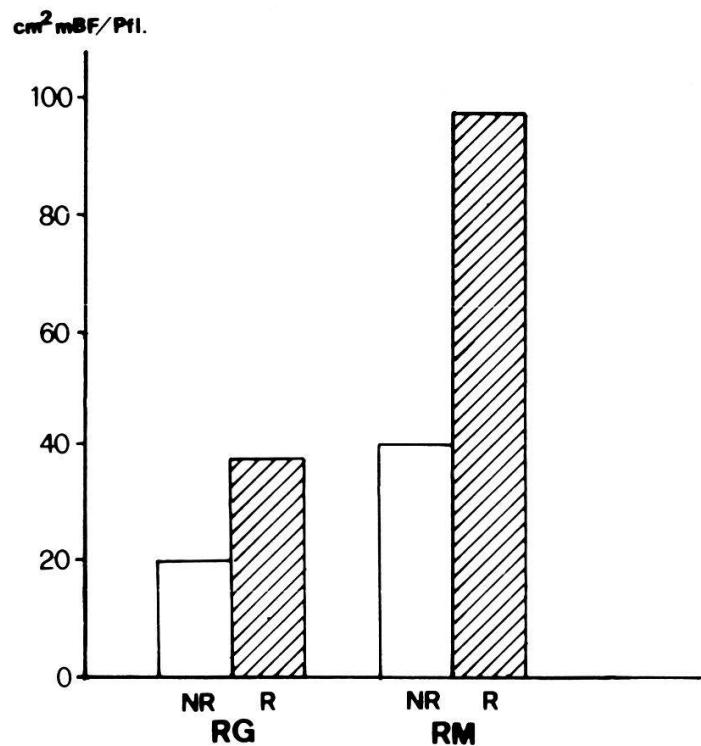


Abb. 29. Mittlere Blattfläche pro Pflanze im Juli 1979.

RG = *R. grenierianus*      RM = *R. montanus* s.str.  
 NR = nicht-reproduzierende Pflanzen  
 R = reproduzierende Pflanzen

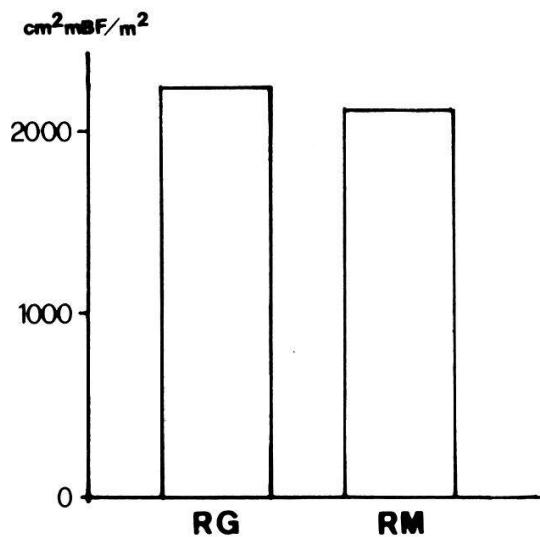


Abb. 30. Mittlere Blattfläche pro Dauerquadrat ( $1\text{ m}^2$ ) im Juli 1979.

RG = *R. grenierianus*      RM = *R. montanus* s.str.

viele Keimlinge, bei *R. grenierianus* etwas weniger als bei *R. montanus* s.str. Die Sterberate, die bei beiden Taxa hoch war, war bei *R. montanus* s.str. noch höher als bei *R. grenierianus*, so dass gesamthaft gesehen sich mehr neue *R. grenierianus*- als *R. montanus* s.str.-Keimlinge etablieren konnten. Die grössere Sterberate bei *R. montanus* s.str. wurde teilweise durch klonales Wachstum kompensiert, das sonst bei diesem Taxon eher eine Ausnahme war. Der Selektionsdruck auf *R. montanus* s.str. war am Jakobshorn - ausserhalb seines Hauptverbreitungsgebietes - sehr stark. Die meisten neuen Rekombinationstypen wurden also offenbar eliminiert, während "etablierte" Genotypen durch das klonale Wachstum gefördert wurden. Der Gen-Pool von *R. montanus* s.str. am Jakobshorn schien also beschränkt zu sein. Bei *R. grenierianus* konnte die für dieses Taxon repräsentative Fortpflanzungsstrategie beobachtet werden, da seine Nische mehr oder weniger seine üblichen Standortsansprüche erfüllte.

## 8. Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, wie wichtig edaphische Faktoren für die Lebensstrategien alpiner Taxa sind. Ein Einfluss des Substrates wurde manchmal als direkt, manchmal als indirekt wirkend erkannt. Das allgemeine Verbreitungsmuster von *R. montanus* s.l. scheint direkt durch den Substrat-Typ beeinflusst zu sein. Silikatböden in der alpinen Stufe bei Davos wurden hauptsächlich von *R. grenierianus* besiedelt, daneben gelegentlich auch von *R. montanus* s.str.. Dolomitböden wurden jedoch ausschliesslich von *R. montanus* s.str. besiedelt. Ein ähnliches Verhaltensmuster wurde bei *Lotus alpinus* beobachtet (URBANSKA und SCHWANK 1980). Tetraploide *L. alpinus* wurden auf Silikat und Dolomit gefunden, während die Diploiden vor allem auf Silikat und nur ausnahmsweise auf Dolomit vorkamen. Bei *L. alpinus* kam die diploide Sippe nur in höheren Lagen vor. Ein solcher Einfluss der Höhe über Meer wurde bei *R. montanus* s.l. nicht beobachtet.

Der Einfluss edaphischer Faktoren kommt viel feiner zum Vorschein, wenn das demographische Verhalten der *R. montanus*-Gruppe berücksichtigt wird.

So bildet *R. grenierianus* grosse, semikontinuierliche Populationen, während diejenigen von *R. montanus* s.str. klein und deutlich voneinander abgetrennt sind. Dieser Aspekt steht in Zusammenhang mit den allgemeinen Lebensbedingungen der Pflanzen auf Silikat und Dolomit. Silikatstandorte sind weniger extrem als Dolomitstandorte (vgl. GIGON 1971). Deshalb kann sich auf Silikat eine geschlossene Rasenvegetation bilden, auf Dolomit jedoch nur eine offene Vegetation, z.B. eine Blaugrashalde (vgl. VETTERLI 1976, 1982). Grosse Teile des Silikatgebietes sind für *R. grenierianus* zur Besiedlung zugänglich, während *R. montanus* s.str. in seinem Hauptverbreitungsgebiet Dolomit im Untersuchungsgebiet nur bestimmte, feuchtere Nischen besiedeln kann. In seinem übrigen Verbreitungsgebiet mit teilweise geeigneteren Standortsbedingungen bildet *R. montanus* s.str. ebenfalls grosse, semikontinuierliche Populationen (LANDOLT, pers. Mitt.).

Ein deutlicher Einfluss des Substrates zeigte sich bei *R. montanus* s.l. im Cyanogenese-Polymorphismus (DICKENMANN 1982, URBANSKA und DICKENMANN 1981). Es wird vermutet, dass ein Zusammenhang zwischen der Cyanogenese und dem Stickstoffmetabolismus bestehen könnte (URBANSKA 1981a, 1982, URBANSKA und SCHWANK 1980), da in Silikatböden Stickstoff in Form von Ammonium-Ionen ( $\text{NH}_4^-\text{-N}$ ) und in Dolomitböden als Nitrat-Ionen ( $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ) vorhanden ist (GIGON 1971). Bei *R. montanus* s.l. wurde festgestellt, dass cyanogene Phänotypen auf Dolomit dreimal häufiger waren als auf Silikat (32% resp. 10%). Bei der Untersuchung des Cyanogenese-Polymorphismus wurden auch Unterschiede zwischen benachbarten Populationen auf demselben Substrat gefunden, was ein weiterer Hinweis dafür ist, dass Differenzierungsprozesse kleinräumig in Populationssektoren von *R. montanus* s.l. stattfinden. Interessanterweise waren bei *Lotus alpinus* aus dem gleichen Untersuchungsgebiet die Verhältnisse genau gleich, nur der Anteil der cyanogenen Phänotypen war allgemein viel höher. Auf Dolomit wurden 63% cyanogene Pflanzen gefunden, auf Silikat 21% (URBANSKA 1982).

Die Fortpflanzungsstrategien von *R. montanus* s.l. geben Hinweise auf die Adaptation der Gruppe an ihre Umweltbedingungen. Sowohl *R. montanus* s.str. wie auch *R. grenierianus* pflanzen sich vorwiegend durch Allogamie fort, haben also potentiell ein offenes Rekombinationssystem. Es scheint jedoch, dass der Genfluss hauptsächlich innerhalb von Populationssektoren stattfindet. Bei sich sexuell fortpflanzenden Angiospermen treten bekannt-

lich zahlreiche Regulationsmechanismen auf, die ein offenes Rekombinationspotential mehr oder weniger reduzieren können. Nach GRANT (1958, 1981) kommen diese Mechanismen vor allem bei der Bestäubung und der Samenverbreitung zum Vorschein.

Was die Bestäubung betrifft, kann zum einen die Populationsgrösse, zum andern die Bestäubungsbiologie eine Rolle spielen, bei der sowohl die Diversität der Insekten, wie auch deren Bestäubungsradius (foraging range) wichtig sind. Dass diese zwei Faktoren eng verknüpft sind, zeigen z.B. Untersuchungen von PYKE et al. 1977, LEVIN 1972a,b, LEVIN und KERSTER 1969, 1971, 1974). Bei einigen hochspezialisierten Arten steht der Erfolg der Bestäubung unter direktem Einfluss der einzigen Bestäuberart (DODSON et al. 1969, LEVIN 1970, VOGEL 1972, POWELL und MACKIE 1966, VALDEYRON und LLOYD 1979).

Meine Feldbeobachtungen zeigen jedoch, dass die Diversität der Bestäuberinsekten bei *R. montanus* s.l. gross ist. Bezuglich des Bestäubungsradius dieser Insekten bestehen bisher leider keine Angaben. Von verschiedenen Autoren wurde jedoch berichtet, dass Bestäuberinsekten häufig nur sehr beschränkte Populationssektoren besuchen und lange am selben Ort verweilen (z.B. FREE 1970, LEVIN und KERSTER 1974, HEINRICH 1975). Dieses Verhalten führt zu lokalen Kreuzbestäubungen. Es wurde z.B. bei verschiedenen Baumwollvarietäten festgestellt, dass die Zahl der Kreuzbestäubungen von 26% bei unmittelbarer Nachbarschaft der Felder auf 4% bei 7.5 m und auf 1% bei 15 m Distanz absank (SIMPSON und DUNCAN 1956). Somit wird die panmiktische Einheit häufig zu einem Populationssektor reduziert.

Bei *R. grenierianus* kann vermutet werden, dass auch hier hauptsächlich sektorieller Genaustausch stattfindet. Bei *R. montanus* s.str. wird der Genaustausch meist bereits von der Nischengrösse limitiert, dazu kommen noch die bestäubungsbiologischen Faktoren. Es könnte also mit noch stärker kanalisiertem Genaustausch gerechnet werden.

Ein weiterer Faktor, der die potentielle unlimitierte Rekombination begrenzen kann, ist der Samendispersionsradius (s. z.B. SALISBURY 1961). Ueber die Samenverbreitung bei *R. montanus* s.l. sind bisher nur wenige Angaben vorhanden. MÜLLER (1977) berichtet von keimfähigen *R. montanus* s.l.-Samen in Hirsch- und Murmeltierkotproben aus dem Schweizerischen

Nationalpark. BERNHARD (1980) stellte mittels Kropfanalysen fest, dass das Birkhuhn in den Französischen Alpen sich im Herbst vorwiegend von *R. montanus* s.l.-Samen ernährt. Diese Untersuchungen stammen allerdings vorwiegend aus der subalpinen Stufe. In meinem Untersuchungsgebiet wurden viele abgefressene Fruchtstände beobachtet. Neben Murmeltieren, Gamsen, Steinböcken und Vögeln kommen vor allem Rinder und Schafe als Konsumenten in Frage. Es ist jedoch anzunehmen, dass die meisten gefressenen Samen verdaut werden und nur wenige Samen durch Tiere über grössere Distanz verbreitet werden. Im Untersuchungsgebiet wurde häufig eine eng lokale Samendispersion beobachtet. Neben reproduzierenden Pflanzen wurden Gruppen von Keimlingen festgestellt, die wahrscheinlich alle von einem Fruchtstand derselben Mutterpflanze stammten. GASSER (1981) fand bei *Biscutella levigata* in der alpinen Stufe das gleiche Phänomen. Die lokale Samenausbreitung führt zu einer Beschränkung des Genpools innerhalb eines Populationssektors, da die Individuen gewisser Keimlingsgruppen alle Halbgeschwister sind.

Es kann also vermutet werden, dass die offene Rekombination bei der *R. montanus*-Gruppe offensichtlich stark eingeschränkt ist. Diese Einschränkung führt zu einer Populationssektorenbildung mit begrenztem Genpool. Es wäre interessant, *R. montanus* s.l. auf die Anzahl der Individuen, die tatsächlich Gene austauschen können, zu untersuchen. Diese sogenannte "Neighborhood size" wurde z.B. für *Phlox pilosa* auf 75-282 Individuen (LEVIN und KERSTER 1968); für *Liatis aspera* auf 30-191 (LEVIN und KERSTER 1969) und für *Liatis cylindracea* auf 165 (SCHAAL und LEVIN 1978) geschätzt. Ein Extremfall ist *Lithospermum carolinense* mit einer "Neighborhood size" von nur vier Individuen (KERSTER und LEVIN 1968). Je kleiner eine Gruppe ist, in der Genaustausch stattfindet, desto grösser wird die Tendenz zur Bildung von lokalen Rassen. WRIGHT (1943 a,b, zitiert nach GRANT 1981) zeigte auf mathematischer Basis, dass bei einer panmiktischen Einheit von zehn Individuen in einer grossen, kontinuierlichen Population eine starke, lokale Rassenbildung stattfinden kann, sogar ohne Einbezug der natürlichen Selektion. Bei einer Grösse von 100 Individuen wird eine Rassenbildung auf regionaler Ebene erwartet, bei 1000 und mehr Individuen kommt es höchstens über grosse Distanzen zu einer geringen Rassenbildung unter Einbezug des Fortpflanzungsverhaltens. Die Fortpflanzungsgruppengrösse bei *Phlox pilosa*, *Liatis aspera* und *L. cyl-*

*indracea* könnte also eine regionale Rassenbildung allein auf Grund des Fortpflanzungsverhaltens erlauben. Bei *Liatris cylindracea* wurde denn auch eine morphologische Differenzierung auf lokaler Ebene beobachtet, wobei keine deutliche Korrelation zwischen morphologischen Merkmalen und bisher bekannten Umweltfaktoren festgestellt wurde (SCHAAL und LEVIN 1978).

Am Jakobshorn bildet *R. montanus* s.str. sehr kleine Kolonien, die in ihrer Individuenzahl an die obgenannten Beispiele erinnern. Die primären Voraussetzungen zu einer Bildung von lokalen, spezialisierten Rassen scheinen also vorhanden zu sein.

Weitere wichtige Faktoren in der Gesamtlebensstrategie von *R. montanus* s.str. sind das Keimverhalten und die erste Entwicklungsphase der Jungpflanzen. Die Keimruhe, die bei *R. montanus* s.l. beobachtet wurde, lässt eine Anpassung vermuten, wie dies bei vielen anderen alpinen Arten der Fall ist (BLISS 1958, FOSSATI 1976, 1980, ISLER 1981, PELTON 1956, WEILENMANN 1980, 1981). FOSSATI (1976) und WEILENMANN (1980) untersuchten die Samenmorphologie von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. Sie fanden meist kleine, undifferenzierte Embryos. Daher lässt sich auch erklären, dass die Keimung bei *R. montanus* s.l. in unseren Klimakammerversuchen durch das Wachstumshormon Gibberellinsäure beschleunigt werden konnte. Die Samenentwicklung ist aber grossen, jährlichen Schwankungen unterworfen (FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1980). WEILENMANN (1980) fand bei *R. grenierianus* Samen, die ohne Vorbehandlung eine Keimungsrate von 20% aufwiesen gegenüber 0-2% in anderen Fällen. Die anatomischen Schnitte zeigten, dass der Embryo bei diesen Samen viel grösser und weiter differenziert war. Der unterschiedliche Embryoentwicklungsgrad beeinflusst möglicherweise die jährlichen Fluktuationen im Keimverhalten.

Die Keimung bei *R. montanus* s.l. wurde offenbar durch das Substrat nicht stark und direkt beeinflusst. Es konnten nur geringe Unterschiede in der Keimlingshäufigkeit zwischen Dolomit- und Silikatgestein festgestellt werden. Hingegen schien eine Dichteabhängigkeit zu bestehen: Auf offenen Flächen traten mehr Keimlinge auf als in geschlossenen Rasen. Aehnliche Beobachtungen machte auch GASSER (1981), der *Biscutella levigata* in der alpinen Stufe auf zwei Substraten untersuchte. Wegen der geschlossenen Vegetationsstruktur auf Silikat und der offenen auf Dolomit, hat das

Substrat eher einen indirekten Einfluss. Im Feld wurde eine sehr hohe Sterblichkeit beobachtet. Durch eine hohe Sterblichkeit werden schlecht angepasste Rekombinationstypen eliminiert. Dies ist für die Population mit deutlich weniger Kosten verbunden als das Absterben grosser Pflanzen. Als Hauptgründe für eine hohe Sterblichkeit werden einerseits Wasserstress (COOK 1979, MACK 1976, SHARITZ und McCORMICK 1973), andererseits Frassschäden durch Herbivore (CHRISTENSEN und MÜLLER 1975) genannt. Bei *R. montanus* s.l. wurden nie Frassschäden an Keimlingen beobachtet, hingegen starben viele Keimlinge wegen Austrocknung des Oberbodens ab. Auch FOSSATI (1980) beobachtete in der alpinen Stufe eine hohe Sterblichkeit infolge Austrocknung. Nach BONDE (1968), der die Verhältnisse in der alpinen Stufe der Colorado Rocky Mountains untersuchte, ist die Sommersterblichkeit der Keimlinge an offenen Stellen einzig auf das Austrocknen des Bodens zurückzuführen. FOSSATI (1980) beobachtete, dass in der eher offenen Karbonatvegetation die Keimlingssterblichkeit im Sommer am höchsten war, in der geschlossenen Silikatvegetation jedoch im Winter. Bei *R. montanus* s.l. konnte diese Tendenz nicht bestätigt werden, auf beiden Substraten waren die Verluste im Sommer höher als im Winter. Die Schneebedeckung hat einen wesentlichen Einfluss auf die Keimlingssterblichkeit. Möglicherweise war bei meinen Silikatversuchsflächen die Schneebedeckung besser und länger dauernd als auf den Flächen von FOSSATI.

Die Populationen von *R. montanus* s.str. auf Silikat, die ausserhalb des Hauptverbreitungsgebietes dieses Taxons liegen, sind von besonderem Interesse. Alle *R. montanus* s.str.-Populationen auf Silikat erwiesen sich als klein und mehr oder weniger voneinander isoliert. Es kann vermutet werden, dass die Rekombination allein durch die geringe Individuenzahl limitiert ist. Deshalb könnte auch die Variation in jeder dieser Populationen eine andere Fraktion der gesamten Variationsbreite von *R. montanus* s.str. repräsentieren. Einige dieser Standorte stehen unter dem Einfluss von benachbarten Dolomitgebieten, sei es durch Hangwasser oder durch Ueberschüttung mit Domolitgestein. Auch Flugstaub muss in Betracht gezogen werden (BRAUN-BLANQUET und JENNY 1926, FRANZ 1976, GRUBER 1980). Unsere Bodenanalysen zeigten in zwei Fällen deutlich einen Einfluss von Dolomit, daneben gab es aber auch basen- und nährstoffarme Rohböden.

Am Jakobshorn ist ein Einfluss von Dolomitgestein ausgeschlossen. Beson-

ders interessant ist dort - im typischen Verbreitungsgebiet von *R. grenierianus* -, dass die *R. montanus* s.str.-Populationen und die *R. grenierianus*-Populationen abwechselungsweise vorkommen, wobei das Verteilungsmuster genau dem Mikrorelief folgte. Die Nischengröße limitierte also die Populationsgröße und führte zu diesem extrem kleinflächigen Verteilungsmuster. Die unterschiedlichen Populationsstrukturen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. zeigen die Adaptation an ihre jeweiligen Nischen. *R. grenierianus* zeigt seine übliche Fortpflanzungsstrategie, während *R. montanus* s.str. neben der sexuellen Fortpflanzung auch eine klonale Vermehrung hat. Die hohe Keimlingssterblichkeit weist auf eine starke stabilisierende Selektion hin. Durch das klonale Wachstum von *R. montanus* s.str. werden "erfolgreiche" Genotypen gefördert. Der Genpool scheint am Jakobshorn sowohl durch die limitierte Populationsgröße wie auch durch die starke Selektion in hohem Masse eingeschränkt zu sein. Nach WRIGHT (1943), kann bei solchen Verhältnissen selbst ohne Einbezug der Selektion mit einer lokalen Rassenbildung gerechnet werden. Am Jakobshorn ist jedoch eine besonders starke Selektion zu berücksichtigen. Wie vorher gezeigt wurde, ist dort teilweise mit Inzucht zu rechnen, da sowohl die Bestäubung wie auch die Samendispersion lokal erfolgen. Hinzu kommt noch die asexuelle Fortpflanzung. Der Genfluss ist also begrenzt und die Bedingungen für genetische Drift und/oder "diskontinuierliche" Selektion sind vorhanden. Aus diesen Gründen kann bei *R. montanus* s.str. mit einer Lokalrassendifferenzierung gerechnet werden. Die beobachtete höhere Pollensterilität und die höhere Keimlingssterblichkeit weisen darauf hin, dass nur wenige, sehr gut angepasste Rekombinationstypen sich etablieren und überleben können und dass die Selektion bei verschiedenen Fortpflanzungsphasen wirkt. Das Beispiel der sexuellen und asexuellen Fortpflanzung von *R. montanus* s.str. am Jakobshorn zeigt die Flexibilität und feine Anpassung an die Lebensstrategie. Eine Kombination von sexueller und asexueller Fortpflanzung führt zu einer optimalen Fitness der Pflanzen. Das Gleichgewicht zwischen diesen beiden Fortpflanzungsarten beruht auf vielen abiotischen und biotischen Faktoren. MOONEY und BILLINGS (1961) fanden z.B. bei *Oxyria digyna* an Nordhängen eine viel höhere Rhizomproduktion als an Südhängen. Sie führen das auf die am Nordhang durch Bodenbewegung gestörten, instabilen Verhältnisse zurück. Am Jakobshorn-Nordhang herrschen in den *R. montanus* s.str.-Nischen ähnlich instabile Verhältnisse.

Zudem ist die Bodenfeuchtigkeit in den Mulden mit *R. montanus* s.str. im allgemeinen höher als auf Kuppen mit *R. grenierianus*. Wie SALISBURY (1942) und WERNER und PLATT (1976) feststellten, fördert eine hohe Bodenfeuchtigkeit das Rhizomwachstum. SARUKHAN und GADGIL (1974), die die Populationsdynamik von drei *Ranunculus*-Arten untersuchten, postulierten dagegen, dass die vegetative Vermehrung mit der Stabilität der Standorte zusammenhängt und dichteabhängig ist. In stabilen Standorten mit dichter Vegetation herrscht vegetative Vermehrung vor, in instabilen sexuelle. Bei *R. montanus* s.l. sind die Verhältnisse jedoch umgekehrt, wobei zu betonen ist, dass vegetative Vermehrung bei *R. montanus* s.l. äußerst selten ist.

Die demographischen Untersuchungen zeigten, dass bei *R. montanus* s.str. die höhere Keimlingssterblichkeit zahlenmäßig recht genau durch die klonale Vermehrung kompensiert wurde. Dieser Aspekt lässt vermuten, dass die Anpassung der tetraploiden Pflanzen an ihre extreme Nische mit einer ziemlich ausgewogenen "Verteilung der Ressourcen" verbunden ist, wobei die klonalen Einheiten einen deutlichen Vorteil haben im Vergleich zu Samen, deren Eintreten in die autotrophe Phase eine mit hohen Risiken verbundene Strategie repräsentiert (vgl. URBANSKA 1981b).

*R. montanus* s.str. wies im allgemeinen eine breitere morphologische Variation auf als *R. grenierianus*. Dies bestätigt, dass tetraploide Pflanzen größere Rekombinationsmöglichkeiten haben als diploide. Nach LANDOLT (1954) ist *R. grenierianus* eine Elternart von *R. montanus* s.str. Die Morphologie von *R. montanus* s.str. am Jakobshorn ist derjenigen von *R. grenierianus* sehr ähnlich. Dies kann auf die Tatsache zurückgeführt werden, dass im Genom der hybridogenen Tetraploiden ein Teil des Erbmaterials von *R. grenierianus* vorhanden ist. Man könnte auch vermuten, dass es sich um Introgressionstypen handelt. Es sollte jedoch betont werden, dass sowohl die Kreuzungen mit *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. von LANDOLT (1954) wie auch meine erfolglos blieben und auch im Feld nie triploide Bastarde gefunden wurden. Es wurden allerdings nur wenige Kreuzungen durchgeführt. Es scheint also, dass die Interinkompatibilitätsbarriere bereits zwischen *R. montanus* s.str. und ihrer vermutlichen Elternart zu stark ist. Eine weitere Erklärung für das Vorkommen der stark behaarten *R. montanus* s.str.-Formen am Jakobshorn könnte deren Interpretation als autotetraploide Formen von *R. grenierianus* sein. In meinen Pollenuntersu-

chungen von *R. grenierianus* wurden aber nie unreduzierte Pollenkörner gefunden. Zudem unterschieden sich die Karyotypen der Tetraploiden vom Jakobshorn nicht signifikant von denjenigen von Dolomitstandorten. Alle hatten nur zwei Satellitchromosomen. Autotetraploide *R. grenierianus* müssten jedoch vier haben. Ausserdem konnte in den Kreuzungsexperimenten gezeigt werden, dass Genaustausch zwischen den Tetraploiden vom Jakobshorn und denjenigen von Dolomit möglich ist, nicht aber zwischen *R. montanus* s.str. und *R. grenierianus* vom Jakobshorn. Wenn es sich bei den Tetraploiden vom Jakobshorn um eine autotetraploide Form von *R. grenierianus* handelte, sollte ein Genaustausch mit den Diploiden möglich sein. Im weiteren liegt die starke Behaarung durchaus in der allgemeinen morphologischen Variationsbreite von *R. montanus* s.str.. Aus allen diesen Gründen ist anzunehmen, dass es sich bei den tetraploiden Pflanzen am Jakobshorn um *R. montanus* s.str. handelt, deren Entwicklung durch genetische Drift einerseits und andererseits durch starke Selektion beeinflusst ist. Es kann angenommen werden, dass gewisse Rekombinationstypen von *R. montanus* s.str. sich besser an die lokalen Verhältnisse angepasst erwiesen und somit am häufigsten auftreten. Es wäre interessant, zu untersuchen, ob und in wie weit die starke Behaarung bei *R. montanus* s.str. mit gewissen Toleranzen korreliert ist. Bei verschiedenen Arten konnten Korrelationen zwischen nicht direkt adaptiven morphologischen Merkmalen und physiologischen Anpassungen beobachtet werden. So konnte z.B. NEW (1959) bei *Spergula arvensis* eine Korrelation zwischen der Samenschalenmorphologie und der Hitze- und Trockenheitstoleranz der Pflanzen feststellen. Die besonderen Verhaltensaspekte von *R. montanus* s.str. am Jakobshorn lassen vermuten, dass es sich bei den kleinen Populationen um eine lokale, an bestimmte Silikatstandortsverhältnisse angepasste Rasse handelt.

Abschliessend lässt sich sagen, dass die Differenzierung innerhalb der Artengruppe des *R. montanus* zuerst durch primäre Artbildung, dann durch Bastardierungen und z.T. Allopolyploidisierungen geschah. Innerhalb von *R. montanus* s.str. findet jetzt offenbar am Jakobshorn erneut eine primäre Sippendifferenzierung statt. Diese Prozesse entsprechen genau dem retikulären Evolutionskonzept von EHRENDORFER (1958, 1959, 1963). Es findet hier also eine weitere ökotypische Differenzierung innerhalb von *R. montanus* s.str. statt. Dieses Problem muss noch weiter untersucht werden.

Unsere Ergebnisse zeigen jedoch, dass edaphische Faktoren bei der Differenzierung von *R. montanus* s.l. früher einen grossen Einfluss hatten, aber auch jetzt noch eine wichtige Rolle spielen. Untersuchungen über ähnliche, kleinflächige Differenzierungsmuster in der alpinen Vegetationsstufe sind nur noch selten. Ein Beispiel dafür ist *Myosotis alpestris*, bei dem eine edaphische und höhenabhängige Differenzierung festgestellt wurde (BLAISE und ROUX 1970). Das diploide Taxon besiedelt bevorzugt Silikatstandorte in der alpinen Stufe, das tetraploide Kalkstandorte in der subalpinen Stufe. Sowohl gegen Osten als auch gegen Süden findet man jedoch auf allen Standorten nur das diploide Taxon, im Nordwesten nur das tetraploide. In der geologisch heterogenen Region des Lautaret, wo die beiden Verbreitungsrichtungen zusammentreffen, besiedeln die beiden Taxa unter dem gegenseitigen Konkurrenzdruck jedoch nur ihre bevorzugten Standorte. Ein zweites, bereits früher erwähntes Beispiel ist *Lotus alpinus* (URBANSKA und SCHWANK 1980). Um mehr Angaben über Mikroevolutionsprozesse zu erhalten, wären weitere Untersuchungen, verbunden mit demographischen Erhebungen, wichtig.

### Zusammenfassung

Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* wurde in der alpinen Stufe der Region Davos in bezug auf kleinräumige Differenzierungsmuster untersucht. Zu diesem Zweck wurden Untersuchungen über die Morphologie, die Zytologie, das Fortpflanzungssystem, das Keimverhalten, die Populationsstruktur und die Standortsansprüche durchgeführt, wobei Labor- und Feldversuche integriert waren.

Die Korrespondenzanalysen von acht morphologischen Merkmalen zeigten, dass sich *R. montanus* s.str. meist, aber nicht immer, von *R. grenierianus* unterscheiden lässt. Ferner konnte keine Korrelation zwischen morphologischen Merkmalen und dem pH-Wert des Bodens festgestellt werden. Die Karyotypen von *R. carinthiacus* ( $2n=2x=16$ ), *R. grenierianus* ( $2n=2x=16$ ) und *R. montanus* s.str. ( $2n=4x=32$ ) waren sehr ähnlich. *R. grenierianus*, *R. carinthiacus* und *R. montanus* s.str. sind weitgehend selbststeril und pflanzen sich vorwiegend durch Allogamie fort, haben also ein potentiell offenes Rekombinationssystem. Es scheint jedoch, dass sich der Genfluss auf bestimmte Populationssektoren beschränkt, was bei *R. grenierianus* vor allem durch fortpflanzungsbiologische Aspekte, bei *R. montanus* s.str. auch durch die Populationsgrösse beeinflusst wird.

Kreuzungsversuche zeigten, dass *R. grenierianus* und *R. carinthiacus* interkompatibel sind, während *R. montanus* s.str. und *R. carinthiacus* nur in geringem

Masse Gene austauschen können. Experimentelle Kreuzungen und auch Feldbeobachtungen zeigten, dass Genfluss zwischen *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. verhindert ist.

Die Samen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. keimten ohne Vorbehandlung äusserst schlecht. Einzig mit einer Gibberellinsäurebehandlung konnten die Keimungsraten etwas gesteigert werden. Im Feld wurden zu Beginn der Vegetationsperiode jedoch viele Keimlinge beobachtet.

*R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. zeigten allgemein unterschiedliche Ansprüche bezüglich des Substratatypes. Silikatböden in der alpinen Stufe bei Davos wurden hauptsächlich von *R. grenierianus* besiedelt, daneben gelegentlich auch von *R. montanus* s.str. Auf Dolomitböden kam jedoch nur *R. montanus* s.str. vor. Im Untersuchungsgebiet waren die Populationen von *R. grenierianus* häufig gross und semikontinuierlich, ohne scharfe Grenzen, meist variierte nur die Populationsdichte. Die *R. montanus* s.str.-Populationen waren jedoch meist klein und deutlich voneinander getrennt. Diese Unterschiede sind auf die verschiedenen Standortsansprüche und auf das Fehlen von grossflächigen *R. montanus* s.str.-Standorten in der alpinen Stufe von Davos zurückzuführen.

Das kleinflächige Verteilungsmuster von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. am Jakobshorn, das genau dem Mikrorelief folgte, erwies sich als besonders interessant. *R. grenierianus* besiedelte dort die Kuppen mit homogener Rasenvegetation, *R. montanus* s.str. die dazwischenliegenden Mulden und offenen Schuttstellen. Die Bodenanalysen verdeutlichen die Inhomogenität dieses Standortes. Die chemische Zusammensetzung des Bodens variierte kleinflächig, jedoch unabhängig vom Mikrorelief. Der Skelettanteil war in den Mulden im allgemeinen höher als auf den Kuppen. Die demographischen Untersuchungen ergaben, dass *R. grenierianus* seine übliche Populationstruktur zeigte mit vielen, kleinen Individuen, die regelmässig in der Rasenvegetation verteilt waren. Der Anteil nicht-reproduzierender Individuen dominierte gegenüber jenem reproduzierender. In den Nischen mit *R. montanus* s.str. auf eher offener Vegetation wuchsen nur wenige, grosse Pflanzen, von denen viele blühten. Die Pollenfertilität war bei *R. montanus* s.str. etwas vermindert und die Keimlingssterblichkeit war hoch. Neben der sexuellen Fortpflanzung wurde bei *R. montanus* s.str. auch ein geringes klonales Wachstum beobachtet. Die besonderen Verhaltensaspekte von *R. montanus* s.str. am Jakobshorn lassen die Bildung einer lokalen Silikatrasse vermuten, was als erste Phase einer primären Differenzierung auf tetraploider Stufe betrachtet werden kann.

## Summary

Small-scale differentiation patterns were investigated in the *Ranunculus montanus* group from the alpine vegetation belt of Davos, Grisons. The study dealing with morphology, cytology, reproduction systems, germinating behaviour, population structure and ecological requirements comprised both laboratory experiments as well as field observations.

Correspondence analyses of eight morphological characters revealed that *R. montanus* s.str. was mostly but not always distinguishable from *R. gre-*

*nierianus*. Furthermore, no correlation was observed between morphological characters and the pH values of the soil. The karyotypes of *R. grenierianus* ( $2n=2x=16$ ), *R. carinthiacus* ( $2n=2x=16$ ) and *R. montanus* s.str. ( $2n=4x=32$ ) were very similar.

*R. grenierianus*, *R. carinthiacus* and *R. montanus* s.str. are almost completely self-incompatible and reproduce mostly by allogamy; their recombination system is thus potentially open. However, the gene flow seems to be confined to some population sectors. As far as *R. grenierianus* is concerned, these limitations are principally related to the reproduction biology whereas in *R. montanus* s.str. the population size plays as well an important rôle.

Experimental crosses show that *R. grenierianus* and *R. carinthiacus* are generally intercompatible but *R. montanus* s.str. and *R. carinthiacus* can exchange genes only occasionally. Crossing experiments as well as field observations suggest that no gene flow occurs between *R. montanus* s.str. and *R. grenierianus*. Germination of non-treated seeds in *R. grenierianus* and *R. montanus* s.str. was very poor, the gibberelline treatment only slightly improving the germination rates. On the other hand, very numerous seedlings were observed in the field at the beginning of the vegetation season. *R. grenierianus* and *R. montanus* s.str. have different requirements as to the soil type. Siliceous soils are mainly inhabited by *R. grenierianus* and only occasionally by *R. montanus* s.str. whereas in dolomite areas only *R. montanus* s.str. was observed. Populations of *R. grenierianus* in the study area were frequently large and semicontinuous without sharp limits, only the population density being variable. On the other hand, populations of *R. montanus* s.str. were mostly small and clearly separated from one another. These differences are apparently caused by distinct niche requirements of either taxon and also influenced by the absence of large habitats available to *R. montanus* s.str. within the alpine vegetation belt of Davos.

The most interesting microdistribution pattern of *R. grenierianus* and *R. montanus* s.str. at Jakobshorn followed precisely the recurrent micro-relief: *R. grenierianus* occurred within grassy mounds whereas *R. montanus* s.str. inhabited the moister depressions and open scree slopes. The soil analyses further indicated the heterogeneity of the habitat. The chemical composition of the soil varied independently of the microrelief over very short distances. The skeleton content was usually higher in the depressions than on the mounds. The demographic studies revealed the usual population structure in *R. grenierianus*, numerous small plants being regularly distributed within the grassy vegetation. In the niches with *R. montanus* s.str. only few but large plants were observed, the flowering individuals being frequent. The pollen fertility in *R. montanus* s.str. was lower than in other stations; the seedling mortality was pronounced. In addition to the sexual reproduction, some clonal growth was observed. The particular behaviour of *R. montanus* s.str. at Jakobshorn suggests the formation of a local silicate race; it can be considered as the first step of a primary speciation on tetraploid level.

## Résumé

La différenciation à petite échelle a été étudiée chez *Ranunculus* *grenierianus* dans la zone de végétation alpine de Davos. L'étude porte sur la morphologie, la cytologie, les systèmes reproducteurs, le comportement germinatif, la structure de population et les exigences écologiques, les expériences au laboratoire étant effectuées parallèlement aux études sur le terrain.

L'analyse factorielle des correspondances portant sur huit caractères morphologiques a révélé que *R. montanus* s.str. se distingue le plus souvent mais pas toujours de *R. grenierianus*. En outre, aucune corrélation n'a été observée entre les caractères morphologiques et les valeurs pH du sol. Les caryotypes de *R. grenierianus* ( $2n=2x=16$ ), *R. carinthiacus* ( $2n=2x=16$ ) et *R. montanus* s.str. ( $2n=4x=32$ ) ont été très comparables.

*R. grenierianus*, *R. carinthiacus* et *R. montanus* s.str. sont presque complètement auto-incompatibles et se reproduisent principalement par allogamie; leur système de recombinaison est par conséquent potentiellement ouvert. Il semble pourtant que le flux de gènes est confiné à certains secteurs des populations. Ces limitations sont liées chez *R. grenierianus* à la biologie de reproduction du taxon alors que chez *R. montanus* s.str. l'effectif de population ainsi que la biologie de reproduction représentent deux aspects principaux.

Les croisements expérimentaux ont démontré que *R. grenierianus* et *R. carinthiacus* sont généralement inter-compatibles alors que l'échange des gènes entre *R. carinthiacus* et *R. montanus* s.str. ne se fait qu'occasionnellement. Les expériences ainsi que les observations sur le terrain indiquent qu'aucun flux de gènes ne se manifeste entre *R. montanus* s.str. et *R. grenierianus*.

La germination des graines non-traitées de *R. grenierianus* et *R. montanus* s.str. a été très limitée, le traitement à la gibberelline n'améliorant que très peu les taux de germination. Sur le terrain, d'autre part, de nombreuses plantules ont été observées au début de la saison de végétation.

*R. grenierianus* et *R. montanus* s.str. ont des exigences différentes par rapport au type de sol. Les sols siliceux sont principalement habités par *R. grenierianus* et *R. montanus* s.str. ne s'y rencontre que rarement. Sur dolomite, en revanche, se trouve exclusivement *R. montanus* s.str. Les populations de *R. grenierianus* dans la région étudiée ont été fréquemment larges et demi-continues sans limites précises, seule la densité de population étant variable. Les populations de *R. montanus* s.str. ont été, au contraire, souvent petites et nettement séparées les unes des autres. Ces différences sont apparemment liées aux exigences distinctes par rapport à la niche écologique des taxons étudiés. Elles sont également influencées par l'absence des larges stations accessibles à *R. montanus* s.str. dans la zone de végétation alpine de Davos.

A Jakobshorn, la micro-répartition très intéressante de *R. grenierianus* et de *R. montanus* s.str. suivait précisément le micro-relief alternant: *R. grenierianus* s'observait sur les petites collines couvertes de pelouses alors que *R. montanus* s.str. habitait les dépressions plus humides à végé-

tation ouverte ainsi que les pierriers. Les analyses du sol ont indiqué en outre l'hétérogénéité de cette station. La composition chimique du sol variait fortement sur les distances extrêmement courtes indépendamment du micro-relief. La teneur en squelette a été plus élevée dans les dépressions que sur les petites collines. Les études démographiques ont révélé la structure de population habituelle chez *R. grenierianus*, de nombreuses petites plantes étant distribuées régulièrement dans les pelouses. Les individus en phase reproductive s'observaient beaucoup moins fréquemment que les plantes non fleurissantes. Dans les niches habitées par *R. montanus* s.str., un nombre limité de plantes a été trouvé, mais les individus ont été grands et ils ont fleuri pour la plupart des cas. La fertilité de pollen chez *R. montanus* s.str. était diminuée par rapport à d'autres stations; la mortalité de plantules a été très prononcée. En addition à la reproduction sexuée, un développement clonal a été observé. Le comportement particulier de *R. montanus* s.str. à Jakobshorn laisse supposer la formation d'une race locale sur la silice, ce qui peut être considéré comme la phase initiale d'une spéciation primaire au niveau tétraploïde.

### Literaturverzeichnis

- ABBOTT R.J., 1976: Variation within common groundsel, *Senecio vulgaris* L.  
 I. Genetic response to spatial variations of the environment.  
 II. Local differences within cuff populations on Puffin Island.  
*New Phytol.* 76, 153-164 und 165-172.
- ANTONOVICS J. und BRADSHAW A.D., 1970: Evolution in closely adjacent plant populations. VIII. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity* 25, 349-362.
- BERNHARD A., 1980: Die Herbstäsung des Birkhuhns nach 34 Kropfanalysen in den französischen Alpen. *Beih.Veröff.Naturschutz u. Landschaftspflege, Baden-Württb.* 16, 37-42.
- BLAISE S. und ROUX G., 1970: Répartition de quelques espèces de *Myosotis* dans les Alpes Françaises: Problèmes chorologiques, écologiques et morphologiques. *Ann.Lit.Univ.Besançon.* 223-229.
- BLISS L.C., 1958: Seed germination in arctic and alpine species. *Arctic* 11, 180-188.
- BONDE E.K., 1968: Survival of seedlings of an alpine clover (*Trifolium nanum* Torr.). *Ecol.* 49, 119-195.
- BRADSHAW A.D., 1959: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. I. Morphological differentiation. *New Phytol.* 58, 208-227.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964: *Pflanzensoziologie*. 3. Aufl. Springer, Wien. 865 S.
- und JENNY H., 1926: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. *Neue Denkschr.Schweiz.Natf. Ges.* 53(2), 183-349.
- BRIANE J.P., LAZARE J.-J., ROUX G. und SASTRE C., 1974: L'analyse factorielle des correspondances et l'arbre de longeur minimum; exemples d'application. *Adansonia*, ser.2, 14(1), 111-137.
- CADISCH J. und LEUPOLD W., 1929: *Geologische Karte von Mittelbünden 1:25000, Blatt B: Davos. Mit Beiträgen von Friedrich Frei und Albert Streckeisen. Beitr.Geol.Karte d.Schweiz, N.F.* 49.

- CHRISTENSEN N.L. und MÜLLER C.H., 1975: Relative importance of factors controlling germination and seedling survival in *Adenostema* chaparral. *Amer.Nat.* 93, 71-78.
- CLAUSEN J.D., KECK D.D. und HIESEY W.M., 1940: Experimental studies on the nature of species. I. The effect of varied environments on western North American plants. *Carnegie Inst.Wash.Publ.* 520, 1-452.
- COOK R.E., 1979: Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. In: SOLBRIG O.T., JAIN S. and RAVEN P.H. (eds.), *Topics in plant population biology*. New York, Columbia Univ.Press. 589 S.
- DICKENMANN R., 1978: Oekologische Grenzen zwischen zwei nah verwandten Arten. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel. 105 S. (Manuskript).
- 1980: Microdifferentiation patterns in *Ranunculus montanus* Willd. s.l. - a preliminary report. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 47, 46-49.
  - 1982: Cyanogenesis in *Ranunculus montanus* s.l. from the Swiss Alps. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 49, 56-75.
- DOBZHANSKY T., AYALA J., STEBBINS G.L. und VALENTINE J.W., 1977: *Evolution*. W.H. Freeman & Co., San Francisco. 572 S.
- DODSON C.H., DRESSLER R.L., HILLS H.G., ADAMS R.M. und WILLIAMS N.H., 1969: Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164, 1243-1249.
- DYER A.F., 1963: The use of lacto-propionic orcein in rapid squash methods for chromosome preparations. *Stain Techn.* 38, 85-90.
- EHRENDORFER F., 1958: Die geographische und ökologische Entfaltung des europäisch-alpinen Polyploid-Komplexes *Galium anisophyllum* Will. seit Beginn des Quartärs. *Uppsala Univ.Arsskr.* 6, 176-181.
- 1959: Differentiation hybridization cycles and polyploidy in *Achillea*. *Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol.* 24, 141-152.
  - 1963: Cytologie, Taxonomie und Evolution bei Samenpflanzen. *Vistas Bot.* 4, 99-186.
- ELDREDGE N. und GOULD S.J., 1972: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF T.J.M. (ed.), *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper and Co., San Francisco. 250 S.
- FAVARGER C., 1959: Notes de caryologie alpine 3. *Bull.Soc.Neuchâtel.Sci. nat.* 82, 255-285.
- 1961: Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 32, 119-146.
  - 1969: Notes de caryologie alpine 5. *Bull.Soc.Neuchâtel.Sci.nat.* 92, 13-30.
- FOSSATI A., 1976: Die Keimung von Hochgebirgspflanzen. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel. 167 S. (Manuskript).
- 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 73, 193 S.
- FRANZ H., 1976: Die Rolle der Böden in den hochalpinen Oekosystemen. *Verh.Ges.f.Oekol.*, Wien, 1975, 41-48.
- FREE J.B., 1970: Insect pollination of crops. New York, Acad.Press. 544 S.
- GASSER M., 1981: Differenzierungsmuster von Pflanzenarten, die auf verschiedenen Gesteinsunterlagen wachsen. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 143 S. (Manuskript).

- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat und Karbonatböden. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 48, 163 S.
- GOEPFERT D., 1974: Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. Bot. Notiser 127, 464-489.
- GOULD S.J. und ELDREDGE N., 1977: Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiol. 3, 115-151.
- GRANT V., 1958: The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 23, 337-363.
- 1971: Plant speciation. 1. Aufl. Columbia Univ. Press, New York. 435 S.
- 1981: Plant speciation. 2. Aufl. Columbia Univ. Press, New York. 563 S.
- 1982: Punctuated equilibria. A critique. Biol. Zbl. 101, 175-184.
- GRUBER F., 1980: Die Verstaubung der Hochgebirgsböden im Glocknergebiet. In: FRANZ H. (Hrsg.), Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978. Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröff. Oesterr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern, Innsbruck, 3, 69-90.
- HEINRICH B., 1975: Energetics of pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6, 139-170.
- HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1970: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Bd. 2. Birkhäuser, Basel. 956 S.
- ISLER D., 1981: Zum Keimverhalten von alpinen Pflanzen auf Serpentinboden. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 104 S. (Manuskript).
- KERSTER H.W. und LEVIN D.A., 1968: Neighborhood size in *Lithospermum carolinense*. Genetica 60, 577-587.
- LADIGES P.Y., 1976: Variation in drought resistance in adjacent edaphic populations of *Eucalyptus viminalis* Labill. Austral. J. Ecol. 1, 67-76.
- LANDOLT E., 1954: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Alpen und im Jura. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64, 9-84.
- 1956: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Pyrenäen und anderen europäischen Gebirgen westlich der Alpen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 66, 92-117.
- 1971: Oekologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen im Gebiet der Schweizer Flora. Boissiera 19, 129-148.
- LANGLET O.F.J., 1932: Ueber Chromosmenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceae*. Svensk Bot. Tidskr. 26(4), 381-400.
- LEVIN D.A., 1970: The exploitation of pollinators by species and hybrids of *Phlox*. Evolution 24, 367-377.
- 1972a: The adaptedness of corolla-color variants in experimental and natural populations of *Phlox drummondii*. Amer. Nat. 106, 57-70.
- 1972b: Low frequency disadvantage in the exploitation of pollinators by corolla variants in *Phlox*. Amer. Nat. 106, 453-460.
- und KERSTER H.W., 1968: Local gene dispersal in *Phlox*. Evolution 22, 130-139.
- 1969: The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. Evolution 23, 560-571.
- 1971: Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. Amer. Nat. 105, 345-354.
- 1974: Gene flow in seed plants. Evol. Biol. 7, 139-220.

- LEWIS H., 1962: Catastrophic selection as a factor of speciation. *Evolution* 16, 257-271.
- und ROBERTS M.R., 1956: The origin of *Clarkia lingulata*. *Evolution* 10, 126-138.
- MACK R.N., 1976: Survivorship of *Cerastium atrovirens* at Abberffraw, Anglesey. *J.Ecol.* 64, 309-312.
- MCNEILLY T. und ANTONOVICS J., 1968: Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity* 23, 205-208.
- MOONEY H.A. und BILLINGS W.D., 1961: Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. *Ecol.Monogr.* 31, 1-29.
- MÜLLER P., 1977: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. *Veröff.Geobot. Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 61, 226 S.
- NEW J.K., 1959: A population study of *Spergula arvensis* I. *Ann.Bot.N.S.* 23, 23-33.
- OWNBEY M., 1950: Natural hybridization and amphidiploidy in the genus *Tragopogon*. *Am.J.Bot.* 37, 487-499.
- PELTON J., 1956: A study of seed dormancy in eighteen species of high altitude Colorado plants. *Butler Univ.Bot.Stud.* 13, 74-84.
- POWELL J.A. und MACKIE R.A., 1966: Biological interrelationships of moths and *Yucca whipplei*. *Univ. of California publications in Entomology* 42, 59 S.
- PYKE G.H., PULLIAM H.R. und CHARNOV E.L., 1977: Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quart.Rev.Biol.* 52, 137-152.
- RUGGLI-WALSER A., 1976: Vikariierende Arten auf Kalk und Silikat. Diplomarbeit. *Geobot. Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 127 S. (Manuskript).
- SALISBURY E.L., 1942: The reproductive capacity of plants. *Studies in quantitative biology*. Bell Ltd., London. 244 S.
- 1961: Weeds and aliens. London. 384 S.
- SARUKHAN J. und GADGIL M., 1974: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J.Ecol.* 62, 921-936.
- SCHAAL B.A. und LEVIN D.A., 1978: Morphological differentiation and neighborhood size in *Liatis cylindracea*. *Amer.J.Bot.* 65, 923-928.
- SHARITZ R.R. und McCORMICK J.F., 1973: Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology* 54, 723-740.
- SIMPSON D.M. und DUNCAN E.N., 1956: Cotton pollen dispersal by insects. *Agron.J.* 48, 305-308.
- SOPOVA M. und SEKOVSKI Z., 1981: Chromosome atlas of some Macedonian Angiosperms. II. *Ann.Biol.Fac.Sci.Univ.Skopje* 34, 65-75.
- STEBBINS G.L., 1950: Variation and evolution of plants. New York. 643 S.
- 1971: Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold Ltd., London. 216 S.
- STEUBING L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Parey, Berlin/Hamburg. 262 S.
- STICHER H., SCHMIDT H.W.H. und GEISSMANN T., 1971: Agrikulturchemisches Praktikum für Landwirte und Förster. 2. Aufl. Verlag der Fachvereine an der ETH. 81 S. (Manuskript).
- TISCHLER G., 1950: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. W.Junk, S'Gravenhage. 263 S.

- URBANSKA K., 1959: Cytology of *Antennaria carpatica* and *A. dioeca*.  
Preliminary report. *Acta Biol.Cracoviensia, Ser. Bot.* 2, 43-49.
- 1981a: Cyanogenesis in *Eschscholzia* Cham. I. Preliminary report on some polymorphic populations of annuals from Arizona and Southern California. *Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 48, 48-67.
- 1981b: Reproductive strategies in some perennial Angiosperms. *Viertelj.schr.Natf.Ges.Zürich* 126(4), 269-284.
- 1982: Polymorphism of cyanogenesis in *Lotus alpinus* from Switzerland. I. Small-scale variability in phenotypic frequencies upon acidic silicate and carbonate. *Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 49, 35-55.
- und SCHWANK O., 1980: Variation within *Lotus corniculatus* L.s.l. from Switzerland. III. Microdifferentiation in *Lotus alpinus* (DC) Schleicher above the timberline. *Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 47, 29-45.
- und DICKENMANN R., 1981: Cyanogenesis polymorphism in *Lotus alpinus* s.l. and *Ranunculus montanus* s.l. from the Swiss Alps. *Lotus Newsletter* 12, 3-6.
- VALDEYRON G. und LLOYD D., 1979: Sex differences and flowering phenology in the common fig, *Ficus carica* L. *Evolution* 33(2), 673-685.
- VALENTINE D.H., 1962: La taxonomie expérimentale: tendances actuelles. *Rev.Cytol.Biol.Vég.* 25, 255-266.
- VETTERLI L., 1976: Vegetationskartierung in der alpinen Stufe. Diplomarbeit. *Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*. 85 S. (Manuskript).
- 1982: Alpine Rasengesellschaften auf Silikatgestein bei Davos mit farbiger Vegetationskarte 1:2500. *Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 77, 92 S.
- VOGEL S., 1972: Pollination von *Orchis papilionacea* L. in den Schwarmbahnen von *Eucera tuberculata* F. *Jahresber.Nat.Vereins Wuppertal* 25, 67-74.
- WEILENMANN K., 1980: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Diplomarbeit. *Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 133 S. (Manuskript).
- 1981: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. *Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 48, 68-119.
- WERNER P.A. und PLATT W.J., 1976: Ecological relationships of cooccurring goldenrods (*Solidago*: *Compositae*). *Amer.Nat.* 110, 959-971.
- WRIGHT S., 1943a: Isolation by distance. *Genetics* 28, 114-138.
- 1943b: An analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae*. *Genetics* 28, 139-156.