

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

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

**Band:** 100 (1988)

**Artikel:** Natürliche Bastardisierung zwischen weissblühenden "Ranunculus"-Arten in den Alpen = Natural hybridizations between white-flowered species of "Ranunculus" in the Alps

**Autor:** Huber, Walter

**Kapitel:** 7: "Ranunculus kuepferi" Greuter & Burdet x "R. seguieri" Vill.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308908>

### **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:** 23.01.2026

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

## **7. *RANUNCULUS KUEPFERI* GREUTER & BURDET x *R. SEGUIERI* VILL.**

Nach den Beschreibungen von *Ranunculus x yvesii* als Hybrid zwischen *R. kuepferi* und *R. seguieri* aus den Alpes Maritimes (BURNAT in ROUY 1901 [Originaldiagnose], ROUY und CAMUS 1901, BURNAT 1902) geriet das Taxon wieder in Vergessenheit. Nun wurde eine umfassende Untersuchung des erstaunlichen Bastards durchgeführt. Einige Ergebnisse davon wurden bereits publiziert (HUBER 1986); sie werden im folgenden näher erläutert und ergänzt.

### **7.1. MORPHOLOGIE UND NOMENKLATUR**

Für die Diagnosen der Eltern und ihres Bastards wurden umfangreiche Untersuchungen an Herbarmaterial sowie an lebenden Pflanzen in der Natur und im Gewächshaus vorgenommen. Von Bastarden standen insgesamt rund 80 Bogen aus den Herbarien G-BU (inklusive Typus), LAU, MPU, NICE, P, TO, Z und ZT zur Verfügung.

a) *Ranunculus kuepferi* Greuter & Burdet (siehe Kap. 6.1)

b) *Ranunculus seguieri* Vill. 1779. Prosp.Pl.Dauph., 50. (Fig. 22b)

Ausdauernd; 3-15 cm hoch. Rhizom kurz, ohne Faserschopf, nur mit einzelnen Fasern. Grundständige Blätter 2-5, oft einige cm unter der Erdoberfläche entspringend; Stiele 3-12 cm lang, die Stengelbasis scheidenartig umhüllend; Spreiten im Umriss 5-7eckig, tief und regelmässig radiär 3-5teilig, 1.5-5 cm im Durchmesser; netznervig, am Rand und auf der Oberseite zottig behaart bis fast kahl, auf der Unterseite meist kahl; Abschnitte dreieckig (gegen den Grund hin verschmälert) bis rhombisch, 1-2mal so lang wie breit, nochmals tief und fein geteilt, mit zugespitzten Zähnen; der mittlere Abschnitt bis zum Stielansatz frei und kurz gestielt. Stengel 1, selten 2; bogig aufsteigend bis aufrecht, gelegentlich in der untersten Blattachsel sekundäre Wurzeln treibend, unverzweigt und einblütig oder verzweigt und bis 10blütig. Stengelblätter pro Stengel 2-10, meist rosettenartig gehäuft; mit bis 5 cm langen Stielen, höchstens einzelne sit-

zend; die unteren gleichgestaltet wie die grundständigen Blätter; die oberen weniger geteilt. Blütenstiele locker bis dicht wollig behaart. Blüten 1.5–3 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5, aussen meist rötlich überlaufen, zerstreut behaart oder kahl. Honigblätter 5, selten bis 10, sämtliche gut ausgebildet; weiss, kahl. Früchtchenstand kugelig; Früchtchenansatz regelmässig. Früchtchen wenige, selten über 10 je Blüte; 3-5 mm lang (ohne Schnabel) und 2.5-4 mm breit, im Querschnitt abgeflacht; wulstig geadert, kahl oder mit einzelnen Haaren; Schnabel 1-2 mm lang, anliegend. Blütenboden behaart. Blüte: Juni-Juli.

c) *Ranunculus kuepferi* Greuter & Burdet x *R. seguieri* Vill.:

*Ranunculus* x *yvesii* Burnat 1901. In ROUY, Illustr.Pl.Eur.Rar. 15, 116, Tab. 352. (Fig. 17 und 18)

**Holotypus:** Frankreich, Alpes Maritimes: Versant méridional du Mont Mounier, en descendant du Varellos vers la combe qui est au sud du Col de Sadour; env. 1800 m; 24.6.1900, leg. A. Saint-Yves (G-BU).

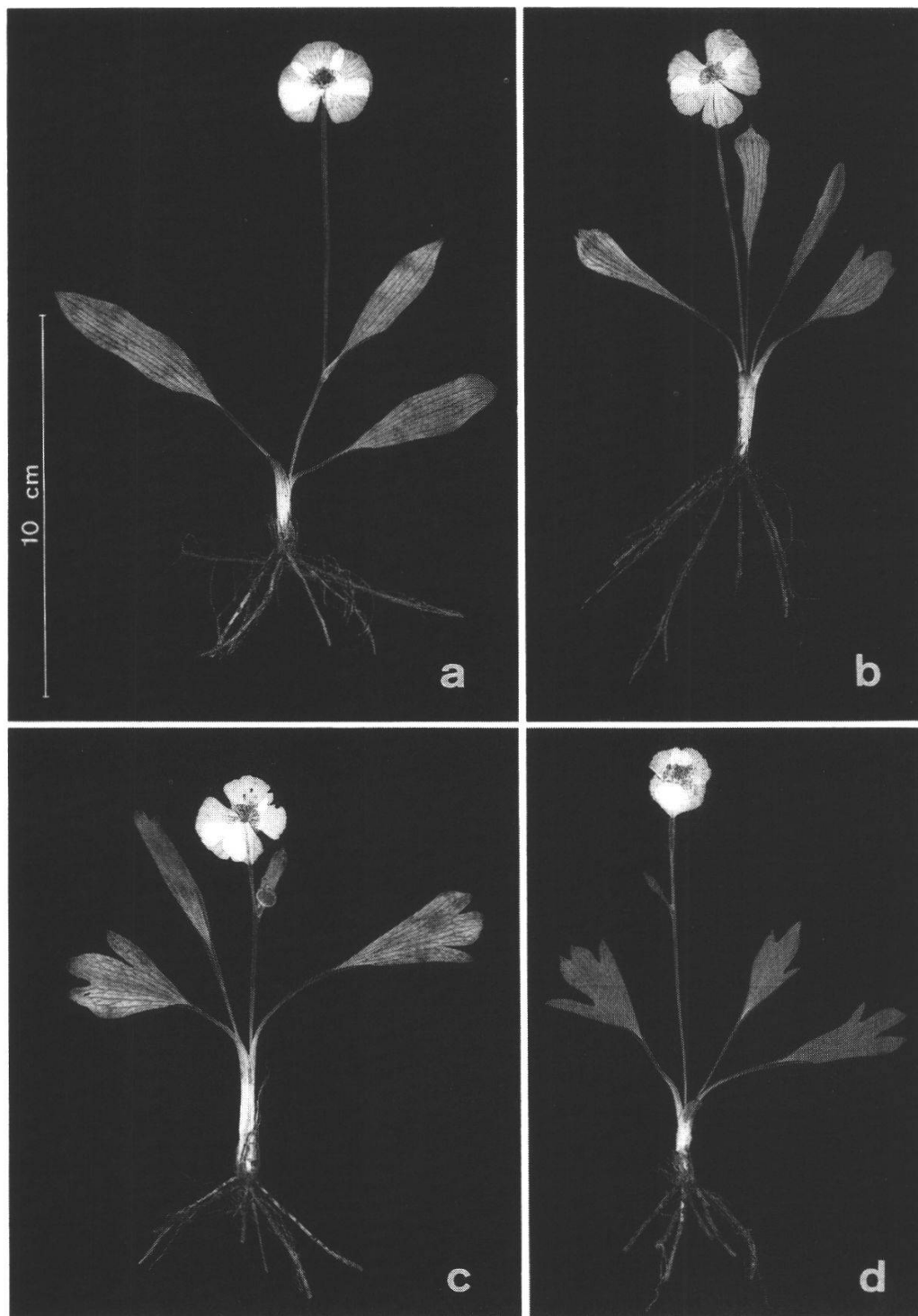
Ausdauernd; 3-20 cm, selten bis 30 cm hoch. Rhizom kurz, von einem lockeren bis dichten Faserschopf umgeben. Grundständige Blätter 3-6; mit 2-10 cm langen, die Stengelbasis scheidenartig umhüllenden Stielen; Spreiten im Umriss vielgestaltig: fächerförmig oder lanzettlich und in der vorderen Hälfte am breitesten, gegen die Basis hin allmählich verschmälert; teils bis über die Mitte, häufig bis fast zum Stielansatz in 3-5 spreizende, oft gezähnte Abschnitte geteilt, teils nur mit einzelnen spitzen Zähnen oder ganzrandig; 1.5-10 cm lang und 1-5 cm breit; grösstenteils parallelnervig, am Rand und auf der Oberseite locker behaart, selten kahl, auf der Unterseite meist kahl. Stengel 1, seltener 2; aufrecht bis bogig aufsteigend, unverzweigt und 1blütig oder verzweigt und bis 6blütig. Stengelblätter pro Stengel 1-10; die unteren sitzend oder bis 2 cm lang gestielt, von ähnlicher Gestalt wie die grundständigen Blätter; die oberen sitzend, ungeteilt, schmal lanzettlich, ganzrandig. Blütenstiele locker bis dicht wollig behaart. Blüten 1.5-3.5 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5, aussen meist mit einzelnen Haaren. Honigblätter 5, seltener bis 10, meist alle gut ausgebildet; weiss, kahl. Früchtchenstand kugelig bis zylindrisch; Früchtchenansatz reduziert. Früchtchen 2-3.5 mm lang (ohne Schnabel) und etwa 2 mm breit, im Querschnitt rundlich oder nur leicht abgeflacht; deutlich netzadrig, kahl oder mit einzelnen Haaren. Schnabel etwa 1 mm lang, eingerollt oder anliegend. Blütenboden behaart. Blüte: Juni-Juli.



**Fig. 17.** *Ranunculus x yvesii* (*R. kuepferi* x *R. seguieri*), kultiviert (Faserschopf des Rhizoms z.T. abgefallen; Massstab siehe a – *shock of fibers of the rhizome partly fallen off; scale see a*).

- a)  $2n = 16$ , Barre Sud du Mounier (xd 24, Kap. 2.2)
- b)  $2n = 24$ , Tête de Sadour (xd 25)
- c)  $2n = 24$ , Col della Perla (xd 29)
- d)  $2n = 24$ , Tête de Sadour (xd 25)





**Fig. 18.** *Ranunculus x yvesii* (*R. kuepferi* x *R. seguieri*), kultiviert (Faserschoopf des Rhizoms z.T. abgefallen; Massstab siehe a – *shock of fibers of the rhizome partly fallen off; scale see a*).

a)  $2n = 32$ , Col della Perla (xd 29, Kap. 2.2)

b)  $2n = 32$ , Tête de Sadour (xd 25)

c)  $2n = 33$ , Tête de Sadour (xd 25)

d)  $2n = 40$ , Col della Perla (xd 29)

### **Variabilität der Blattform bei *R. kuepferi* x *R. seguieri***

Neben der Auswertung des Herbarmaterials und Beobachtungen am natürlichen Standort wurde das Verhalten von 95 *R. x yvesii* - Exemplaren bekannter Chromosomenzahl in Kultur untersucht: An ein und derselben Bastardpflanze können grundständige Blätter unterschiedlicher Gestalt vorhanden sein: lanzettliche (ganzrandige oder wenig gezähnte) und fächerförmige (tief geteilte) Blätter. Die Blätter können zudem von Jahr zu Jahr verschiedene Formen annehmen; insbesondere die Blattrandzählung erwies sich als sehr inkonstantes Merkmal.

Trotz dieser Variabilität lässt sich ein Zusammenhang zwischen den Blattformen und den verschiedenen Ploidiestufen der Hybriden erkennen, ohne dass eine eindeutige Zuordnung vorgenommen werden kann:

- Bei diploiden und triploiden Exemplaren, welche vermutlich den Karyotypen KS respektive KKS angehören (K: 1 Genom von *R. kuepferi*, S: 1 Genom von *R. seguieri*; siehe Tab. 20, Kap. 7.4), sind die grundständigen Blätter in den meisten Fällen tief geteilt und nehmen eine Mittelstellung zwischen Blättern von *R. kuepferi* und *R. seguieri* ein.
- Tetraploide Exemplare haben hingegen vorwiegend ganzrandige bis wenig gezähnte Blätter, gleichen also vermehrt *R. kuepferi*. Dies hängt wahrscheinlich mit dem zugunsten dieses Elters verschobenen Genomverhältnis (KKKS) zusammen.
- Bei pentaploiden Bastarden wurden wieder vermehrt geteilte Blätter festgestellt. Vermutlich stellen solche Exemplare seltene Rückkreuzungen tetraploider Hybriden mit *R. seguieri* dar (Karyotyp KKKSS).

### **Bemerkung zur Nomenklatur**

Typifizierung von *R. x yvesii* Burnat: Aufgrund der Abbildung und der Fundortsangabe konnte der im Protolog (BURNAT in ROUY 1901) aufgeführte Beleg mit Sicherheit identifiziert werden. Er enthält auf einem Bogen zwei Pflanzen, die sich bezüglich ihrer Blattformen deutlich unterscheiden und somit der Variabilität des Bastards teilweise Rechnung tragen. Gestützt auf den Artikel 9.1 des "International Code of Botanical Nomenclature" (Voss et al. 1983) werden beide Individuen gemeinsam als Holotypus angesehen.

## 7.2. PFLANZENSOZIOLOGIE UND ÖKOLOGIE

### 7.2.1. Pflanzensoziologisches Verhalten

*R. kuepferi* (siehe Kap. 6.2.1)

#### *R. seguieri*

Die Art kommt in verschiedenen Kalkschutt-Assoziationen der *Thlaspietalia rotundifolii* vor: *Thlaspietum rotundifolii*, *Leontodontetum montani*, *Berardio - Brassicetum repandae*, *Petasitetum paradoxo*, *Ligustico-Leontodontetum* (GUINOCHET 1938, WIKUS 1959, ZOLLITSCH 1967-1968, BEGUIN 1972, RITTER 1972a, LACOSTE 1975, RICHARD 1985). Selten findet man ihn auch in Felsspalten-Gesellschaften, so im *Bupleuro-Avenetum* (RITTER 1972a).

Die eigenen Aufnahmen (Tab. 16) repräsentieren verschiedene Kalkschuttgemeinschaften, mit Ausnahme der Aufnahme vom Tierser Alpljoch (m), welche etliche Vertreter acidophiler Gesellschaften, insbesondere *Minuartia recurva* und *Festuca halleri* enthält.

#### *R. kuepferi* x *R. seguieri*

Die beiden Aufnahmen stellen Übergangsgemeinschaften zwischen den sehr verschiedenen Gesellschaftstypen der Eltern dar. Sie enthalten sowohl typische Begleitarten von *R. kuepferi* (wie *Myosotis alpestris*, *Gentiana verna*, *Plantago alpina*, *Botrychium lunaria*) als auch solche von *R. seguieri* (wie *Thymus polytrichus*, *Ranunculus oreophilus*, *Sesleria coerulea*, *Pulsatilla alpina*).

### 7.2.2. Ökologische Zeigerwerte

Die ökologischen Bedingungen an *R. kuepferi*- und *R. seguieri*- Standorten sind extrem verschieden; in Bastardbeständen sind die Bedingungen bezüglich der meisten mittleren Zeigerwerte intermediär (Tab. 8 und 17).

Besonders deutlich zeigt sich das unterschiedliche ökologische Verhalten der Eltern und die Zwischenstellung der Bastarde in den mittleren Feuchtezahlen (F), Reaktionszahlen (R), Humuszahlen (H) und Dispersitätszahlen (D): *R. kuepferi* besiedelt feuchtere, saurere, humushaltigere und skelettärmere Böden als *R. seguieri*, die Bastarde solche im Übergangsbereich. Die übr-

**Tab. 16.** Pflanzensoziologische Aufnahmen an Standorten von *Ranunculus kuepferi* x *R. seguieri*, *R. seguieri*, *R. parnassifolius* und *R. parnassifolius* x *R. seguieri* (siehe ergänzende Angaben im Anschluss an die Tabelle; Nomenklatur siehe Kap. 3.1).  
*Phytosociological surveys at habitats of Ranunculus kuepferi* x *R. seguieri*, *R. seguieri*, *R. parnassifolius*, and *R. parnassifolius* x *R. seguieri* (see complementary statements following the table; nomenclature see chapter 3.1).

Aufnahme	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k	l	m	n	o	p	q	r
Höhe ü.M. (m)	2200	2020	1980	1620	1850	2000	2100	2430	1980	2380	2420	2440	2300	2510	2240	2380	2300
Exposition	W	S	NE	NW	E	S	SW	SE	W	SW	SW	SW	S	S	W	S	E
Mittlere Neigung (°)	100	50	70	95	100	90	100	80	85	80	50	15	75	80	30	50	95
Gesamtdeckungsgrad (%)	45	60	70	10	5	35	30	40	60	40	30	40	35	30	30	30	15
Mittleres pH	7,5	6	7,5	7,5	8	7,5	8	7	7	7,5	7	5,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5
<i>Ranunculus kuepferi</i>	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus kuepferi</i> x <i>R. seguieri</i>	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus seguieri</i>	2	+	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	.	.	.	1	2
<i>Ranunculus parnassifolius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	1	1
<i>Ranunculus parnassifolius</i> x <i>R. seguieri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r
<i>Arabis alpina</i>	.	.	+	r	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Athamanta cretensis</i>	.	.	+	.	.	+	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tussilago farfara</i>	.	.	1	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus oreophilus</i>	1	+	1	.	.	1	1	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Biscutella levigata</i>	.	.	+	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Pulsatilla alpina</i>	+	.	.	+	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Draba aizoides</i>	1	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Carex sempervirens</i>	.	.	.	+	.	2	1	.	+	1	+	.	1	.	.	.	1
<i>Primula auricula</i>	.	.	.	r	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca pulchella</i>	.	.	.	.	.	1	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Galium anisophyllum</i>	.	.	.	.	.	1	1	+	.	.	.	.	.	1	.	.	+
<i>Bartsia alpina</i>	.	.	.	.	.	+	r	+	.	+	+	.	+	.	.	.	.
<i>Gypsophila repens</i>	.	.	.	.	.	+	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa alpina</i>	1	+	.	.	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	r
<i>Leontodon montanus</i>	.	.	.	.	.	.	1	+	.	+	1	.	+	.	.	+	+
<i>Achillea clavinae</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	+	+	1	r	.	.	+	+	+
<i>Helianthemum alpestre</i>	.	.	.	.	.	.	.	2	+	1	+	.	.	.	1	1	+
<i>Ranunculus hybridus</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	+	+
<i>Bellidiastrum michelii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.
<i>Cerastium latifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Ligusticum mutellina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Androsace chamaejasme</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Ranunculus alpestris</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Dryas octopetala</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	2	.	.
<i>Arenaria ciliata</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.
<i>Sesleria coerulea</i>	1	.	1	+	+	1	2	+	1	1	1	.	1	+	1	r	r
<i>Thymus polytrichus</i>	1	+	+	.	.	1	1	+	.	+	.	.	+	1	.	.	+
<i>Oxytropis jacquinii</i> s.l.	.	.	1	.	.	.	1	+	+	+	.	.	+	+	+	1	r
<i>Polygonum viviparum</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+
<i>Saxifraga aizoides</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	+	.	.	.	+	1	1	+	+
<i>Silene acaulis</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	1	1	1
<i>Trisetum distichophyllum</i>	.	.	+	.	.	1	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Linaria alpina</i>	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	r	.	.	+
<i>Campanula cochleariifolia</i>	.	.	1	.	.	.	1	.	.	+	.	.	+	1	.	+	.
<i>Festuca pumila</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	1	1	1	1



**Ergänzende Angaben zu Tab. 16 – Complementary statements to Table 16**

- a) Frankreich: Alpes Maritimes, Tête de Sadour (xd 25, Kap. 2.2); zusätzlich: *Festuca* sp. 1, *Lotus pilosus* 1, *Androsace brigantiaca* +, *Botrychium lunaria* +, *Chrysanthemum alpinum* +, *Ranunculus aduncus* +, *Rumex acetosa* s.l. +, *Sedum atratum* +, *Viola calcarata* r.
- b) Frankreich: Alpes Maritimes, Col della Perla (xd 29); zusätzlich: *Festuca rubra* +.
- c) Frankreich: Alpes Maritimes, Col della Perla (se 30); zusätzlich: *Alchemilla* cf. *plicatula* 1, *Chrysanthemum ceratophylloides* 1, *Lotus alpinus* 1, *Onobrychis montana* 1, *Phleum alpinum* 1, *Poa badensis* 1, *Trifolium thalii* 1, *Alchemilla flabellata* +, *Anemone narcissiflora* +, *Anthyllis cherleri* +, *Astragalus sempervirens* +, *Campanula alpestris* +, *Carlina simplex* +, *Dactylis glomerata* +, *Dianthus neglectus* +, *Epilobium angustifolium* +, *Galium carmineum* +, *Helictotrichon montanum* +, *Pedicularis foliosa* +, *Pedicularis rostrato-spicata* +, *Rumex scutatus* +, *Saxifraga exarata* +, *Scutellaria alpina* +, *Sedum rosea* +, *Sempervivum arachnoideum* +, *Trifolium badium* +, *Trifolium pratense* s.l. +, *Chenopodium bonus-henricus* r.
- d) Frankreich: Dauphiné, Col de l'Arc (se 16); zusätzlich: *Ranunculus carinthiacus* 1, *Valeriana tripteris* 1, *Erysimum ochroleucum* +, *Gentiana clusii* +, *Gentiana lutea* +, *Globularia nudicaulis* +, *Rubus* sp. +.
- e) Frankreich: Dauphiné, Rochers de Bure (se 17); zusätzlich: *Androsace vitaliana* 1.
- f) Schweiz: Obwalden, Biet (se 114); zusätzlich: *Alchemilla chirophylla* 2, *Valeriana montana* 2, *Alchemilla inconcinna* +, *Bellidiastrum michelii* +, *Carex flacca* +, *Deschampsia caespitosa* +, *Galium pseudohelveticum* +, *Lotus conrniculatus* r.
- g) Schweiz: Obwalden, Brienzer Rothorn-Kette (se 111); zusätzlich: *Alchemilla* sp. 1, *Leucorchis albida* +, *Poa cenisia* +.
- h) Italien: Südtirol, Drei Zinnen (se 64); zusätzlich: *Valeriana supina* r.
- i) Italien: Südtirol, Passo di Rolle (se 62); zusätzlich: *Betonica alopecuros* +, *Laserpitium peucedanoides* +, *Rhinanthus angustifolius* +.
- k) Italien: Südtirol, Reiter Joch (se 56); zusätzlich: *Carex ornithopodioides* r, *Ligusticum mutellinoides* r.
- l) Italien: Südtirol, Nuvolao (se 63); zusätzlich: *Armeria alpina* +, *Pedicularis rosea* +.
- m) Italien: Südtirol, Tierser Alpljoch (se 58); zusätzlich: *Minuartia recurva* 2, *Festuca halleri* 1, *Trifolium pallescens* +, *Draba fladnizensis* r, *Juncus jacquinii* r, *Luzula spicata* r, *Phyteuma hemisphaericum* r.
- n) Schweiz: Wallis, Gemmipass (pa 93); zusätzlich: *Achillea atrata* +, *Alchemilla plicatula* +, *Euphorbia cyparissias* +, *Festuca violacea* +, *Solidago alpestris* +, *Viola cenisia* +.
- o) Schweiz: Graubünden, Albulapass (pa 138); zusätzlich: *Festuca rupicaprina* 1, *Poa minor* 1, *Euphrasia minima* +, *Gentiana campestris* +, *Gentiana nivalis* +, *Saussurea discolor* +, *Scabiosa lucida* +.
- p) Italien: Südtirol, Reiter Joch (pa 54); zusätzlich: *Astragalus australis* r.
- q) Italien: Südtirol, Reiter Joch (xe 55); zusätzlich: *Arabis pumila* +, *Saxifraga caesia* +.
- r) Österreich: Osttirol, Zochen Pass (xe 149); zusätzlich: *Minuartia austriaca* 2, *Doronicum glaciale* 1, *Festuca alpina* +, *Oxytropis campestris* +, *Viola biflora* +.

**Tab. 17.** Mittlere ökologische Zeigerwerte an Standorten von *Ranunculus seguieri* und *R. kuepferi* x *R. seguieri* (siehe Kap. 3.1).

*Mean ecological indicator values at habitats of Ranunculus seguieri and R. kuepferi x R. seguieri (see chapter 3.1).*

Materialherkunft	F	R	N	H	D	L	T	K
<b><i>R. seguieri</i></b>								
Col della Perla (c, Tab. 16)	2.4	3.7	2.4	2.6	2.9	4.1	2.0	3.3
Reiter Joch (k)	2.5	4.1	1.9	2.6	2.5	4.5	1.4	3.5
<b><i>R. kuepferi</i> x <i>R. seguieri</i></b>								
Tête de Sadour (a)	2.7	3.7	2.1	2.8	3.0	4.2	1.7	3.2
Col della Perla (b)	2.5	3.5	2.4	2.8	3.2	4.1	1.6	3.4

gen Standortsfaktoren (Nährstoffzahl N, Lichtzahl L, Temperaturzahl T und Kontinentalitätszahl K) zeigen weniger deutliche Unterschiede oder liegen in gemeinsamen Bereichen.

### 7.2.3. Zusammenfassende Charakterisierung des Standortes

***R. kuepferi*** (siehe Kap. 6.2.3)

#### ***R. seguieri***

wächst auf oberflächlich ziemlich trockenen, kalkhaltigen Rohböden, meist in steilen Schutthalden mit von Hangwasser durchflossenem Untergrund. Die Böden sind stark basisch (pH 7-8; sehr selten sauer, bis pH 5.5), nährstoff- und humusarm und bestehen aus feinem bis mittlerem, meist beweglichem, im Untergrund mergeligem Schutt. Die Standorte befinden sich in der subalpinen und alpinen Stufe.

#### ***R. kuepferi* x *R. seguieri***

Bastarde kommen im Übergangsbereich von typischen *R. kuepferi*- und *R. seguieri* - Standorten vor und besiedeln vor allem den Rand von offenen, in Rasen übergehenden Kalkschuttflächen. Auf dem Tête de Sadour (xd 25, Kap. 2.2; Aufnahme a, Tab. 16) und auf dem Col della Perla (xd 29; b) sind offene Runsen und viele kleine Schuttflächen von oft weniger als 1 m<sup>2</sup> mosaikartig im abfallenden Rasen verteilt. Ein bevorzugter Standort bieten auf



dem Col della Perla und nach VUILLE (mündlich) auch an der Barre Sud du Mounier (xd 24) die Ränder von Fusswegen.

Die Kontaktzonen der Eltern umfassen auf dem Tête de Sadour und auf dem Col della Perla je etliche Aren mit einigen 100 Bastarden verschiedener Ploidiestufen.

*R. kuepferi* blüht etwas früher als *R. seguieri*; die Blütezeiten überschneiden sich aber zu einem grossen Teil, so dass sie keine Isolationsbarriere bewirken.

### 7.3. GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG (Fig. 19)

#### *R. kuepferi*

ist, abgesehen von einem wenig untersuchten Vorkommen auf Korsika, mit einer diploiden Sippe in den Südwest- und Westalpen, mit einer tetraploiden im nördlich und östlich anschliessenden Gebiet der Alpenkette bis ins östliche Tirol vertreten; in den Kontaktzonen der beiden Chromosomensippen gibt es intraspezifische triploide und pentaploide Bastarde (Kap. 6.3).

#### *R. seguieri*

hat ein zerstreutes Verbreitungsareal in den mittel- und südeuropäischen Gebirgen (DAMBOLDT 1974): Südwest- und Westalpen (Alpes Maritimes, Provence bis Dauphiné, Mont Ventoux), isoliert in den Schweizer Nordalpen (Brienzer Rothorn-Kette), südliche Kalkalpen bis südöstliche Alpen (Judikarien, Tirol, Cadore, Kärnten), südlicher Jura (Reculet), Zentralapennin; zudem als je eine eigene Unterart im Kantabrischen Gebirge (RIVAS-MARTINEZ et al. 1971) und in Montenegro (TUTIN 1964a).

#### *R. kuepferi* x *R. seguieri*

Die Areale von *R. kuepferi* und *R. seguieri* überschneiden sich in den Südwest- und Westalpen und ausserdem im Süd- und Osttirol. Direkte Kontaktzonen zwischen den Elterntaxa sind nur an den Bastardfundorten in den Alpes Maritimes bekannt; diese umfassen wenige Fundstellen im Mont Mounier-Massiv und einen rund 50 km davon entfernten Fundort am Col della Perla in der Nähe des Col de Tende. Beide Vorkommen liegen im gemeinsamen Verbreitungsgebiet verschiedener Chromosomensippen von *R. kuepferi* ( $2n = 2x, 3x, 4x, 5x$ ). Entsprechend sind auch bei den Bastarden verschiedene Ploidiestufen zu beobachten (Kap. 7.4).

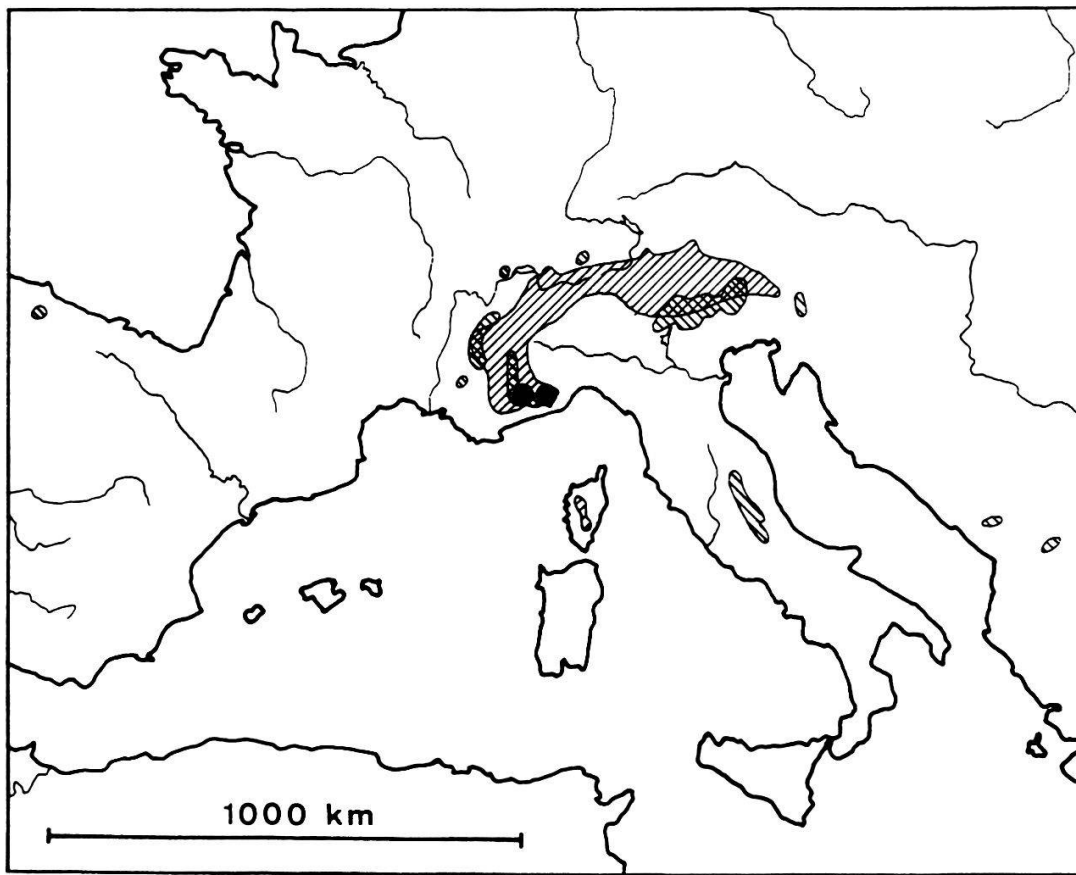


Fig. 19. Geographische Verbreitung von *Ranunculus kuepferi*, *R. seguieri* und ihrem Bastard *R. x yvesii*.

Geographical distribution of *Ranunculus kuepferi*, *R. seguieri*, and their hybrid *R. x yvesii*.

▨ *R. kuepferi* (nach KÜPPER 1974)

▩ *R. seguieri* (erweitert nach MEUSEL et al. 1965)

■ Gemeinsames Elternareal – common area of the parents

- *R. x yvesii*; Alpes Maritimes: Mont Mounier-Massiv (Barre Sud du Mounier, xd 24, Kap. 2.2 und Tête de Sadour, xd 25), Col della Perla (xd 29)

#### 7.4. CHROMOSOMENZAHLEN

##### *R. kuepferi*

Zählungen an Pflanzen aus den Alpes Maritimes, wo auch die Fundorte des Bastards *R. kuepferi* x *R. seguieri* liegen, ergaben vor allem die euploiden Chromosomenzahlen  $2n = 16, 24, 32$ ; ein einziges Exemplar erwies sich

**Tab. 18.** Chromosomenzählungen an *Ranunculus seguieri*.  
*Chromosome counts on Ranunculus seguieri.*

Zählungen aus der Literatur – <i>counts from the literature</i>		
Materialherkunft	Autoren	2n
nicht angegeben (Bot. Garten Kopenhagen)	LANGLET 1932	16
nicht angegeben (Bot. Garten Kopenhagen)	LANGLET 1936	16
nicht angegeben (Bot. Garten Kopenhagen)	BÖCHER 1938a	16
Spanien: León	KÜPFER 1971	16
Spanien: León	KÜPFER 1974	16
Frankreich: Mont Ventoux	KÜPFER 1974	16
Frankreich: Hautes-Alpes	KÜPFER 1974	16
Italien: Trento	KÜPFER 1974	16
Schweiz: Brienzer Rothorn-Kette	BALTISBERGER und MÜLLER 1981	16
Frankreich: Ain	BALTISBERGER und HUBER 1987a	16
Frankreich: Drôme	BALTISBERGER und HUBER 1987a	16
Eigene Untersuchungen – <i>own investigations</i>		
Materialherkunft		2n
Frankreich: Dauphiné, Col de l'Arc, 1620 m (se 16, Kap. 2.2)		16
Frankreich: Dauphiné, Rochers de Bure, 1850 m (se 17)		16
Frankreich: Alpes Maritimes, Tête de Sadour, 2200 m (se 25)		16
Frankreich: Alpes Maritimes, Col della Perla, 1980 m (se 30)		16
Italien: Südtirol, Reiter Joch, 2240 m (se 53)		16
Italien: Südtirol, Reiter Joch, 2380 m (se 55)		16
Österreich: Osttirol, Zochen Pass, 2300 m (se 149)		16

als pentaploid ( $2n = 40$ ). Zwei weitere Pflanzen zeigten die aneuploiden Zahlen  $2n = 31$  respektive  $2n = 33$  (Kap. 6.4).

***R. seguieri*** (Tab. 18, Fig. 24)

Sämtliche Zählungen an je 5-10 Pflanzen von acht Fundorten ergaben  $2n = 2x = 16$ . Diese Zahl stimmt mit allen Literaturangaben überein.

***R. kuepferi* x *R. seguieri*** (Tab. 19, Fig. 20)

An 95 Individuen von *R. x yvesii* von drei verschiedenen Fundorten wurden die euploiden Chromosomenzahlen  $2n = 2x = 16$ ,  $2n = 24$ ,  $32$ ,  $40$  und in zwei Fällen die aneuploide, hypertetraploide Zahl  $2n = 4x + 1 = 33$  festgestellt. Die verschiedenen Chromosomenzahlen wurden in HUBER (1986) erstmals erwähnt.

**Tab. 19.** Chromosomenzählungen an *Ranunculus kuepferi* x *R. seguieri*.  
*Chromosome counts on Ranunculus kuepferi x R. seguieri.*

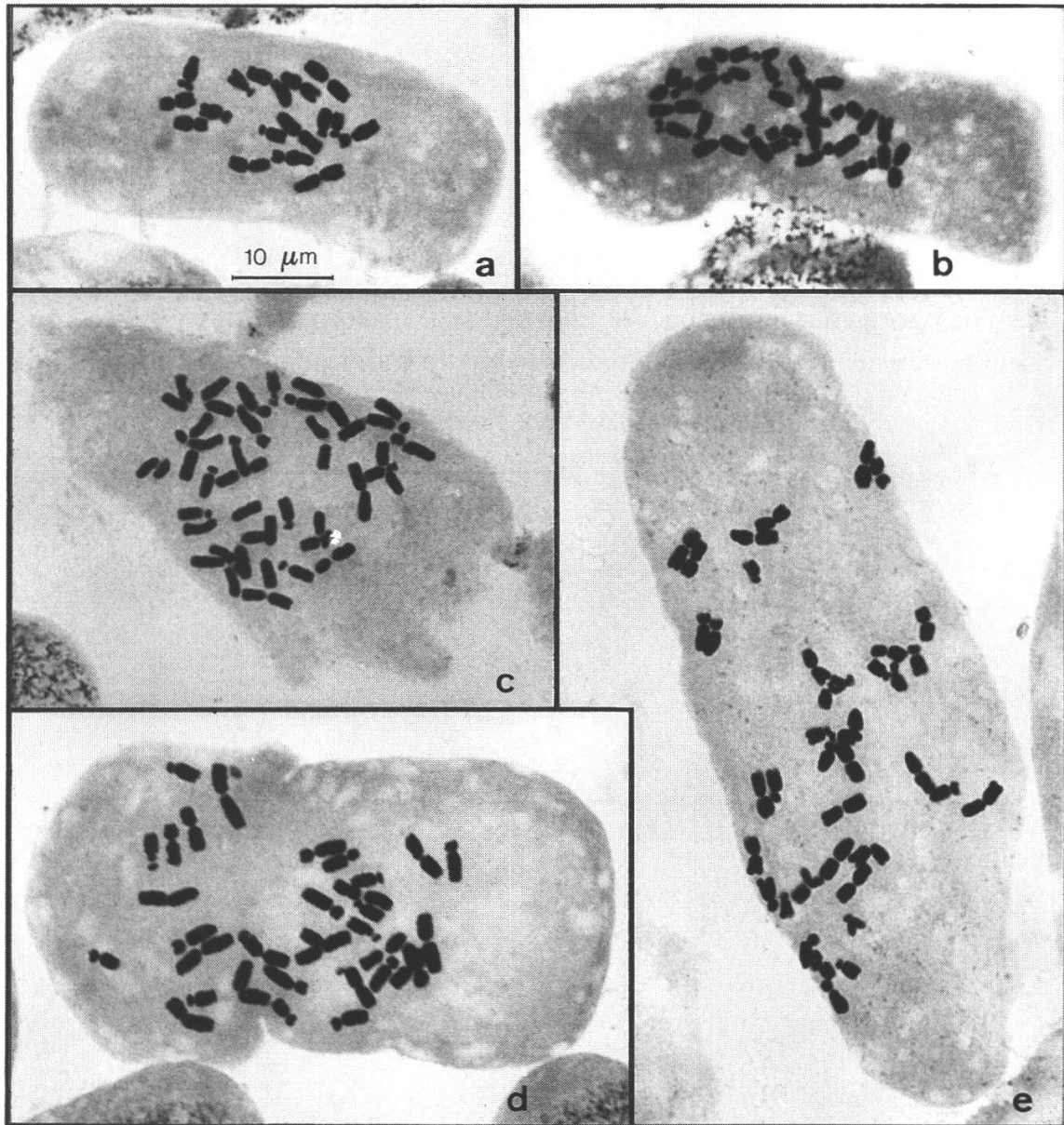
Materialherkunft	Anzahl Pflanzen mit				
	2n=16	2n=24	2n=32	2n=33	2n=40
F: Alpes Mar., Barre Sud du Mounier, 2450 m (xd 24, Kap. 2.2)	13				
F: Alpes Mar., Tête de Sadour, 2200 m (xd 25)	1	34	12	2	1
F: Alpes Mar., Col della Perla, 2020 m (xd 29)		4	24		4

Die Chromosomenzahlen verschiedener Bastardindividuen aus ein und derselben Population sind zumindest an zwei Fundorten uneinheitlich. Am dritten Fundort (Barre Sud du Mounier; xd 24, Kap. 2.2) wurde lediglich die diploide Zahl festgestellt. Jedoch wurde dieser Fundort nicht selber aufgesucht, und die Untersuchungen basieren auf einer etwas kleinen Probe von 13 Exemplaren; es könnten somit auch hier polyploide Bastarde vorhanden sein. Bei *R. kuepferi* x *R. aconitifolius* s.l. wurden im Gegensatz dazu an verschiedenen Individuen derselben Population stets einheitliche Chromosomenzahlen festgestellt (Kap. 6.4 sowie HUBER 1985).

Die Entstehung verschiedener Chromosomenzahlen respektive Karyotypen bei *R. x yvesii* erster Generation lässt sich durch die Kombination eines Genoms von *R. seguieri* mit einem, zwei, drei oder vier Genomen von *R. kuepferi* erklären (Tab. 20).

**Tab. 20.** Entstehung verschiedener Karyotypen bei  $F_1$ -Bastarden von *Ranunculus kuepferi* x *R. seguieri* (*R. x yvesii*).  
*Origin of various caryotypes in  $F_1$ -hybrids of Ranunculus kuepferi x R. seguieri ( $R. x yvesii$ ).*

Karyotyp Gameten		<i>R. kuepferi</i>			
		KK K	KKK KKK	KKKK KK	KKKK KKKK
<i>R. seguieri</i>	SS S	KS	KKKS	KKS	KKKKS



**Fig. 20.** Chromosomenzahlen von *Ranunculus x yvesii* (*R. kuepferi* x *R. seguieri*) vom Tête de Sadour (xd 25, Kap. 2.2); Metaphasen aus Wurzelspitzen (Massstab siehe a); a)  $2n = 16$ ; b)  $2n = 24$ ; c)  $2n = 32$ ; d)  $2n = 33$ ; e)  $2n = 40$ .

*Chromosome numbers of Ranunculus x yvesii (R. kuepferi x R. seguieri) from the Tête de Sadour (xd 25, chapter 2.2); metaphases from root tips (scale see a); a)  $2n = 16$ ; b)  $2n = 24$ ; c)  $2n = 32$ ; d)  $2n = 33$ ; e)  $2n = 40$ .*



Diploide, tetraploide und pentaploide Exemplare von *R. kuepferi* x *R. seguieri* werden somit auf die gleiche Weise wie die entsprechenden Ploidiestufen im Bastardkomplex *R. kuepferi* x *R. aconitifolius* s.l. (Kap. 6.4) gebildet: diploide aus je einem reduzierten Gameten ( $n = 8$ ) von diploidem *R. kuepferi* (Gamet: K) und von *R. seguieri* (Gamet: S); tetraploide aus einem unreduzierten weiblichen Gameten von triploidem, partiell aposporem *R. kuepferi* (KKK) und einem reduzierten haploiden *R. seguieri* - Gameten; pentaploide aus einem unreduzierten weiblichen Gameten von tetraploidem, partiell aposporem *R. kuepferi* (KKKK) und einem haploiden *R. seguieri* - Gameten.

An der Barre Sud du Mounier kommen in nächster Umgebung von diploidem *R. x yvesii* tatsächlich diploide *R. kuepferi* - Pflanzen vor, etwas weiter entfernt jedoch auch polyploide (VUILLE, mündlich). Auf dem Tête de Sadour, von wo sich eine einzige Bastardpflanze als diploid erwies, und auf dem Col della Perla, wo nur polyploide Bastarde gefunden werden konnten, herrschen erwartungsgemäss die polyploiden *R. kuepferi* - Exemplare vor (ku 25, 29; Tab. 9).

Triploide Individuen im Bastardkomplex *R. kuepferi* x *R. seguieri* sind häufig. Bei Bastarden *R. kuepferi* x *R. aconitifolius* s.l. konnten im Gegensatz dazu keine triploiden Exemplare gefunden werden (Kap. 6.4 sowie HUBER 1985). Demzufolge sind die diploiden (weiblichen) Gameten von *R. kuepferi* kompatibler mit haploiden Gameten von *R. seguieri* als mit solchen von *R. aconitifolius* oder *R. platanifolius*. Die triploiden Bastarde entstehen wahrscheinlich aus reduzierten Gameten ( $n = 16$ ) von tetraploidem (partiell aposporem) *R. kuepferi* (Gamet KK) und haploiden ( $n = 8$ ) *R. seguieri* - Gameten (S). Eine andere Entstehung, aus ausnahmsweise nicht reduzierten Gameten diploider *R. kuepferi* - Exemplare und reduzierten *R. seguieri* - Gameten (oder umgekehrt aus unreduzierten *R. seguieri* - Gameten und reduzierten Gameten von diploiden *R. kuepferi* - Individuen), ist denkbar; da jedoch an beiden Fundorten triploider Bastarde diploide *R. kuepferi* - Individuen höchstens vereinzelt vorkommen, sind diese Möglichkeiten unwahrscheinlich.

Das Auftreten der gleichen aneuploiden Chromosomenzahl  $2n = 33$  bei zwei Bastardindividuen beruht vermutlich auf einer zufälligen Unregelmässigkeit in einer einzigen Meiose und anschliessender apomiktischer Fortpflanzung. Aneuploidie wurde selten auch bei *R. kuepferi* beobachtet (Kap. 6.4).

Rückkreuzungen dürften bei *R. x yvesii* gelegentlich auftreten. Dabei könnten weitere Bastardkaryotypen wie KSS, KKSS und KKKSS entstehen.

## 7.5. POLLENUNTERSUCHUNGEN

### *R. kuepferi*

Die diploide Sippe zeigt eine hohe Pollenfertilität von meist 80-100% und voneinander wenig abweichende Pollendurchmesser; die triploide und die tetraploide Sippe haben mischkörnigen Pollen (10-50% gut ausgebildete Körner) mit variablerem Durchmesser (Kap. 6.5).

### *R. seguieri* (Tab. 21)

Der Pollen der untersuchten Pflanzen ist regelmässig ausgebildet, wie dies bei einer diploiden, sexuellen Art erwartet wird. Die Fertilitätswerte liegen im Mittel der Population zwischen 80 und 100%; nur vereinzelt wurden Blüten mit bis zu 50% schlechtem Pollen beobachtet. Auch BALTISBERGER und MÜLLER (1981) geben in guter Übereinstimmung dazu 60-90% normal entwickelte Pollenkörner an. Der Durchmesser von *R. seguieri* - Pollen beträgt je nach Population im Mittel 30-34  $\mu\text{m}$ .

**Tab. 21.** Pollenuntersuchungen an *Ranunculus seguieri*.  
*Pollen investigations on Ranunculus seguieri.*

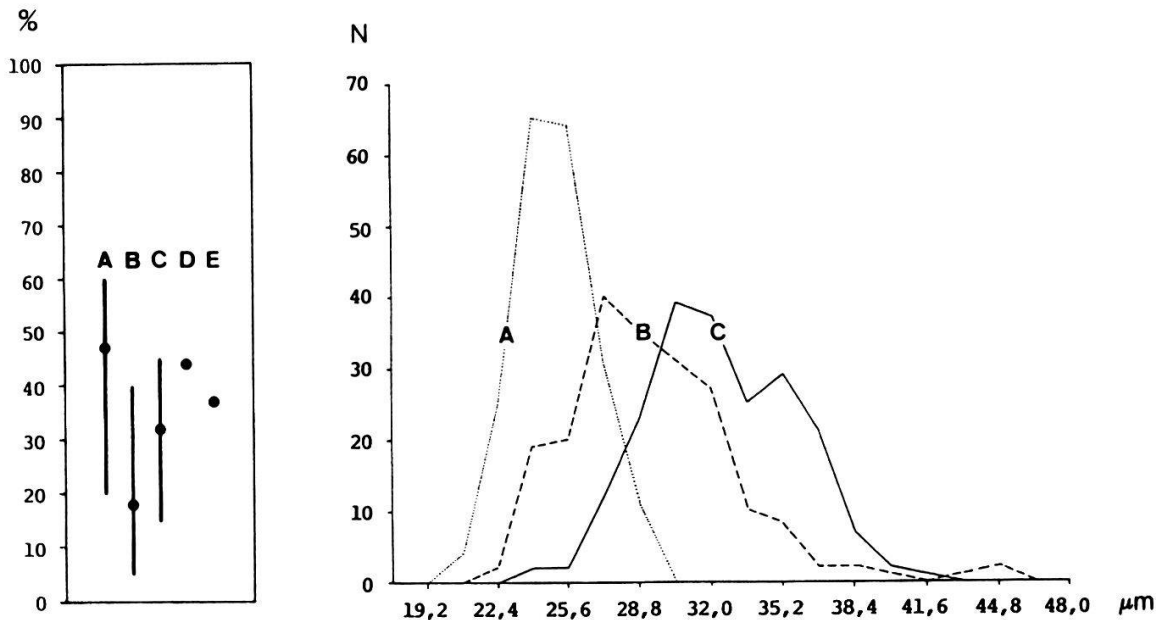
Materialherkunft	Pollenfertilität (%)		Pollendurchmesser ( $\mu\text{m}$ )	
	Mittelwert	Streuungs- bereich	Mittelwert	Standard- abweichung
Col de l'Arc (se 16, Kap. 2.2)	89	70- 95	33.7	$\pm 1.8$
Rochers de Bure (se 17)	86	50-100		
Tête de Sadour (se 25)	94	85-100	30.8	$\pm 1.8$
Col della Perla (se 29)	97	95-100		
Reiter Joch (se 55)	85	50- 95		
Zochen Pass (se 149)	81	55- 95	33.3	$\pm 2.0$

### *R. kuepferi* x *R. seguieri* (Fig. 21)

Für die Untersuchungen an *R. x yvesii* dienten 8 diploide Pflanzen (total 10 Blüten) sowie 10 triploide und 10 tetraploide; zudem je 1 hypertetraploides und 1 pentaploides Exemplar. Alle untersuchten Blüten stammen aus der Kultur.



Die Pollenfertilität sämtlicher Bastardkaryotypen ist deutlich reduziert (Störungen in der Meiose). Die Diploiden haben (im Gegensatz zu den Beobachtungen an *R. kuepferi* x *R. aconitifolius* s.l; Kap. 6.5) den grössten Anteil gut ausgebildeter Pollenkörner; die Triploiden haben den kleinsten Anteil. Auch der Früchtchenansatz von *R. x yvesii* ist vermindert (Kap. 7.1, 7.6). Der Pollendurchmesser der diploiden Exemplare ist am kleinsten und variiert nur wenig (Mittelwert mit Standardabweichung:  $25.0 \pm 1.8 \mu\text{m}$ ). Der mittlere Pollendurchmesser von triploiden und tetraploiden Bastarden ist je um einige  $\mu\text{m}$  grösser und weist eine breite Streuung auf (Triploide:  $29.3 \pm 3.8 \mu\text{m}$ , Tetraploide:  $32.4 \pm 3.3 \mu\text{m}$ ).



**Fig. 21.** Pollenuntersuchungen an verschiedenen Ploidiestufen von *Ranunculus x yvesii* (*R. kuepferi* x *R. seguieri*); links: Pollenfertilität (Punkte: Mittelwerte, Balken: Streuungsbereiche); rechts: Pollendurchmesser (N: Anzahl Pollenkörner; pro Population wurden 200 Körner ausgemessen).

*Pollen investigations of various ploidy levels of Ranunculus x yvesii (R. kuepferi x R. seguieri); left: Pollen fertility (solid circles: mean values, bars: ranges); right: Diameter of pollen (N: number of pollen grains; 200 grains per population were measured).*

- A)  $2n = 16$ , Barre Sud du Mounier (xd 24, Kap. 2.2)
- B)  $2n = 24$ , Tête de Sadour (xd 25)
- C)  $2n = 32$ , Col della Perla (xd 29)
- D)  $2n = 33$ , Tête de Sadour (xd 25)
- E)  $2n = 40$ , Col della Perla (xd 29)

Während der gut entwickelte Pollen diploider Bastarde wohl meist einen reduzierten Chromosomensatz aufweist ( $n = 8$ ), scheinen bei polyploiden Hybriden unreduzierte und unregelmässig reduzierte Pollenkörner vorzuherrschen. Die kombinierte Untersuchung von Pollenfertilität und Pollendurchmesser eignet sich für die Unterscheidung di-, tri- und tetraploider Exemplare von *R. x yvesii*, was insbesondere bei Herbarbelegen wertvoll sein kann.

## **7.6. BESTÄUBUNGSEXPERIMENTE**

### **7.6.1. Selbstbestäubungen**

Die diploide Unterart von *R. kuepferi* ist in hohem Mass selbststeril; die polyploide Unterart ist reduziert selbstfertil (Kap. 6.6.1).

*R. seguieri* erwies sich als selbststeril (BALTISBERGER und MÜLLER 1981).

Alle Selbstbestäubungen an *R. x yvesii* wurden mit blüteneigenem Pollen vorgenommen. In 3 selbstbestäubten Blüten diploider und in 5 Blüten triploider Hybriden entwickelte sich kein einziges Früchtchen; das Ausbleiben der Früchtchenbildung kann auf meiotischen Störungen oder auf Selbstinkompatibilität beruhen.

### **7.6.2. Fremdbestäubungen**

Bei der diploiden Sippe von *R. kuepferi* entwickelte sich eine Vielzahl, bei der tetraploiden eine stark reduzierte Anzahl Früchtchen, was sich mit den Beobachtungen in der Natur deckt (Kap. 6.6.2).

Alle 10 fremdbestäubten Blüten von *R. seguieri* zeigten einen Früchtchenansatz; insgesamt entwickelten sich 32 Früchtchen, was etwa zwei Drittel der bestäubten Narben darstellt. 45% der ausgesäten Früchtchen keimten, bildeten jedoch im ersten Jahr lediglich Kotyledonen.

### **7.6.3. Kreuzungen**

Es wurden sowohl reziproke Kreuzungen zwischen den Eltern als auch reziproke Rückkreuzungen mit natürlichen Bastarden durchgeführt (Tab. 22).

# **Reziproke Kreuzungen zwischen *R. kuepferi* und *R. seguieri***

Kreuzungen von diploiden *R. kuepferi* - Pflanzen mit *R. seguieri* ergaben nur sehr wenige gut ausgebildete Früchtchen, von denen ein einziges keimte. Der Keimling ist, seinen intermediären Blättern nach zu schliessen, sexuell entstanden.

Kreuzungen von triploiden und tetraploiden Individuen von *R. kuepferi* mit *R. seguieri* ergaben dann eine grössere Zahl Früchtchen, wenn die polyploiden Eltern als Mutterpflanzen dienten. Die Charakterisierung der erhaltenen Keimpflanzen steht noch aus.

Die nur vereinzelte Früchtchenbildung aus reziproken Kreuzungen von *R. seguieri* mit der diploiden Sippe von *R. kuepferi* steht im Gegensatz zu den Beobachtungen an *R. kuepferi* x *R. aconitifolius* s.l.; die Resultate aus den Kreuzungen mit den polyploiden *R. kuepferi* - Sippen hingegen sind bei beiden Bastardkomplexen ähnlich (vgl. Kap. 6.6.3).

**Tab. 22.** Reziproke Kreuzungen zwischen *Ranunculus kuepferi* und *R. seguieri* und reziproke Rückkreuzungen natürlich entstandener Bastarde (*R. x yvesii*).  
*Reciprocal crosses between Ranunculus kuepferi and R. seguieri and reciprocal back-crosses of naturally originated hybrids (R. x yvesii).*

Kombination		2n	Bestäubte Blüten	Blüten mit Früchtchen- bildung	Total gebildete Früchtchen	Keimungsrate der ausgesäten Früchtchen (%)
♀	♂	♀/♂				
<i>R. kuepferi</i> x <i>R. seguieri</i>		16/16	10	4	10	17
<i>R. seguieri</i> x <i>R. kuepferi</i>		16/16	10	2	2	0
<i>R. kuepferi</i> x <i>R. seguieri</i>		24/16	5	4	31	100
<i>R. seguieri</i> x <i>R. kuepferi</i>		16/24	5	2	3	0
<i>R. kuepferi</i> x <i>R. seguieri</i>		32/16	10	10	60	81
<i>R. seguieri</i> x <i>R. kuepferi</i>		16/32	10	2	4	0
<i>R. kuepferi</i> x ( <i>R. x yvesii</i> )		16/16	5	5	70	
( <i>R. x yvesii</i> ) x <i>R. kuepferi</i>		16/16	5	4	6	
<i>R. seguieri</i> x ( <i>R. x yvesii</i> )		16/16	5	4	11	
( <i>R. x yvesii</i> ) x <i>R. seguieri</i>		16/16	5	3	12	
<i>R. kuepferi</i> x ( <i>R. x yvesii</i> )		16/24	5	5	36	
( <i>R. x yvesii</i> ) x <i>R. kuepferi</i>		24/16	5	1	1	
<i>R. seguieri</i> x ( <i>R. x yvesii</i> )		16/24	5	0	0	
( <i>R. x yvesii</i> ) x <i>R. seguieri</i>		24/16	5	0	0	

### **Reziproke Rückkreuzungen natürlich entstandener Bastarde**

Gegenseitige Bestäubungen zwischen diploidem *R. x yvesii* und diploiden Eltern ergaben bei allen vier möglichen Kombinationen einen reduzierten Früchtchenansatz; am meisten Früchtchen wurden bei der Kombination mit diploidem *R. kuepferi* als Mutterpflanze erhalten.

Bei Rückkreuzungen von triploiden Bastarden mit den diploiden Elterntaxa war nur die Kombination mit diploidem *R. kuepferi* als Mutterpflanze erfolgreich.

Die erhaltenen Früchtchen haben noch nicht gekeimt.